INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

DIVERSIDAD DE PARÁSITOS Y SUS IMPLICACIONES EN LA ECOLOGÍA DE LOS QUETOGNATOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA Y PACÍFICO ORIENTAL TROPICAL MEXICANO

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

PRESENTA

HORACIO LOZANO COBO

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2017

DEDICATORIA

Dicen que la familia es primero y en ocasiones cuando uno realiza este tipo de estudios con quién menos pasa tiempo es con la familia. Es el primer lazo que sacrificamos con tal de conseguir nuestros ideales.

Por eso:
Este trabajo se lo dedico a todos y cada uno de los integrantes de mi familia, ojalá nunca me pierdan en la inmensidad de sus pensamientos como ustedes nunca se han perdido en los míos.

En especial:
A mi esposa por el hijo espectacular que me ha dado y por su apoyo incondicional en las buenas y en las malas durante este tiempo.

A mis padres Martha y Rubén porque fueron los primeros que confiaron en mí y no me cortaron las alas cuando decidí salir de casa con muchas maletas pero nada comparado con los sueños e ilusiones que venía cargando.

A mis hermanos por ser mis compañeros de vida, llenando de gratos momentos nuestros encuentros.

A mis primos (as) y tías (os) por aguantar mis pláticas de parásitos durante nuestras reuniones.

A mi hijo **Sergio Elías**, ojalá algún día le pueda transmitir mi pasión por lo que me gusta hacer, y que él desarrolle su vocación con mucha pasión.

Dedico también este trabajo a todas aquellas personas que son al igual que yo, adictos a la Ciencia y que visualizamos un mundo funcionalmente mejor con más ciencia.

AGRADECIMIENTOS

Agradezo al **Dr. Jaime Gómez Gutiérrez** (CICIMAR-IPN) por haberme invitado a participar en el proyecto: Relaciones parasíticas de los eufaúsidos y sus depredadores en el Golfo de California, del cual se generó este trabajo y por ser un guía en la realización de esta tesis, ahora he ganado un amigo.

Agradezco a la **Dra. María del Carmen Gómez del Prado Rosas** (UABCS) por co-dirigir esta tesis doctoral y especialmente por ser mi Mentora en el ámbito de la Parasitología cuando la conocí durante mis estudios de licenciatura de Biología Marina en la UABCS en el 2003. Debido a ella encontré la pasión por el estudio de los parásitos y enfermedades de la fauna marina. Ella y el **Dr. José Nicólas Álvarez Cadena** me encaminaron hacía los estudios de parásitos en quetognatos. Gracias por siempre.

A la **Dra. María del Carmen Franco Gordo** de la Universidad de Guadalajara por permitirme analizar el material biológico de la serie de tiempo JALCO 1996–1998 y por su asesoría en la identificación de quetognatos para la realización de la presente tesis doctoral. También por la oportunidad de poder integrarme a su grupo de trabajo durante mi estancia de investigación (Noviembre 2016) en el **Centro Universitario de la Costa Sur (CUCSUR) de la Universidad de Guadalajara** en San Patricio, Melaque, Jalisco. Gracias por sus consejos y ahora también amistad incondicional. Agradezco ampliamente al resto de los miembros del comité revisor de tesis.

A la **Dra. Laura Sánchez Velasco** por sus innumerables y valiosos consejos desde los inicios de mis estudios de Posgrado y por su amistad.

Al **Dr. Felipe Galván Magaña** por su apoyo durante mis estudios de doctorado en CICIMAR y por permitir integrarme a su grupo de estudiantes para la colecta de parásitos de tiburones y mantarrayas y por la revisión del manuscrito doctoral. Al **Dr. René Funes Rodríguez** por sus comentarios durante los seminarios departamentales y por la revisión de este manuscrito doctoral.

Agradezco al **Dr. Israel Ambriz Arreola** del **Centro Universitario de la Costa Sur (CUCSUR) de la Universidad de Guadalajara** por sus consejos y apoyo en el análisis de la información oceanográfica y estadística de la serie JALCO 1996–1998 y

durante la realización de los artículos publicados como resultado de la presnete tesis doctoral.

Al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** (CONACyT) por la beca de Posgrado de doctorado (A140618). Al **Instituto Politécnico Nacional** (IPN) por las becas tesis (SIP20110012) y al programa BEIFI-IPN por las becas (SIP20140497, 20150113, 20160495, 20171275) otogradas durante mis estudios de doctorado en CICIMAR-IPN.

A la **Universidad de Guadalajara** que proporcionó fondos de investigación para el muestreo de campo a bordo del B/O BIP V durante la serie de zooplancton mensual 1996-1998 realizada en Jalisco-Colima, México y también por las facilidades proporcionadas para la realización de mi estancia de investigación en sus instalaciones del Centro Universitario de la Costa Sur, Melaque, Jalisco.

Al **Laboratorio de Parasitología, Departamento Académico de Biología Marina y Universidad Autónoma de Baja California Sur** por permitirme el uso de sus instalaciones durante la realización de esta tesis doctoral.

Un especial agradecimiento al **Dr. Carlos Robinson Mendoza del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL) de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)** (ICMyL-UNAM) por las facilidades otorgadas para participar en los cruceros oceanográfcos CAPEGOLCA (Noviembre, 2011, Agosto 2012, Junio 2013, Febrero 2014, Junio 2016 y Junio 2017) y proporcionar las muestras de zooplancton del Golfo de California asi por facilitarnos los datos de temperatura y concentración de clorofila superficial obtenidas de sensores satelitales con los cuales se realizaron mapas de estas variables de los cruceros CAPEGOLCA analizados de Nov 2011 a Jun 2017.

A la **tripulación del B/O El PUMA** (UNAM) a cargo del Capitán de Altura de la Marina Mercante Nacional, **Pascual Barajas Flores**, así como a estudiantes e investigadores del Laboratorio de Ecología de Pesquerías (ICMyL-UNAM) y del Departamento de Plancton y Ecología Marina del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (Instituto Politécnico Nacional) por registrar información ambiental y recolectar las muestras de zooplancton en los cruceros CAPEGOLCA utilizados en este trabajo doctoral.

Al **M. en C. Arturo Rubén Sánchez Uvera** y a la **M. en C. Lavina Flores Cascante** por la ayuda técnica en la separación de los quetognatos de las muestras madre de los cruceros CAPEGOLCA y de la serie semanal de Cabo Pulmo.

Al apoyo otorgado de los proyectos anuales del SIP-IPN (20110012, 20120948, 20130224, 20140497, 20150113, 20160495, 20171275; proyecto de Ciencia Básica CONACYT-SEMARNAT 2004-01-144 y 2008-105922, el proyecto CONACYT-SAGARPA S007-2005-1-11717), de Ciencia Básica SEP-CONACYT 105922, 2012-01-152850 dirigidos por el **Dr. Carlos Robinson** y ICMyL-UNAM (Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT, UNAM IN200610) 2014-236864, CB-2012-178615-01 al **Dr. Jaime Gómez Gutiérrez**, y proyecto de Ciencia Básica SEP-CONACYT2014-01-236864 de la **Dra. María Carmen Franco Gordo**.

A la **Ing. en RNA Viridiana Plasencia Palomera** por su amable ayuda en muestreo, separación e identificación de quetgnatos durante la realización de mi estancia de investigación en la U de G. Al señor **Armando Alvizar** por su valiosa ayuda en los muestreos de zooplancton realizados en la Bahía de Navidad, Jalisco durante mi estancia de investigación en la U de G.

Agradezco profundamente el apoyo del **Biol. Mar. Ariel Cruz Villacorta (CIBNOR)** por su valiosa ayuda en el análisis de microscopía electrónica de barrido de los quetognatos ysus parásitos.

A la **Dra. María del Carmen Rodríguez Jaramillo** y **María Eulalia Meza Chavez** del laboratorio de Histología e Histoquímica del CIBNOR por todo su apoyo en el análisis histológico de las muestras de quetogntos parasitados de los cruceros CAPEGOLCA.

A la **Q.F.B. Griselda Gallegos Simental** y la **Dra. Patricia Cortés Calva** del Nodo del programa de Codigo de Barras de México del CIBNOR por su apoyo y enorme paciencia en el dificil análisis genético del gen COI de los parásitos de quetognatos.

Al **Dr. Alejandro Francisco Oceguera Figueroa** (IB-UNAM) por su ayuda en el análisis molecular de los parásitos de quetognatos y al **Dr. Francisco Javier García Rodriguez** (CICIMAR) por su ayuda en el anális molecular de parásitos.

A las autoridades, personal académico y administrativo del **Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas** (IPN) por el apoyo brindado durante mi doctorado. Especialmente al **Lic. Humberto Heleodoro Ceseña Amador** y a **Cesar Servando Casas Núñez** Jefes del Departamento de Servicios Escolares (CICIMAR-IPN) por su valiosa ayuda para la calendarización de mis trámites administrativos en CICIMAR y el IPN.

GLOSARIO

Abundancia: Número de individuos de una poblaciónpor unidad de área o volumen habitada (Begon *et al*., 1999).

Celoma: Cavidad del cuerpo de los animales triploblásticos, revestida completamente por un epitelio derivado del mesodermo (Barnes, 1996).

Código genético: Base bioquímica universal de la herencia formada por una secuencia de tripletes (codones) de DNA que determina la secuencia específica de aminoácidos en las proteínas (Weisz & Keogh, 1987).

Coevolución: Proceso mediante el cual dos (o más) especies contribuyen de forma recíproca a las fuerzas de selección natural que se ejercen mutuamente, como por ejemplo los parásitos y sus hospederos (Begon *et al*., 1999).

Coexistencia: Vida conjunta de especímenes de dos especies en el mismo hábitat, de modo que ninguna de ellas tiende a ser eliminada por la otra (Begon *et al*., 1999).

Comensalismo: Relación simbiótica en la que una especie se beneficia de la relación con otra especie y la otra no es ni beneficiada ni perjudicada (Barnes, 1996).

Competencia: Interacción entre dos (o más) organismos (o especies) y en la que cada uno de ellos sufre una disminución de la tasa de natalidad y/o crecimiento y/o un aumento de la tasa de mortalidad debido al otro organismo (o especie) (Begon *et al*., 1999).

Comunidad: Conjunto de poblaciones que viven en un área o un hábitat definido en espacio y tiempo (Ville, 1996).

Densidad poblacional: Número de individuos en una población por unidad de área o volumen (Begon *et al*., 1999).

Depredación: Consumo de parte o de todo el organismo por parte de organismo carnívoro (Begon *et al*., 1999).

Desnaturalización: Alteración de las propiedades físicas y de la estructura tridimensional de una proteína, ácido nucleico u otra macromolécula mediante tratamiento superficial que no desintegra la estructura primaria (Ville, 1996).

Dimorfismo sexual: Diferencia de forma entre dos individuos de una especie, por ejemplo entre machos y hembras (Weisz & Keogh, 1987).

Dispersión: Capacidad de una población para colonizar nuevos hábitats por pequeños desplazamientos al azar de sus individuos respecto a otros (Begon *et al*., 1999).

Distribución: Extensión espacial ocupada por una especie, normalmente en un área geográfica (Begon *et al*., 1999).

Ecología: Parte de la biología que estudia el modo de vivir de los animales y plantas relaciones con los seres que los rodean y las condiciones ambientales (Chávez-Salcedo, 1975).

Ecosistema: Unidad ecológica compuesta por una comunidad y su ambiente (Weisz & Keogh, 1987).

Ectoparásito: Parásito que vive en la superficie externa del hospedero (Rhode, 1993).

Endoparásito: Parásito que vive dentro de un hospedero (Rhode, 1993).

Esporocisto: Fase larvaria del ciclo biológico de los tremátodos digéneos; es producida por una larva ciliada llamada miracidio que a su vez, origina numerosas redias (Rhode, 1993).

Gen: Unidad biológica de información genética, que se auto-reproduce y localiza en una posición definida (locus) en un cromosoma determinado (Ville, 1996).

Genoma: Serie completa de factores hereditarios contenidos en la distribución haploide de cromosomas (Ville, 1996).

Hábitat: Espacio natural de una especie animal o vegetal; en el caso de los parásitos el hábitat es la zona física en la cual se encuentra en el hosedero (Ville, 1996).

Hermafrodita: Individuo con sistmas reproductores masculino y femenino. Si ambos sistemas están presentes al mismo tiempo el hermafroditismo es simultáneo; sin embargo, si el sistema masculino se desarrolla y es funcional antes que el femenino, el hermafroditismo es protándrico (Barnes, 1996).

Hospedero: Organismo que alberga a un parásito (Begon *et al*., 1999).

Mutualismo: Interacción entre individuos de dos (o más) especies en la que el crecimiento, la tasa de crecimiento y/o el tamaño de la población de ambas se ven incrementados en asociación recíproca (Begon *et al*., 1999).

Mutualismo facultativo: Condición en la que una o ambas especies de una asociación mutualista pueden sobrevivir y mantener poblaciones en ausencia del otro simbionte (Begon *et al*., 1999).

Mutualismo obligado: Condición de una especie en la que la relación mutualista con otra especie es esencial para su supervivencia (Begon *et al*., 1999).

Nectón: Conjunto de organismos acuáticos que nadan libre y voluntariamente y pueden emprender de un modo activo migraciones horisontales considerables (Chávez-Salcedo, 1975).

Organismo: Ser vivo individual unicelular o pluricelular (Weisz & Keogh, 1987).

Órgano: Grupo de tejidos diferentes unidos estructuralmente y que cooperan funcionalmente para realizar una función compuesta (Weisz & Keogh, 1987).

Parásito: Organismo que obtiene sus nutrientes de uno o más hospederos individuales causándoles un distinto grado de afectación pero no muerte inmediata (Begon *et al*., 1999).

Plancton: Organismos que flotan en suspensión en las aguas dulces y saladas, generalmente microscópicos (Chávez-Salcedo, 1975).

Platelmintos: Gusanos planos de fílum de animales acelomados; comprende las planarias, las duelas y las tenias (Weisz & Keogh, 1987).

Población: Grupo de organismos de la misma especie que ocupa un área (Begon *et al*., 1999).

Protistas: Categoría principal de organismos vivientes que incluye a las algas (excepto las verde azules), los mohos gelatinosos y los protozoos (Weisz & Keogh, 1987).

Pseudoceloma: Cavidad interna del cuerpo, revestida de ectodermo y endodermo (Weisz & Keogh, 1987).

Simbionte: La simbiosis lato sensu se define como cualquier interacción biológica entre especies, ya sea que estas incidan positiva o negativamente entre ellas, como por ejemplo el mutualismo, comensalismo y parasitismo.

Vector: Agente vivo o inanimado que actúa como transporte para un organismo patógeno y que lo transmite hasta un hospedero susceptible (Begon *et al*., 1999).

Zooplancton: Término colectivo para designar a los organismos no fotosintéticos presentes en el plancton (Weisz & Keogh, 1987).

ÍNDICE

Página

LISTA DE FIGURAS……i

LISTA DE TABLAS……iv

RESUMEN…….....vii

ABSTRACT……...……..ix

1. INTRODUCCIÓN..……...……...1

2. ANTECEDENTES……...……5

2.1. Parásitos de quetognatos a nivel mundial……..5

2.2. Parásitos de quetognatos en México……..6

3. JUSTIFICACIÓN..……..….....8

4. HIPÓTESIS..……...……..9

4.1. Hipótesis en función de la distribución geográfica……9

4.2. Hipótesis en función de la densidad de los hospederos.……10

4.3. Hipótesis en función de la variabilidad ambiental...……...……10

5. OBJETIVOS.……...……10

5.1. General……10

5.2. Particulares……..11

6. MATERIAL Y MÉTODOS……11

6.1. Parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Oriental Tropical Mexicano (POTM)……11

6.1.1. Área de estudio, muestreo y toma de datos……..11

6.1.2. Identificación de quetognatos y procedimientos parasitológicos……13

6.1.3. Identificación de parásitos de quetognatos……..14

6.1.4. Observaciones en Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de los parásitos de quetognatos…….....15

6.1.5. Abundancia, prevalencia e intensidad media de los parásitos de quetognatos……15

6.1.6. Reducción de los datos y métodos estadísticos……...16

6.2. Parásitos de quetognatos del Golfo de California…….……..18

6.2.1. Imágenes de satélite de la temperatura superficial del mar y de la concentración de Clorofila-*a*……..**20**
6.2.2. Método de muestreo cuantitativo del zooplancton en el Golfo de California……..**20**
6.2.3. Método de muestreo cualitativo del análisis de organismos vivos.**21**
6.2.4. Identificación morfológica de quetognatos y parásitos…….....**22**
6.2.5. Análisis molecular de los parásitos y quetognatos…….....**22**
6.3. Histopatología de los quetognatos parasitados del Golfo de California.....**23**
7. RESULTADOS……..…….....**24**
7.1. Cambios estacionales e interanuales de los parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Central Mexicano……..……...……..……..**29**
7.1.1. Diversidad de parásitos……...**29**
7.1.2. Estructura de la comunidad de los quetognatos y sus parásitos…**33**
7.1.3. Análisis de cluster de dos vías……**39**
7.1.4. Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional (ENMM)..**41**
7.1.5. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR)……..**44**
7.1.6. Análisis de indicador de especies……..**44**
7.2. Descubrimiento de los acantocéfalos parasitando quetognatos……..**64**
7.2.1. Abundancia, prevalencia e intensidad media del parasitismo en quetognatos……**64**
7.2.2. Descripción y tamaño de los cistacantos de *Corynosoma* sp…...**68**
7.3. Caracterización ecológica de la distribución y abundancia de los parásitos en quetognatos del Golfo de California…….....**73**
7.3.1. Imágenes de satélite de la temperatura superficial del mar y de la concentración de la clorofila-*a*……...**73**
7.3.2. Parasitismo de quetognatos de muestreos cuantitativos en el Golfo de California……**75**
7.3.3. Parasitismo de quetognatos de muestreos cualitativos en el Golfo de California……**78**
7.3.4. Biología molecular de parásitos en quetognatos……**79**
7.4. Análisis histológico de los parásitos más abundantes……**80**

8. DISCUSIÓN……..……..……..……**82**
8.1. Cambios estacionales e interanuales de los parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Central Mexicano……**82**
8.1.1. Interacción denso-dependiente parásito-hospedero……..**82**
8.1.2. Influencia de El Niño 1997−1998 en la diversidad de quetognatos y parásitos…….....**89**
8.2. Descubrimiento de los acantocéfalos parasitando quetognatos……..**92**
8.3. Caracterización ecológica de la distribución y abundancia de los parásitos en quetognatos del Golfo de California……**98**
8.3.1. Parasitismo en quetognatos del Golfo de California….....**98**
8.3.2. Biología molecular de los parásitos más abundantes en quetognatos…….**99**
9. CONCLUSIONES……...……..**99**
10. BIBLIOGRAFÍA CITADA.……...……**103**
11. ANEXO……...**131**

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio mostrando la localización de las 12 estaciones oceanográficas recolectadas mensualmente durante 1996−1998 a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. (BT= Bahía Tenacatitla, BBN= Bahía Barra de Navidad, BS= Bahía Santiago, BM= Bahía Manzanillo)……**13**

Figura 2. Mapas de la distribución de las estaciones oceanográficas en las que se realizaron muestreos estacionales cuantitativos (B-D) y cualitativos (E-G) de quetognatos, quetognatos parasitados y sus parásitos en el Golfo de California.....1**9**

Figura 3. Fotografías de los 26 taxa de parásitos y 2 simbiontes sin identificar que interactúan con los quetognatos recolectados mensualmente durante la serie de tiempo 1996−1998 a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano (A-C) Quistes sin identificar parasitando a *Zonosagitta bedoti*; (D-I) Protistas (incluyendo ciliados y apicomplexa); (J) Digenea tipo 1; (K) *Cercaria owreae*; (L) Accacoelidae sp. 1; (M) Accacoelidae sp. 2; (N) Didymozoidae sp. 1; (O) Tipo *Monilicaecum*; (P) Tipo *Paratorticaecum*; (Q) Hemiuridae sp. 1; (R) *Parahemiurus* sp.; (S) *Brachyphallus* sp.; (T) Lepocreadiidae sp.; (U-Z) estadios larvales de cestodos del orden Tetraphyllidea; (Ab) nemátodo larval (L3) de *Contracaecum* sp.; (Ac) larva cistacanto del acantocefálo *Corynosoma* sp.; y (Ad-Ae) dos simbiontes sin identificar……**31**

Figura 4. Imágenes de Microscopia Electrónica de Barrido mostrando las estructuras morfológica externas de nueve de los 28 tipos de parásitos de quetognatos recolectados mensualmente durante la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. (A-E) quistes epibiontes en diferentes estadios de desarrollo infectando al quetognato *Zonosagitta bedoti*; (F-G) digéneo de *Cercaria owreae*; (H) digéneo Accacoelidae sp. 1; (I-J) digéneo Hemiuridae sp. 1.; (K) digéneo *Parahemiurus* sp.; (L) digéneo *Brachyphallus* sp.; (M) céstodo del orden Tetraphyllidea sp. 2; (N) céstodo del orden Tetraphyllidea sp. 3.; y (O) nemátodo of *Contracaecum* sp. (L3) y con un acercamiento de la (P) región anterior y (Q) posterior del cuerpo. Escala de las barras = 20−500 µm……..**32**

Figura 5. Variabilidad temporal de (A) la abundancia promedio de todas las especies de quetognatos combinadas y de la abundancia promedio y rango máximo y mínimo de los quetognatos parasitados (ind./m^3) y (B) por especies separadas; (C) prevalencia promedio (%) combinando todos los tipos de parásitos de todas las especies de quetognatos parasitadas; y (D) abundancia promedio del total de especies de quetognatos parasitadas separadas por especie (ind./m^3) recolectadas mensualmente durante la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano……..**34**

Figura 6. Variabilidad temporal de la abundancia (ind./m^3) de cada tipo de parásito (Quiste, Protista, Digenea, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala y simbiontes sin identificar) parasitando cada especie de quetognato recolectado durante la serie de tiempo mensual zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano: *Serratosagitta pseudoserratodentata* (no presentada en el

gráfico) y (A) *Aidanosagitta neglecta* no esuvieron parasitadas; (B) *Mesosagitta minima*; (C) *Serratosagitta pacifica*; (D) *Flaccisagitta hexaptera*; (E) *Aidanosagitta regularis*; (F) *Parasagitta euneritica*; (G) *Flaccisagitta enflata*; y (H) *Zonosagitta bedoti* (las especies están ordenadas de menor a mayor abundancia)……..**35**

Figura 7. Distribución espacio temporal de (A-C) la abundancia (ind./m^3) y (D-F) la riqueza de especies de quetognatos y sus parásitos recolectados durante la serie de tiempo mensual (1996−1998) a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano. Abundancia de todas las especies combinadas de (A) quetognatos, (B) quetognatos parasitados y (C) tipos de parásitos. Riqueza de especies de (D) todas las especies combinadas de quetognatos; (E) quetognatos parasitados y (F) tipos de parásitos……..**38**

Figura 8. Dendograma del análisis de agrupamiento de dos vías de los cambios temporales de (A) las estaciones de muestreo (corte al 60% de información formando cuatro grupos: A_1–A_4) y (B) abundancia promedio de las nueve especies de quetognatos (corte al 90% de la información formando 4 grupos: B_1–B_4). Otro dendograma de los cambios temporales del análisis de agrupamiento de dos vías de (C) las estaciones de muestreo (corte al 62% de la información formando cuatro grupos: C_1–C_4) y (B) abundancia promedio de las siete especies de quetognatos parasitadas y de sus siete tipos de parásitos (corte al 75% de información formando seis grupos: D_1–D_6). Ambos análisis de agrupamiento fueron realizados con los especímenes recolectados durante la serie de tiempo de zooplancton mensual (1996−1998) recolectados a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano……**40**

Figura 9. Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional de la relación entre (A) el promedio mensual de la abundancia de la asociación de especies de quetognatos (nueve especies) y (B) especies de quetognatos parasitadas (siete especies) y siete tipos de parásitos en función de los grandientes de las condiciones ambientales: IET = índice de estratificación termal, (T10m) = temperatura a 10 m de profundidad, S10m = salinidad a 10 m de profundidad, PCM = profundidad de la capa de mezcla, ISC = promedio mensual del índice de surgencia costero, ISCm = ISC el día del muestreo zooplanctónico, 8-ISC = ISC calculado 8 días antes del muestreo, y P = prevalencia …….....**43**

Figura 10. Variabilidad mensual de la abundancia estimada (org./1000 m^3) de A) quetognatos parasitados con los acantocéfalos de *Corynosoma* sp. (en todos los casos la intensidad es de uno). Abundancia total de B) *Flaccisagitta enflata*, C) *F. hexaptera* y D) *Zonosagitta bedoti* en el Pacífico Central Mexicano (1996−1998).....**66**

Figura 11. Sitios de infección de larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. parasitando quetognatos. A) cistacanto encontrado originalmente en la boca de *Flaccisagitta enflata*, B) cistacanto localizado en la cavidad del tronco de un espécimen de *F. enflata* sin cabeza, C) cistacanto observado en la cavidad caudal de *F. hexaptera*. Las flechas negras muestran la localización de los acantocéfalos *Corynosoma* sp. Todas las escalas son = 1 mm. o= ovarios, t= testículos….....**67**

Figura 12. Fotografías de larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. encontradas parasitando quetognatos en el Pacífico Central Mexicano. Larvas parasitando a: A) *Flaccisagitta enflata*, B) *Flaccisagitta hexaptera* y C) *Zonosagitta bedoti*. La orientación de los cistacantos es anterior (arriba) a posterior (abajo). La escala de la barra es = 100 µm…….....**69**

Figura 13. Observaciones en Microscopía Electrónica de Barrido de las larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. parasitando quetognatos del Pacífico Central Mexicano. A,C,D) parasitando a *Flaccisagitta enflata* y B,E,F) parasitando a *F. hexaptera*. A,D) región anterior, C,D) detalles de las espinas dorsales y ventrales de la región anterior, E-F) región posterior mostrando el poro genital……...**70**

Figura 14. Imágenes de satélite de la temperatura superficial del mar (TSM) (°C) durante distintos periodos climáticos estacionales (A) Noviembre 2011, (B) Agosto 2012, (C) Junio 2013, (D) Febrero 2014, (E) Junio 2016 y (F) Junio 2017 en el Golfo de California……**74**

Figura 15. Imágenes de satélite de la concentración de la clorofila a (Cl-a) (mg m^3) durante distintos periodos climáticos estacionales (A) Noviembre 2011, (B) Agosto 2012, (C) Junio 2013, (D) Febrero 2014, (E) Junio 2016 y (F) Junio 2017 en el Golfo de California……**74**

Figura 16. Abundancia total (ind./m^3) de la estructura de la comunidad de quetognatos (A-C), de los quetognatos parasitados (D-F) y prevalencia de parasitismo (%) (G-I) durante tres periodos climáticos estacionales estudiados de manera cuantitativa en el Golfo de California……**76**

Figura 17. Fotografías en vivo de la diversidad taxonómica de endoparásitos de quetognatos recolectados en la parte central y norte del Golfo de California (Feb 2014, Jun 2016 y 2017). Se observan cuatro tipos de parásitos: ciliados, tremátodos digéneos, céstodos y acantocefálos que interactúan con los quetognatos en el Golfo de California. A-C = Ciliados, D-E = Didymozoidae, F-G = Hemiuridae, H-J = Tetraphyllidea……**77**

Figura 18. Número de especímenes de quetognatos parasitados (Ind./muestra) obtenidos de observaciones en vivo de los cruceros oceanográficos durante Febrero 2014 (A), Junio 2016 (B) y Junio 2017 (C) en el Golfo de California……**79**

Figura 19. Fotografías de los cortes histológicos longitudinales de los quetognatos (A) *Flaccisagitta hexaptera* y (B-C) *F. enflata* parasitados con tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae en el Golfo de California…...……...**81**

Figura 20. Fotografías de los cortes histológicos longitudinales de los tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae (parásitos más abundantes) en los quetognatos

parasitados (A-D) *Flaccisagitta hexaptera* y (E-H) *Flaccisagitta enflata* del Golfo de California……..……..……..**81**

Figura 21. Modelos de regresión de la relación entre la abundancia promedio de los quetognatos parasitados y el promedio de la abundancia del total de quetognatos (ind./m^3) en tres regiones geográficas distintas. A) Pacífico Central Mexicano (1996−1998 presente estudio), B) Laguna Nichupté, Península de Yucatán 2004−2005 y C) costa Continental del noreste de la Península de Yucatán (Lozano-Cobo *et al*., 2017a).....……..**83**

Figura 22. Actualmente se conocen 13 tipos de simbiontes (patógenos, microdepredadores y parásitos) que interactuán con las especies del filum Chaetognatha en todos los océanos del mundo basado en una revisión de artículos publicados entre 1851 y 2016 (N= 134 publicaciones) (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). Los simbiontes son ordenados cronológicamente como han sido descubiertos hasta la actualidad……...……**93**

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Registro histórico mundial de la fauna parasitaria infectando especies del Filum Chaetognatha.……**131**

Tabla 2. Síntesis del parasitismo en quetognatos registrados durante distintas series de tiempo de recolección de zooplancton en el mundo…….……**144**

Tabla 3. Registros históricos de los nueve tipos de parásitos que interactúan con los quetognatos y sus sitios de infección registrados en estudios llevados a cabo en el Océano Pacífico. A = Acanthocephala, AG = Apicomplexa Gregarinidae, Ba = Bacteria, Ce = Cestoda, Ci = Ciliata, Di = Digenea, Dino = Dinoflagellata, Po = Polychaeta y Psin = Parásitos sin identificar. Los registros se presentan en orden cronológico…….**145**

Tabla 4. Información de las estaciones oceanográficas y del número de quetognatos que fueron separados durante Febrero 2014, Junio 2016 y Junio 2017 en el Golfo de California…..……**25**

Tabla 5. Información de las estaciones oceanográficas y del crucero de los quetognatos parasitados y parásitos del Golfo de California usados para el análisis molecular para el gen mitocondrial (*cox* 1). Solo se muestra la información de los parásitos que se lograron amplificar y secuenciar….……**27**

Tabla 6. Información de las estaciones oceanográficas en las que fueron seleccionados los quetognatos parasitados para su análisis histológico e histoquímico

durante Febrero 2014, Junio 2016 y Junio 2017 en el Golfo de California…….…….....**27**

Tabla 7. Clasificación taxonómica de los 28 taxa de parásitos de quetognatos, estadios larvales del parásito, número total de parásitos y abundancia total media (ind./m^3) de cada parásito recolectado durante la serie de tiempo zooplanctónica 1996−1998 a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano……..**46**

Tabla 8. Número de quetognatos parasitados analizados por tipo de parásito por año, prevalencia (%), número e intensidad promedio de cada tipo de parásito recolectado durante 1996−1998 a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano. Número de especímenes de quetognatos analizados por año: 1996 = 37,117; 1997 = 19,713; y 1998 = 21,322……...……**48**

Tabla 9. Número total de muestras de zooplancton, promedio de la abundancia total estandarizada (ind./m^3) y abundancia relativa (%) de cada especie de quetognato recolectado durante 1996−1998 a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. *Aidanosagitta neglecta* y *Serratosagitta pseudoserratodentata* son las dos especies de quetognatos que no se encontraron interaccionando con parásitos (mostradas en negritas)…… **49**

Tabla 10. Número total (n), abundancia promedio total (ind./m^3) y desviación estándar (DE) de cada tipo de parásito que infecta a cada especie de quetognato por año a lo largo de la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) recolectada en la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano…….…….……**50**

Tabla 11. (A) Abundancia promedio (ind./m^3) y frecuencia relativa (%) de la asociación de especies de quetognatos y (B) rango y promedio de las condiciones ambientales por grupo de muestreo mensual resultado del análisis de agrupamiento de dos vías con distintos grupos de meses de muestreo y especies de quetognatos. Grupos A_1 = Pre-El Niño y El Niño, A_2 = Pre-El Niño, A_3 = mezcla de El Niño y Post-El Niño, y A_4 = Post-El Niño. N = 25 meses considerados (Ene 1996−Dic 1998), n = número de meses muestreados por grupo es mostrado entre paréntesis……**52**

Tabla 12. (A) Abundancia promedio (ind./m^3) y frecuencia relativa (%) de las especies de quetognatos parasitados y parásitos y (B) promedio y rango de las condiciones ambientales por grupo de meses muestreados resultado del análisis de agrupamiento de dos vías con distintos grupos de meses muestreados y asociación de especies de quetognatos y parásitos. Grupos C_1 = Pre-El Niño y El Niño, C_2 = Pre-El Niño, C_3 = mezcla de El Niño y Post-El Niño, y C_4 = Post-El Niño. N = 22 meses considerados (Ene 1996−Dic 1998), n = número de meses muestreados por grupo es mostrado entre paréntesis para cada grupo……...**54**

Tabla 13. Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional mostrando el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación de Pearson-Kendall (r) con la ordenación de los ejes para (A) la asociación de especies de quetognatos (25 meses muestreados) y (B) especies de quetognatos parasitados y parásitos en función de las

condiciones ambientales observadas (22 meses muestreados) durante la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la plataforma continental de Pacífico Central Mexicano……**56**

Tabla 14. Análisis de Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta para la comparación de las asociaciones de las abundancias de (A) la estructura de la comunidad de las especies de quetognatos y (B) de las especies de quetognatos parasitadas y tipos de parásitos en función de los coeficientes de determinación significativos calculados con el análisis de ENMM. *A* es un descriptor de la homogeneidad dentro de los grupos comparado a las expectativas aleatorias (*A* = 1 – [delta observado /delta esperado]). A_{max} = 1 cuando todos los items son idénticos dentro de los grupos (delta = 0); *A* = 0 cuando la heterogeneidad es igual a la expectativa aleatoria, *A* tiene un valor negativo cuando existe menos homogeneidad dentro de los grupos de estaciones que las expectativas esperadas. Esta prueba estadística genera un valor de *p* para evaluar la probabilidad de que una diferencia observada ocurra por casualidad……..……**59**

Tabla 15. Análisis del indicador de especies para (A) la estructura de la comunidad de especies de quetognatos y (B) especies de quetognatos parasitadas y tipos de parásitos en los periodos de muestreo temporales. Se muestran únicamente las especies que tienen una significativa fidelidad (*p* <0.05) para cada periodo específico. Se muestra la prueba de Monte Carlo con el máximo valor de significacia observado para las especies. La proporción de ensayos aleatorios con un valor indicador igual o superior al valor indicador observado, *p* = (1 + número de corridas >= observado) / (1 + número de corridas aleatorias)……**60**

Tabla 16. Abundancia total expresada en número de especímenes de quetognatos analizados y abundancia de quetognatos estandarizada (org./1000 m^3). Abundancia y prevalencia estandarizada de los quetognatos parasitados con acantocéfalos en estadio larval cistacanto de *Corynosoma* sp. encontrados en cada estación de muestreo durante la serie de tiempo mensual zooplanctónica 1996–1998 del Pacífico Central Mexicano……**71**

Tabla 17. Longitud total (LT) y ancho (A) de los quetognatos parasitados (mm) y de las larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. (µm) (Acanthocephala: Polymorphidae). EDG = Estadio de desarrollo gonadal (I-IV) definidos de acuerdo con el criterio registrado en Alvariño (1963) y Ghirardelli (1968), 0 = quetognatos juveniles (sin gónadas visibles). C = cabeza, CT = cavidad del tronco, CC = cavidad caudal……**72**

Tabla 18. Registros previamente publicados de *Corynosoma* sp. (c= cistacantos; a= adultos) parasitando invertebrados marinos (hospederos intermediarios) y vertebrados (hospederos definitivos) (Q= quetognatos; P= peces; M= mamíferos) a lo largo de la costa del Pacífico Mexicano……**149**

RESUMEN

El parasitismo es una de las estrategias de vida más comunes en el planeta debido a que cerca del 40% de las especies son parásitos. Se infiere que la asociación de quetognatos y parásitos es una interacción que ha permanecido y ha evolucionado por millones de años debido a que los quetognatos se originaron durante el Cámbrico (570-500 ma). Los quetognatos son estrictamente carnívoros y frecuentes hospederos intermediarios y paraténicos de parásitos tróficamente transmitidos. Sin embargo, la diversidad y abundancia de la comunidad componente de parásitos que interactúan con los quetognatos ha sido poco estudiado en el Golfo de California (GC) y Pacífico Oriental Tropical Mexicano (POTM). En la presente tesis se investigó: 1) los cambios estacionales e interanuales de los parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Central Mexicano, 2) se reporta el descrubrimiento de acantocéfalos parasitando quetognatos a nivel mundial, 3) se realizó la caracterización ecológica de la distribución y abundancia de los parásitos en quetognatos del Golfo de California, y 4) se investigó los posibles efectos histopatológicos de los parásitos más abundantes en los quetognatos del GC. Los quetognatos provienen de muestras zooplanctónicas recolectadas durante una serie de tiempo mensual (1996−1998) en la costa continental del PCM y durante seis cruceros oceanográficos estacionales (B/O El PUMA) en el GC (Noviembre 2011, Agosto 2012, Junio 2013, Febrero 2014, Junio 2016 y Junio 2017). Entre estas dos regiones geográficas el parasitismo fue más diverso y prevalente en el PCM donde se registraron 28 taxa de parásitos agrupados en siete tipos (quistes, protistas, tremátodos digéneos, céstodos, nemátodos, acantocéfalos y otros simbiontes no identificados) interactuando con siete de las nueve especies de quetognatos encontradas (*Aidanosagitta regularis*, *Flaccisagitta enflata*, *F. hexaptera*, *Mesosagitta minima*, *Parasagitta euneritica*, *Serratosagitta pacifica* y *Zonosagitta bedoti*). En el PCM la prevalencia promedio fue de 1%. La intensidad de los endoparásitos varió de 1−4 (platelmintos, nemátodos y acantocefálos) y de 1−21 para los epibiontes (quistes y protistas). *Zonosagitta bedoti* y *F. enflata* fueron las especies de quetognatos dominantes y con mayor diversidad de parásitos. Las mayores abundancias de quetognatos y parásitos fueron asociados a los mayores valores del índice de estratificación termal, salinidad y profundidad de la capa de mezcla y

relativamente bajos índices de surgencia costera. Se encontró una correlación positiva significativa no-lineal entre la abundancia de los quetognatos y los parásitos independientemente del ecosistema marino estudiado. El evento de El Niño causó una disminución de la abundancia y diversidad de quetognatos asociado a una disminución en la prevalencia y divesidad de los parásitos en el PCM. En el GC la diversidad de quetognatos fue mayor pero nemos diersa en parásitos con respecto al PCM. *Flaccsigitta enflata* y *F. hexaptera* fueron las especies más abundantes y prevalentes durante los periodos de transición frío-cálido (Junio 2013, 2016 y 2017) y durante el periodo frío (Febrero 2014). En el GC se encontraron siete taxa de parásitos agrupados en cuatro tipos (protistas, tremátodos digéneos, céstodos y acantocéfalos) interactuando con seis de las diez especies de quetognatos registradas (*Aidanosagitta neglecta*, *F. enflata*, *F. hexaptera*, *P. euneritica*, *S. pacifica* y *Z. bedoti*). Los tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae fueron los parásitos más abundantes y con una distribución horizontal más amplia. Estos parásitos se estudiaron mediante técnicas histológicas, sin embargo, no fue posible inferir algún efecto histopatológico por este tipo de infección. En esta tesis se concluye: 1) que la diversidad de parásitos encontrada en los quetognatos del GC y POTM incluye seis de los 13 tipos de parásitos y simbiontes conocidos que interactúan con quetognatos a nivel mundial (ciliados, apicomplexa, tremátodos digéneos, cestodos, nematodos y acantocéfalos), 2) los hospederos al igual que sus parásitos presentan una variación estacional e interanual influenciada por condiciones hidrológicas de calentamiento de el Niño 1997-98, 3) la distribución de los parásitos es más heterógénea que la distribución de sus hospederos, 4) existe potencial de descubrir nuevas interacciones de parásitos-quetognatos como fue el descubrimiento de acantocéfalos, y 5) los quetognatos presentan una mayor similitud de parásitos con peces, tiburones y rayas (hospederos definitivos) que con algún otro vertebrado hospedero.

Palabras Clave

Parasitismo, quetognatos, protistas, metazoarios parásitos, Golfo de California, Pacífico Oriental Tropical Mexicano.

ABSTRACT

Parasitism is one of the most common life strategies on the planet because about 40% of living species are parasites. It is inferred that the association of chaetognaths and their parasites is an interaction that has remained and has evolved over millions of years since the chaetognaths originated during the Cambrian (570-500 mya). Chaetognaths are voracious carnivores and frequent intermediate and paratenic hosts of trophically transmitted marine parasites. However, the diversity and abundance of the component community of parasites that interact with chaetognaths is so far poorly studied in the Gulf of California and the Mexican Tropical Pacific East. In the present thesis were investigated: 1) the seasonal and interannual variability of the parasites of chaetognaths of the continental coast of the Mexican Central Pacific 1996-1998, 2) the discovery of acanthocephalan parasitizing chaetognaths (first record in the world), 3) the ecological characterization of the distribution and abundance of parasites of chaetognaths of the Gulf of California, and 4) the possible histopathological effects of the most abundant parasites in chaetognaths of the GC. The chaetognaths were collected during a zooplankton monthly time series (1996−1998) on the continental shelf of the Mexican Central Pacific and during six seasonal oceanographic cruises carried out in the Gulf of California (on board the B/O El Puma; November 2011, August 2012, June 2013, February 2014, June 2016, and June 2017). Parasitism was more diverse and prevalent in the Mexican Central Pacific than in the Gulf of California recording a total of 28 parasite taxa (grouped into 7 types: cyst, protists, trematodes digenean, cestodes, nematodes, acanthocephalans, and other symbionts that could not be identified) were recorded interacting with seven of the nine chaetognath species (*Aidanosagitta regularis*, *Flaccisagitta enflata*, *F. hexaptera*, *Mesosagitta minima*, *Parasagitta euneritica*, *Serratosagitta pacifica*, and *Zonosagitta bedoti*). In the PCM the mean prevalence was 1%. The intensity range of the endoparasites was 1−4 per host (platyhelminthes, nematodes and acanthocephalans) and 1−21 epibionts per hosts (cysts and protists). *Zonosagitta bedoti* and *F. enflata* were the numerically dominant chaetognath species and those species with the highest diversity of parasites. The highest abundances of chaetognaths and their parasites were associated with the high values of the thermal stratification index, salinity and depth of the mixing layer and with

relatively low coastal upwelling index. A significant positive non-linear correlation was found between the abundance of chaetognaths and their parasites independently of marine ecosystem studied. El Niño 1997-1998 event caused a decrease in the abundance and diversity of chaetognaths generating a decrease in the prevalence and diversity of the parasites in the PCM. In the GC, the diversity of chaetognaths was greater but parasite diversity was lower than with respect to the PCM. *Flaccisagitta enflata* and *F. hexaptera* were the species with the higher abundance and prevalence of parasites during the cold-warm transitions periods (June 2013, 2016 and 2017 and during the cold period (February 2014). In the GC, seven taxa of parasites were found, grouped into four types (protists, trematode digeneans, cestodes and acanthocephalans), which interact with six out ten chaetognath species (*A. negelcta*, *F. enflata*, *F. hexaptera*, *P. euneritica*, *S. pacifica,* and *Z. bedoti*). The trematod digeneans of family Didymozoidae were the most abundant parasites recorded and with wider distribution in the Gulf of California. These parasites were studied using histological techniques, however, it was not possible to infer any histopathological effect due to this type of infection. In this thesis is concluded that: 1) the diversity of parasites found in the chaetognaths of the GC and POTM includes six out the 13 types of parasites and symbionts that interact with the chaetognaths in the world, 2) the hosts and their parasites present a seasonal and interannual variation influenced by hydrological warming conditions, 3) the distribution of parasites is more heterogeneous than the distribution of their hosts, 4) currently exist a great potential to discover new of chaetognath–parasite interactions as it was discovered in the present study with acanthocephalans, and 5) the parasites of chaetognaths have more similarity of parasites of fishes, sharks, and rays (definitive hosts) than with parasites of any other vertebrate hosts.

Key words

Parasitism, chaetognaths, protists, metazoans parasites, Gulf of California, Mexican Tropical Eastern Pacific.

1. INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una interacción entre individuos de diferentes especies en la cual el parásito obtiene materiales nutritivos y energía o un microhabitat del hospedero que tiene algún grado de afectación. El parasitismo es la estrategia trófica más común y diversa en el planeta. El parásito usualmente se beneficia por el uso del hospedero como recurso energético y/o microhabitat que le brindan protección y transporte (Lafferty & Kuris, 2002; Rico-Hernández, 2011). Dobson *et al.* (2008) estimaron que al menos el 40% de las especies del planeta son parásitos debido a que todos los seres vivos están expuestos a interaccionar con numerosas especies de epibiontes y parásitos durante al menos una etapa de su ciclo de vida. A través de la historia evolutiva, las especies han interactuado con poblaciones de parásitos y otras especies con distintos tipos de interacciones ecológicas (competencia y depredación) que han regulado su tamaño, forma corporal, estructura y dinámica poblacional y variabilidad genética (Rico-Hernández, 2011). Los parásitos pueden influenciar la respuesta de sus hospederos a competidores y depredadores, su capacidad reproductiva, así como sus capacidades para obtener recursos y respuesta a las condiciones ambientales (Rico-Hernández, 2011). Los parásitos son indicadores de la salud del ecosistema bajo el paradigma que un ecosistema ecológicamente saludable tiene una elevada diversidad de parásitos (Hudson *et al*., 2006). A nivel ecosistémico los parásitos pueden alcanzar biomasas substancialmente mayores que las biomasas de algunos de los depredadores en ecosistemas acuáticos como las aves marinas que habitan ecosistemas de manglar (Kuris *et al*., 2008).

La interacción interespecífica entre parásito-hospedero ha sido investigada a nivel individual, poblacional, especie y comunidad compuesta en organismos marinos en numerosos reporte. Sin embargo, la mayor parte de estos estudios se han realizado en vertebrados marinos (peces, reptiles, aves y mamíferos marinos) (Esch *et al*., 2002; Marcogliese, 2002, 2003; Agusti *et al*., 2005; Ruckert *et al*., 2009). Las investigaciones de parasitismo en invertebrados marinos han sido realizados más frecuentemente en especies bentónicas que en especies zooplanctónicas. Históricamente se ha reconocido que los invertebrados bentónicos forman parte esencial en el ciclo de vida de numerosas especies de parásitos (Marcogliese, 2002). Actualmente existe una

perspectiva generalizada de que el zooplancton marino actúan como hospedero intermediario o paraténico de platelmintos (trematodos digéneos y céstodos), acantocéfalos y nemátodos y como hospederos definitivos de protistas (Slankis & Shevchenko, 1974a,b; Cachon & Cachon, 1977; Ho, 1985; Théodoridès, 1989; Marcogliese, 1995; Ohtsuka *et al*., 2000, 2009; 2011; Martorelli, 2001; Morandini *et al*., 2005; Gómez del Prado-Rosas *et al*., 2005, 2007, 2011; Daponte *et al*., 2008; Gómez-Gutiérrez *et al*., 2010; Diaz Briz *et al*., 2012; Morales-Ávila *et al*., 2015; Lozano-Cobo *et al*., 2017a,b). A pesar que el zooplancton marino tiene una elevada biodiversidad específica, elevada biomasa y amplia distribución zoogeográfica, los estudios parasitológicos en zooplancton son poco frecuentes y usualmente poco sistemáticos (Skovgaard, 2014; Lozano-Cobo *et al*., 2017a,b). La ausencia de estudios taxonoicos dificulta inferir patrones de las interacciones parásito-hospedero en cada grupo del zooplancton marino y obtener una mejor comprensión de la función de los hospederos en los ciclos de vida de cada tipo de parásito.

La taxonomía, biología y ecología de los parásitos helmintos marinos son considerablemente mejor estudiadas en la fase adulta (infectando vertebrados definitivos) que en la fase larval (infectando invertebrados intermedios). Esto se explica en parte porque las larvas infectan con una prevalencia e intensidad considerablemente menor que los parásitos adultos (Poulin, 2007). Además, la taxonomía morfológica de la mayoría de los parásitos se basa principalmente en la fase reproductiva (adultos) cuando los organismos poseen más características morfológicas diagnósticas que durante sus etapas tempranas de vida. Por lo tanto, la mayoría de los estudios parasitológicos suelen ser con parásitos relativamente grandes que parasitan huéspedes intermediarios y definitivos más grandes (vertebrados marinos). Así que es posible conceptualizar erróneamente que el estudio y descubrimiento de parásitos durante las etapas tempranas de vida que infectan a invertebrados marinos es complejo debido a la carencia de claves taxonómicas especializadas. Sin embargo, los organismos zooplanctónicos son considerablemente abundantes, estos representan una inmensa y diversa biomasa en el ecosistema pelágico disponible para los parásitos que buscan los huéspedes intermedios y/o

paraténicos adecuados para infectar durante esas primeras etapas de sus ciclos de vida.

Los quetognatos tienen múltiples interacciones interespecíficas (simbióticas y parasitarias) que probablemente modifican su condición física y selección natural de los organismos con los que interaccionan (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). Los parásitos y hospederos forman “holobiontes” (definido como el organismo hospedero más la suma de todos sus pequeños organismos simbióticos) (Rosenberg *et al*., 2010) o infra-comunidades (que consta de todos los parásitos de todas las especies encontradas juntas en un mismo individuo hospedero) y la “comunidad de componentes” (que comprende la suma de todas las infra-comunidades) (Bush *et al*., 1997; Poulin, 2007). Kamiya *et al*. (2014) sugirieron tres predicciones universales de la diversidad de parásitos en las especies animales hospederas: el tamaño corporal, las dimensiones del área geográfica del huésped y la densidad poblacional del huésped. Arneberg *et al*. (1998) y Stanko *et al*. (2006) también argumentaron que la abundancia del huésped es un factor determinante en la distribución y abundancia de los parásitos prediciendo que el incremento de la abundancia de parásitos incrementa la probabilidad de transmisión hacía los siguientes hospederos.

Los quetognatos interactúan con 13 tipos de parásitos, la mayoría de ellos son endoparásitos tróficamente transmitidos que infectan a los quetognatos en estadio larval (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). Los ectoparásitos infectando quetognatos son considerablemente menos communes debido a que estos hospederos tienen secreciones tegumentarias y cuerpo suave que dificulta la fijación de epibiontes y ectoparásitos como sucede frecuentemente en otros organismos zooplanctónicos con cuerpo duro como los crustáceos (Lozano-Cobo *et al*., 2017a,b; Gómez-Gutiérrez *et al*., 2017). De hecho algunos crustáceos com los eufausidos interaccionan con 18 tipos deitintos de parasitos (Gómez-Gutiérrez *et al*., 2017)

Los quetognatos son abundantes organismos carnivoros y holoplanctónicos que se caracterizan por tener amplia distribución geográfica. Su biogeografía ha sido extensivamente estudiada en el Oceáno Pacífico (Bieri, 1959; Ulloa *et al*., 2000a,b). El escaso conocimiento de la parasitología de quetognatos contrasta con la frecuente información ecológica registrada acerca de la composición específica, distribución y

abundancia de la comunidad de quetognatos en el ecosistema epipelágico del Pacífico Oriental Tropical y Golfo de California (Alvariño, 1963; Medina-Rendón, 1979; Brinton *et al*., 1986; Manrique, 1987; Fernández-Álamo, 1989, 2009; Hernández-Trujillo & Esquivel, 1989; Franco-Gordo, 1997; Lavaniegos & González-Navarro, 1999; Franco-Gordo *et al*., 2015).

En la región del Golfo de California y Cabo Corrientes existe una variabilidad ambiental dividida estacionalmente en un periodo frío (Dic-May), un período cálido (Jul-Oct) y dos periodos cortos de transición, la transición fría-cálida (Jun) y la transición cálida-fría (Nov) (Lavín & Marinone, 2003; Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Sánchez-Velasco *et al*., 2009). De esta forma, el estudio de la ecología de los parásitos en quetognatos en función de estas condiciones ambientales contrastantes enriquecerá el conocimiento ecológico del parasitismo en este grupo de zooplancton numéricamente dominante.

La mayor parte de los estudios parasitológicos en el Golfo de California se han enfocado principalmente en peces teleósteos y elasmobranquios (al menos 30 publicaciones científicas) y mas recientemente en aves marinas (Valles-Vega & Gómez del Prado-Rosas, 2014; Valles-Vega *et al*., 2017; Molina-Fernández *et al*., 2017). Sin embargo, los estudios parasitológicos en invertebrados marinos han sido considerablemente menos frecuentes pero realizados en una mayor diversidad de hospederos a nivel de grupo taxonómico: 1) moluscos (Gómez del Prado-Rosas *et al*., 1992), 2) decápodos (Román-Contreras & Boyko, 2007), 3) poliquetos (Hernández-Alcántara & Solís-Weiss, 1998), 4) ascidias (Ooishi, 1998; Tovar-Hernández *et al*., 2010), 5) copépodos (Gómez del Prado-Rosas *et al*., 2011), 6) eufaúsidos (Gómez-Gutiérrez *et al*., 2010, 2015a,b, 2017; Morales-Ávila *et al*., 2015; Morales-Ávila, 2016), 7) quetognatos (Lozano-Cobo *et al*., 2012, 2017b) y 8) medusas (Gasca, 2005).

Debido a la escacez de estudios de parásitos y simbiontes en organismos zooplanctónicos del Golfo de California, es prometedor conocer nuevas especies de parásitos, ampliaciones de rangos geográficos y descubrir nuevos tipos de interacciones parasíticas.

2. ANTECEDENTES

2.1. Parásitos de quetognatos a nivel mundial

Los quetognatos son hospederos de una amplia diversidad de parásitos y simbiontes que han sido registrados en múltiples regiones del mundo (Lozano-Cobo *et al*. 2017a,b). Los estudios de parasitismo en quetognatos iniciaron a mediados del siglo XIX cuando Busch (1851) reportó anormalidades en la morfología interna de los quetognatos. Sin embargo, este registro fue observado 83 años después de que se descubriera la primera especie de quetognato (Slabber, 1768).

Mediante una revisión bibliográfica del parasitismo en quetognatos en todo el mundo (134 publicaciones científicas consultadas) se estima que se han registrado 13 tipos de epibiontes y parásitos descubiertos en 34 especies de quetognatos distintas (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). Los quetognatos han co-evolucionado e interactuado con distintos taxa de parásitos a lo largo de su historia evolutiva (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). Entre los tipos de simbiontes que han interactuado con los quetognatos se encuentran patógenos (bacterias); parásitos tróficamente transmitidos (protistas como amibas, apicomplexos, ciliados, dinoflagelados y euglenozoos), metazoarios platelmintos (tremátodos digéneos y céstodos), nemátodos y acantocéfalos; metazoarios ectoparásitos (monogéneos), protistas epibiontes (dinoflagelados) y microdepredadores (copépodos y poliquetos) (Lozano-Cobo *et al*., 2017b).

A pesar que se conocen apróximadamente 38 taxones de parásitos y epibiontes de quetognatos a nivel mundial, la investigación e información biológica y ecológica de estas interacciones parásito-hospedero son poco frecuentes en las distintas regiones geográficas. Las investigaciones parasitológicas de los quetognatos han sido realizadas mayormente en el Océano Atlántico durante investigaciones pioneras en Europa y en regiones como el Mar Caribe, el Golfo de México, el Great Bank Meteor y la Bahía de Paraguana (Brasil) (**Anexo Tabla 1**). En el Océano Pacífico prácticamente toda la información disponible corresponde a Japón donde se han registrado diversas especies de larvas de platelmintos y nemátodos (Shimazu, 1978; Nagasawa & Marumo, 1979a,b; Nagasawa & Nemoto, 1984) y ciliados localizados en el tracto digestivo de los quetognatos (Othsuka *et al*. 2004). Toda esta información contrasta

con la virtualmente nula información de parásitos de quetognatos que se ha publicado en los Océanos Índico y Antártico (**Anexo Tabla 1**).

2.2. Parásitos de quetognatos en México

Las prmeras investigaciones del parasitismo en quetognatos en México iniciaron en Quintana Roo fueron realizadas por Gómez del Prado-Rosas *et al*. (1999a,b, 2000a, 2002, 2005, 2007b). Estos han sido los trabajos taxonómicos que ahora son la base de estudios integrales de taxonomía y ecología en quetognatos de México. Lozano-Cobo *et al*. (2017a) realizaron el primer estudio de carácter taxonómico y ecológico para comprender las asociaciones de la estructura de la comunidad de los quetognatos y sus parásitos helmintos en relación con las condiciones ambientales del norte de Quintana Roo mediante el análisis una serie de tiempo mensual realizada durante 2004 y 2005. Estos autores encontraron 33 taxones de parásitos incluyendo platelmintos (monogéneos, digéneos, céstodos) y nemátodos en estadio larval en cinco de las 13 especies de quetognatos encontradas en el Caribe mexicano (*Ferosagitta hispida*, *Flaccisagitta enflata*, *Sagitta* spp., *Serratosagitta serratodentata* y *Pterosagitta draco*). Ellos además encontraron que las especies de quetognatos numéricamente dominantes en la plataforma continental (*F. enflata*) y en la Laguna de Nichupté (*F. hispida*) tuvieron una fauna parasitaria distinta y que estas fueron asociadas a distintas condiciones ambientales que prevalecieron en estos dos ecosistemas. Lozano-Cobo *et al*. (2017a) es hasta ahora uno de los estudios más extensos y sistemáticos acerca del parasitismo en quetognatos tanto por su esfuerzo de muestreo mensual en 2004 y 2005 como por el número de taxones de parásitos y especies de quetognatos parasitadas comparado con estudios previos de series de tiempo en el Atlántico Norte, la costas de Argentina, Rusia y Japón (**Anexo Tabla 2**).

En el Pacífico Mexicano solamente existen dos registros previos del parasitismo en quetognatos. En el primero Lozano-Cobo *et al*. (2012) registraron la infección de larvas de digéneos (familia Hemiuridae) y cestodos (Orden Tetraphyllidea) infectando *Flaccisagitta enflata* y *Parasagitta euneritica* recolectados en el norte del Golfo de California. En la segunda investigación Lozano-Cobo *et al*. (2017b) descubrieron acantocéfalos del género *Corynosoma* sp. infectando tres especies de quetognatos (*F.*

enflata, *F. hexaptera* y *Zonosagitta bedoti*) en la región costera de Cabo Corrientes (Jalisco-Colima, Pacífico Central Mexicano). De esta forma, prácticamente se desconocen los parásitos que interactúan con los quetognatos en esta región tropical y subtropical del Océano Pacífico.

Ninguna de las predicciones de Kamiya *et al*. (2014) ha sido investigada sistemáticamente y explícitamente en los parásitos de quetognatos. Sin embargo, tres estudios previos han investigado la asociación temporal de la abundancia de los parásitos y quetognatos. Weinstein (1972) relacionó la abundancia del ciliado *Metaphrya sagittae* y del digéneo *Hemiurus levinseni* con el tamaño del cuerpo del quetognato *Sagitta elegans* en el suroeste del Golfo de St. Lawrence. Daponte *et al*. (2008) investigaron la relación entre la prevalencia de algunos digéneos (*Derogenes varicus*, *Ectenurus lepidus*, Lepocreadiide, *Monascus filiformis*, and *Parahemiurus merus*) y metacestodos Tetraphyllideos con el desarrollo gonadal del quetognato parasitado *Parasagitta friderici* en el Mar del Plata, Argentina. Lozano-Cobo *et al*. (2017a) estimó la abundancia y la proporción promedio del tamaño corporal de 33 taxones de parásitos que interaccionan con cinco especies de quetognatos en el Mar Caribe y concluyó que los parásitos de los quetognatos tienen en proporción un tamaño considerablemente más pequeño que el observado en parásitos de crustáceos zooplanctónicos (Euphausiacea y Copepoda).

Actualmente existen 13 estudios del parasitismo de quetognatos en todo el Oceáno Pacífico (**Anexo Tabla 3**). Con excepción de Lozano-Cobo *et al*. (2012, 2017a) que llevaron acabo dos estudios en el norte del Golfo de California y Cabo Corrientes (México), el resto de estudios en el Oceáno Pacífico han sido realizados en Japón y China (**Anexo Tabla 3**). La prevalencia e intensidad de parásitos asociada con quetognatos ha sido solamente estudiada sistemáticamente en dos series de tiempo zooplanctónicas mensuales llevadas acabo en el Pacífico norte. El primer estudio fue el monitoreo del ciliado apostomatido *Vampirophrya pelagica* (estadio foronte) el cual infesto los apéndices de copépodos que eventualmente fueron presa de quetognatos (Ohstuka *et al*., 2004). El segundo estudio fue el descubrimiento de acantocefálos parasitando tres especies de quetognatos durante una serie de tiempo

zooplanctónica 1996–1998 llevada acabo en la costa continental del Pacífico Central Mexicano (Lozano-Cobo *et al*., 2017a) (**Anexo Tabla 3**).

3. JUSTIFICACIÓN

La mayoría de los estudios de parasitismo en quetognatos realizados hasta ahora se han llevado a cabo en pequeñas áreas de estudio o típocamente con corta duración. Sin embargo, visualizado desde una perspectiva de mayor escala espacial como el Golfo de California y Pacífico Oriental Tropical, el estudio sistemático de los quetognatos y sus parásitos permitirán definir patrones estacionales en la distribución geográfica de la diversidad y abundancia de los parásitos y hospederos en ambientes y condiciones climáticas contrastantes.

Los quetognatos son un grupo taxonómico abundante, ampliamente distribuido y de hábitos estrictamente carnívoros (incluso son caníbales). Estas características propician que las infecciones de parásitos sean principalmente por transmisión trófica y con menor medida infestaciones por epibiontes (Lozano-Cobo et al. 2017a,b). Existe un amplio conocimiento de la biología y ecología de los quetognatos en la región de estudio y a nivel mundial. El cuerpo transparente de los quetognatos permite pasar desapercibido a los depredadores y a sus presas. Esta transparencia facilita la detección de sus parásitos en vivo o preservados (en alcohol o formol). Por estas razones los quetognatos son un adecuado modelo biológico para realizar estudios de parasitismo en zooplancton para esclarecer sus interacciones presa-parásito-depredador, potenciales daños histopatológicos y mecanismos específicos de infección. Este conocimiento taxonómico y ecológico permite inferir qué tipos de parásitos pueden representar un riesgo a la salud de los humanos.

El extenso conocimiento existente de la oceanografía del Golfo de California y Pacífico Oriental Tropical permite realizar investigaciones sobre taxocenosis, biología y ecología del parasitismo en los quetognatos. En el Pacífico Mexicano también existen estudios de parasitismo e interacciones tróficas de hospederos intermediarios como copépodos (Gómez del Prado-Rosas *et al*., 2011) y eufáusidos (Gómez-Gutiérrez *et al*., 2010, 2017; Morales-Ávila *et al*., 2015) y hosperderos definitivos como peces, elasmobranquios y aves marinas (Lamothe-Argumedo *et al*., 1997; León-Règagnon *et*

al., 1997; Pérez-Ponce de León *et al*., 2000; Méndez, 2005; Gómez del Prado-Rosas, 2012; Mendoza-Cruz *et al*., 2013; Valles-Vega *et al*., 2014, 2017; Gómez del Prado-Rosas *et al*. 2017; Molina-Fernández *et al*., 2017). Los quetognatos posiblemente son relevantes hospederos intermediarios y paraténicos que facilitan la transmisión de parásitos y simbiontes desde los invertebrados a los vertebrados del Golfo de California y Pacífico Oriental Tropical.

4. HIPÓTESIS

Los factores que determinan los parámetros poblacionales de los parásitos (diversidad, abundancia, prevalencia e intensidad) en las poblaciones de las especies de quetognatos hospederos son el rango de distribución, abundancia del hospedero, la variabilidad ambiental y el tamaño del corporal del hospedero.

4.1. Hipótesis en función de la distribución geográfica.

En las regiones costeras las interacciones depredador-presa y parásito-hospedero entre especies son más diversas que en regiones oceánicas debido a que la abundancia de los quetognatos son mayores cerca de la costa que fuera de ella (Alvariño, 1965a); esto puede verse reflejado en una mayor prevalencia y diversidad de parásitos en poblaciones de quetognatos de un ecosistema costero (Cabo Corrientes) que en un ecosistema oceánico (región central del Golfo de California). La mayoría de las especies de quetognatos tienen distribución cosmopolita, sin embargo, la diversidad y abundancia es distinta dependiente de la región geográfica. En este trabajo se estudian quetognatos de dos regiones geográficas con características hidrográficas y ambientales distintas (región costera de Cabo Corrientes y región oceánica del norte y centro del Golfo de California). Se plantea la hipótesis que los parámetros poblacionales de los parásitos (prevalencia, abundancia e intensidad) será mayor en poblaciones de quetognatos neríticas (Cabo Corrientes) que en poblaciones oceánicas (Golfo de California) como resultado de las mayores interacciones de depredadores y presas que ocurren en estos distintos ecosistemas.

4.2. Hipótesis en función de la densidad de los hospederos.

La distribución y abundancia de los hospederos determinan el parasitismo de las poblaciones marinas, una mayor densidad de las especies de hospederos favorecerá que estén más propensas a infecciones parasiticas (Moravec *et al*., 1995c; Gómez-Gutiérrez *et al*., 2010; Kamiya *et al*., 2014). Se plantea la hipótesis que la comunidad o especie de quetognatos con mayor riqueza serán las que tengan mayores valores de los parámetros ecológicos del parasitismo (abundancia, prevalencia e intensidad) en comparación con las especies de quetognatos poco diversas, frecuentes y abundantes en cada región de estudio.

4.3. Hipótesis en función de la variabilidad ambiental.

A pesar de que los quetognatos se distribuyen en regiones costeras y océanicas del mundo, su distribución y abundancia usualmente es modulada por las condiciones ambientales que posiblemente también influencian la prevalencia e intensidad de sus parásitos (Mouritsen & Poulin, 2002; Poulin, 2006). El Golfo de California y el Pacífico Oriental Tropical Mexicano son regiones influenciadas por una pronunciada y contrastante variabilidad estacional que genera condiciones ambientales que modifican la distribución y abundancia de una amplia variedad de especies de zooplancton y necton (Hidalgo-González & Álvarez-Borrego, 2004; Sánchez-Velasco *et al*., 2009; Ambriz-Arreola *et al*., 2012). Se plantea la hipótesis que los cambios en las condiciones ambientales ocasionadas por eventos como El Niño (conocido por disminuir la productividad y abundancia de especies del zooplancton del ecosistema) disminuirá la abundancia y prevalencia de los parásitos tróficamente transmitidos independientemente si es un habitat costero u oceánico.

5. OBJETIVOS

5.1. General

Investigar la diversidad, distribución y abundancia de la comunidad de quetognatos y sus parásitos en relación con los parámetros ecológicos del parasitismo (abundancia, prevalencia e intensidad) considerando la variabilidad de las condiciones

hidrográficas registradas en el Golfo de California y Pacífico Oriental Tropical Mexicano.

5.2. Particulares

5.2.1. Determinar los cambios estacionales e interanuales de los parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Central Mexicano.

5.2.2. Describir la caracterización ecológica de la distribución y abundancia de los parásitos en quetognatos de la parte central del Golfo de California.

5.2.3. Determinar los posibles efectos histopatológicos de los parásitos más abundantes en los quetognatos del Golfo de California.

6. MATERIAL Y MÉTODOS

6.1. Parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Oriental Tropical Mexicano (POTM)

6.1.1. Área de estudio y trabajo de campo

La costa continental del Pacífico Central Mexicano fue muestreada en dos transectos paralelos que cubrieron un área aproximada de 33 km^2 localizada a lo largo de la costa de Jalisco y Colima, México (**Fig. 1**). Doce estaciones oceanográficas fueron muestreadas durante la noche (20:00−07:00 h) en 26 cruceros oceanográficos mensuales llevados acabo entre Enero 1996 y Diciembre 1998. Esta serie de tiempo tuvo algunos meses sin muestreos en 1996 (Agosto y Septiembre), 1997 (Abril, Mayo, Junio, Octubre y Noviembre) y 1998 (Febrero, Octubre y Noviembre) debido a las condiciones climáticas (temporada de huracanes) o a otros problemas logísticos. Los perfiles verticales de temperatura (°C) y salinidad fueron registrados en cada estación oceanográfica usando un CTD SeaBird (SB09) (registrando aproximadamente a los 10 m por encima del fondo marino <100 m a la superfice del mar).

La serie de tiempo mensual zooplanctónica fue previamente analizada para investigar la variabilidad temporal de la abundancia de las larvas de peces, eufaúsidos,

anfipódos y copépodos (Franco-Gordo *et al*., 2002, 2003, 2004; Ambriz-Arreola *et al*., 2012; Gasca *et al*., 2012; Kozak *et al*., 2014) por lo que la en el presente trabajo se presenta una metodología resumida.

Ambriz-Arreola *et al*. (2012) definieron tres periodos hidroclimáticos estacionales en el Pacífico Central Mexicano con base en las propiedades termo-halinas registradas en la columna de agua durante la serie de tiempo (1996–1998): periodo mezclado (Feb-May), semi-mezclado (transicional, Dic-Ene y Jun) y estratificado (Jul-Nov). Estos autores también delimitaron el calentamiento anómalo de la influencia del evento de El Niño 1997-1998 que ocurrió entre Mayo 1997 y Mayo 1998. La asociación de especies de la abundancia de los quetognatos, quetognatos parasitados y parásitos fue explorada en función del promedio mensual (n= 3−12 estaciones por mes de muestreo) de cinco variables ambientales: 1) Indice multivariado ENSO (MEI, https://www.esrl.noaa.gov/psd/enso/mei/); 2) Indice de la Oscilación del Sur (SOI, https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/soi/); 3) Indice de surgencia costera diaria calculada cada día del muestreo de zooplancton y 8 días antes del muestro zooplanctónico (Coastal Upwelling Index, CUI, https://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling/NA/data_download.html); 4) la profundidad de la capa de mezcla (MLD) que comprende la capa de la columna de agua entre la superficie y el límite superior de la termoclina y 5) el índice de estratificación termal (TSI) como fue previamente definido por Ambriz-Arreola *et al.* (2012). Las condiciones oceanográficas y climáticas que ocurrieron durante El Niño 1997–1998 han sido previamente estudiadas en la región del noreste de México (Lavaniegos *et al*., 2002, 2006; Palma & Aravena 2002; Naranjo 2009; Godínez *et al*., 2010; Ambriz-Arreola *et al*., 2012).

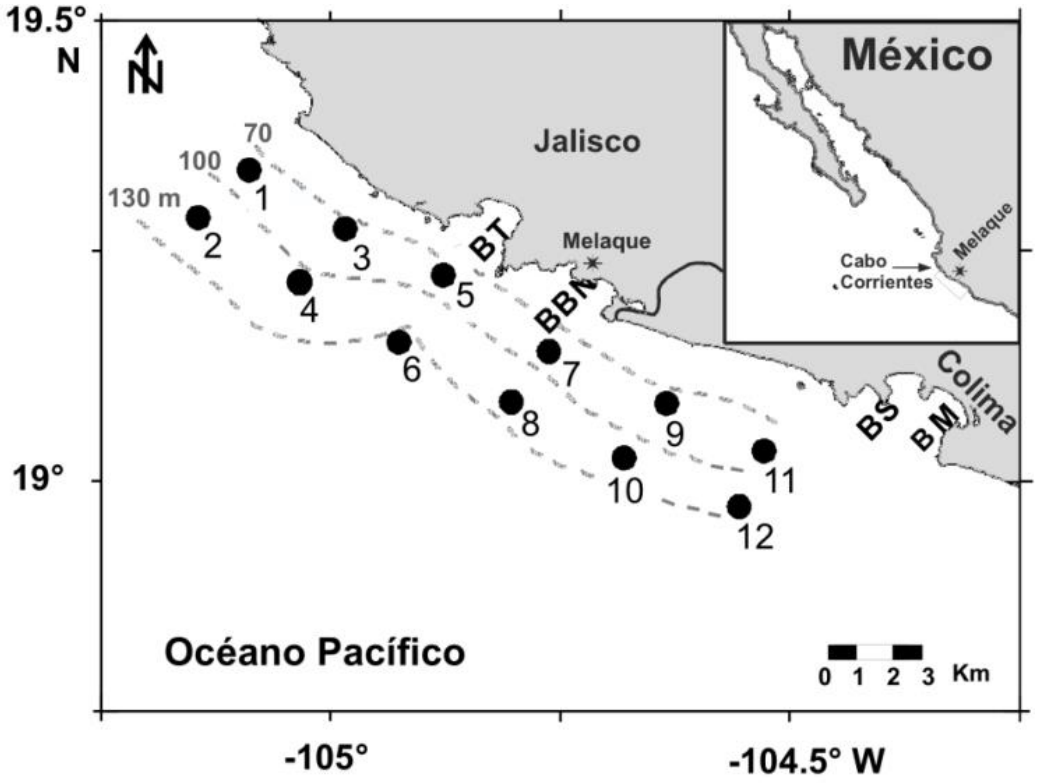

Figura 1. Área de estudio mostrando la localización de las 12 estaciones oceanográficas recolectadas mensualmente durante 1996−1998 a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. (BT= Bahía Tenacatitla, BBN= Bahía Barra de Navidad, BS= Bahía Santiago, BM= Bahía Manzanillo).

Un total de 146 muestras de zooplancon fueron colectadas con una red Bongo estándar (61 cm de diámetro de la boca y 505 µm de luz de malla) realizando arrastres oblicuos a una velocidad <0.5 m s^{-1} a 10 m por encima del fondo marino hasta superficie. Se utilizó un flujómetro digital calibrado (modelo General Oceanics 2030R6, Miami, EUA) fijado en la boca de cada una de las dos redes para estimar el volumen de agua filtrada y estimar la abundancia estandarizada de quetognatos y parásitos (ind./1000 m^3 en el caso de acantocefálos y ind./m^3 en el caso de los cambios estaciones de el resto de los parásitos) (Smith & Richardson, 1979). Cada muestra de zooplancton fue preservada en 4% de formaldehído saturado con borato de sodio.

6.1.2. Identificación de quetognatos y procedimientos parasitológicos

Todos los especímenes de quetognatos fueron separados de las muestras de zooplancton. Las especies de quetognatos fueron identificadas usando claves

taxonómicas estándar (Alvariño 1963, 1965b; Bieri 1991a,b) y contabilizadas para estimar la abundancia específica. Los quetognatos fueron observados con un microscopio estereoscopio (Carl Zeiss SV11) para buscar alguno de los 13 tipos de patógenos, epibiontes, parásitos y microdepredadores conocidos en quetognatos (Lozano-Cobo *et al*., 2017a,b). Debido a que las muestras de zooplancton fueron fijadas en formalina (4%), los quetognatos parasitados fueron transferidos a etanol al 96% y expuestos a una deshidratación gradual de etanol (96° a 30°) para poder eliminar la formalina de los tejidos. Posteriormente se deshidrataron (30° a 96°) para ser teñidos con la tinción Tricrómica de Gomori y colocados en aceite aclarante de clavo hasta obtener su transparentación y montados con resina sintética (en 60% Xileno) en preparaciones permanentes para su observación en un microscopio compuesto (Leica DMLB, Leica Microsystems, Wetzlar, Alemania). Todos los parásitos y quetognatos parasitados fueron medidos morfométricamente (longitud total y ancho) en un microscopio estereoscopio (Carl Zeiss Discovery) equipado con un ocular micrométrico calibrado (precisión de 0.01 mm). Las medidas morfométricas de los acantocéfalos son expresadas en micrómetros (µm) y para quetognatos en milímetros (mm).

El estadio de desarrollo gonadal (EDG) de cada quetognato (parasitado exclusivamente con acantocefálos) fue clasificado siguiendo los cuatro estadios de desarrollo gonadal propuesto por Alvariño (1963) y Ghirardelli (1968).

6.1.3. Identificación de parásitos de quetognatos

Los parásitos de quetognatos (Digenea, Cestoda y Nematoda) fueron identificados usando claves taxonómicas especializadas para parásitos adultos (Yamaguti 1959, 1961, 1971; Chabaud, 1975; Khalil *et al*., 1994; Gibson *et al*., 2002; Jones *et al*., 2005; Rhode, 2005; Bray *et al*., 2008). Los parásitos acantocéfalos (observados en estadios larvales) fueron identificados usando claves taxonómicas especializadas (Delaymure, 1955; Petrochenko, 1958; Yamaguti, 1963; Amin, 1998). También se utilizó la información taxonómica de los estudios previos de parásitos en quetognatos de diferentes regiones del mundo (Dollfus, 1960; Shimazu, 1978; Pierrot-Bults, 1990; Nagasawa, 1991; Gómez del Prado-Rosas *et al*., 1999a,b, 2000, 2002,

2005, 2007; Ohtsuka *et al*., 2004; Øresland & Bray, 2005; Daponte *et al*., 2008; Lozano-Cobo *et al*., 2012, 2017a,b). Los quetognatos parasitados y sus parásitos fueron fotografiados con una cámara digital (Canon Power Shot A2500). Debido a que todas las muestras de zooplancton colectadas durante 1996−1998 fueron preservadas en formaldehído al 4% no fue posible realizar un análisis molecular de los quetognatos y sus parásitos.

6.1.4. Observaciones en Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de los parásitos de quetognatos

Las características morfológicas externas de dos o tres especímenes de los taxa de parásitos más abundantes fueron observadas con un Microscopio Electrónido de Barrido (MEB) en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste en La Paz,B.C.S. Cada especímen de parásito fue gradualmente deshidratado en una serie de concentraciones de etanol (70, 80, 96%) y secados por punto crítico con CO_2 (Polaron E3000). Posteriormente los especímenes fueron recubiertos con iones de oro (Polaron E5100) y observados usando un MEB (Hitachi S−3000N) a 20 kv. Todas las imágenes digitales fueron editadas usando el Software Photoshop para ajustes de contraste y brillo y se le adicionó su respectiva escala (µm). En el caso de los cistacantos de *Corynosoma* sp. fueron seleccionados los cuatro especímenes de mayor tamaño corporalpra observarlos e MEB.

6.1.5. Abundancia, prevalencia e intensidad media de los parásitos de quetognatos

Los estudios parasitológicos del zooplancton raramente estiman la abundancia total de los hospederos y de los hospederos parasitados (Morales-Ávila et al. 2015). Esto es relativamente dificil de estimar debido a que es no es usual analizar cada espécimen colectado en cada muestra del zooplancton (por ejemplo todos los quetognatos de cada muestra de zooplancton) y debido a que algunas especies de parásitos tienen intensidades >1. Estos dos factores complican la estimación de la densidad poblacional de los hospederos parasitados por unidad de área o volumen.

La abundancia total de cada especie de quetognato y de cada especie de quetognato parasitado (por tipo de parásito) fue estandarizada a número de individuos por metro cúbico (ind./m^3) siguiendo el criterio estándar para estimar la abundancia de zooplancton (Smith & Richardson, 1979). El promedio y la desviación estándar de la abundancia fue calculado por mes (usando las 12 estaciones oceanográficas muestreadas como réplicas) y por año (usando el promedio de los 12 meses) para comparar la abundancia promedio temporal a lo largo de toda la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998). El promedio de la abundancia de quetognatos parasitados fue estimada de acuerdo al criterio explicado y usado en Morales-Ávila *et al*. (2015) y Lozano-Cobo *et al*. (2017a,b).

La prevalencia (porcentaje de quetognatos parasitados por especie del total de cada especie de quetognatos encontrados en las muestras zooplanctónicas) e intensidad media (número de parásitos del mismo tipo en cada espécimen de quetognato parasitado) fueron estimados siguiendo los criterios de Bush *et al*. (1997). La prevalencia de todos los quetognatos parasitados fue promediada por mes (usando las 12 estaciones como réplicas) y por año para mostar la variación estacional e interanual a lo largo de la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998).

6.1.6. Reducción de los datos y métodos estadísticos

La asociación temporal de la abundancia de los quetognatos (todas las especies), quetognatos parasitados y parásitos fue analizada en función de las condiciones ambientales usando métodos estadísticos no paramétricos. Se crearon dos matrices distintas de abundancia que incluyen: 1) las nueve especies de quetognatos registradas en este estudio (en columnas) y los 25 meses muestreados (en renglones), y 2) las siete especies de quetognatos parasitadas con los siete tipos de parásitos (en columnas) y los 22 meses muestreados en los que se observaron cualquier tipo de parásito (en hileras). Cada matriz de abundancia estandarizada fue comparada con su respectiva matriz ambiental que incluyeron las siguientes variables oceanográficas: Indice de Estratificación Termal (IET), temperatura a 10 m de profundidad (T10m), salinidad a 10 m de profundidad (10Sm), profundidad de la capa de mezcla (PCM), índice de surgencia costera diaria calculado el día del muestreo

zooplanctónico (ISCm) y ocho días antes cada muestreo (8-ISC) definidos por Ambriz-Arreola *et al*. (2012). Las dos matrices ambientales incluyeron tres variables categóricas temporales: 1) periodo de mezcla (Feb−May), semi-mezclado (Dic−Ene y Jun), estatrificado (Jul−Nov), y El Niño 1997−1998 (May 1997−May 1998) que fueron definidos por Ambriz-Arreola *et al*. (2012); 2) periodo antes (Ene 1996−Abril 1997) y después (Jun−Dic 1998) de El Niño 1997−1998; y 3) años 1996, 1997 y 1998. Todas las abundancias estandarizadas (ind./m^3) fueron transformadas a log (x+1) para disminuir la variancia de los datos (McCune *et al*., 2002). La abundancia y riqueza de especies del total de quetognatos, quetognatos parasitados y tipos de parásitos fueron gráficados por estación de muestreo en cada mes muestreado a lo largo de la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) usando el software Golden Surfer (V12).

Se realizó un análisis de agrupamiento de dos vías (usando la medida de la distancia de Sorensen y el método de unión flexible beta $\beta = 0.25$) para segregar las unidades de zooplancton muestreadas con base en las similitudes del promedio mensual de la abundancia de las especies de quetognatos y parásitos por periodos (Field *et al*., 1982; McCune *et al*., 2002). Se usó la técnica de ordenamiento de Escalamiento No-Métrico Multidimensional (ENMM) para comparar la distribución y abundancia de las especies de quetognatos, quetognatos parasitados y tipos de parásitos en función de las variables ambientales. El ENMM muestra una gráfica de ordenación bi-plot de las unidades de muestreo mensuales y la abundancia total de quetonatos y abundancia de quetognatos parasitados por tipos de parásitos. El tamaño de los vectores de las variables ambientales representa la contribución relativa observada del total de la variancia mostrando la dirección de los gradientes ambientales (Ter Braak, 1986). Se realizó un análisis de Procedimiento de Permutaciones de Multi-Respuesta (PPMR) para probar si existen diferencias estadísticas significativas de la abundancia entre los grupos mensuales muestreados definidos por el análisis de cluster de dos vías mencionado previamente. Se realizó un análisis de indicador de especies para identificar cual de las especies de quetognatos y de parásitos fueron fieles indicadores para cada grupo de meses (periodos climáticos) identificados con el ENMM. El método indicador de especies estima la fidelidad de la aparición de una especie dentro de un grupo particular de meses de

muestreo de la serie de tiempo definida por alguna hipotésis nula. Los mayores valores del análisis indicador de especies de cada especie fueron probados estadísticamente usando la técnica de asignación de Monte Carlo (Dufrene & Legendre, 1997; McCune *et al*., 2002). El rango de valores del indicador de especies va de cero (sin indicación) a 100% (indicación perfecta). La indicación perfecta significa que la presencia de una especie en particular o tipo de parásito indica a un grupo ambiental mensual en particular sin error. Debido a que todos los análisis estadísticos son pruebas no paramétricas, no fue necesario asumir que las abundancias y variables ambientales estaban distribuidas normalmente (McCune *et al*., 2002). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando el software de Análisis Multivariados de datos ecológicos PC-ORD 6.0 (McCune *et al*., 2002) (MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, E.U.A.).

6.2. Parásitos de quetognatos del Golfo de California

En el presente trabajo se realizo un esfuerzo de muestreo de seis cruceros oceanográficos a bordo del B/O El PUMA (UNAM) en la parte central y norte del Golfo de California (Noviembre 2011, Agosto 2012, Junio 2013, Febrero 2014, Junio 2016 y Junio 2017) (**Fig. 2A-G)**.

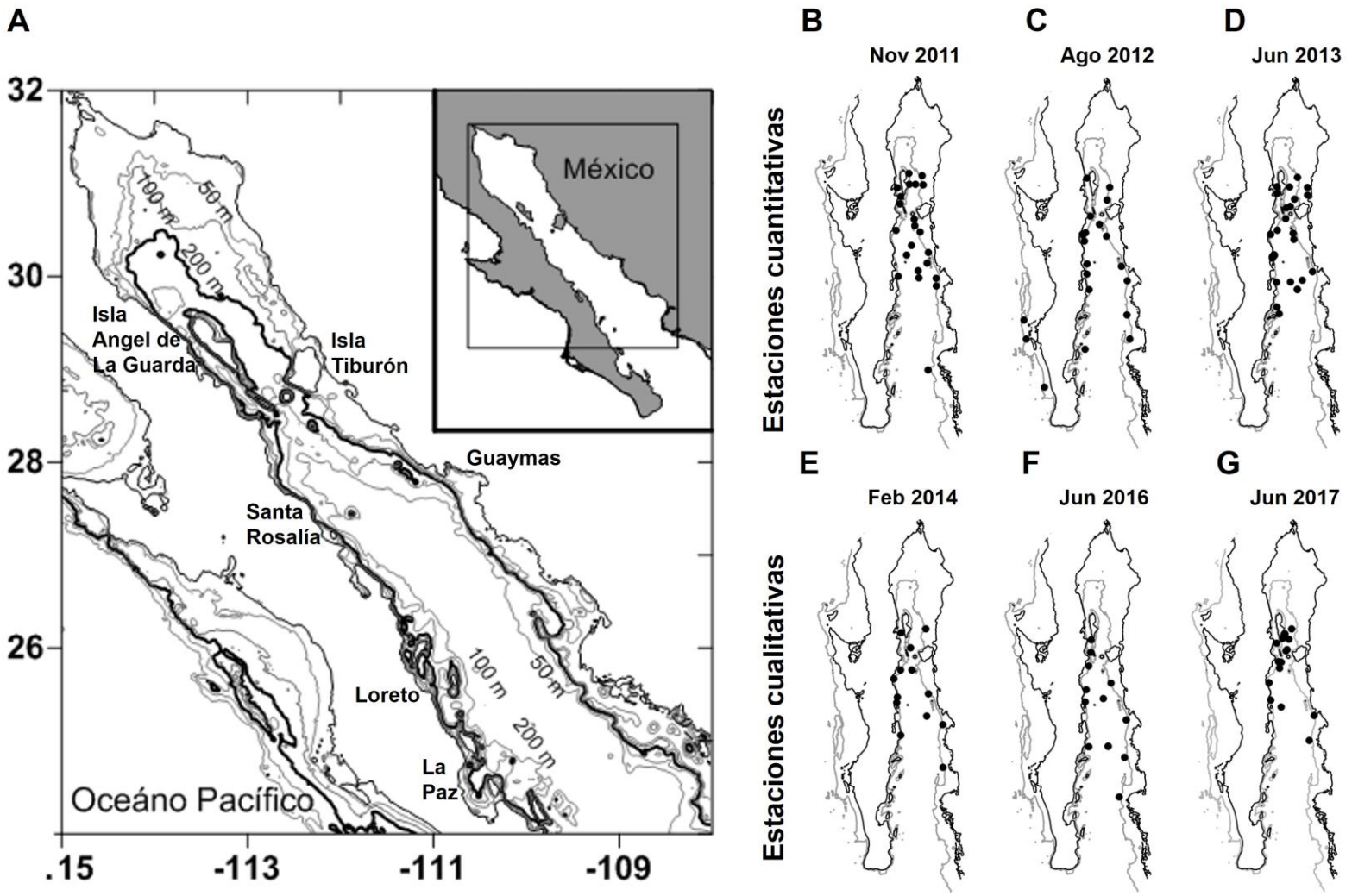

Figura 2. Mapas de localización de las estaciones oceanográficas donde se realizaron muestreos estacionales cuantitativos (B-D) y cualitativos (E-G) de quetognatos, quetognatos parasitados y sus parásitos en el Golfo de California.

6.2.1. Imágenes de satélite de la temperatura superficial del mar y de la concentración de Clorofila-*a*

Se obtuvieron imágenes de satélite de la tempetarura superficial (TSM) del mar mensual y de la concentración de clorofila-*a* (Cl-a) (mg m^{-3}) mensual del MODIS-Terra (Moderate Resolution Imaging Spectro Radiometer) con una resolución espacial de 4 km (http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/MODIST/) abarcando el periodo de cada crucero oceanográfico muestreado (Nov 2011, Ago 2012, Jun 2013, Feb 2014, Jun 2016 y Jun 2017). Los datos de TSM y Cl-a de satélite fueron representadas en mapas de distribución por crucero oceanográfico usando el programa Golden Surfer (V12) con método de interpolación Kriding.

6.2.2. Método de muestreo cuantitativo del zooplancton en el Golfo de California

Las muestras de zooplancton cuantitativas fueron recolectadas durante tres cruceros oceanográficos estacionales a bordo del B/O El Puma (UNAM) realizados en la parte central y norte del Golfo de California durante un periodo de transición cálido-frío (Noviembre 2011 con 33 estaciones de muestreo) (**Fig. 2B**), un periodo cálido (Agosto 2012 con 23 estaciones de muestreo) (**Fig. 2C**) y un periodo de transición frío-cálido (Junio 2013 con 33 estaciones de muestreo) (**Fig. 2D**).

Los muestreos se realizaron durante el día y la noche mediante arrastres oblicuos usando una red tipo Bongo (de 0.60 m diámetro de boca y 3 m de longitud) con luz de malla de 333 µm (muestra zooplanctónica preservada en formol al 4% neutralizado con borato de sodio) y 505 µm (muestras preservadas con etanol no desnaturalizado al 96%); cada red equipadas con un flujómetro digital (General Oceanics) para estimar el volumen de agua filtrada (Kramer *et al*., 1972; Smith & Richardson, 1979). Las muestras fueron etiquetadas y registradas en bitácoras de campo. Los perfiles de temperatura, densidad y salinidad fueron registrados mediante un CTD (Seabird SB09) y las concentraciones de oxígeno disuelto fueron registradas con un oxímetro SeaLab en lances enviados a 200 m de profundidad en zonas profundas (>200 m de profundidad del fondo marino) y en regiones someras (< 200 m) el CTD se envió a 50 m arriba del fondo.

Se realizaron alícuotas de 30 mL de la totalidad de cada muestra de la malla de 505 µm con una jeringa tipo Stempel de 10 mL. Esto se realizó con la finalidad de obtener

una submuestra cuantitativa de cada estación de muestreo. Aquellas estaciones en las que el biovolumen fue menor a la biomasa promedio de todas las muestras de cada crucero se separaron los quetognatos en su totalidad. De la alícuota se separaron y contaron en su totalidad los quetognatos y quetognatos parasitados.

6.2.3. Método de muestreo cualitativo del análisis de organismos vivos

En los tres pimeros cruceros se ha podido analizar la abundancia estandarizada de los quetognatos (ind./m^3) y sus parásitos para un análisis geográfico y temporal a partir de muestreos de la red Bongo (**Fig. 2B-D**). En los últimos tres cruceros oceanográficos aunque también se realizaron muestreos de zooplancton con la misma metodología cuantitativa (ya separass pero aun no analizados los quetognatos de estos cruceros), adicionalmente se hicieron observaciones de parásitos y quetognatos *in vivo* recolectadas con una red de diseño distinto (**Fig. 2E-G**).

Estas observaciones *in vivo* se realizaron durante el periodo climático frío (Febrero 2014, 14 estaciones) (**Fig. 2E**) y dos periodos transicionales frio-cálido (Junio 2016 con 13 estaciones y Junio 2017 con 15 estaciones) (**2F-G**) (**Tabla 4**). Los muestreos se realizaron durante la noche (entre las 22:00 y las 02:00 hrs) para la observación de organismos zooplanctónicos vivos usando una red de 1 m de diámetro de la boca y luz de malla de 250 µm, con un copo cerrado de 21 cm de diámetro y 71 cm de largo. La red de zooplancton (apodada la “red viva”) fue arrastrada a la deriva del barco durante 10 minutos a una profundidad entre los 100 y los 10 metros para evitar daños del zooplancton durante el arrastre. La profundidad de muestreo se decidió con base en observaciones hidroacústicas realizadas con ecosondas de tres longitudes de frecuencia (38, 70, 120 kHz) marca Simrad que detectaban la capa de dispersión profunda. La red siempre se intentó enviar a la profundidad de máxima densidad de organismos detectados en tiempo real en la columna de agua en forma de capa de dispersión profunda. Cada muestra de zooplancton vivo se vació en una hielera con el agua contenida en el copo de la red de un volumen de 9 L. Debido a que estas muestras no son cuantitativas (sin flujometro que permita estimar el volumen de agua filtrada) los especímenes de quetognatos parasitados se utilizaron para análisis histológicos,

moleculares (COI), taxonomía morfológica mediante óptica y microscopía electrónica de barrido por lo que fueron preservadas con distitas metodologías y distintos fijadores.

Las muestras de zooplancton fueron observadas en *vivo* a bordo del barco usando dos estereoscopios Carl Zeiss (Stemi modelo SV11 y Stemi 580 con aumentos desde 0.6 a 6.6x) para detectar parásitos en los grupos de zooplancton y en las poblaciones de quetognatos. Cada especie distinta de quetognato parasitado y parásito fue fotografiada y videograbada con una cámara digital Canon (modelo G11) fijado al ocular del estereoscopio Carl Zeiss. El análisis de los quetognatos y parásitos se realizaron siguiendo la metodología descrita en los parásitos de quetognatos del POTM (Lozano-Coo *et al*., 2017a).

6.2.4. Identificación morfológica de quetognatos y parásitos

La metodología que se utilizó para estimar la abundancia total de cada especie de quetognato (parasitado o no parasitado) a número de individuos por metro cúbico (ind./m^3). Los parámetros ecológicos del parasitismo (abundancia, prevalencia e intensidad), las identificaciones morfológicas de los quetognatos y parásitos se realizaron siguiendo el critero descrito en los quetognatos y parásitos del Pacífico Oriental Tropical Mexicano (POTM). Las características morfológicas externas de dos o tres especímenes de los taxa de parásitos más abundantes fueron observadas con un Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) siguiendo la metodología descrita en la sección de parásitos del POTM.

6.2.5. Análisis molecular de los parásitos y quetognatos

De los muestreos zooplanctónicos con red viva y red bongo realizados en el Golfo de California (cruceros CAPEGOLCA) se seleccionaron quetognatos parasitados (**Tabla 5**) preservandolos en alcohol no desnaturalizado al 96%. Se realizaron estudios moleculares del gen COI (*cox* 1) siguiendo las técnicas Hot-shot (Truett *et al*., 2000) (analizando quetognato y parásito juntos) y de Columnas (Ivanova *et al*., 2006) (extrayendo al parásito del quetognato) descritas en Bold Systems (www.boldsystems.org). Se utilizaron los primers JBR3F (TTTTTTGGGCATCCTGAGGTTTAT) y JBR3R (CAACAAATCATGATGCAAAAGG)

utilizados previamente en platelmintos parásitos de peces marinos del Océano Pacífico y Atlántico (Mladineo *et al*., 2010; Ahuir-Baraja *et al*., 2015). Los PCR se realizaron con un termociclador Eperdorf Mastercycler Pro con los siguientes ciclos: para los primers Folmer se hicieron a 96°C por tres minutos, cinco ciclos a 94°C por 30 s, 45°C 40 s, y 72°C por 1 min, seguido de 35 ciclos a 94°C por 30 s, 51°C por 40 s, y 72°C por un minuto segudo de un ultimo ciclo de 72°C por cinco minutos. Para los primers COI específicos de helmintos tremátodos parásitos de quetognatos se hicieron a 96°C por 3 minutos, 35 ciclos a 94°C por 30 s, 56°C 90 s, y 72°C 90 s, seguido por un último ciclo de 72°C por cinco minutos. Las secuencias genéticas obtenidas fueron analizadas y editadas con el software DNA Baser v4.36.0. Se consultó la disponibilidad de secuencias depositadas en la base de datos de Genbank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) y de Bold Systems (www.boldsystems.org) para comparar las secuencias obtenidas con las previamente publicadas para cada tipo de parásito registrando el porcentaje de similtud de las secuencias de buena calidad.

6.3. Histopatología de los quetognatos parasitados del Golfo de California

Cada quetognato parasitado seleccionado para estudios histopatológicos (**Tabla 6**) fue colocado de manera individual en canastillas blancas específicas para fijación de tejido y fijados en solución Davidson manteniéndolos en refrigeración durante 24 hrs. Posteriormente fueron transferidos en alcohol etílico no desnauralizado al 96% y puestos en refrigeración durante 24 hrs. Se realizó un segundo recambio de alcohol al 96% y se mantuvo en refrigeración hasta su transportación al laboratorio de Histología e Histoquímica (CLAVE LAN I.08) del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) ubicado en la Ciudad de La paz, B.C.S.

En el laboratorio se siguió el protocolo para el procesamiento de muestras histológicas en Historesina por Microtécnica. Los quetognatos parasitados fueron deshidratados en una serie progresiva de alcohol etílico (70%-100%) considerando una hora por cada recambio de alcohol. Posteriormente a la deshidratación los quetognatos parasitados fueron colocados en infiltración con résina JB4 Plus Solución A agregando peróxido de benzoílo. Se realizaron tres recambios en esta solución y se pusieron en

refrigeración durante 12 hrs para que se polimerice totalmente y se forme el bloque de resina para el corte. Se realizaron cortes longitudinales de 4 µm de grosor con un micrótomo de rotación (Leica RM 2155, Leica Microsystems) y se colocaron en portaobjetos. Después de desparafinar las muestras, éstas se tiñeron con la técnica de Hematoxilina-Eosina (Sheehan & Hrapchak, 1973; Humanson, 1979). Los cortes histológicos se montaron con cubreobjetos y portaobjetos y fueron observados en un microscopio compuesto Leica DLB (4.0-100x de magnifiación). Cada corte histológico donde se observó el parásito fue fotografiado con una cámara digital (Canon Power Shot A2500).

La morfología interna afectada fue comparada con estudios histológicos previos de quetognatos saludables (Alvariño, 1983; Kapp, 1991; Shinn, 1997) particularmente enfocados en los tejidos que rodean a cada tipo de parásito.

Tabla 4. Información de las estaciones oceaográficas y del número de quetognatos que fueron separados durante Febrero 2014, Junio 2016 y Junio 2017 en el Golfo de California.

Fecha	Sec.	Est.	Hora hh:mm	Latitud (N)	Longitud (E)	Profundidad estación	Profundidad arrastre	Tiempo arrastre	Quetognatos parasitados separados (ind.)
05/02/2014	1	E2	Se descompuso el wincher no pudo ser bajada la red viva						
07/02/2014	2	E17	00:04	26°37.27´	119°56.176´	354	20	13	7
07/02/2014	3	E29	23:48	27°36.966´	110°42.382´	31	20	14	2
09/02/2014	4	E37	00:29	28°4.655´	111°35.808´	365	60	16	1
09/02/2014	5	E47	23:40	27°26.707´	112°15.665´	441.65	40	12	1
11/02/2014	6	E61	00:36	27°48.518´	112°40.473´	245.06	49	10	8
11/02/2014	7	E68	23:38	28°8.006´	112°40.457´	130	70	15	1
13/02/2014	8	E77-76	01:43	29°1.017´	113°19.812´	846	50	10	0
14/02/2014	9	E85	00:56	29°32.886´	112°49.544´	113	25	10	0
14/02/2014	10	E92	23:56	28°49.913´	112°50.436´	399	50	13	0
15/02/2014	11	E115	22:44	28°20.139´	112°24.744´	948	70	10	1
17/02/2014	12	E122	00:05	27°18.255´	112°10.74´	197	20	10	8
17/02/2014	13	E128	23:25	26°36.753´	111°30.058´	136	50	10	0
18/02/2014	14	E143	23:44	27°31.548´	111°14.225´	1000	40	12	6
17/06/2016	1	E2	01:50	25°44.008´	109°38.865´	628	25	10	2
18/06/2016	2	E8	02:06	26°45.378´	110°14.08´	941	30	10	19
19/06/2016	3	E12	02:03	27°39.668´	110°52.133´	498	60	10	9
20/06/2016	4	E18	22:03	26°43.146´	110°49.128´	210	30	10	5
22/06/2016	5	E25	23:00	26°43.146´	110°49.128´	1690	30	10	0

22/06/2016	6	E32	23:55	26°21.638´	111°15.837´	399	70	10	0
24/06/2016	7	E44	23:21	27°38.912´	112°20.955´	525	100	10	10
25/06/2016	8	E53	22:53	28°14.948´	112°43.029´	147	60	10	24
25/06/2016	9	E57	21:54	28°54.493´	113°7.844´	503	90	10	0
27/06/2016	10	E65	23:11	28°36.261´	112°55.053´	1100	200	10	13
30/06/2016	11	E79	22:51	27°20.69´	112°9.367´	653	60	10	3
01/07/2016	12	E90	22:30	28°14.982´	111°53.364´	57	40	10	1
02/07/2016	13	E94	23:04	27°44.933´	111°47.433´	1500	100	10	3
08/06/2017	1	E4	00:00	28°48.357´	113°5.993´	1000	50	10	0
08/06/2017	2	E12	21:41	29°1.19´	113°2.508´	139	45	10	1
09/06/2017	3	E11	21:34	29°10.506´	113°4.085´	245	45	10	2
10/06/2017	4	E19	21:49	28°47.614´	112°44.513´	413	50	10	28
11/06/2017	5	E26	23:14	28°26.755´	112°38.682´	420	50	10	23
12/06/2017	6	E29	21:09	28°16.487´	112°34.651´	400	45	10	38
13/06/2017	7	E38	23:10	27°22.092´	112°12.648´	580	50	10	5
14/06/2017	8	E46	22:54	27°23.636´	111°50.489´	1200	50	10	42
15/06/2017	9	E57	22:12	27°47.395´	110°55.007´	164	50	10	25
17/06/2017	10	E65	23:08	29°24.67´	113°0.117´	367	50	10	1
18/06/2017	11	E71	23:01	29°7.285´	112°52.844´	465	50	10	0
19/06/2017	12	E77	22:55	28°50.658´	112°44.279´	404	50	10	8
20/06/2017	13	E89	23:02	28°24.414´	112°43.383´	212	50	10	2
22/06/2017	14	E93	00:10	27°44.72´	112°33.739´	443	50	10	7
23/06/2017	15	E98	00:32	27°7.104´	110°34.822´	865	50	10	13

Tabla 5. Información de las estaciones oceanográficas y del crucero de los quetognatos *Flaccisagitta enflata* parasitados y parásitos del Golfo de California usados en el análisis molecular para el gen mitocondrial (*COI*). Sólo se muestra la información de los parásitos que se lograron amplificar y secuenciar exitosamente (proporción de éxito 11% de amplificación y secuenciación).

Crucero	Estación	Red de muestreo	Fecha dd/mm/aa	Hora hh:mm	Latitud (N)	Longitud (E)	Especie de quetognato	Tipo de parásito	Nombre del parásito
GOLCA XI	E8	Viva	18 Jun 16	02:06	26°43.378´	110°14.08´	*F. enflata*	Digenea	Didymozoidae
GOLCA XI	E8	Viva	18 Jun 16	02:06	26°43.378´	110°14.08´	*F. enflata*	Digenea	Didymozoidae
GOLCA XI	E53	Viva	25 Jun 16	22:53	28°14.948´	112°43.029´	*F. enflata*	Digenea	Didymozoidae
GOLCA XI	E53	Viva	25 Jun 16	22:53	28°14.948´	112°43.029´	*F. enflata*	Digenea	Didymozoidae

Tabla 6. Información de las estaciones oceanográficas en las que fueron seleccionados los epecímenes de quetognatos parasitados para análisis histológico e histoquímico recolectados durante Febrero 2014, Junio 2016 y Junio 2017 en el Golfo de California.

Estación	Red de muestreo	Fecha dd/mm/aa	Hora hh:mm	Latitutd (N)	Longitud (E)	Especies de quetognatos y número de individuos (n)	Nombre de los parásitos y número de individuos (n)
E17	Viva	07 Feb 2014	00:04	26°37.27´	109°56.176´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Didymozoidae (1)
E47	Viva	09 Feb 2014	23:40	27°26.707´	112°15.665´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Ciliado (1)
E61	Viva	10 Feb 2014	00:36	27°48.518´	112°40.473´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Ciliado (1)
E8	Viva	18 Jun 2016	02:06	26°45.37´	110°14.08´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Didymozoidae (3)
E12	Viva	19 Jun 2016	02:03	27°39.668´	110°52.133´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Didymozoidae (1)

							Copépodo con ciliados (1)
E18	Viva	20 Jun 2016	22:03	26°43.146´	110°49.128´	*Flaccisagitta hexaptera* (1)	Didymozoidae (2)
						Flaccisagitta enflata (1)	
E39	Bongo	23 Jun 2016	23:06	27°0.899´	111°47.479´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Didymozoidae (1)
E44	Viva	24 Jun 2016	23:21	27°38.912´	112°20.955´	*Flaccisagitta hexaptera* (2)	Didymozoidae (4)
						Flaccisagitta enflata (2)	
E74	Bongo	29 Jun 2016	22:48	28°4.684´	112°10.799´	*Flaccisagitta enflata* (3)	Ciliado (1)
							Didymozoidae (3)
E79	Viva	30 Jun 2016	22:51	27°20.69´	112°9.367´	*Flaccisagitta enflata* (3)	Ciliado (4)
							Didymozoidae (3)
E90	Viva	01 Jul 2016	22:30	28°14.982´	111°53.364´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Ciliado (1)
							Didymozoidae (1)
							Copépodo con ciliados (1)
E93	Bongo	02 Jul 2016	14:47	28°25.078´	112°22.721´	*Flaccisagitta enflata* (2)	Ciliado (1)
							Didymozoidae (3)
E94	Viva	02 Jul 2016	23:04	27°44.933´	111°47.433´	*Flaccisagitta enflata* (3)	Didymozoidae (6)
E26	Viva	11 Jun 2017	23:14	28°755´	112°38.682´	*Flaccisagitta hexaptera* (1)	Didymozoidae (1)
E29	Viva	12 Jun 2017	21:09	28°16.487´	112°34.651´	*Flaccisagitta enflata* (2)	Didymozoidae (3)
							Copépodo con ciliados (1)
E38	Viva	13 Jun 2017	23:10	27°22.092´	112°12.648´	*Flaccisagitta hexaptera* (1)	Ciliados (2)
E46	Viva	14 Jun 2017	22:54	27°23.636´	111°50.489´	*Flaccisagitta enflata* (3)	Didymozoidae (4)
							Ciliados (3)
E77	Viva	19 Jun 2017	22:55	28°50.658´	112°44.279´	*Flaccisagitta enflata* (1)	Ciliado (1)
E93	Viva	22 Jun 2017	00:10	27°44.72´	112°33.739´	*Flaccisagitta hexaptera* (1)	Ciliados (2)

7. RESULTADOS

7.1. Cambios estacionales e interanuales de los parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Central Mexicano

7.1.1. Diversidad de parásitos

El componente de la comunidad de parásitos que interactúan con los quetognatos durante la serie de tiempo zooplanctónica 1996−1998 de Cabo Corriente incluyó 28 taxones identificados morfológicamente a diferentes niveles taxonómicos (**Fig 3A-Ae, Tabla 7**). Los quistes, protista sp. 2, el digéneo tipo *Monilicaecum* y el céstodo sp. 2 fueron los parásitos más abundantes en esta región. Todos los platyhelmintos (digéneos y céstodos), nemátodos y acantocefálos fueron encontrados en estadios larvales (**Tabla 7**). Los quistes y los protistas fueron observados en más de un estadio larval interactuando con los quetognatos hospederos. Debido a que la abundancia promedio de cada taxa de parásito fue considerablemente baja, se decidió combinar las abundancias por tipos de parásitos con base en el filum, clase u orden al que pertenecen para inferir los cambios estacionales e interanuales usando los análisis multivariados (**Fig. 6A-H Tabla 8**). Los quistes fueron observados principalmente adheridos a la parte externa del tegumento de quetognatos e infectando el hemocele de la cavidad del tronco, intestino y la cabeza de *Zonosagitta bedoti* (**Fig. 3A-C**). Seis tipos de protistas (apicomplexa y ciliados) fueron encontrados parasitando el intestino y la cavidad del tronco y del septo caudal (**Fig. 3D-I**). Algunos tipos de digéneos larvales fueron encontrados en el intestino, cavidad del tronco y septo caudal de algunas especies de quetognatos: Digenea tipo 1 (**Fig. 3J**); *Cercaria owreae* (**Fig. 3K**), Accacoelidae sp. 1 (**Fig. 3L**); Accacoelidae sp. 2 (**Fig. 3M**); Didymozoidae sp. 1 (**Fig. 3N**); larva tipo *Monilicaecum* (**Fig. 3O**); larva tipo *Paratorticaecum* (**Fig. 3P**); Hemiuridae sp. 1 (**Fig. 3Q**); *Parahemiurus* sp. (**Fig. 3R**); *Brachyphallus* sp. (**Fig. 3S**); y Lepocreadiidae (**Fig. 3T**). Seis tipos de céstodos larvales del orden Tetraphyllidea fueron encontrados en la cavidad del tronco de los quetognatos (**Fig. 3U-Z**). Una larva de nemátodo *Contracaecum* sp. (L3) fue encontrado en la cavidad del tronco (**Fig. 3Ab**) y se encontraron larvas en estadio cistacanto del acantocefálo *Corynosoma* sp.

parasitando tres especies de quetognatos (**Fig. 3Ac**). Dos simbiontes sin identificar fueron encontrados en el intestino y en la cavidad del tronco del cuerpo (**Fig. 3Ad-Ae, Table 8**).

La morfología externa de nueve de los 28 taxones de parásitos mostradas en la **Fig. 3A-Ae**, también fueron observados con el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). Se observaron quistes en distinto estadio de desarrollo ontogénico adheridos como epibiontes en la parte externa del tegumento y en la cabeza de *Zonosagitta bedoti* (**Fig. 4A-E**); el tremátodo digéneo *Cercaria owreae* en posición ventral (**Fig. 4F**) y dorsal (**Fig. 4G**) parasitando la cavidad del tronco de *Flaccisagitta enflata*; el digéneo Accacoelidae sp. 1 en posición ventral que parasita la cavidad del tronco de *F. enflata* (**Fig. 4H**); el digéneo Hemiuridae sp. 1 en posición ventral parasitando la cavidad del septo caudal de *Z. bedoti* (**Fig. 4I-J**); el digéneo hemiúrido *Parahemiurus* sp. en posición ventral parasitando la cavidad del tronco de *F. enflata* (**Fig. 4K**); el digéneo hemiúrido *Brachyphallus* sp. en posición ventral parasitando la cavidad del septo caudal de *Z. bedoti* (**Fig. 4L**); la larva de céstodo del orden Tetraphyllidea sp. 2 parasitando la cavidad del tronco de *Flaccisagitta hexaptera* (**Fig. 4M**); la larva de céstodo de la familia Tetraphyllidea sp. 3 parasitando la cavidad del tronco de *F. enflata* (**Fig. 4N**) y el nemátodo *Contracaecum* sp. (L3) parasitando la cavidad del tronco de *F. enflata* (**Fig. 4O**) mostrando un acercamiento de la región anterior (**Fig. 4P**) y posterior del cuerpo (**Fig. 4Q**). Las imágenes de MEB de los acantocefálos fueron descritas en detalle en Lozano-Cobo *et al*. (2017b).

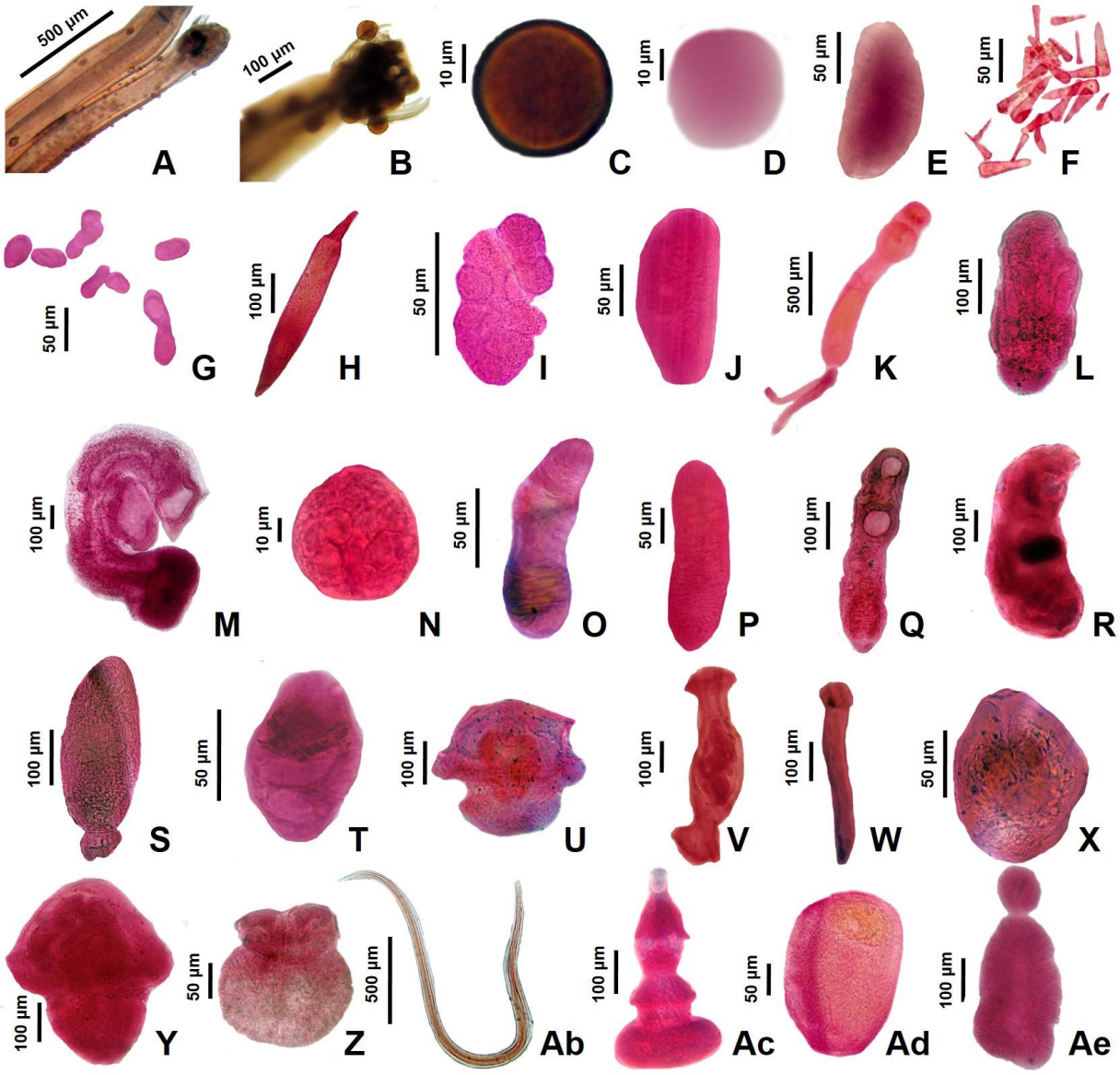

Figura 3. Fotografías de los 26 taxa de parásitos más dos simbiontes no identificados que interactúan con los quetognatos recolectados mensualmente durante la serie de tiempo 1996−1998 a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano (A-C) Quistes sin identificar parasitando a *Zonosagitta bedoti*; (D-I) Protistas (incluyendo ciliados y apicomplexa); (J) Digenea tipo 1; (K) *Cercaria owreae*; (L) Accacoelidae sp. 1; (M) Accacoelidae sp. 2; (N) Didymozoidae sp. 1; (O) Tipo *Monilicaecum*; (P) Tipo *Paratorticaecum*; (Q) Hemiuridae sp. 1; (R) *Parahemiurus* sp.; (S) *Brachyphallus* sp.; (T) Lepocreadiidae sp.; (U-Z) estadios larvales de céstodos del orden Tetraphyllidea; (Ab) nemátodo larval (L3) de *Contracaecum* sp.; (Ac) larva cistacanto del acantocefálo *Corynosoma* sp. y (Ad-Ae) dos simbiontes sin identificar.

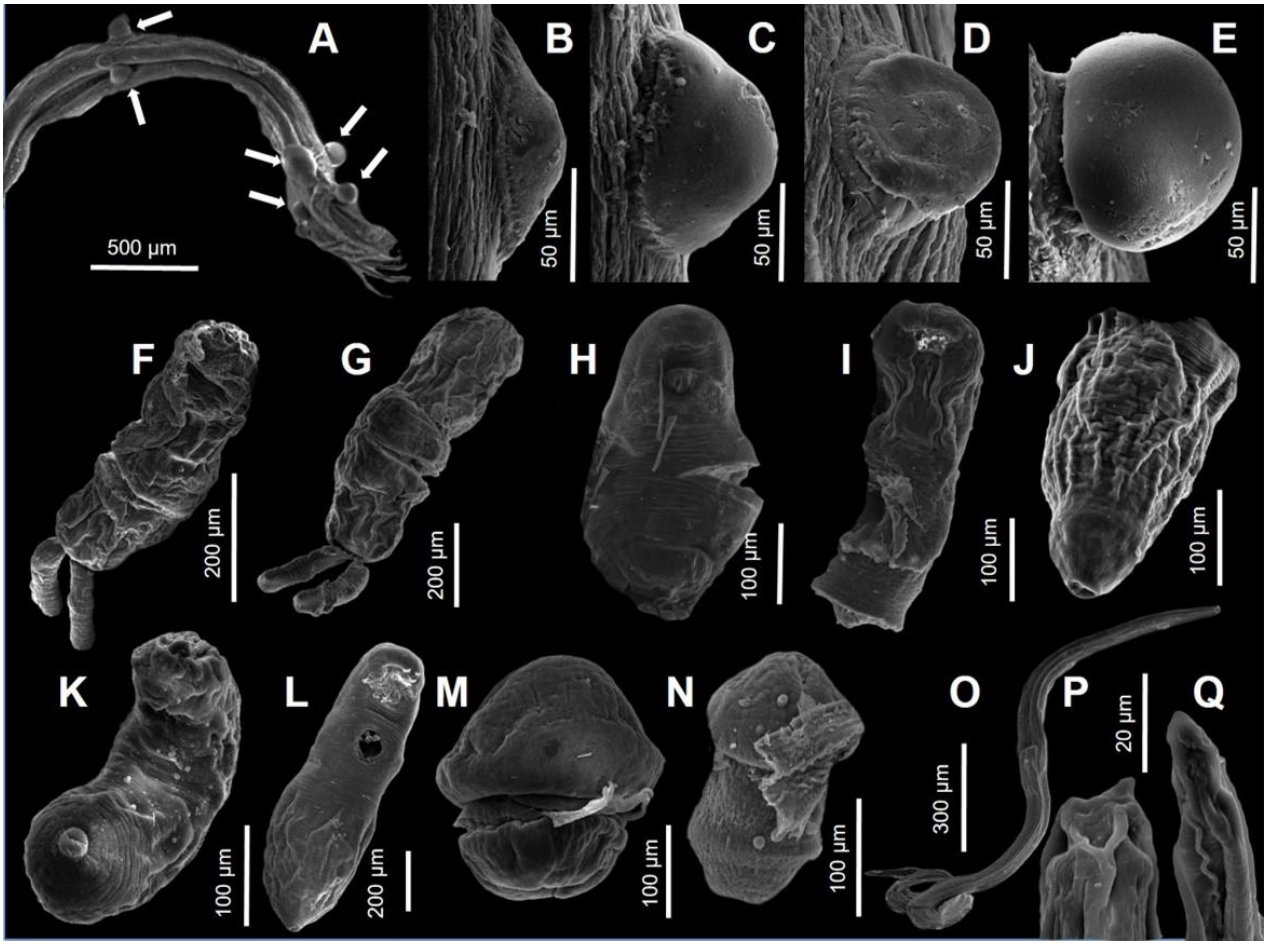

Figura 4. Imágenes de Microscopía Electrónica de Barrido mostrando las estructuras morfológicas externas de nueve de los 28 tipos de parásitos de quetognatos recolectados mensualmente durante la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. (A-E) quistes epibiontes en diferentes estadios de desarrollo infectando al quetognato *Zonosagitta bedoti*; (F-G) digéneo de *Cercaria owreae*; (H) digéneo Accacoelidae sp. 1; (I-J) digéneo Hemiuridae sp. 1.; (K) digéneo *Parahemiurus* sp.; (L) digéneo *Brachyphallus* sp.; (M) céstodo del orden Tetraphyllidea sp. 2; (N) céstodo del orden Tetraphyllidea sp. 3; y (O) nemátodo of *Contracaecum* sp. (L3) y con un acercamiento de la (P) región anterior y (Q) posterior del cuerpo. Escala de las barras = 20−500 µm.

7.1.2. Estructura de la comunidad de los quetognatos y sus parásitos

De un total de 78,154 especímenes de quetognatos analizados durante la serie de tiempo mensual zooplanctónica (1996−1998) del Pacífico Central Mexicano fueron identificados nueve especies de quetognatos (**Tabla 9**). La abundancia promedio combinando todas las especies de quetognatos mostró dos picos de abundacia a lo largo de la serie de tiempo (Ene-Oct 1996 con 40 ind./m^3 y Jul 1997-Mar 1998 con 30 ind./m^3) (**Fig. 5A**). La máxima abundancia de todas las especies de quetognatos se observó en Mayo 1996 incluyendo seis especies de quetognatos identificados (**Fig. 5B**). La prevalencia de los quetognatos parasitados tuvo una tendencia similar a la abundancia a lo largo de la serie de tiempo zooplanctónica (el pico fue observado durante Ene-Jul 1996, así como durante y después del evento de El Niño Jul 1997-Sept 1998). Sin embargo, la abundancia de los quetognatos parasitados fueron aproximadamente 20 veces menor que la abundancia de los quetognatos totales (**Fig. 5A,C**). La prevalencia promedio fue considerablemente mayor durante Ene-Jun 1996 (80%) que durante el resto de la serie de tiempo zooplanctónica (**Fig. 5C**). *Zonosagitta bedoti* (29.7 ind./m^3) y *F. enflata* (22.5 ind./m^3) fueron las especies de quetognatos más abundantes (parasitados y no parasitados) a lo largo de la serie de tiempo 1996−1998 (**Fig. 5D, Fig. 6G-H**).

Todas las especies de quetognatos fueron recolectadas durante los tres años de muestreo excepto *Aidanosagitta neglecta* recolectada únicamente durante Ene-Mar 1996 (**Fig. 6A**), *Mesosagitta minima* (ausente durante 1998) (**Fig. 6B**), y *Serratosagitta pseudoserratodentata* recolectada solamente durante Feb 1996 (esta especie no se presenta en gráfico). Las especies de quetognatos con menores abundancias fueron *A. neglecta*, *M. minima*, *S. pacifica* y *S. pseudoserratodentata* (**Fig. 6A-F, Tabla 11**). Con excepción *A. neglecta* y *S. pseudoserratodentata* todas las especies de quetognatos estuvieron parasitadas por al menos un tipo de parásito (**Fig. 6A-H**). Un total de 777 especímenes de quetognatos fueron observados parasitados por al menos un tipo de parásito. La prevalencia promedio total de todos los quetognatos parasitados fue de 1% (considerando todas las muestras de zooplancton durante 1996−1998) (**Tabla 10**).

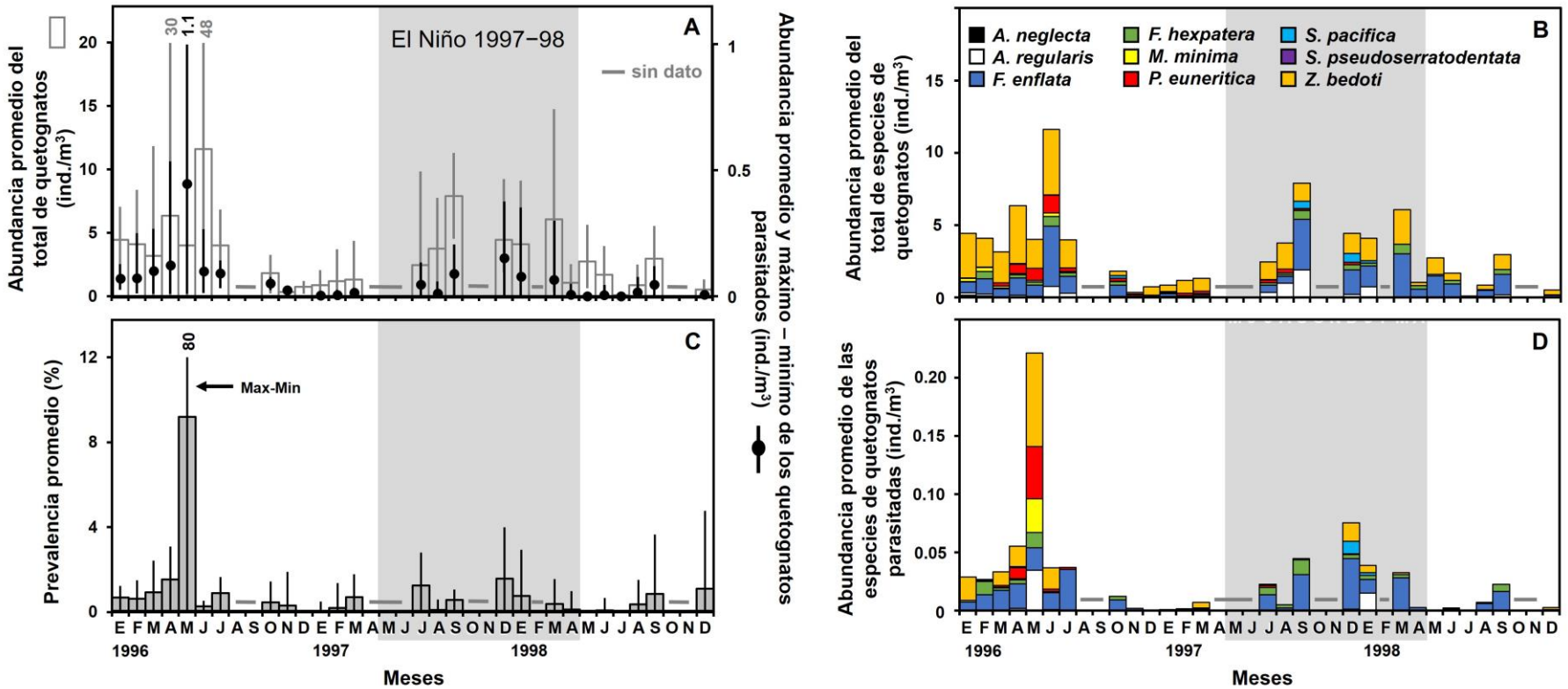

Figura 5. Variabilidad temporal de (A) la abundancia promedio de todas las especies de quetognatos combinadas y de la abundancia promedio y rango máximo y mínimo de los quetognatos parasitados (ind./m^3) y (B) por especies separadas; (C) prevalencia promedio (%) combinando todos los tipos de parásitos de todas las especies de quetognatos parasitadas y (D) abundancia promedio del total de especies de quetognatos parasitadas separadas por especie (ind./m^3) recolectadas mensualmente durante la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano.

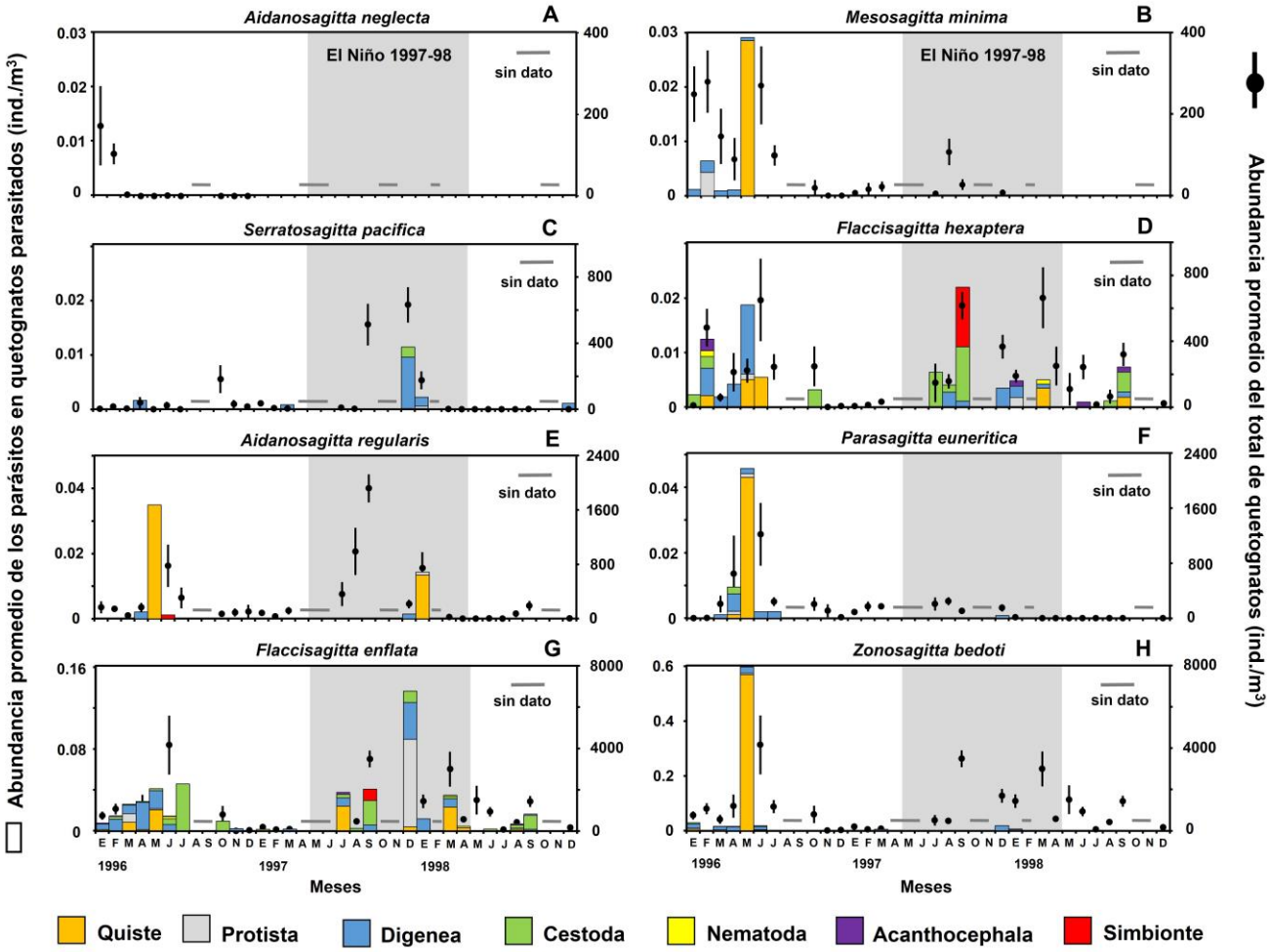

Figura 6. Variabilidad temporal de la abundancia (ind./m^3) de cada tipo de parásito (Quiste, Protista, Digenea, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala y simbiontes sin identificar) parasitando cada especie de quetognato recolectado durante la serie de tiempo mensual zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano: *Serratosagitta pseudoserratodentata* (no presentada en el gráfico) y (A) *Aidanosagitta neglecta* no estuvieron parasitadas; (B) *Mesosagitta minima*; (C) *Serratosagitta pacifica*; (D) *Flaccisagitta hexaptera*; (E) *Aidanosagitta regularis*; (F) *Parasagitta euneritica*; (G) *Flaccisagitta enflata*; y (H) *Zonosagitta bedoti* (las especies están ordenadas de menor a mayor abundancia).

La abundancia de cada tipo de parásito que infecta cada especie de quetognato fue baja y distribuida heterogéneamente dentro de la población de quetognatos. Sin embargo, combinando todas las especies de quetognatos parasitadas por clase, orden o familia taxonómica los parásitos fueron encontrados a lo largo de casi toda la serie de tiempo. La abundancia promedio de los parásitos fue mayor cuando la abundancia promedio del total de cada especie de quetognato fue mayor (**Fig. 6A-H, Tabla 12**). *Flaccisagitta enflata* (1996) y *F. hexaptera* (1996-1997) fueron las únicas especies que interactuaron con todos los tipos de parásitos durante el periodo de estudio (**Tabla 8**). Sin embargo, la abundancia númerica de los tipos de parásitos y de las especies de quetognatos parasitadas varió entre años. Los quistes fueron los más abundantes y prevalentes parasitando a *A. regularis*, *M. minima*, *P. euneritica* y *Z. bedoti* durante 1996 y *A. regularis*, *F. enflata* y *F. hexaptera* durante 1998 (**Fig. 6B-H, Tabla 10**). Los protistas que parasitaron a *F. enflata* fueron los parásitos más abundantes registrados durante 1997. Los céstodos fueron encontrados durante los tres años parasitando cinco especies (*F. enflata*, *F. hexaptera*, *P. euneritica*, *S. pacifica* y *Z. bedoti*). Los acantocefálos fueron encontrados durante los tres años parasitando a *F. enflata*, *F. hexaptera* y *Z. bedoti*. Los nemátodos fueron encontrados parasitando a *F. enflata* y *F. hexaptera* durante 1996 y 1998. Otros simbiontes no identificados se encontraron parasitando a *A. regularis* y *F. enflata* durante 1996 y a *F. enflata* y *F. hexaptera* durante 1996−1997 (**Fig. 6B-H, Tabla 10**).

La variabilidad mensual e interanual de la abundancia promedio de los parásitos mostraron una mayor diversidad entre Ene-Oct 1996 y Jul 1997-Mar 1998 (durante el evento del Niño 1997−1998). Los parásitos más abundantes fueron los quistes y los tremátodos digéneos que se observaron durante Ene-Oct 1996. Los protistas, digéneos y céstodos que se observaron durante Jul-Mar 1998 (**Fig. 6B-H**).

Combinando la abundancia de todas las especies de quetognatos en función de las estaciones y meses de muestreo fueron relativamente altas en las localidades cercanas a la costa (estaciones 3, 5, 7 y 9) durante Abr-Jun 1996 (14.8−47.6 ind./m^3) (**Fig. 7A**). La abundancia de los quetognatos parasitados fue relativamente mayor únicamente en estaciones muestreadas relativamente lejos de la costa (est. 4 y 5) durante May 1996 (0.9−1.1 ind./m^3) (**Fig. 7B**). Las mayores abundancias de parásitos

fueron registradas en la estación cinco durante May 1996 (6.8 ind./m^3) (**Fig. 7C**). La abundancia de los quetognatos y parásitos disminuyó considerablemente después del evento de El Niño 1997-1998 (**Fig. 7A-C**). Sin embargo, la abundancia combinando todas las especies fue significativamente mayor previo a El Niño y durante El Niño (May 1997-May 1998) que durante el periodo post El Niño (Jun-Dic 1998) ($p < 0.01$, prueba de rangos ANOVA Kruskal-Wallis). Combinando la abundancia de todos los tipos de parásitos tuvo un patrón y nivel temporal similar al de la abundancia de los quetognatos parasitados; pero ligeramente modificado debido a la variabilidad introducida por la intensidad >1 de los parásitos (**Fig. 7C**). La estación siete recolectada durante Feb 1996 (riqueza de especies = 8) fue la única estación de muestreo con las ocho especies de quetognatos (**Fig. 7D**). La mayor riqueza de especies de quetognatos fue observada durante Ene-Jul 1996, Ene-Mar y Jul-Dic 1997 (**Fig. 7D**).

La riqueza de especies de quetognatos parasitados en función de las estaciones y meses de muestreo tuvieron los mayores valores durante Ene-Jun 1996 y Jun-Dic 1997, particularmente a lo largo de las estaciones de muestreo más sureñas (**Fig. 7D**). El máximo valor de riqueza de especies de los quetognatos parasitados fueron seis especies observadas en la estación 10 recolectada en Nov 1997 (**Fig. 7E**). Usualmente fueron encontradas uno o dos especies de quetognatos parasitadas por estación de muestreo durante el resto de la serie de tiempo zooplanctónica (**Fig. 7E**). La riqueza de especies de parásitos fue mayor en las estaciones 9 y 11 (Feb 1996), 5 (May 1996), 3 y 5 (Jun 1996), 12 (Dic 1997) y 1 (Ene 1998) (**Fig. 7F**). La distribución de los parásitos fue más heterogénea en espacio que en tiempo y también fue más heterogénea que la distribución de los quetognatos hospederos (**Fig. 7D-F**).

Las mayores abundancias de los quetognatos parasitados y prevalencias fueron registradas durante 1996 y las más bajas durante 1997. Las mayores intensidades promedio fueron registradas durante 1998 (**Tabla 8**). Los quistes, protistas, digéneos y céstodos fueron los parásitos más abundantes y prevalentes que parasitaron a los quetognatos a lo largo de toda la serie de tiempo. Los nemátodos, acantocefálos y otros simbiontes fueron encontrados en considerablemente bajas abundancias y prevalencias. Los protistas fueron los parásitos con las mayores intensidades

promedio registradas en el presente estudio alcanzando sus mayores intensidades durante 1997 (**Tabla 7**).

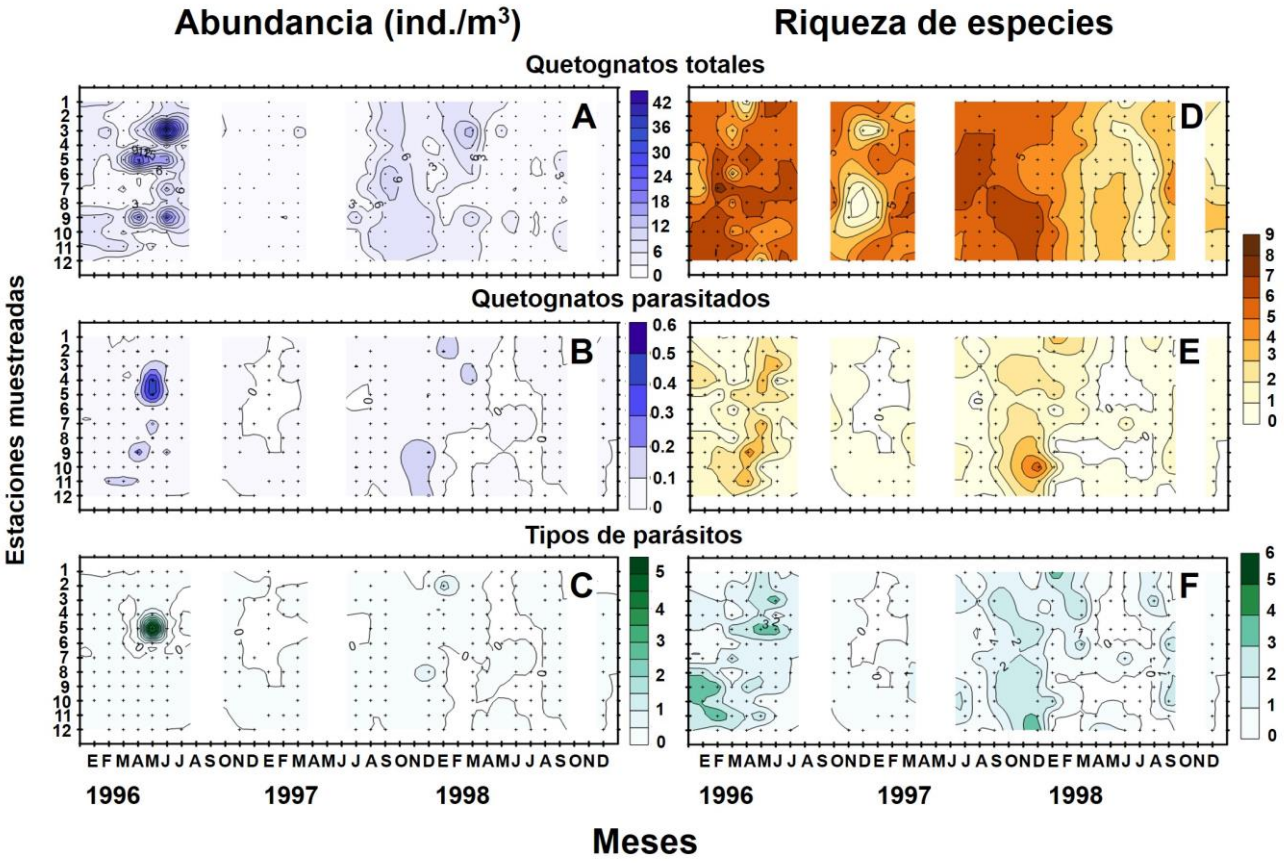

Figura 7. Distribución espacio temporal de (A-C) la abundancia (ind./m^3) y (D-F) riqueza de especies de quetognatos y sus parásitos recolectados durante la serie de tiempo mensual (1996−1998) a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano. Abundancia de todas las especies combinadas de (A) quetognatos, (B) quetognatos parasitados y (C) tipos de parásitos. Riqueza de especies de (D) todas las especies combinadas quetognatos; (E) quetognatos parasitados y (F) tipos de parásitos.

7.1.3. Análisis de agrupamiento de dos vías

El análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia promedio de la asociación de las especies de quetognatos en función de la variabilidad ambiental mensual (**Tabla 11**) mostró cuatro grupos de meses de muestreo a un corte del 65% de información restante (A_1-A_2) (**Fig. 8A**) y cuatro grupos para la asociación de especies de quetognatos en un corte del 90% de información restante (B_1-B_4) (**Fig. 8B**). Estos grupos de meses muestreados tuvieron diferencias significativas entre las abundancias ($p < 0.01$ prueba de rangos ANOVA Kruskal-Wallis). La variabilidad temporal de los grupos fue definida por una mezcla de cuatro periodos climáticos (**Fig. 8A, Tabla 11**). El grupo A_1 incluyó meses muestreados previo a El Niño 1997−1998 y durante El Niño incluyendo todas las especies de quetognatos. El grupo A_2 incluyó meses muestreados previo a El Niño e incluyó todas las especies de quetognatos excepto *A. neglecta* y *S. pseudoserratodentata*. El grupo A_3 incluyó una mezcla de meses muestrados durante El Niño 1997−98 y posterior a El Niño con cuatro especies de quetognatos: *A. regularis*, *F. enflata*, *F. hexaptera* y *Z. bedoti*. El grupo A_4 tuvo solamente un mes de muestreo (Jul 1998) posterior a El Niño numéricamente dominado por *F. enflata* y *F. hexaptera* (**Fig. 8A**). Las especies de quetognatos fueron agrupadas en tres grupos (**Fig. 8B**). El grupo B_1 incluyó dos especies con baja abundancia: *A. neglecta* (Ene-Mar 1996) y *S. pseudoserratodentata* (Feb 1996). El grupo B_2 incluyó las especies de quetognatos más frecuentes y abundantes (*A. regularis*, *F. enflata*, *F. hexaptera*, *Z. bedoti*, *M. minima* y *P. euneritica*) (**Fig. 8B**). El grupo B_3 incluyó solamente a *S. pacifica* con una baja frecuencia y abundancia promedio y en el grupo B_4 *S. pacifica* fue de baja frecuencia y abundancia (ausente entre Mar-Sep 1998) (**Fig. 8B**).

El segundo análisis de agrupamiento de dos vías de la abundancia promedio de las especies de quetognatos parasitadas y de los siete tipos de parásitos en función de la variabilidad ambiental mensual mostro cuatro grupos de los meses muestreados en un corte al 62% de la información restante (C_1-C_4) (**Fig. 8C, Tabla 12**) y seis grupos de especies de quetognatos parasitados y sus parásitos en un corte al 75% de información restante (D_1-D_6) (**Fig. 8D**). Estos grupos de meses muestreados tuvieron

diferencias significativas entre las abundancias ($p < 0.01$ prueba de rangos de ANOVA Kruskal-Wallis).

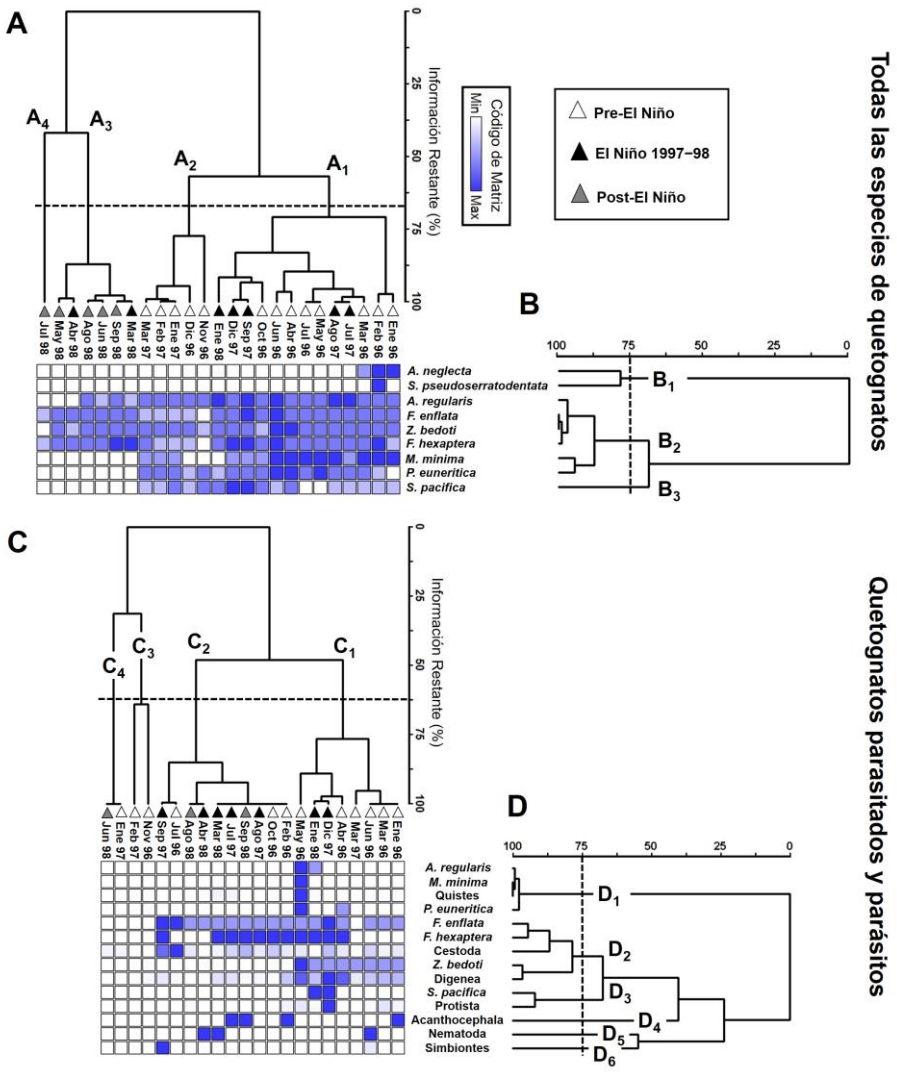

Figura 8. Dendograma del análisis de agrupamiento de dos vías de los cambios temporales de (A) las estaciones de muestreo (corte al 60% de información formando cuatro grupos: A_1–A_4) y (B) abundancia promedio de las nueve especies de quetognatos (corte al 90% de la información formando 4 grupos: B_1–B_4). Otro dendograma de los cambios temporales del análisis de agrupamiento de dos vías de (C) las estaciones de muestreo (corte al 62% de la información formando cuatro grupos: C_1–C_4) y (B) abundancia promedio de las siete especies de quetognatos parasitadas y de sus siete tipos de parásitos (corte al 75% de información formando seis grupos: D_1–D_6). Ambos análisis de agrupamiento fueron realizados con los especímenes recolectados durante la serie de tiempo de zooplancton mensual (1996−1998) recolectados a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano.

Tres de los cuatro grupos de variabilidad mensual combinaron varios periodos de condiciones ambientales (**Fig. 8C**). El grupo C_1 incluyó los meses muestreados previa a El Niño 1997–98 y durante El Niño. Las siete especies de quetognatos parasitadas y los siete tipos de parásitos fueron incluidos en el grupo C_1. El grupo C_2 fue una mezcla de meses del Pre-El Niño, El Niño 1997–98 y Post-El Niño caracterizados por la presencia de *F. enflata* y *F. hexaptera* con todos los tipos de parásitos (**Fig. 8C, Tabla 12**). El grupo C_3 fue un grupo pequeño con meses muestreados durante el Pre-El Niño (Nov 1996 y Feb 1997) y con considerablemente baja abundancia y baja frecuencia de *F. enflata* parasitada con los tremátodos Digenea (**Fig. 8C, Tabla 12**). El grupo C_4 incluyó los meses de dos periodos, Pre-El Niño y Post-El Niño con baja abundancia y frecuencia de *F. enflata* parasitada con los Cestoda. El dendograma de las asociaciones de las especies de quetognatos parasitadas y de parásitos definió seis grupos (**Fig. 8D**): el grupo D_1 que incluyó a *A. regularis*, *M. minima* y *P. euneritica* parasitados con los quistes. El grupo D_2 asoció a *F. enflata*, *F. hexaptera* y *Z. bedoti* con los Cestoda y Digenea. El grupo D_3 incluyó solamente a *S. pacifica* parasitada con los Protista. El grupo D_4 incluyó a *F. enflata*, *F. hexaptera* y *Z. bedoti* parasitadas exclusivamente con larvas de Acanthocephala (Jan 1996, Jul 1997 y Feb y Sep 1998). En el grupo D_5 incluye los quetognatos *F. enflata*, *F. hexaptera*, *S. pacifica* y *Z. bedoti* infectados con Nematoda (Jun 1996, Mar y Abr 1998). El grupo D_6 incluyó solamente a los quetognatos parasitados con los simbiontes no identificados (Jun 1996 y Sep 1997) (**Fig. 8D**).

7.1.4. Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional (ENMM)

El coeficiente de determinación de la correlación entre las distancias ordenadas y las distancias en el espacio original n-dimensional de la estructura de la comunidad de las nueve especies de quetognatos fue de 0.238 para el primer eje y 0.661 para el segundo eje. Ambos ejes explican aproximadamente el 90% de la variabilidad total de la estructura de la comunidad de las especies de quetognatos con un estrés de 5.74 (**Tabla 13A**). El primer eje mostró una correlación negativa con la abundancia de todas las especies de quetognatos excpeto con *S. pacifica*, *P. euneritica* y *A. regularis* (**Fig.**

9A, Tabla 13A). Las abundancias promedio de estas tres especies de quetognatos se presentaron cuando la capa de mezcla estuvo más profunda y el índice de estratificación termal fue alto durante los periodos de Pre-El Niño y El Niño 1997−98. *Flaccisagitta enflata*, *F. hexaptera* y *Z. bedoti* fueron los quetognatos más cercanos al centro del ENMM debido a que estas especies estuvieron presentes durante la mayor parte de la serie de tiempo y *M. minima* fue el quetognato más asociado a condiciones de bajas temperaturas. *Aidanosagitta neglecta* y *S. pseudoserratodentata* fueron relativamente abundantes en aguas con alta salinidad (S10m) y cuando los índices de surgencia fueron mayores durante el periodo del Pre-El Niño. El segundo eje mostró una pequeña correlación positiva con el índice de surgencia mensual y una correlación negativa con la profundad de la capa de mezcla. Todas las especies de quetognatos fueron posicionadas en la sección negativa del segundo eje asociando con la profundidad de la capa de mezcla y bajas condiciones del índice de surgencia.

El coeficiente de determinación de la correlación entre las distancias ordenadas y las distancias en el espacio original n-dimensional de las especies de quetognatos parasitadas y sus parásitos fue de 0.312 para el primer eje y 0.505 para el segundo eje. Ambos ejes explican aproximadamente el 82% de la variabilidad total las especies de quetognatos parasitadas y de sus parásitos (**Tabla 13B**). Los parásitos Cestoda, Acanthocephala y Nematoda tuvieron una correlación negativa con el primer eje asociado con condiciones de relativamente alta salinidad e índice de surgencias y con bajas prevalencias. El resto de los quetognatos parasitados y parásitos fueron correlacionados positivamente con la capa de mezcla, el índice de estratificación termal y con altas prevalencias durante los periodos del Pre-El Niño y El Niño 1997−98 (**Fig. 9B, Tabla 13B**).

El segundo eje mostró una correlación positiva con los quetognatos parasitados *M. minima*, *P. euneritica*, *A. regularis* y *Z. bedoti* y con los parásitos quiste, Protista y Digenea asociados a altos valores de prevalencia, salinidad e índice de surgencia costera. El quetognato *Flaccisagitta enflata* y los parásitos Cestoda, Acanthocephala y los simbionte no identificados fueron asociados a periodos con altas temperaturas (T10m) y a la profundidad de la capa de mezcla (**Fig. 9B, Tabla 13B**).

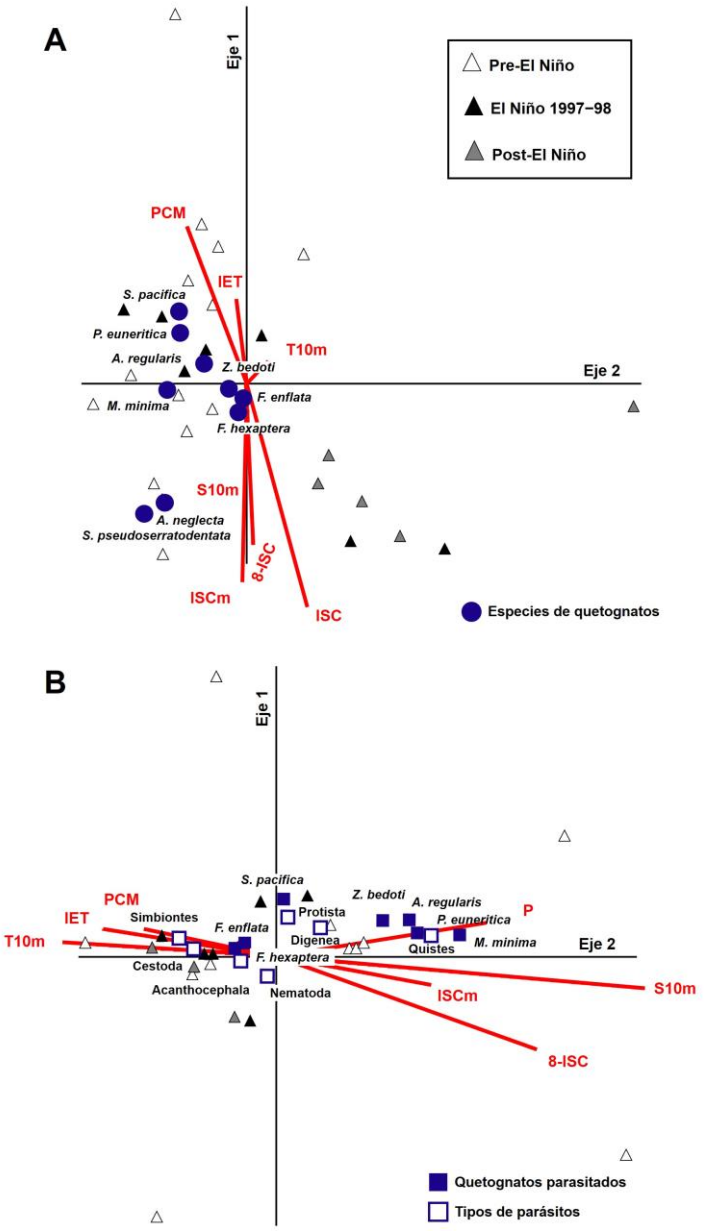

Figura 9. Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional de la relación entre (A) el promedio mensual de la abundancia de la asociación de especies de quetognatos (nueve especies) y (B) especies de quetognatos parasitadas (siete especies) y siete tipos de parásitos en función de los gradientes de las condiciones ambientales: IET = índice de estratificación termal, (T10m) = temperatura a 10 m de profundidad, S10m = salinidad a 10 m de profundidad, PCM = profundidad de la capa de mezcla, ISC = promedio mensual del índice de surgencia costero, ISCm = ISC el día del muestreo zooplanctónico, 8-ISC = ISC calculado 8 días antes del muestreo, y P = prevalencia.

7.1.5. Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta (PPMR)

El PPMR fue usado para probar estadísticamente las tendencias detectadas con el análisis de agrupamiento de dos vías y el análisis ENMM de la estructura de la comunidad de quetognatos, quetognatos parasitados y sus tipos de parásitos. Se probaron cuatro hipótesis nulas (**Tabla 14**). El PPMR mostró diferencias significativas en la asociación de las abundancias de las especies de quetognatos entre años (1996, 1997 vs 1998) ($p = 0.\ 0.01$) y entre los grupos de muestreo mensuales separados por el anális de agrupamiento de dos vías (A_1-A_4) ($p = 0.01$) (**Tabla 14A**). No se observaron diferencias significativas en las asociaciones de especies de quetognatos por periodo climático estacional ni en el periodo de El Niño vs periodo no Niño (**Tabla 14A**).

El PPMR también mostró diferencias estadísticas de la asociación de la abundancia de las especies de quetognatos parasitados y de sus parásitos entre los grupos de muestreo mensuales separados por el análisis de agrupamiento de dos vías (C_1-C_4) ($p = 0.01$) (**Tabla 14B**). No se observaron diferencias significativas en las otras tres hipótesis probadas (**Tabla 14B**).

7.1.6. Análisis de indicador de especies

El análisis indicador de especies mostró que *Mesosagitta minima* fue la única especie de quetognato con significancia estadística como indicador para alguna de las hipotésis probadas. Esta especie de quetognato fue observada exclusivamente durante el periodo frío en 1996 y asociada al grupo A_1 (Pre-El Niño 1997−98) del análisis de agrupamiento de dos vías de la asociación de especies de quetognatos (**Tabla 15A**). También se encontró que los parásitos Cestoda tienen significancia estadística como indicador de las condiciones estratificadas cuando se compararon los tres periodos hidro-climáticos (**Tabla 15B**). *Flaccisagitta enflata* y *S. pacifica* fueron las especies de quetognatos parasitadas con significancia estadística como indicadores de las condiciones de El Niño 1997−98 (**Tabla 15B**). Ninguno de los hospederos parasitados o parásitos tuvo diferencias significativas en la abundancia promedio entre los años de muestreo. El quetognato parasitado *Z. bedoti* y el parásito Digenea fueron estadísticamente significativos como indicadores del grupo A_1 (Pre-El

Niño y El Niño 1997−98) definidos por el análisis de agrupamiento de dos vías y por el análisis de escalamiento no métrico multi-dimensional (**Tabla 15B**).

Tabla 7. Clasificación taxonómica de los 28 taxa de parásitos de quetognatos, estadios larvales del parásito, número total de parásitos y abundancia total media (ind./m^3) de cada parásito recolectado durante la serie de tiempo zooplanctónica 1996−1998 a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano.

Tipos de parásitos	**Clasificación de parásitos**	**Estadio larval**	**Total de parásitos analizados (1996 / 1997 /1998)**	**Abundancia promedio anual (ind./m^3) (1996 / 1997 /1998)**	**Abundancia promedio (ind./m^3)**
Quiste	Quiste	-	831 / 16 / 231	0.796 / 0.031 / 0.258	1.086
Protista	Protista sp. 1 (Apicomplexa ?)	-	7 / 3 / 2	0.007 / 0.001 / 0.001	0.009
Protista	Protista sp. 2	-	0 / 100 / 0	0 / 0.133 / 0	0.133
Protista	Protista sp. 3	-	2 / 0 / 0	0.002 / 0 / 0	0.002
Protista	Protista sp. 4	-	1 / 0 / 0	0.001 / 0 / 0	0.001
Protista	Protista sp. 5 (Ciliata ?)	-	20 / 1 / 1	0.022 / 0.002 / 0.002	0.026
Protista	Protista sp. 6	-	1 / 0 / 0	0.001 / 0 / 0	0.001
Digenea	Digenea tipo 1	Metacercaria	1 /17 / 2	0.001 / 0.027 / 0.003	0.031
Digenea	*Cercaria owreae*	Cercaria	3 / 10 / 10	0.003 / 0.017 / 0.013	0.033
Digenea	Accacoelidae sp. 1	Metacercaria	0 / 18 / 5	0 / 0.026 / 0.008	0.034
Digenea	Accacoelidae sp. 2	Metacercaria	1 / 14 / 1	0.001 / 0.021 / 0.001	0.023
Digenea	Didymozoidae sp. 1	Metacercaria	19 / 6 / 2	0.018 / 0.010 / 0.003	0.031
Digenea	Tipo *Monilicaecum*	Metacercaria	160 / 26 / 12	0.157 / 0.041 / 0.016	0.215
Digenea	Tipo *Paratorticaecum*	Metacercaria	0 / 1 / 1	0 / 0.002 / 0.001	0.003
Digenea	Hemiuridae sp. 1	Metacercaria	20 / 1 / 5	0.021 / 0.002 / 0.007	0.031
Digenea	*Parahemiurus* sp.	Metacercaria	7 / 0 / 0	0.009 / 0 / 0	0.009
Digenea	*Brachyphallus* sp.	Metacercaria	2 / 0 / 0	0.002 / 0 / 0	0.002

Digenea	Lepocreadiidae sp.	Metacercaria	0 / 0 / 1	0 / 0 / 0.002	0.002
Cestoda	Tetraphyllidea sp. 1	Plerocercoide	7 / 4 / 3	0.009 / 0.007 / 0.003	0.020
Cestoda	Tetraphyllidea sp. 2	Plerocercoide	31 /28 / 24	0.029 / 0.057 / 0.031	0.116
Cestoda	Tetraphyllidea sp. 3	Plerocercoide	9 / 2 / 2	0.009 / 0.003 / 0	0.013
Cestoda	Tetraphyllidea sp. 4	Plerocercoide	5 / 11 / 2	0.005 / 0.018 / 0.001	0.024
Cestoda	Tetraphyllidea sp. 5	Plerocercoide	6 / 0 / 0	0.007 / 0 / 0	0.007
Cestoda	Tetraphyllidea sp. 6	Plerocercoide	0 / 1 / 0	0.001 / 0.002 / 0	0.003
Nematoda	*Contracaecum* sp.	Larva 3	4 / 0 / 3	0.005 / 0 / 0.005	0.010
Acanthocephala	*Corynosoma* sp.	Cistacanto	4 / 2 / 6	0.005 / 0.003 / 0.007	0.014
Symbionte	Symbionte sp. 1	-	2 / 0 / 0	0.002 / 0 / 0	0.002
Symbionte	Symbionte sp. 2	-	0 / 14 / 0	0 / 0.034 / 0	0.034
Total de parásitos			1143 / 275 / 313	0.931 / 0.256 / 0.211	1.398

Tabla 8. Número de quetognatos parasitados analizados por tipo de parásito por año, prevalencia (%), número e intensidad promedio de cada tipo de parásito recolectado durante 1996−1998 a lo largo de la costa continental del Pacífico Central Mexicano. Número de especímenes de quetognatos analizados por año: 1996 = 37,117; 1997 = 19,713; y 1998 = 21,322.

Tipos de parásitos	**Número total de quetognatos parasitados (1996 / 1997 / 1998)**	**Prevalencia (%) (1996 / 1997 / 1998)**	**Número total de parásitos (1996 / 1997 / 1998)**	**Intensidad media (1996 / 1997 / 1998)**
Quiste	244 / 4 / 50	0.66 / 0.02 / 0.23	820 / 16 / 229	3.4 / 4 / 4.6
Protista	17 / 5 / 3	0.05 / 0.03 / 0.01	25 / 104 / 3	1.5 / 20.8 / 1
Digenea	193 / 88 / 39	0.52 / 0.45 / 0.18	219 / 93 / 39	1.1 / 1 / 1
Cestoda	50 / 42 / 31	0.13 / 21 / 0.15	58 / 45 / 31	1.2 / 1.1 / 1
Nematoda	4 / 2 / 3	0.01 / 0.01 / 0.01	4 / 2 / 3	1 / 1 / 1
Acanthocephala	4 / 0 / 6	0.01 / 0 / 0.03	4 / 0 / 6	1 / 0 / 1
Simbionte	2 / 3 / 0	0.01 / 0.02 / 0	2 / 7 / 0	1 / 2.3 / 0
Total	514 / 144 / 132	1.38 / 0.73 / 0.62	1132 / 267 / 311	2.2 / 1.8 / 2.36

Tabla 9. Número total de muestras de zooplancton, promedio de la abundancia total estandarizada (ind./m^3) y abundancia relativa (%) de cada especie de quetognato recolectado durante 1996−1998 a lo largo de la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano. *Aidanosagitta neglecta* y *Serratosagitta pseudoserratodentata* son las dos especies de quetognatos que no se encontraron interaccionando con parásitos (mostradas en negritas).

Familia de quetognato y autoridad	**Género, especie y autoridad**	**Total de individuos analisados (1996 / 1997 / 1998)**	**Promedio total de la abundancia (ind./m^3) (1996 / 1997 / 1998)**	**Abundancia relativa (%) (1996 / 1997 / 1998)**	**Abundancia promedio (ind./m^3)**	**Abundancia relative total (%)**
Sagittidae Claus	***Aidanosagitta neglecta* (Aida, 1897)**	**229 / 0 / 0**	**0.19 / 0 / 0**	**0.57 / 0 / 0**	**0.19**	**0.27**
& Groben, 1905	*Aidanosagitta regularis* (Aida, 1897)	1664 / 3376 / 1306	1.51 / 3.25 / 1.0	4.50 / 17.43 / 5.84	5.76	8.31
	Flaccisagitta enflata (Grassi, 1881)	9627 / 5856 / 9787	8.83 / 5.74 / 7.97	26.30 / 30.78 / 46.55	22.54	32.50
	Flaccisagitta hexaptera (d´Orbigny, 1836)	2057 / 1186 / 2052	1.80 / 1.17 1.64	5.36 / 6.27 / 9.58	4.61	6.65
	Mesosagitta minima (Grassi, 1881)	1210 / 173 / 0	1.06 / 0.16 / 0	3.16 / 0.86 / 0	1.22	1.76
	Parasagitta euneritica (Alvariño, 1962)	3306 / 1013 / 19	3.03 / 0.89 / 0.1	9.02 / 4.77 / 0.58	4.02	5.80
	Serratosagitta pacifica (Tokioka, 1940)	234 / 1152 / 237	0.16 / 1.09 / 0.18	0.48 / 5.84 / 1.05	1.43	2.06
	***Serratosagitta pseudoserratodentata* (Tokioka, 1939)**	**2 / 0 / 0**	**0.001 / 0 / 0**	**0.003 / 0 / 0**	**0.001**	**0.001**
	Zonosagitta bedoti (Beraneck, 1895)	18790 / 6957 / 7921	16.99 / 6.35 / 6.31	50.60 / 34.05 / 36.86	29.65	42.75
Total de especímenes de quetognatos analisados (N)		37119 / 19713 / 21322	33.58 / 18.65 / 17.12		69.35	
Total de especímenes de quetognatos parasitados (np)		504 / 140 / 133	0.39 / 0.14 / 0.10		0.63	
Prevalencia (%) [(np/N)X100]		1.36 / 0.71 / 0.62	1.16 / 2.61 / 0.58		0.91	

Tabla 10. Número total (n), abundancia promedio total (ind./m^3) y desviación estándar (DE) de cada tipo de parásito que infecta a cada especie de quetognato por año a lo largo de la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) recolectada en la plataforma continental del Pacífico Central Mexicano.

	Especies de quetognatos parasitadas						
Tipos de parásitos registrados por año	***Aidanosagitta regularis*** **(n / ind./m^3 / DE)**	***Flaccisagitta enflata*** **(n / ind./m^3 / DE)**	***Flaccisagitta Hexaptera*** **(n / ind./m^3 / DE)**	***Mesosagitta Minima*** **(n / ind./m^3 / DE)**	***Parasagitta euneritica*** **(n / ind./m^3 / DE)**	***Serratosagitta pacifica*** **(n / ind./m^3 / DE)**	***Zonosagitta bedoti*** **(n / ind./m^3 / DE)**
1996							
Quiste	60 / 0.032 / 0.11	47 / 0.029 / 0.064	16 / 0.012 / 0.021	30 / 0.026 / 0.091	75 / 0.040 / 0.135		606 / 0.526 / 1.789
Protista		10 / 0.009 / 0.029	1 / 0.001 / 0.003	4 / 0.004 / 0.15	2 / 0.002 / 0.005		14 / 0.013 / 0.023
Digenea	2 / 0.002 / 0.007	86 / 0.070 / 0.070	26 / 0.022 / 0.043	6 / 0.005 / 0.008	11 / 0.010 / 0.015	2 / 0.002 / 0.004	78 / 0.066 /0.076
Cestoda		44 / 0.037 /0.043	4 / 0.004 / 0.008		2 / 0.002 / 0.007		9 / 0.008 / 0.012
Nematoda		2 / 0.002 / 0.008	1 / 0.001 / 0.004				
Acanthocephala		2 / 0.002 / 0.004	2 / 0.002 / 0.005				1 / 0.001 / 0.003
Simbionte	1 / 0.001 / 0.004	1 / 0.001 / 0.002					
1997							
Quiste		15 / 0.02 / 0.05					1 / 0.001 / 0.004
Protista		101 / 0.08 / 0.27					3 / 0.001 / 0.002
Digenea	2 / 0.001 / 0.003	44 / 0.04 / 0.05	7 / 0.01 / 0.01		1 / 0.001 / 0.002	10 / 0.01 / 0.01	27 / 0.02 / 0.03
Cestoda		36 / 0.04 / 0.03	11 / 0.01 / 0.02			2 / 0.002 / 0.004	
Nematoda							
Acanthocephala		1 / 0.001 / 0.004					1 / 0.004 / 0.0013
Simbionte		7 / 0.01 / 0.03	7 / 0.01 / 0.03				
1998							
Quiste	21 / 0.01 / 0.05	31 / 0.02 / 0.04	7 / 0.005 / 0.009				

Protista	1 / 0.001 / 0.003	1 / 0.001 / 0.004	3 / 0.002 / 0.006	1 / 0.001 / 0.002	
Digenea		26 / 0.02 / 0.02	4 / 0.004 / 0.008	3 / 0.002 / 0.004	6 / 0.01 / 0.01
Cestoda		25 / 0.02 / 0.01	5 / 0.004 / 0.009		1 / 0.001 / 0.003
Nematoda		2 / 0.002 / 0.005	1 / 0.001 / 0.002		
Acanthocephala		3 / 0.002 / 0.005	3 / 0.003 / 0.005		
Simbionte					

Tabla 11. (A) Abundancia promedio (ind./m^3) y frecuencia relativa (%) de la asociación de especies de quetognatos y (B) rango y promedio de las condiciones ambientales por grupo de muestreo mensual resultado del análisis de agrupamiento de dos vías con distintos grupos de meses de muestreo y especies de quetognatos. Grupos A_1 = Pre-El Niño y El Niño, A_2 = Pre-El Niño, A_3 = mezcla de El Niño y Post-El Niño, y A_4 = Post-El Niño. N = 25 meses considerados (Ene 1996−Dic 1998), n = número de meses muestreados por grupo es mostrado entre paréntesis.

	Gruop A_1		**Gupo A_2**		**Grupo A_3**		**Grupo A_4**	
	Pre-El Niño y El Niño 1997−98		**Pre-El Niño**		**El Niño y Post-El Niño**		**Post-El Niño**	
	(n = 13)		**(n = 5)**		**(n = 6)**		**(n = 1)**	
	Abundancia promedio	**Frecuencia relativa**	**Abundancia promedio**	**Frecuencia relativa**	**Abundancia promedio**	**Frecuencia relativa**	**Abundancia promedio**	**Frecuencia relativa**
(A) Abundancia de especies de quetognatos								
Aidanosagitta neglecta	21.44	0.4						
Aidanosagitta regularis	458.83	9.6	85.25	9.5	47.72	1.9		
Flaccisagitta enflata	1389.52	29.0	80.23	8.9	1307.11	50.9	70.53	71.4
Flaccisagitta hexaptera	277.14	5.8	11.53	1.3	274.89	10.7	15.22	15.4
Mesosagitta minima	108.58	2.3	8.82	1.0				
Parasagitta euneritica	313.23	6.5	110.72	12.3				
Serratosagitta pacifica	122.85	2.6	18.55	2.1	0.28			
Serratosagitta pseudoserratodentata	0.0001	0.1						
Zonosagitta bedoti	2092.11	43.7	581.71	64.9	935.64	36.5	13.01	13.2
(B)								
Condiciones ambientales	Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio	Rango
Indice de estratificación termal (IET)	10.1	4.67−14.97	11.2	8.21−14.24	10.5	7.36−14.27	9.5	−
Temperatura a 10m (T10m)	26.9	21.43−30.75	25.6	22.45−28.17	27.4	23.02−30.36	29.3	−
Salinidad a 10m (S10m)	34.1	33.33−34.74	34.2	33.86−34.62	34.1	33.61−34.47	34.3	−

Profundidad de la capa de mezcla (PCM)	51.6	18.0−90.0	37.6	35.50−40.0	30.8	19.0−43.0	43.0	−
Indice de Surgencia Costera (ISC)	120.4	0.0−307.0	100.0	47.0−162.0	240.8	44.0−472.0	50.0	−
ISC el día del muestreo (ISCm)	110.6	38.0−230.0	53.8	19.0−92.0	116.0	63.0−276.0	53.0	−
ISC 8 días antes del muestreo (8-ISC)	57.2	0.0−142.0	58.2	22.0−111.0	88.8	15.0−277.0	24.0	−

Tabla 12. (A) Abundancia promedio (ind./m^3) y frecuencia relativa (%) de las especies de quetognatos parasitados y parásitos y (B) promedio y rango de las condiciones ambientales por grupo de meses muestreados resultado del análisis de agrupamiento de dos vías con distintos grupos de meses muestreados y asociación de especies de quetognatos y parásitos. Grupos C_1 = Pre-El Niño y El Niño, C_2 = Pre-El Niño, C_3 = mezcla de El Niño y Post-El Niño, y C_4 = Post-El Niño. N = 22 meses considerados (Ene 1996−Dic 1998), n = número de meses muestreados por grupo es mostrado entre paréntesis para cada grupo.

	Grupo C_1		**Grupo C_2**		**Grupo C_3**		**Grupo C_4**	
	Pre-El Niño y El Niño 1997−98		**Pre, Post y El Niño**		**Pre-El Niño**		**Pre-El Niño y Post-El Niño**	
	(n = 8)		**(n = 10)**		**(n = 2)**		**(n = 2)**	
	Abundancia promedio	**Frecuencia relativa**	**Abundancia promedio**	**Frecuencia relativa**	**Abundancia promedio**	**Frecuencia relativa**	**Abundancia promedio**	**Frecuencia relativa**
(A) Abundancia de especies quetognatos parasitados								
Aidanosagitta regularis	6.87	10.9						
Flaccisagitta enflata	17.07	27.2	15.90	74.0	0.98	51.9	1.32	73.5
Flaccisagitta hexaptera	3.26	5.2	4.67	21.7			0.48	26.5
Mesosagitta minima	4.61	7.3	0.11	0.5				
Parasagitta euneritica	7.23	11.5	0.37	1.7				
Serratosagitta pacifica	1.85	2.9						
Zonosagitta bedoti	21.92	34.9	0.46	2.1	0.91	48.1		
Parásitos								
Quiste	0.093	63.1	0.006	20.5	0.001	48.1		
Protista	0.015	10.0	0.001	2.0				
Digenea	0.034	23.1	0.005	18.2	0.001	51.9		
Cestoda	0.005	3.2	0.013	47.1			0.001	75.7

Nematoda	0.0003	0.2	0.0004	1.5				
Acanthocephala	0.0005	0.3	0.001	3.0			0.0005	24.3
Simbionte	0.0002	0.2	0.002	7.7				

(B) Condiciones ambientales	Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio	Rango	Promedio	Range
Prevalencia (P)	1.95	0.26−9.20	0.56	0.09−1.24	0.26	0.20−0.31	0.06	0.05−0.07
Indice de estratificación termal (IET)	9.05	4.67−13.10	11.31	7.36−14.97	11.23	8.21−14.24	10.32	9.76−10.88
Temperatura a 10m (T10m)	25.16	21.43−28.78	28.15	23.01−30.75	25.31	22.45−28.17	27.71	26.13−29.29
Salinidad a 10m (S10m)	34.20	33.34−34.74	33.97	33.40−34.42	34.24	33.86−34.62	34.11	33.97−34.25
Profundidad de la capa de mezcla (PCM)	42.99	18.0−90.0	48.70	19.0−90.0	37.25	36.0−38.50	40.0	38.0−42.0
Indice de surgencia costera (ISC)	162.50	60.0−307.0	129.70	0.0−472.0	104.50	47.0−162.0	132.50	76.0−189.0
ISC el día de muestreo (ISCm)	110.63	19.0−230.0	106.30	44.0−276.0	58.0	24.0−92.0	64.50	52.0−77.0
ISC 8 días antes del muestreo (8-ISC)	65.38	13.0−127.0	44.30	0.0−142.0	66.50	22.0−111.0	68.0	59.0−77.0

Tabla 13. Análisis de Escalamiento No-Métrico Multidimensional mostrando el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación de Pearson-Kendall (r) con la ordenación de los ejes para (A) la asociación de especies de quetognatos (25 meses muestreados) y (B) especies de quetognatos parasitados y parásitos en función de las condiciones ambientales observadas (22 meses muestreados) durante la serie de tiempo zooplanctónica (1996−1998) a lo largo de la plataforma continental de Pacífico Central Mexicano.

	Eje 1			**Eje 2**		
Variables	**r**	**r^2**	**tau**	**r**	**r^2**	**tau**
(A) Especies de quetognatos						
Aidanosagitta neglecta	0.354	0.125	0.294	-0.2639	0.069	-0.322
Aidanosagitta regularis	-0.410	0.168	-0.339	-0.801	0.642	-0.545
Flaccisagitta enflata	0.592	0.351	0.378	-0.252	0.064	-0.285
Flaccisagitta hexaptera	0.514	0.264	0.292	-0.193	0.037	-0.193
Mesosagitta minima	-0.053	0.003	0.024	-0.713	0.508	0.644
Parasagitta euneritica	-0.565	0.319	-0.417	-0.745	0.555	-0.608
Serratosagitta pacifica	-0.635	0.403	-0.568	-0.606	0.367	-0.553
Serratosagitta pseudoserratodentata	0.210	0.044	0.189	-0.179	0.032	-0.212
Zonosagitta bedoti	0.149	0.022	0.057	-0.636	0.404	-0.367
Condiciones ambientales						
Indice de estratificación termal (IET)	-0.9	0.008	-0.047	0.22	0.049	0.073
Temperatura a 10m (T10m)	0.119	0.014	0.08	0.118	0.014	0.04
Salinidad a 10m (S10m)	0.039	0.002	0.013	-0.245	0.06	-0.133
Profundidad de la capa de mezcla (PCM)	-0.191	0.036	0.041	0.312	0.098	0.253
Indice de surgencia costera (ISC)	0.263	0.069	0.13	-0.506	0.256	-0.29

ISC el día del muestreo (CUIsam)	-0.55	0.003	-0.057	-0.397	0.158	-0.237
ISC 8 días antes del muestreo(8-ISC)	0.7	0.005	0.037	-0.313	0.098	-0.177
(B) Especies de quetognatos parasitados						
Aidanosagitta regularis	0.305	0.093	0.257	0.108	0.012	0.277
Flaccisagitta enflata	-0.519	0.27	-0.361	0.116	0.013	0.209
Flaccisagitta hexaptera	-0.301	0.9	-0.264	0.138	0.019	0.132
Mesosagitta minima	0.308	0.095	0.244	0.051	0.003	0.158
Parasagitta euneritica	0.321	0.103	0.277	0.079	0.006	0.236
Serratosagitta pacifica	0.018	0.0	0.125	0.183	0.034	0.333
Zonosagitta bedoti	0.574	0.33	0.609	0.266	0.071	0.464
Tipos de parásitos						
Quiste	0.308	0.095	0.438	0.054	0.003	0.072
Protista	0.28	0.001	0.406	0.128	0.016	0.192
Digenea	0.272	0.074	0.372	0.235	0.055	0.492
Cestoda	-0.47	0.221	-0.35	0.038	0.001	-0.033
Nematoda	-0.02	0.0	0.078	-0.075	0.006	-0.183
Acanthocephala	-0.125	0.16	-0.047	-0.015	0.0	-0.171
Simbionte	-0.179	0.032	-0.051	-0.04	0.002	0.092
Condiciones ambientales						
Prevalencia (P)	0.31	0.096	0.208	0.123	0.015	0.373
Indice de estratificación termal (IET)	-0.286	0.082	-0.307	0.118	0.014	-0.117
Temperatura a 10 m (T10m)	-0.615	0.379	-0.463	0.163	0.026	-0.048
Salinidad a 10 m (S10m)	0.476	0.227	0.281	-0.137	0.019	0.022

Profundidad de la capa de mezcla (PCM)	-0.246	0.06	-0.277	0.113	0.013	0.057
Indice de surgencia costera(ISC)	0.266	0.071	0.26	-0.114	0.013	0.017
ISC en día de muestreo (ISCm)	0.049	0.002	0.069	-0.062	0.004	0.043
ISC 8 días antes del muestreo (8-ISC)	0.345	0.119	0.174	-0.208	0.043	-0.052

Tabla 14. Análisis de Procedimiento Permutacional de Multi-Respuesta para la comparación de las asociaciones de las abundancias de (A) la estructura de la comunidad de las especies de quetognatos y (B) de las especies de quetognatos parasitadas y tipos de parásitos en función de los coeficientes de determinación significativos calculados con el análisis de ENMM. *A* es un descriptor de la homogeneidad dentro de los grupos comparado con las expectativas aleatorias (*A* = 1 – [delta observado /delta esperado]). A_{max} = 1 cuando todos los items son idénticos dentro de los grupos (delta = 0); *A* = 0 cuando la heterogeneidad es igual a la expectativa aleatoria, *A* tiene un valor negativo cuando existe menos homogeneidad dentro de los grupos de estaciones que las expectativas esperadas. Esta prueba estadística genera un valor de *p* para evaluar la probabilidad de que una diferencia observada ocurra por casualidad.

Grupos de meses muestrados probados para las siguientes hipotésis nulas (H_0)	***t*-estadistico**	**A**	**Valor de *p***
(A) Estructura de la comunidad de especies de quetognatos			
Periodo semi mezclado vs. Periodo mezclado vs. Periodo estratificado	0.737	-0.021	0.75125965
Condicones normales vs. Influencia de El Niño 1997−1998	-1.180	0.0246	0.11720736
Años muestreados: 1996 vs. 1997 vs. 1998	-8.977	0.268	**0.0000013**
Grupos temporal definidos por ENMM: A_1 vs. A_2 vs. A_3 vs. A_4	-12.010	0.364	**0.0000001**
(B) Especies de quetognatos parasitadas y tipos de parásitos			
Periodo semi mezclado vs. Periodo mezclado vs. Periodo estratificado	0.312	-0.0096	0.568115
Condicones normales vs. Influencia de El Niño 1997−1998	-1.247	0.0269	0.11096
Años muestreados: 1996 vs. 1997 vs. 1998	-0.318	0.0098	0.323844
Grupos temporal definidos por ENMM: A_1 vs. A_2 vs. A_3 vs. A_4	-5.56	0.2515	**0.00002**

Tabla 15. Análisis del indicador de especies de (A) la estructura de la comunidad de especies de quetognatos y (B) especies de quetognatos parasitadas y tipos de parásitos en los periodos de muestreo temporales. Se muestran únicamente las especies que tienen una significativa fidelidad (p <0.05) para cada periodo específico. Se muestra la prueba de Monte Carlo con el máximo valor de significancia observado para las especies. La proporción de ensayos aleatorios con un valor indicador igual o superior al valor indicador observado, p = (1 + número de corridas >= observado) / (1 + número de corridas aleatorias).

Especies indicadoras	Grupo indicador	Valor de indicador observado (VI)	Promedio	Desviación estandar	Monte Carlo *p*-valor
(A) Estructura de la comunidad de especies de quetognatos					
Periodo semi mezclado vs. Periodo mezclado vs. Periodo estratificado					
Aidanosagitta neglecta	Periodo mezclado	12.00	15.1	8.24	0.7598
Mesosagitta minima	Periodo mezclado	27.30	31.7	7.30	0.6913
Serratosagitta pseudoserratodentata	Periodo mezclado	11.1	12.0	1.44	1.0000
Condicones normales vs. Influencia de El Niño 1997−1998					
Aidanosagitta neglecta	Condiciones normales	17.60	13.9	6.73	0.5329
Mesosagitta minima	Condiciones normales	40.70	39.8	8.20	0.4005
Serratosagitta pseudoserratodentata	Condiciones normales	5.9	8.0	3.10	1.0000
Años muestreados: 1996 vs. 1997 vs. 1998					
Aidanosagitta neglecta	Muestreo 1996	30.00	15.1	8.23	0.0932
Mesosagitta minima	**Muestreo 1996**	**45.40**	**31.8**	**7.37**	**0.05048**
Serratosagitta pseudoserratodentata	Muestreo 1996	10.0	12.0	1.79	1.0000
Grupos temporal definidos por ENMM: A_1 vs. A_2 vs. A_3 vs. A_4					

Aidanosagitta neglecta	A_1	23.10	15.9	8.89	0.2653
Mesosagitta minima	**A_1**	**66.40**	**32.7**	**8.0**	**0.0004**
Serratosagitta pseudoserratodentata	A_1	**7.7**	12.1	4.92	1.0000
(B) Especies de quetognatos parasitadas y tipos de parásitos					
Periodo semi mezclado vs. Periodo mezclado vs. Periodo estratificado					
Aidanosagitta regularis	Periodo mezclado	7.50	14.4	8.39	1.0000
Flaccisagitta hexaptera	Periodo semi mezclado	26.70	31.1	7.73	0.6901
Mesosagitta minima	Periodo mezclado	12.50	13.6	1.85	1.0000
Parasagitta euneritica	Periodo mezclado	25.00	14.4	8.40	0.2963
Serratosagitta pacifica	Periodo semi mezclado	33.30	14.0	8.94	0.0678
Zonosagitta bedoti	Periodo mezclado	25.00	25.9	9.18	0.5471
Quiste	Periodo mezclado	77.30	59.1	13.58	0.1012
Protista	Periodo semi mezclado	40.00	33.9	12.87	0.3229
Digenea	Periodo mezclado	34.30	39.1	9.33	0.6485
Cestoda	**Periodo estratificado**	**58.20**	**41.2**	**9.31**	**0.0552**
Nematoda	Periodo mezclado	16.70	17.0	8.82	0.5301
Acanthocephala	Periodo semi mezclado	19.00	19.0	9.18	0.5291
Simbionte	Periodo estratificado	25.00	16.9	7.06	0.3181
Condicones normales vs. Influencia de El Niño 1997−1998					
Aidanosagitta regularis	Influencia de El Niño 1997−98	7.40	12.9	5.34	1.0000
Flaccisagitta hexaptera	Influencia de El Niño 1997−98	58.40	37.7	8.62	**0.0682**
Mesosagitta minima	Condiciones normales	6.70	9.0	3.52	1.0000
Parasagitta euneritica	Condiciones normales	13.30	13.0	5.47	0.5595
Serratosagitta pacifica	Influencia de El Niño 1997−98	28.60	13.0	5.00	**0.0834**

Zonosagitta bedoti	Condiciones normales	24.80	29.4	9.16	0.7141
Quiste	Condiciones normales	47.60	59.4	11.12	0.8802
Protista	Influencia de El Niño 1997−98	24.00	33.6	10.65	0.8314
Digenea	Influencia de El Niño 1997−98	47.10	48.9	9.88	0.4893
Cestoda	Influencia de El Niño 1997−98	39.00	51.5	9.81	0.9532
Nematoda	Influencia de El Niño 1997−98	23.20	14.9	8.21	0.2204
Acanthocephala	Condiciones normales	11.70	19.1	8.16	1.0000
Simbionte	Influencia de El Niño 1997−98	13.60	12.9	5.91	0.3241
Años muestreados: 1996 vs. 1997 vs. 1998					
Aidanosagitta regularis	Muestreo 1998	7.10	14.7	8.38	0.8670
Flaccisagitta hexaptera	Muestreo 1998	26.40	31.1	8.17	0.8624
Mesosagitta minima	Muestreo 1996	11.10	13.7	2.30	1.0000
Parasagitta euneritica	Muestreo 1996	22.20	14.5	8.30	0.3001
Serratosagitta pacifica	Muestreo 1998	9.00	14.4	8.47	0.7213
Zonosagitta bedoti	Muestreo 1996	33.10	25.9	9.21	0.2118
Quiste	Muestreo 1996	55.90	59.6	13.68	0.6379
Protista	Muestreo 1996	12.30	34.1	12.95	0.9822
Digenea	Muestreo 1996	47.70	39.1	9.19	**0.1662**
Cestoda	Muestreo 1996	37.30	41.6	9.37	0.6261
Nematoda	Muestreo 1998	25.00	16.9	9.25	**0.1826**
Acanthocephala	Muestreo 1996	9.30	19.2	9.05	1.0000
Simbionte	Muestreo 1997	13.10	17.0	7.39	0.6593
Grupos temporal definidos por ENMM: A_1 vs. A_2 vs. A_3 vs. A_4					
Aidanosagitta regularis	A_1	25.00	23.6	15.59	0.4623

Flaccisagitta hexaptera	A_2	28.80	33.3	10.40	0.6703
Mesosagitta minima	A_1	12.50	18.1	14.93	0.5507
Parasagitta euneritica	A_1	25.00	23.3	15.18	0.4603
Serratosagitta pacifica	A_1	25.00	23.8	15.84	0.4683
Zonosagitta bedoti	A_1	100.00	30.0	15.51	**0.0002**
Quiste	A_1	79.80	58.5	17.34	0.1388
Protista	A_1	71.50	36.0	17.45	0.0600
Digenea	A_1	84.20	39.6	11.70	**0.0002**
Cestoda	A_2	57.80	40.6	11.89	0.1094
Nematoda	A_2	12.30	27.2	14.17	1.0000
Acanthocephala	A_2	21.20	28.0	13.59	0.7405
Simbionte	A_2	8.80	21.8	14.68	1.0000

7.2. Descrubrimiento de los acantocéfalos parasitando quetognatos

7.2.1. Abundancia, prevalencia e intensidad media del parasitismo en quetognatos

El descubrimiento más sobresaliente de la presente tesis fue la detección de acantocéfalos infectando quetgnatos. Este representa el primer registro a nivel mundial. De un total de 78,152 quetognatos analizados durante la serie de tiempo zooplanctónica mensual (Enero 1996−Diciembre 1998) se encontraron nueve especies de quetognatos [(*Aidanosagitta neglecta* (Aida, 1897), *A. regularis* (Aida, 1987), *Flaccisagitta enflata* (Grassi, 1881), *F. hexaptera* (d´Orbigny, 1836), *Mesosagitta minima* (Grassi, 1881), *Parasagitta euneritica* (Alvariño, 1961), *Serratosagitta pacifica* (Tokioka, 1940), *S. pseudoserratodentata* (Tokioka, 1939) y *Zonosagitta bedoti* (Beraneck, 1895)] de las cuales en las tres especies más abundantes (*F. enflata*, *F. hexaptera* y *Zonosagitta bedoti*) se descubrieron 12 larvas de acantocéfalos del género *Corynosoma* sp. (en estadio larval cistacanto). (**Fig. 10A−D**). La prevalencia de *Corynosoma* sp. de todas las estaciones de muestreo con quetognatos parasitados fue de 0.015% (es decir, excluyendo las estaciones sin infeccion de quetgnatos por acantocéfalos) y la intensidad media de infección fue de un *Corynosoma* sp. por quetognato parasitado. En este estudio se encontraron otras cinco especies de quetognatos [(*Aidanosagitta neglecta*, *A. regularis*, *Mesosagitta minima*, *Parasagitta euneritica* y *Serratosagitta pacifica*]. Sin embargo, en ninguna de estas especies se observaron acantocéfalos. De esta forma, las larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. fueron observadas con considerablemente baja frecuencia, abundancia y prevalencia durante los tres años de estudio y durante cada periodo estacional del año. Esto indica que esta interacción parasítica entre los quetognatos y los acantocéfalos es recurrente en esta región del Pacífico Central Mexicano (**Fig. 10A, Tabla 14**).

Zonosagitta bedoti fue observada parasitada con *Corynosoma* sp. solamente en una estación de muestreo (Est. 7, Marzo 1997); mientras que *F. enflata* y *F. hexaptera* fueron observadas infectadas con larvas cistacanto durante los tres años de muestreo (**Fig. 10A, Tabla 3**). La densidad poblacional estimada de los quetognatos parasitados

fue considerablemente más baja (5−13 orgs./1000 m^3) que la abundancia total de quetognatos por especie y por estaciones de muestreo (139−2474 orgs./1000 m^3) (**Fig. 10A−D, Tabla 14**). Estas comparaciones entre rangos de abundancia de parásitados y no parásitados muestra como los acantocéfalos infectan solamente una pequeña proporción de la población de hospederos totales (prevalencia <8.3% por cada especie de quetognato por cada estación de muestreo) (**Tabla 14**).

Las larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. fueron observadas infectando quetognatos juveniles y adultos de *F. enflata* (3.6−13.0 mm LT), *F. hexaptera* (3.4−11.6 mm LT) y *Z. bedoti* (5.2 mm LT) (**Tabla 15**). En tres de los quetognatos juveniles parasitados no se observó la presencia de gónadas (estadio 0), siete de los quetognatos adultos tenían gónadas en previtelogénesis (estadio I y II) y solamente dos quetognatos parasitados tuvieron gónadas en vitelogénesis (estadio III). Ninguno de los quetognatos parasitados observados tuvo gónadas en fase grávida (estadio IV), lo que sugiere que los cistacantos posiblemente inhiben la maduración de los quetognatos (**Tabla 15**). Estudios posteriores que tengan un mayor tamaño de muestra y/o observaciones de especímenes vivos bajo condiciones de laboratorio posiblemente confirmen estas observaciones preliminares.

Los cistacantos de *Corynosoma* sp. fueron observados parasitando la cabeza (específicamente en la boca), la cavidad celómica del tronco y en el celoma del septo caudal de los quetognatos. El cistacanto de la boca del quetognato fue fotografiado fuera del quetognato debido a que durante la realización de la preparación permanente el parásito fue accidentalmente removido quedando fuera del quetognato (**Fig. 11A**). El sitio de infección más frecuente fue la cavidad celómica del tronco (n= 9) (**Fig. 11B**), seguida por la cavidad celómica del septo caudal (n= 2) (**Fig. 11C**).

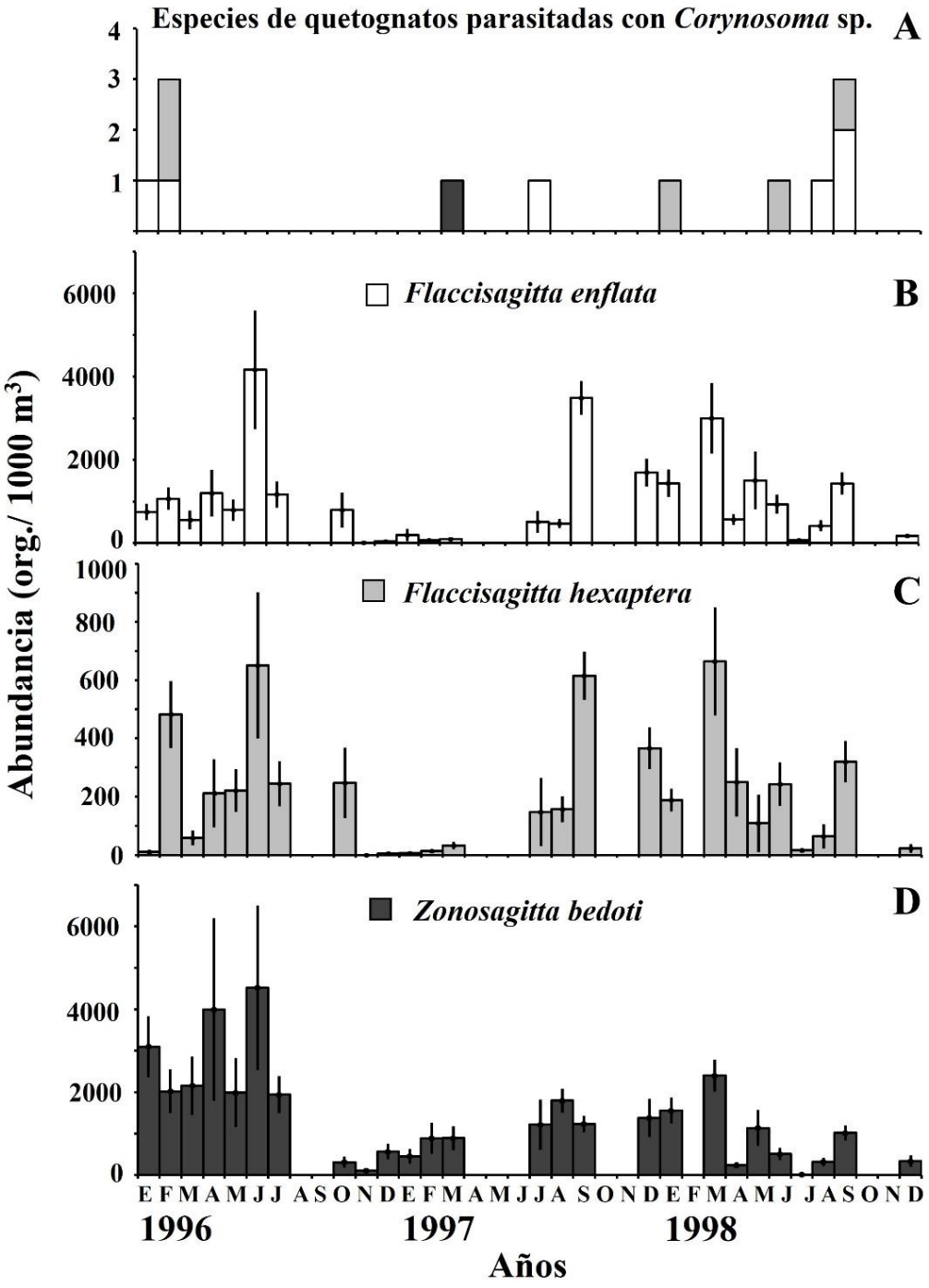

Figura 10. Variabilidad mensual de la abundancia estimada (org./1000 m^3) de A) quetognatos parasitados con los acantocefálos de *Corynosoma* sp. (en todos los casos la intensidad fue de uno). Abundancia total de B) *Flaccisagitta enflata*, C) *F. hexaptera* y D) *Zonosagitta bedoti* en el Pacífico Central Mexicano (1996−1998).

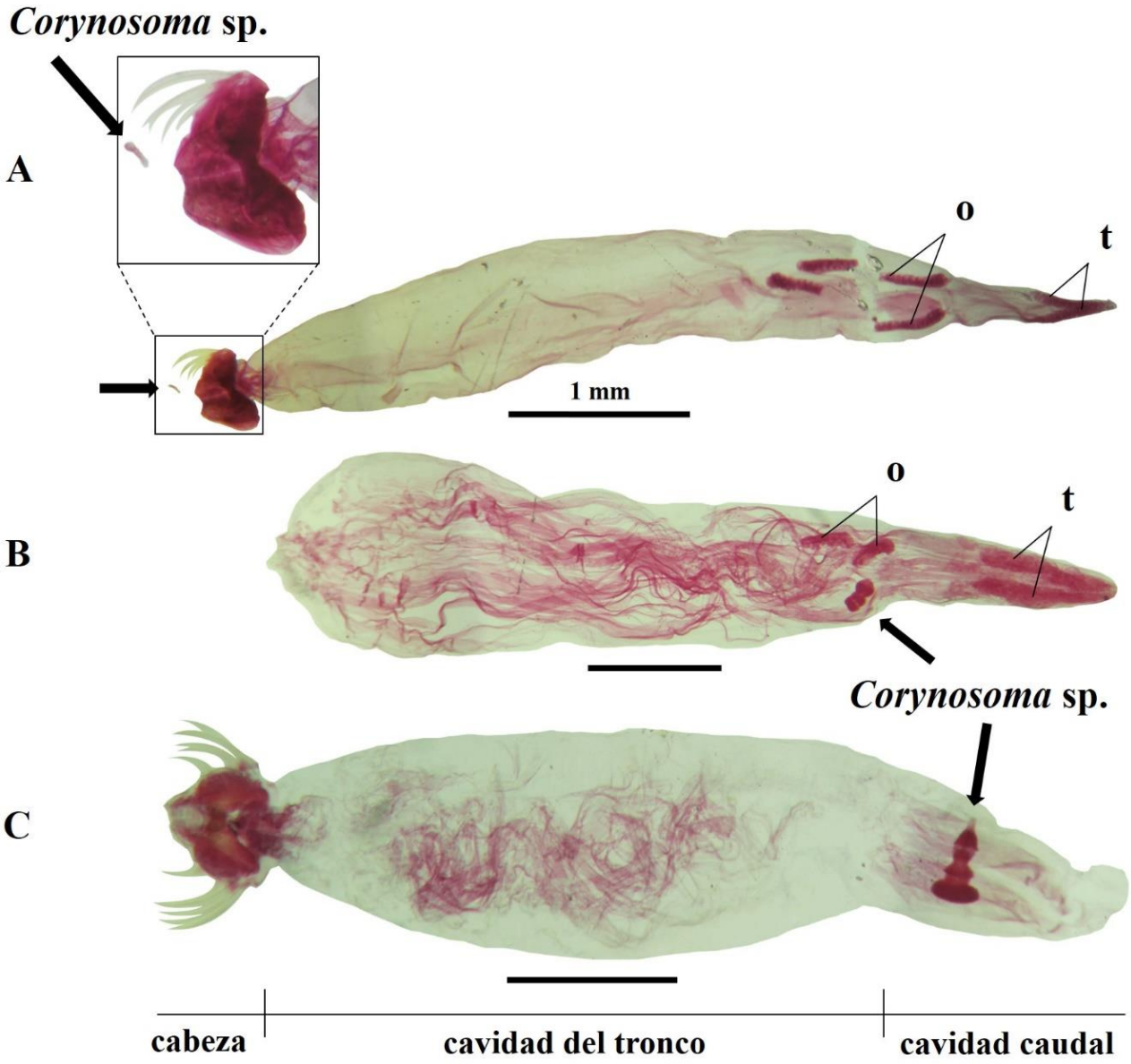

Figura 11. Sitios de infección de larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. parasitando quetognatos. A) cistacanto encontrado orginalmente en la boca de *Flaccisagitta enflata*, B) cistacanto localizado en la cavidad del tronco de un espécimen de *F. enflata* sin cabeza, C) cistacanto observado en la cavidad caudal de *F. hexaptera*. Las flechas negras muestran la localización de los acantocefálos *Corynosoma* sp. Todas las escalas son = 1 mm. o= ovarios, t= testículos.

7.2.2. Descripción y tamaño de los cistacantos de *Corynosoma* sp.

La presencia de una probóscide en cada una de las 12 larvas cistacanto fue el carácter taxonómico diagnóstico usado para identificarlos como acantocéfalos. Estas larvas fueron asignadas al género *Corynosoma* debido a que la región anterior del cuerpo carece de divisiones y a que posee numerosas espinas pequeñas en esta región del cuerpo. Los cistacantos tienen una forma del cuerpo tipo piriforme a claviforme (más ancha en la parte anterior que en la parte posterior del cuerpo) (**Fig. 12A−C**). Las larvas cistacanto son notablemente pequeñas (LT= 165−480 µm, A= 60−240 µm) con una relación promedio del tamaño parásito/hospedero de 0.047 (rango= 0.014−0.090) (**Tabla 15**). La probóscide es en promedio ligeramente más ancha que larga (39 µm vs. 37 µm) (**Tabla 15**).

Las cuatro larvas cistacanto más grandes se observaron en Microscopia Electrónica de Barrido. Sin embargo, desafortunadamente ninguno de los cuatro especímenes tenía la probóscide evertida que es un carcater diagnóstico necesario para identificar las especies del género *Corynosoma* debido a que se distinguen por el tamaño y tipo de ganchos que tienen en la probóscide. Las observaciones de MEB muestran pequeñas espinas dorsales y ventrales sobre la superficie anterior del cuerpo (**Fig. 13A−D**). También se observó el orificio de la probóscide invaginada (**Fig. 13B**) y un pequeño poro genital en la región final de la parte posterior (observado en uno de los cuatro especímenes) (**Fig. 13E−F**).

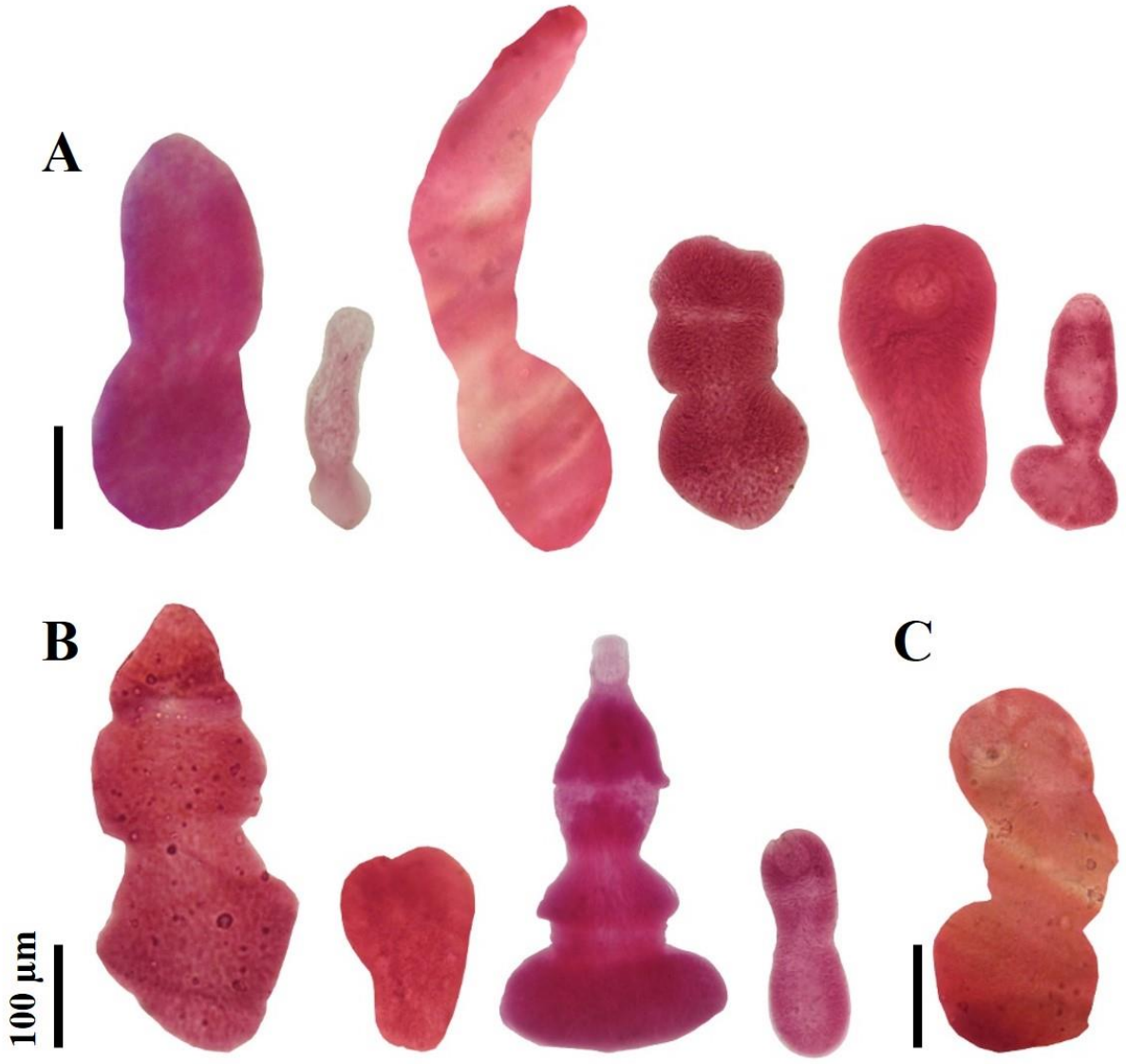

Figura 12. Larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. encontradas parasitando quetognatos en el Pacífico Central Mexicano. Larvas parasitando a: A) *Flaccisagitta enflata*, B) *Flaccisagitta hexaptera* y C) *Zonsagitta bedoti*. La orientación de los cistacantos es anterior (arriba) a posterior (abajo). La escala de las barras es = 100 µm.

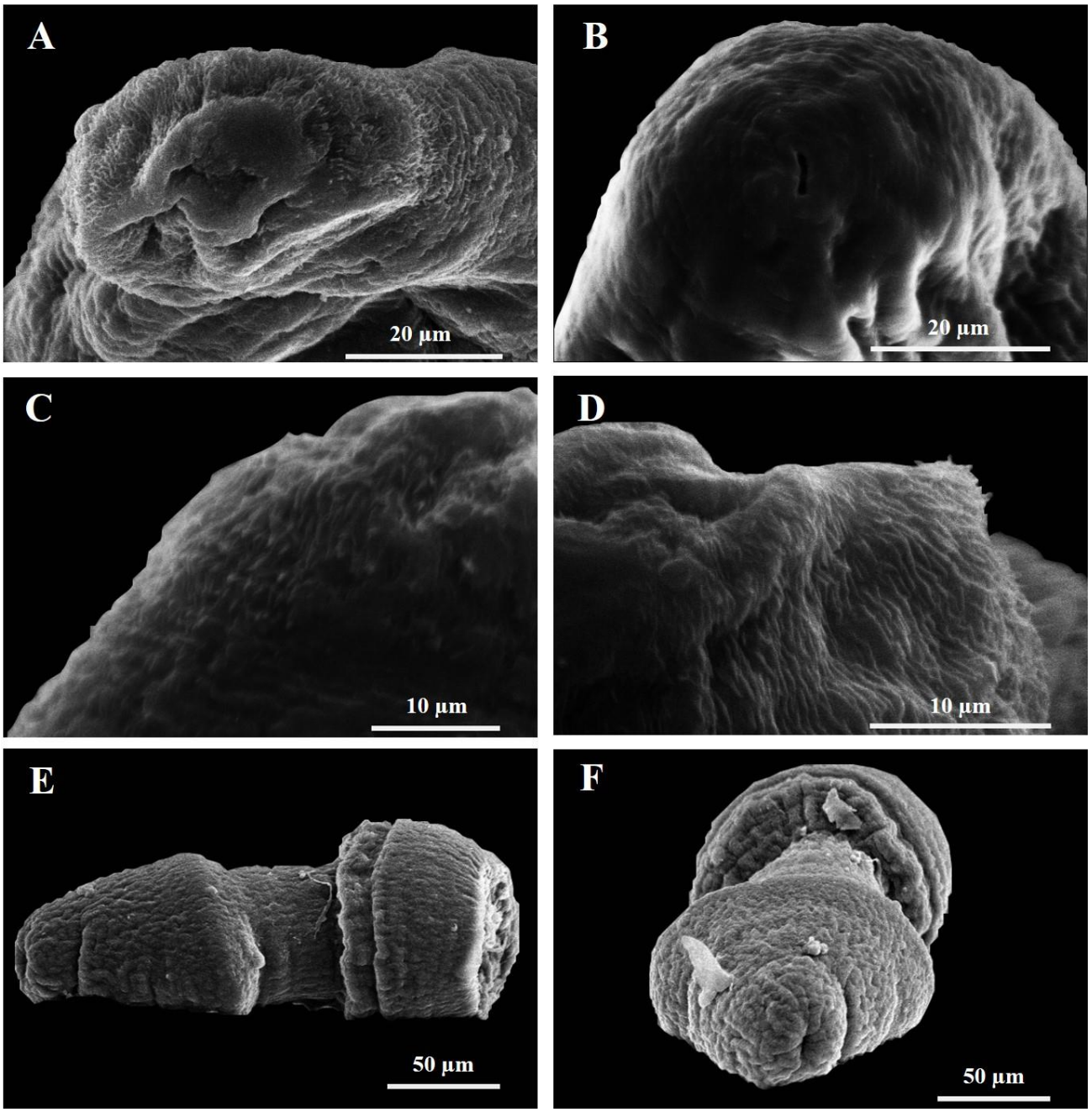

Figura 13. Obsrvaciones en Microscopía Electrónica de Barrido de las larvas estadio cistacanto de *Corynosoma* sp. parasitando quetognatos del Pacífico Central Mexicano. A,C,D) parasitando a *Flaccisagitta enflata* y B,E,F) parasitando a *F. hexaptera*. A,D) región anterior, C,D) detalles de las espinas dorsales y ventrales de la región anterior, E-F) región posterior mostrando el poro genital.

Tabla 16. Abundancia total expresada en número de especímenes de quetognatos analizados y abundancia de quetognatos estandarizada (org./1000 m^3). Abundancia y prevalencia estandarizada de los quetognatos parasitados con acantocéfalos en estadio larval cistacanto de *Corynosoma* sp. encontrados en cada estación de muestreo durante la serie de tiempo mensual de zooplanctónica 1996–1998 del Pacífico Central Mexicano.

Especies de quetognatos hospederos	Mes y año	ID Est.	Número de quetognatos revisados	Número de quetognatos parasitados	Prevalencia (%)	Abundancia estimada de quetognatos (org./1000 m^3) total	Abundancia estimada de quetognatos (org./1000 m^3) parasitados
F. enflata	Ene 96	8	64	1	1.56	474	7
	Feb 96	11	198	1	0.51	2474	12
	Jul 97	10	10	1	8.32	139	12
	Ago 98	1	112	1	1.06	836	9
	Sep 98	6	233	2	0.86	1731	15
F. hexaptera	Feb 96	9	87	1	1.15	1119	13
	Feb 96	11	95	1	1.05	1187	12
	Ene 98	1	23	1	4.36	259	11
	Jun 98	7	37	1	2.71	421	11
	Sep 98	10	9	1	1.35	764	10
Z. bedoti	Mar 97	7	45	1	2.22	203	5
Total o promedio*			913	12	2.29	9607	118

Tabla 17. Longitud total (LT) y ancho (A) de los quetognatos parasitados (mm) y de las larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. (µm) (Acanthocephala: Polymorphidae). EDG = Estadio de desarrollo gonadal (I-IV) definidos de acuerdo con el criterio registrado en Alvariño (1963) y Ghirardelli (1968), 0 = quetognatos juveniles (sin gónadas visibles). C = cabeza, CT = cavidad del tronco, CC = cavidad caudal.

Especies de quetognatos hospederas	**Fecha (mes:año)**	**ID Est.**	**Quetognatos parasitados**		**Sitio de infección**	**EDG**	***Corynosoma* sp.**				**Proporción (parásito/ hospedero)**
							cuerpo		**proboscide**		
			LT	**A**			**LT**	**A**	**LT**	**A**	
F. enflata	Ene 96	8	9.00	1.08	CT	III	330	135	40	45	0.037
	Feb 96	11	13.03	1.82	C	III	180	60	25	34	0.014
	Jul 97	10	8.24	0.84	CT	II	480	90	38	44	0.058
	Ago 98	1	5.67	1.07	CT	0	255	120	33	41	0.045
	Sep 98	6	6.05	1.42	CT	II	285	135	35	43	0.047
	Sep 98	6	3.56	0.36	CT	I	195	105	40	38	0.055
F. hexaptera	Feb 96	9	11.55	1.95	CT	II	480	180	35	57	0.042
	Feb 96	11	8.00	1.31	CT	II	165	60	17	25	0.021
	Ene 96	1	8.00	1.68	CT	I	195	120	32	24	0.024
	Jun 98	7	4.85	1.15	CC	0	435	240	53	35	0.090
	Sep 98	10	3.44	0.42	CT	0	240	90	50	42	0.070
Z. bedoti	Mar 97	7	5.20	0.68	CC	I	345	150	49	45	0.066

7.3. Caracterización ecológica de la distribución y abundancia de los parásitos en quetognatos del Golfo de California

7.3.1. Imágenes de satélite de la temperatura superficial del mar y de la concentración de la clorofila-*a*

La temperatura superficial del mar en el centro del Golfo de California presentó fluctuaciones estacionales con un rango de 15-33°C (**Fig. 14A-F**). En el mes de Feb 2014 se registró las menores temperaturas (15.2°C) (**Fig. 14D**) y en Agosto 2012 se registraron las mayores tempetaruas (33.4°C) (**Fig. 14B**). Durante los meses de Junio 2013, 2016 y 2017 las mayores temperaturas fueron similares (29.23-30.54°C) aunque no en las temperaturas menores donde en Junio 2017 se observó temperaturas de 18.2°C (**Fig. 14C,E-F**)

La concentración superficial de clorofila *a* (Cl-*a*) (mg m^3) varió considerablemente entre los meses muestreados (0.113-23.853 mg m^3) (**Fig. 15A-F**). El patrón general fue que las menores concentraciones de Cl-*a* ocurrieron en Agosto 2012 y Junio 2016 (0.113-0.144 mg m^3) (**Fig. 15B-C**) mientras que las mayores se presentaron en Noviembre 2011 y Febrero 2014 (21.479-23.853 mg m^3) (**Fig. 15A,D**). La concentración fue semejante en los meses transicionales de temporada fría acalida de Junio 2016 y Junio 2017 (15.374-16.831 mg m^3) (**Fig. 15E-F**).

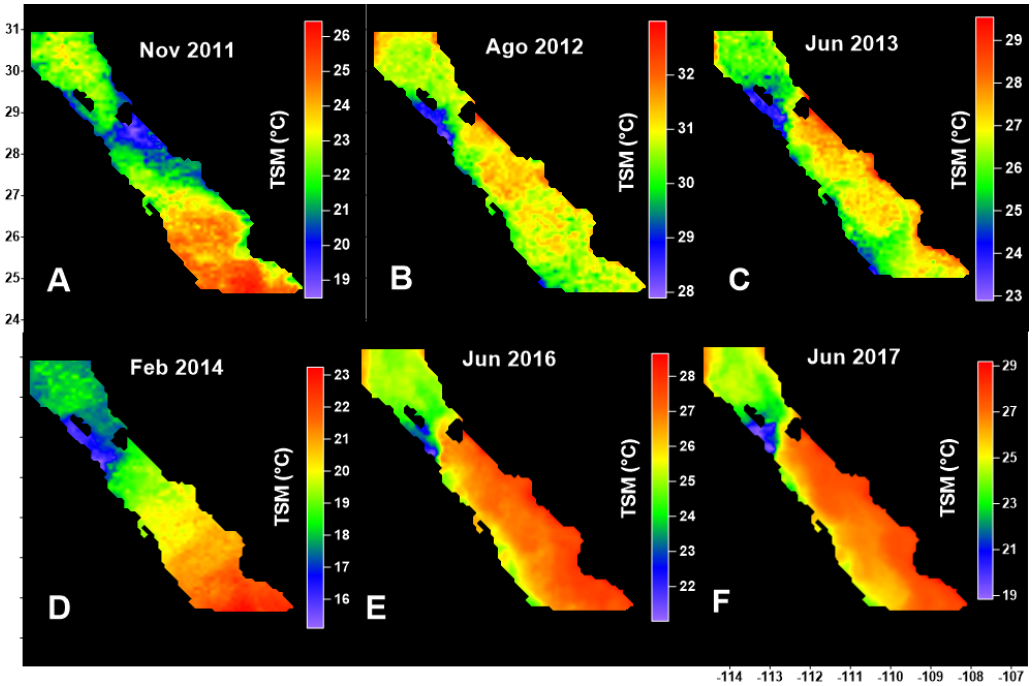

Figura 14. Imágenes de satélite de la temperatura superficial del mar (TSM) (°C) durante distintos periodos climáticos estacionales (A) Noviembre 2011, (B) Agosto 2012, (C) Junio 2013, (D) Febrero 2014, (E) Junio 2016 y (F) Junio 2017 en el Golfo de California.

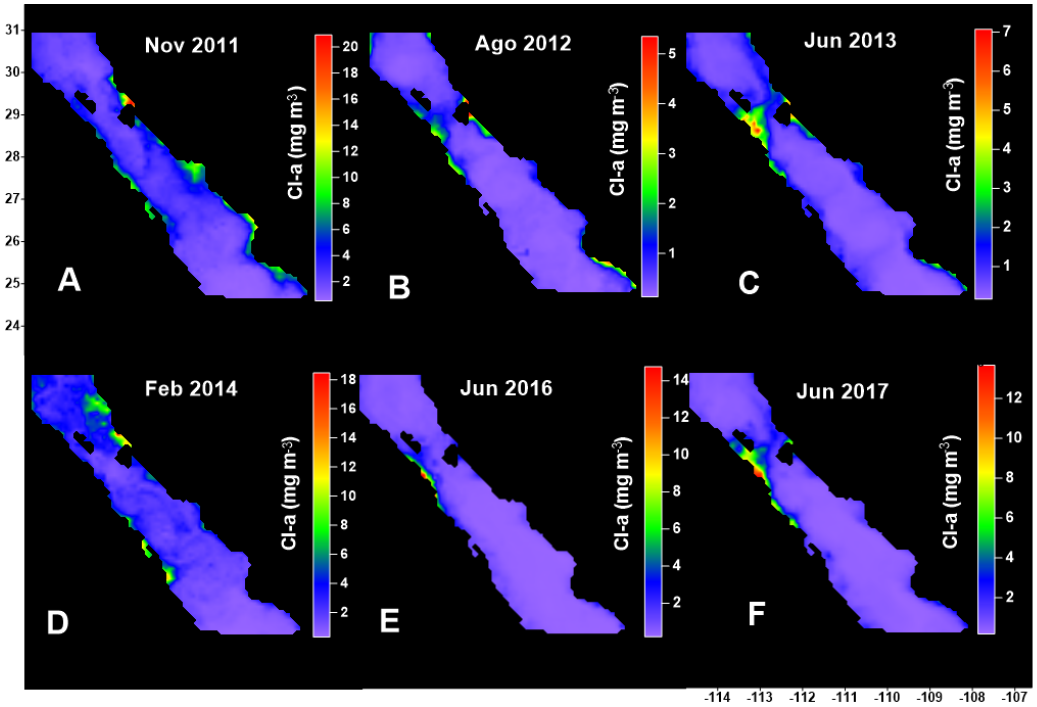

Figura 15. Imágenes de satélite de la concentración de la clorofila a (Cl-a) (mg m^3) durante distintos periodos climáticos estacionales (A) Noviembre 2011, (B) Agosto 2012, (C) Junio 2013, (D) Febrero 2014, (E) Junio 2016 y (F) Junio 2017 en el Golfo de California.

7.3.2. Parasitismo de quetognatos de muestreos cuantitativos en el Golfo de California

Una de las características más interesantes de los mapas de distribución de abundancia de quetognatos totales y parasitados es que virtualmente en todas las estaciones de muestreos existen especímenes parastados por algún tipo de parásito, partcularmente durante Junio 2013. La diversidad y abundancia total de la estructura de la comunidad de quetognatos totales y de los quetognatos parasitados fue considerablemente menor durante el periodo transicional cálido-frío de Noviembre 2011 (**Fig. 16A,D**) y del periodo cálido de Agosto 2012 (**Fig. 16B,E**) en comparación con el el periodo transicional frío-cálido de Junio 2013 (**Fig. 16C,F**). En Junio 2013 fue notablemente mayor la abundancia de quetognatos totales y quetognatos parasitados. Este patrón en la abundancia de quetognatos coincide con lo observado en la prevalencia de parasitismo, donde Junio 2013 tobo los valores de prevalencia mas elevados con respecto a los otros dos periodos estudiados de manera cuantitativa (Nov 2011, Agosto 2012) (**Fig. 16G-I**)

Los quetognatos *Flaccisagitta enflata* y *F. hexaptera* fueron las especies con mayor abundancia y prevalencia de parásitos en comparación de la abundancia de parásitos que presentaron *Aidanosagitta neglecta*, *Parasagitta eunertica* y *Zonosagitta bedoti*. Mientras que en los quetognatos *Aidanosagitta regulari*s, *Decipisagitta decipiens*, *Krohnitta pacifica*, *Mesosagitta minima* y *Serratosagitta pacifica* no se observaron parásitos.

En general, la diversidad de parásitos fue baja en todos los periodos climáticos estacionales muestreados. Solamente se encontraron dos tipos de parásitos, los ciliados (**Fig.17A-C**) y los tremátodos digéneos que corresponden a especímenes de la familia Didymozoidae (**Fig. 17D-E**) y Hemiuridae (**Fig. 17F-G**).

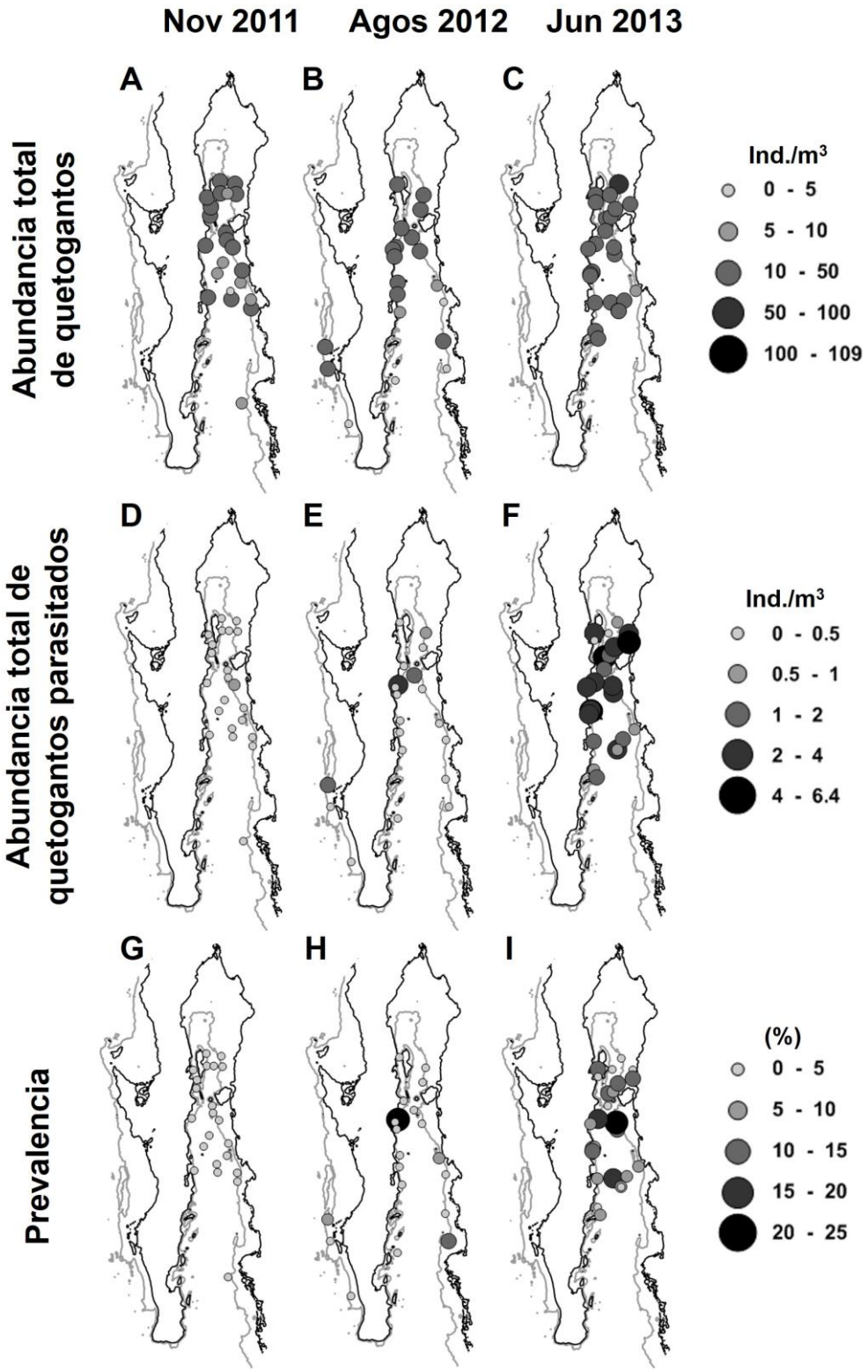

Figura 16. Abundancia total (ind./m^3) de la estructura de la comunidad de quetognatos (A-C), de los quetognatos parasitados (D-F) y prevalencia de parasitismo (%) (G-I) durante tres periodos climáticos estacionales estudiados de manera cuantitativa en el Golfo de California.

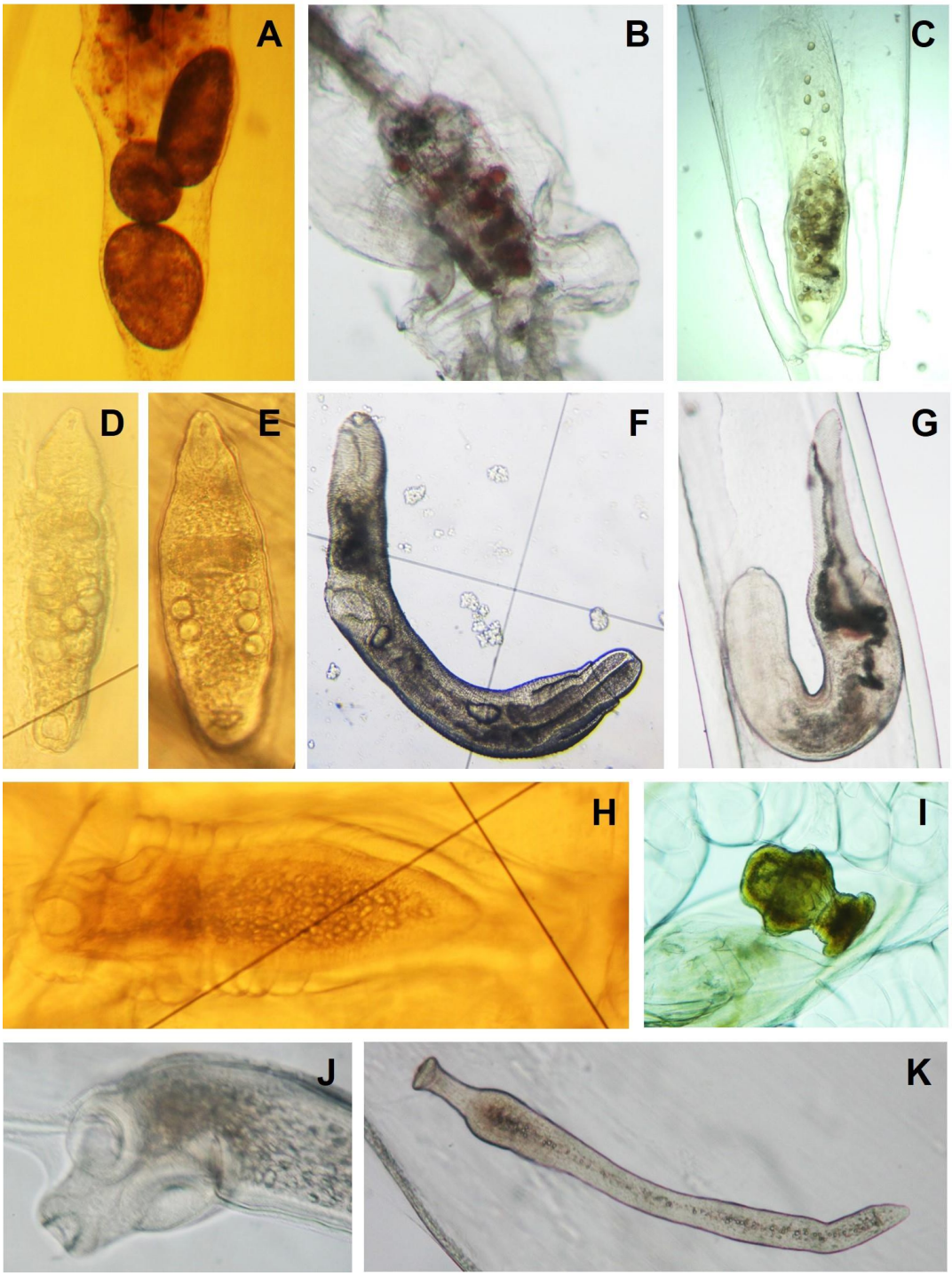

Figura 17. Fotografías de la diversidad taxonómica de endoparásitos de quetognatos recolectados *in vivo* en la parte central y norte del Golfo de California observados Feb 2014, Jun 2016 y 2017). Se observaron cuatro tipos de parásitos: ciliados, tremátodos digéneos, céstodos y acantocéfalos) que interactúan con los quetognatos. A-C = Ciliados, D-E = Didymozoidae, F-G = Hemiuridae, H-J = Tetraphyllidea.

7.3.3. Parasitismo de quetognatos observado cualitativamente en el Golfo de California

Durante la revisión de quetognatos vivos se separaron 35 quetognatos parasitados de dos especies (*Flaccisagitta enflata* y *Flaccisagitta hexapera*) en Febrero 2014 (**Fig. 18A**), 89 quetognatos parasitados de cuatro especies (*Aidanosagitta neglecta*, *F. enflata*, *F. hexaptera* y *Sagitta* sp.) en Junio 2016 (**Fig. 18B**) y 195 quetognatos parasitados de cinco especies (*F. enflata*, *F. hexaptera*, *Parasagitta euneritica*, *Serratosagitta pacifica* y *Zonosagitta bedoti*) en Junio 2017 (**Fig. 18C**).

Los parásitos observados *in vivo* fueron clasificados en cinco tipos de parásitos: 1) ciliados protistas con forma oval y coloración gris o pardo oscuro con un desplazamiento activo recorriendo el largo del intestino desde la región anterior a la posterior y con una intensidad de hasta cinco individuos por quetognato (**Fig. 17A**) y ciliados de forma circular con coloración rojiza y/o semi-transparente en el interior de copépodos degradados que se encontraban en el intestino de quetognatos (posiblemente *Vampyrophrya pelágica*). La intensidad de los ciliados fue de 5–12 individuos y se observaron desplazándose activamente dentro del copépodo (**Fig. 17B-C**); 2) tremátodos digéneos de las familias Didymozoidae y Hemiuridae. Los Didymozoidae fueron encontrados en el intestino, celoma del tronco y el septo caudal con un comportamiento poco activo, la intensidad de los Didymozoidae fue 1–4 individuos por quetognato examinado (**Fig. 17D-E**). Los especímenes de la familia Hemiuridae tuvieron un comportamiento activo desplazándose por todo el cuerpo del quetognato desde la cabeza hasta el septo caudal. También se observó especímenes que salieron del quetognato por la región de la aleta caudal, la intensidad fue de un hemiúrido por quetognato (**Fig. 17F-G**); 3) se observaron céstodos de orden Tetraphyllidea con un movimiento activo del escólex que esta conformado por cuatro botridios en cada lado del escólex y con una ventosa muscular en cada botridio y una quinta ventosa muscular apilcal. Los céstodos fueron observados en el interior del intestino hacia la parte posterior y la intensidad invariablemente fue de un céstodo por quetognato (**Fig. 17H-J**); 4) acantocéfalos, localizados en la región posterior del intestino de los quetognatos, su movimiento fue activo estirando y contrayendo el cuerpo y la probóscide, una probóscide aparentemente reducida o de tamaño

pequeño, la intensidad fue invariablemente de un acantocefálo por quetognato (**Fig. 17K**).

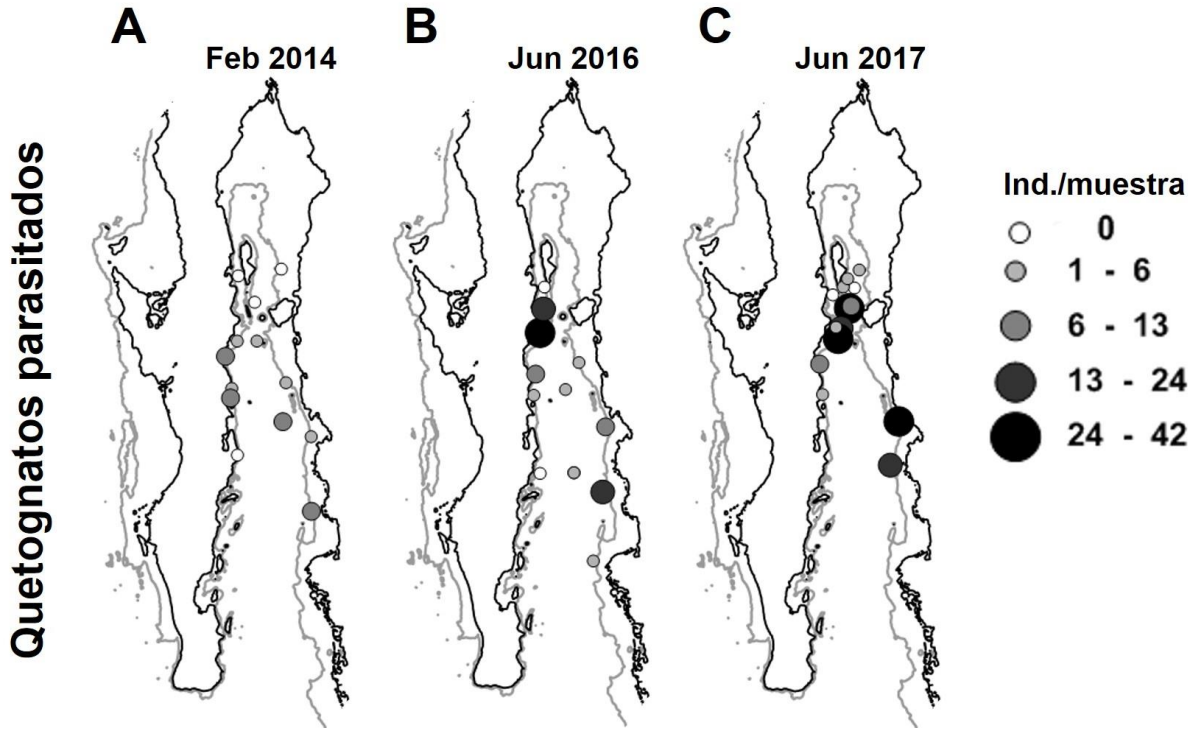

Figura 18. Número de especímenes de quetognatos parasitados (Ind./muestra) obtenidos de observaciones en vivo no cuantitativos de los cruceros oceanográficos durante Febrero 2014 (A), Junio 2016 (B) y Junio 2017 (C) en el Golfo de California.

7.3.4. Biología molecular de parásitos en quetognatos

De las observaciones *in vivo* de los quetognatos parasitados y de los quetognatos que se recolectaron con red bongo se seleccionaron 36 especímenes de quetognatos parasitados con tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae por ser los parásitos más abundantes y con mayor distribución geográfica dentro del Golfo de California (**Fig. 17D-E**) (Códigos ZPCR_037 a ZPCR_054 y ZPCR_101 a ZPCR_118). De los 36 quetognatos análizados solamente se pudieron obtener amplificaciones y secuencias de cuatro quetognatos (**Tabla 16**). Hasta el momento las evidencias preliminares indican la presencia de dos tipos distintos de metacercarias de la familia Didymozoidae en los quetognatos del Golfo de California.

7.4. Análisis histológico de los parásitos más abundantes

Durante la búsqueda de parásitos vivos en muestras de zooplancton obtenidas en los cruceros oceanográficos de Febrero 2014, Junio 2016 y 2017 en el Golfo de California (**Fig. 2E-G**) se separaron 33 especímenes de quetognatos parasitados (**Tabla 17**). Seis especímenes fueron del quetognato *Flaccisagitta hexaptera* (**Fig. 19A**) y 27 de *F. enflata* (**Fig. 19B-C**). Los parásitos que presentaron estas dos especies de quetognatos corresponden en su mayoría a los tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae (**Fig. 20A-H**), ciliados intestinales (**Fig. 17A**) y los copépodos con ciliados rojos que tenían algunos especímenes de quetognatos en su tracto digestivo (**Fig. 17B**). Sin embargo, en el caso de éstos dos últimos no fue posible obtener un corte histológico exitoso.

De los Didymozoidae la evidencia morfológica observada en los cortes histológicos sugiere dos posibles tipos de larvas didymozoides con base en la ausencia y presencia de una ventosa ventral (o acetábulo). Esta es una de las características distintivas para los tipos de metacercaria de la familia Didymozoidae. En el Didymozoidae sp. 1 “larva tipo *Torticaecum*” no se observó el acetábulo (**Fig. 20A-D**) mientras que en el Didymozoidae sp. 2 “larva tipo *Monilicaecum*” se observó el acetábulo posterior al “estomágo” del parásito (**Fig. 20E-H**).

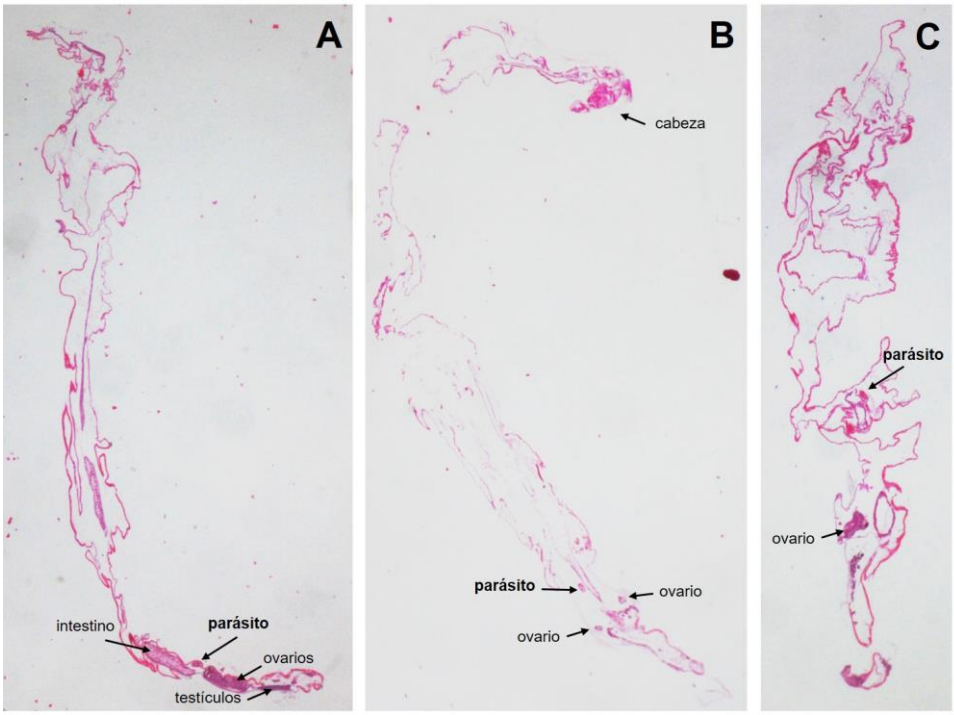

Figura 19. Fotografías de los cortes histológicos longitudinales de los quetognatos (A) *Flaccisagitta hexaptera* y (B-C) *F. enflata* parasitados con tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae en el Golfo de California.

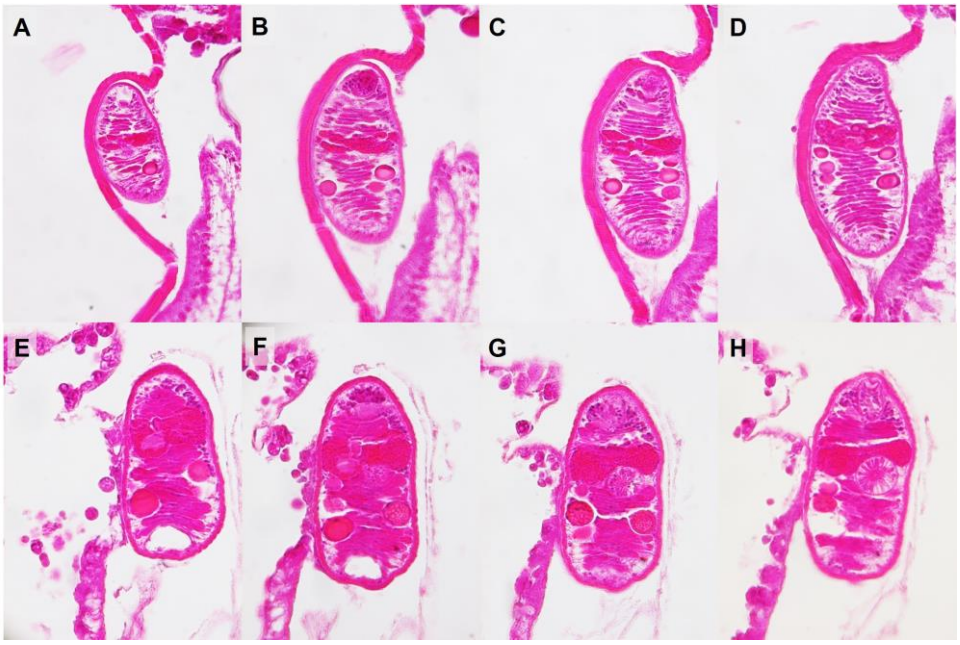

Figura 20. Fotografías de los cortes histológicos longitudinales de los tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae (parásitos más abundantes) en los quetognatos parasitados (A-D) *Flaccisagitta hexaptera* y (E-H) *Flaccisagitta enflata* del Golfo de California

8. DISCUSIÓN

8.1. Cambios estacionales e interanuales de los parásitos de quetognatos de la costa continental del Pacífico Central Mexicano

El presente estudio demostró que la abundancia de los quetognatos hospederos influencia significativamente la abundancia y prevalencia de sus parásitos (efecto denso-dependiente) (**Fig. 21A-C**). También se demostró que los parásitos de quetognatos tienen una distribución más heterogénea que la de sus hospederos y que los parásitos tuvieron abundancias <20 veces menor en magnitud que la población de hospederos. Además en la presente tesis dovtoral se concluye que las condiciones de El Niño 1997−1998 con altas anomalías de la temperatura y bajo índice de surgencia costera disminuyeron la abundancia y riqueza de especies de los quetognatos pero teniendo relativamente poco cambio temporal sobre la abundancia y diversidad de sus parásitos debido a que la abundancia de los quetognatos parasitados fue cerca de 20 veces menor en magnitud que la abundancia total de quetognatos. Por lo tanto los cambios en la densidad poblacional de los hospederos no parecen representar un cambio significativo de la disponibilidad de hospederos para las poblaciones de parásitos.

8.1.1. Interacción denso-dependiente parásito-hospedero

La diversidad de especies de quetognatos registrada durante la serie de tiempo zooplanctónica fue relativamente baja (9 spp.) representando aproximadamente el 56% de las 16 especies previamente registradas en el Pacífico Central Mexicano. Estas nueve especies representan el 26% de las 35 especies registradas el Pacífico Oriental Tropical (Franco-Gordo, 2009; Franco-Gordo & Plascencia-Palomera, 2014).

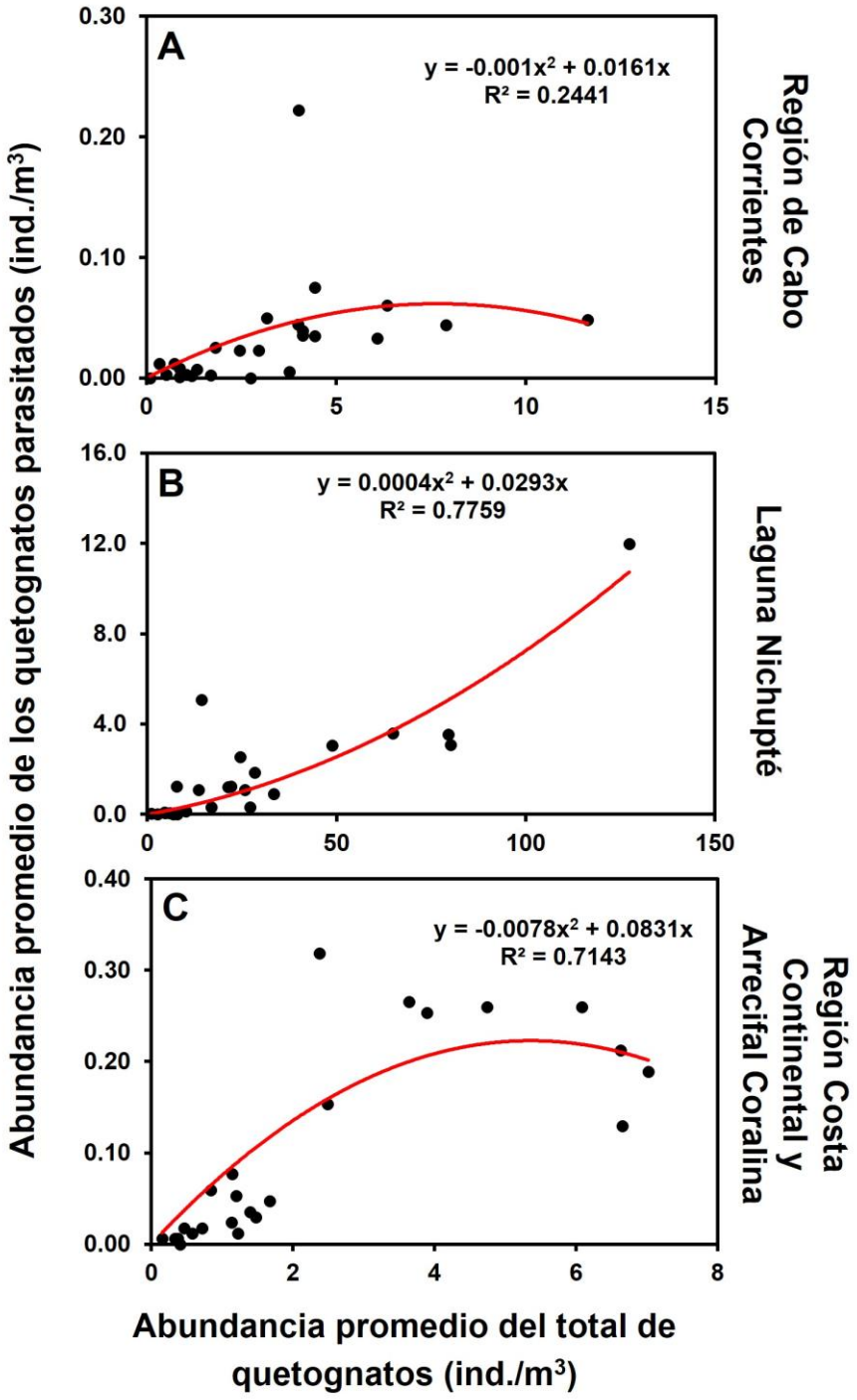

Figura 21. Modelos de regresión de la relación entre la abundancia promedio de los quetognatos parasitados y el promedio de la abundancia del total de quetognatos (ind./m^3) en tres regiones geográficas distintas. A) Pacífico Central Mexicano (1996-1998 presente estudio), B) Laguna Nichupté, Península de Yucatán 2004-2005 y C) costa Continental del noreste de la Península de Yucatán 2004−2005 (Lozano-Cobo *et al*., 2017a).

La biogeografía de quetognatos y los patrones de abundancia en diferentes masas de agua es relativamente bien conocido para la región noreste del Océano Pacífico (Bieri, 1959; Alvariño, 1964, 1966; Brinton *et al*., 1986). Con base en ese conocimiento inferimos que *F. enflata* y *F. hexaptera* son especies cosmopolitas numéricamente dominantes. *A. regularis*, *Z. Bedoti, A. neglecta* y *S. pacifica* son especies del Indo-Pacífico. *M. minima* fue la especie menos abundante y es una especie cosmopolita. *P. euneritica* y *S. pseudoserratodentata* son endémicas del Pacífico Central (Alvariño, 1964, 1966; Bieri, 1959). Con excepción de *A. neglecta* y *S. pseudoserratodentata* el resto de las siete especies de quetognatos (78%) estuvieron parasitadas por al menos uno de los 28 taxa de parásitos. Esto es considerablemente una gran proporción de especies de quetognatos parasitadas en comparación con el Mar Caribe donde solamente 5 de 14 especies de quetognatos (36%) fueron registradas con parásitos (Lozano-Cobo *et al*., 2017a).

En este trabajo se registra por primera vez a los quetognatos *A. regularis*, *M. minima* y *S. pacifica* como hospederos de parásitos en el noreste del Pacífico (Anexo **Tabla 3**). *Serratosagitta pseudoserratodentata* fue la única especie de quetognato del presente estudio que no se encontraron parásitos. Esto posiblemente es debido a que su densidad poblacional fue considerablemente baja en esta región biogeográfica (Anexo **Tabla 3**). Bieri (1959) definió a *S. pseudoserratodentata* como una especie endémica de aguas centrales del Pacífico Norte (0-20°N) y con mayores abundancias entre los 140°E–130°O. *Serratosagitta pseudoserratodentata* representa únicamente el 1.3% de la abundancia de quetognatos en la Bahía de Sagamy, Japón (Tokioka, 1954). Bieri (1959) concluyó que los quetognatos de las aguas del Pacífico Central penetran en bajas abundancias y frecuencia temporal en la Bahía de Sagamy a lo largo del año. La abundancia relativa de *S. pseudoserratodentata* durante 1996–1998 en la region de Cabo Corrientes fue notablemente baja (< 0.001%) como se observó en el Pacífico oeste (Tokioka 1954).

La densidad poblacional del hospedero es uno de los principales factores que influyen en el control poblacional de la densidad y prevalencia de los parásitos tróficamente transmitidos (Arneberg *et al*., 1998; Poulin, 2007; Kamiya *et al*., 2014). Se encontró una relación no lineal significativamente positiva entre la abundancia

promedio estandarizada de los quetognatos (combinando todas las especies) y la abundancia promedio estandarizada de todas las especies de quetognatos parasitados (ind./m^3) en la región de Cabo Corrientes (**Fig. 21A**). Se comparó esta relación denso-dependiente parásito-quetognato descubierta en el Pacífico Central Mexicano con la abundancia de quetognatos y parásitos registradas en otros dos ecosistemas completamente distintos localizados en el Mar Caribe: 1) Laguna Nichupté donde *Ferosagitta hispida* contribuye con el 98% de las cinco especies que ahí habitan (con densidades de hasta 12 ind./m^3) y 2) la plataforma continental de Mar Caribe con una comunidad de quetognatos registrada de 12 especies con densidades poblacionales de < 0.3 ind./m^3 dominada por *F. eunerítica* (Lozano-Cobo *et al*., 2017a). Se probó estadísticamente la hipotésis de denso-dependencia con la integración de la abundancia de todos los parásitos en todas las especies de quetognatos parasitadas (comunidad componente) (**Fig. 21A-C**) y por tipos de parásitos: microparásitos (quistes, protistas y simbiontes) y macroparásitos (metazoarios) (no se presenta este gráfico). Se concluyó que la densidad de las poblaciones de quetognatos y sus parásitos tuvo una correlación significativa positiva no-lineal independientemente del ecosistema y de la riqueza de especies local (con distintos parámetros de pendiente e intercepción). Esta relación denso-dependiente cambia de acuerdo con las abundancias en cada ecosistema, cuando la estrucutra de la comunidad de los quetognatos tuvo típicamente bajas abundancias (< 0.5 ind./m^3) esta relación denso-dependiente se ajusto mejor a un modelo de regresión polinomial (**Fig. 21A,C**) y cuando los quetognatos tuvieron densidades poblacionales comparativamente altas se ajustó mejor a un modelo de regresión exponencial (**Fig. 21B**). En el Pacífico Central Mexicano la prevalencia general fue de 1% con relativamente baja densidad poblacional de hospederos mientras que en el Mar Caribe la prevalencia promedio fue de 6% con densidades hasta 40 veces mayores en la Laguna Nichupté que en la costa del Pacífico Central Mexicano y plataforma continental de Yucatán (**Fig. 21A-C**)

Existen pocas series de tiempo zooplanctónicas en el mundo que estudian los parásitos de quetognatos particularmente en latitudes tropicales (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). Estos autores resumieron la información actualmente disponible de cinco series de tiempo zooplanctónicas de parásitos que interactúan con quetognatos

realizados en Rusia, Canadá, Inglaterra, Japón y Argentina (Lozano-Cobo *et al*., 2017b, Tabla 1). El presente estudio es la primera serie de tiempo de quetognatos que estima sistemáticamente todo la comunidad componente de quetognatos y sus parásitos en el Océano Pacífico. Ohtsuka *et al*. (2004) que realizaron una serie de tiempo (1999-2000) de Japón enfoncándose solamente en la especie de ciliado *Vampyrophrya pelagica* que interactúa con tres especies de quetognatos y varias especies de copépodos. Sin embargo, el presente estudio representa el tercer estudio de parasitismo en quetognatos en la región del Pacífico Mexicano (incluyendo el alto Golfo de California) (Lozano-Cobo *et al*., 2012, 2017b). La proporción de especies de quetognatos parasitadas encontradas en el Pacífico Central Mexicano fue mayor (78%, siete de las nueve especies de quetognatos estuvieron parasitadas) que los estudios previos realizados en la Peninsula de Yucatán, Mar Caribe (38%, cinco de las 13 especies de quetognatos estuvieron parasitadas) (Lozano-Cobo *et al*., 2017a). La abundancia general de la población de quetognatos en la región de Cabo Corrientes fue considerablemente menor (0.22 ind./m^3 abundancia temporal máxima) que la registrada en la Laguna Nichupté (12 ind./m^3 abundancia temporal máxima), pero la abundancia fue similar magnitud que la observada en la plataforma continental de la Península de Yucatán (0.32 ind./m^3 abundancia temporal máxima) (Lozano-Cobo *et al*., 2017a). Cabo Corrientes es una región costera con una continua influencia de condiciones oceánicas debido a la influencia de la Corriente de California, Curriente Costera Mexicana (Filonov & Tereschchenko, 2000; Filonov *et al*., 2003; Godínez *et al*., 2010; Kurcyn *et al*., 2012, 2013; Gómez-Valdivia *et al*., 2015; Portela *et al*., 2016). Esto resulta en un complejo patrón de corrientes en la boca del Golfo de California con una notable variabilidad espacio-temporal debido a la dinámica de surgencias que estacionalmente modifican la abundancia de la estructura de la comunidad del zooplancton en Cabo Corrientes (Franco-Gordo *et al*., 2004, 2015; Ambriz-Arreola *et al*., 2012; Gasca *et al*., 2012; Kozak *et al*., 2014). En contraste, la Laguna Nichupté (5 m de profundidad) es parte del segundo sistema arrecifal de corales del mundo (Puerto Morelos-Cancún), influenciado por el flujo de la Corriente de Yucatán en dirección hacia el polo con una contracorriente costera hacia el Ecuador (Álvarez-Cadena *et al*., 1998; Lozano-Cobo *et al*., 2017a). Las condiciones estuarinas y eurihalinas de la

Laguna Nichupté disminuyen notablemente la diversidad de quetognatos y favorece considerablemente la alta abundancia de *F. hispida* (<140 ind./m^3). *F. enflata* domina en la costa continental de la Península de Yucatán con mayor diversidad (13 spp.) pero con considerablemente menores densidades poblacionales (Álvarez-Cadena *et al*., 1996; Lozano-Cobo *et al*., 2017a). Aunque se observaron considerables diferencias en la diversidad y abundancia de los parásitos y quetognatos en Cabo Corrientes (28 taxa de parásitos de este estudio) y en el noreste de la Península de Yucatán (33 taxa) (Lozano-Cobo *et al*., 2017a) en ambas regiones fueron observadas interacciones hospedero-parásito denso-dependientes significativamente positivas. La más notable diferencia en la composición de los taxa de parásitos fue la exclusiva presencia del monogéneo *Gyrodactylus* sp. en el Mar Caribe (Lozano-Cobo *et al*., 2017a) y el acantocefálo *Corynosoma* sp. en Cabo Corrientes (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). El resto de la comunidad componente de los parásitos fue taxonómicamente similar en ambas costas de México. El presente estudio es el segundo que registra la mayor diversidad del componente de la comunidad de parásitos en quetognatos en el mundo, aunque la abundancia y prevalencia registrada en este trabajo fue comparativamente baja en relación al estudio del Mar Caribe.

Con excepción de los acantocefálos el resto de los tipos de parásitos encontrados del presente estudio han sido encontrados interactuando con quetognatos de otras regiones marinas del mundo (Reimer *et al*., 1975; Shimazu, 1982; Jarling & Kapp, 1985; Mazzoni, 1986; Gómez del Prado-Rosas *et al*., 2005; Øresland & Bray, 2005; Daponte *et al*., 2008; Almeida *et al*., 2009; Lozano-Cobo *et al*., 2017a,b). La mayoría de los registros de parásitos de quetognatos han sido estadios larvales de helmintos caracterizados por tener una morfología externa simple que complica la identificación taxonómica. Marcogliese (2008) mencionó que los tremátodos están entre los parásitos más comunes de vertebrados y aquí demostramos de nuevo que los tremátodos (39%) dominaron el componente de la comunidad de endoparásitos tróficamente transmitidos de quetognatos (tremátodos digéneos, cestodos, nematodos y acantocefálos) (Lozano-Cobo *et al*., 2017a,b, Lozano-Cobo este estudio). Debido a que los quetognatos son exclusivamente carnívoros (y en algunas ocasiones caníbales) se infiere éstos son relevantes

hospederos en la transmisión de endoparásitos hacia hospederos intermediarios y defintivos como ha sido previamente registrados en otras regiones biogeográficas del mundo (Théodoridès, 1989; Pierrot-Bults, 1990; Nagasawa, 1991; Gómez del Prado-Rosas *et al*., 2005; Daponte *et al*., 2008; Lozano-Cobo *et al*., 2017a).

Debido a que el tegumento de los quetognatos es delgado, transparente, suave y flácido (Lozano-Cobo *et al*., 2017a) los quetonatos son presas difícil de encontrar e identificar en investigaciones de contenido estomacal de peces o algún otro depredador de quetognatos y sus parásitos. Flores-Ortega *et al*. (2010) registraron que los crustáceos, peces, moluscos, poliquetos y equinodermos son las principales presas de seis de las especies más abundantes de peces en el Pacífico Central Mexicano. Hasta ahora no existe evidencia que los quetognatos sean presas de estas especies de peces). Sin embargo, los tremátodos digéneos Hemiuridae, *Parahemiurus* sp., y los Lepocreadiidae si han sido encontrados parasitando quetognatos en este estudio y éstos han sido registrados en peces marinos de las costas de Jalisco y Colima (Lamothe-Argumedo *et al*., 1997; León-Règagnon *et al*., 1997; Pérez-Ponce de León *et al*., 2000). El nemátodo *Contracaecum* sp. ha sido encontrado infectando peces marinos en la costa de Nayarit (Lamothe-Argumedo *et al*., 1997).

Para conocer mejor la función de los quetognatos en la transmisión de parásitos es necesario realizar esfuerzos futuros en taxonomía morfológica y molecular que permitan definir que especies de parásitos infectan organismos del zooplancton, invertebrados marinos (como los cefalópodos) y vertebrados marinos (peces, tiburones, tortugas, aves y mamíferos). Esto permitrá completar el conocimiento del ciclo de vida de cada especie de parásito registrada en el Pacífico Central Mexicano. En los estudios de Lozano Cobo *et al*. (2017a,b) y el presente estudio no se observaron parásitos cuando la abundancia de los quetognatos fue menor de 0.48 ind./m^3 en cada estación muestreada. Infiero que éste es un umbral de densidad del hospedero para los parásitos de los quetognatos. La baja densidad de hospederos considerablemente disminuye la probabilidad de que un parásito encuentre un quetognato como hospedero (o que pueda ser recolectado por la red de zooplancton). Por lo tanto, en estudios ecológicos del parasitismo existe un umbral mínimo de abundancia del hospedero que el parásito requiere para tener éxito de las interacciones parásito-

hospedero en las comunidades pelágicas marinas. La implicación de nuestra conclusión de la directa relación denso-dependiente entre las densidades de los quetognatos y sus parásitos implicará que se presenten bajas prevalencias en regiones biogegráficas donde los quetognatos tienen típicamente baja abundancia (por ejemplo, poblaciones oceánicas en el Pacífico central). Por el contrario, en ecosistemas costeros donde los quetognatos tienen altas densidades poblacionales la probabilidad de que los parásitos encuentren hospederos se incrementa de manera denso-dependiente.

8.1.2. Influencia de El Niño 1997−1998 en la diversidad de quetognatos y parásitos

Franco-Gordo *et al*. (2004) sintetizaron todos los estudios de zooplancton llevados a cabo durante los eventos de El Niño 1997-1998 en el noreste del Pacífico. Ellos no registraron algún estudio previo de los cambios estacionales de la estructura de la comunidad de quetognatos en esta región tropical. De esta forma, ésta es la primera investigación que estima los cambios estacionales e interanuales de la abundancia y prevalencia de quetognatos y sus parásitos en función de las condiciones ambientales, particularmente por El Niño 1997−1998. Las condiciones ambientales de El Niño 1997−1998 modificaron la estructura de la comunidad de quetognatos (disminuyendo significativamente su abundancia y diversidad de especies), causando cambios menos notorios en el componente de la comunidad de parásitos (diferencias no significativas). Los análisis estadísticos de las condiciones ambientales de la serie de tiempomensual de zooplancton 1996−1998 mostraron dos periodos diferentes: antes y durante El Niño (relativamente alta diversidad y abundancia de quetognatos y parásitos) y después de El Niño (baja diversidad y abundancia de quetognatos y parásitos). La disminución de la diversidad y abundancia de la estructura de la comunidad de quetognatos durante y después de El Niño 1997−1998 también fue registrada en otros grupos taxonómicos como larvas de peces, copépodos y anfípodos en la región de Cabo Corrientes (Franco-Gordo *et al*., 2004; Gasca *et al*., 2012; Kozak *et al*., 2014). Por el contrario, los especies de eufaúsidos se incrementaron durante El Niño 1997−1998 debido a la presencia de especies

oceánicas; pero en general también se mostró una disminución de la abundancia de especies en la región de Cabo Corrientes (Ambriz-Arreola *et al*., 2012). Nueve especies de quetognatos fueron encontradas en Cabo Corriente antes de El Niño 1997−98 pero solamente siete de ellas estuvieron parasitadas. Durante El Niño se encontraron siete especies de quetognatos pero solamente seis estuvieron parasitadas. Despues de El Niño se encontraron cuatro especies de quetognatos pero solamente tres de ellas se encontraron parasitadas. La disminución de la abundancia de *Mesosagitta minima* y de *Parasagitta eunertica*, y el incremento de la abundancia de *Aidanosagitta regularis* y de *Serratosagitta pacifica* son el principal cambio en la comunidad de quetognatos a consecuencia de las condiciones ambientales de El Niño 1997−1998. Ambriz-Arreola *et al*. (2012) registró que las primeras señales ambientales de El Niño 1997−1998 ocurrieron durante Junio 1997 posteriormente se incrementaron los vientos entre Enero y Junio 1998. Los principales cambios ambientales de El Niño 1997−98 fue el incremento de la temperatura superficial que promovió pronunciados cambios en la estratificación termal (calentamiento homogéneo) y una mayor profundidad de la capa de mezcla (>60 m). Estos cambios termales fueron causados por la advección costera del Agua Superfical Tropical y del Agua Superficial del Pacífico Ecuatorial en profundidades superiores a los 90 m en la región de Cabo Corrientes (Filonov & Tereschchenko, 2000; Ambriz-Arreola *et al*., 2012). García-Díaz *et al*. (2008) registraron una disminución de la diversidad de especies de quetogntos durante May-Jun 1998 (periodo de El Niño) y propusieron que el quetognato *Pterosagitta draco* es una especie indicadora de condiciones El Niño en las costas del Pacífico Colombiano. Naranjo (2009) registraron cambios en la composición de especies y una disminución generalizada de la abundancia de quetognatos durante el comienzo de El Niño 1997−1998 en La Libertad, Ecuador.

Debido a que el presente trabajo es el primer estudio que estima la diversidad y abundancia de la comunidad componente de parásitos de quetognatos en función a las condiciones ambientales durante el evento de El Niño no es posible realizar comparaciones con otras regiones del mundo. Nuestros resultados no muestran cambios significativos de la diversidad y abundancia del componente de comunidad de parásitos de quetognatos antes, durante y después de El Niño 1997−1998 con

excepción de los protistas y los simbiontes no identificados que incrementaron su prevalencia, abundancia e intensidad durante El Niño 1997−1998. Sólo los parásitos de los quetognatos de *Serratosagitta pacifica*, *Flaccisagitta enflata* y *F. hexaptera* mostraron incrementos en la abundancia de quetognatos durante El Niño. Por lo que se concluye que El Niño 1997−1998 tuvo un efecto denso-dependiente en la abundancia de las especies de quetognatos y un relativamente menor cambio en sus parásitos debido a una baja prevalencia y porque la abundancia de los quetognatos parasitados fue 20 veces menor en magnitud que el total de la abundancia de quetognatos. Estos cambios en la abundancia de los quetognatos no tuvieron un efecto negativo significativo en la densidad poblacional de los parásitos. Mouritsen & Poulin (2002) y Marcogliese (2008) describieron algunos posibles efectos del incremento de la temperatura en los parásitos marinos de los moluscos, crustáceos, equinodermos y larvas de hospederos. Por ejemplo, un incremento de la temperatura causa el desarrollo de larvas de digéneos (cercaria) que parasitan moluscos (primer hospedero intermediario) (Koprivinkar & Poulin, 2009). Sin embargo, cada tipo de parásito posiblemente responda en diferente forma al incremento de la temperatura (Marcogliese, 2008). En este trabajo se demostró que aunque El Niño 1997-1998 disminuye la diversidad y abundancia de quetognatos a lo largo de la costa contientnal del Pacífico Central Mexicano tropical, la abundancia de los parásitos solo muestran cambios estadísticos significativos durante y después de El Niño 1997-1998. Se propone que los cambios en las condiciones ambientales durante el evento de El Niño posiblemente modifican la abundancia y diversidad de las especies de quetognatos pero que estos cambios son proporcionalmente pequeños para causar una alteración drástica en las interacciones parásito-hospedero. La implicación de esta parte del estudio es que si el calentamiento global incrementa la temperatura oceánica podría disminuir la abundancia de los quetognatos pero con la evidencia obtenida hasta ahora es poco probable que tenga un efecto negativo en los parásitos tróficamente transmitidos.

8.2. Descubrimiento de los acantocéfalos parasitando quetognatos

Mediante la revisión bibliográfica de todos los registros disponibles de simbiontes que interactúan con quetognatos en todos los océanos del mundo (1851−2016; 134 publicaciones) inferimos que los quetognatos interactúan con 12 tipos de simbiontes que han sido descubiertos en el siguiente orden cronológico: Digenea, Monogenea, Apicomplexa, Nematoda, Amoebozoa, Dinoflagellata, Ciliata, Cestoda, Euglenozoa, Copepoda, Polychaeta y Bacteria (**Fig. 22**). Hasta ahora no han sido registrados en asociación simbiótica con los quetognatos virus, hongos, organismos epibiontes o parasitoides. Los quetognatos son frecuentemente hospederos intermediarios o paraténicos de parásitos transmitidos tróficamente como los digéneos cestodos y nemátodos en diferentes regiones del mundo (Théodoridès, 1989; Pierrot-Bults, 1990; Nagasawa, 1991; Ohtsuka *et al*., 2000; Daponte *et al*., 2008).

Debido a que los quetognatos son estrictamente carnívoros (inclusive son caníbales), altamente abundantes y tiene una amplia distribución biogeográfica, la mayoría de sus simbiontes conocidos son endoparásitos tróficamente transmitidos a través de interacciones depredador-presa. Lozano-Cobo *et al*. (2017b) presenta el primer registro de parasitismo de acantocéfalos en el filum Chaetognatha. Con base en este descubrimiento se propone que los quetognatos interactúan con al menos 13 tipos de parásitos en todos los océanos del mundo (**Fig. 22**). Mediante la realización de una investigación con muestreos sistemáticos y el análisis de todos los especímenes de quetognatos recolectados a lo largo de las costas del Pacífico Central Mexicano durante los tres años (1996-1998), en el presente estudio se demuestra que los acantocéfalos del género *Corynosoma* tienen baja frecuencia, abundancia y prevalencia en la población de quetognatos de esta región tropical (**Tabla 16**).

Las larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. parasitaron tres de las ocho especies de quetognatos durante diferentes meses y años. Esto sugiere que la interacción de acantocéfalos y quetognatos es una infección recurrente en vez de una infección accidental. En la presente investigación se establece que los quetognatos son hospederos intermediarios de *Corynosoma* sp. en ecosistemas neríticos tropicales. Este descubrimiento representa el primer registro de acantocéfalos para el filum

Chaetognatha y se sugiere que posiblemente ésta u otras especies de acantocéfalos infectan otras especies de quetognatos en otras regiones del mundo.

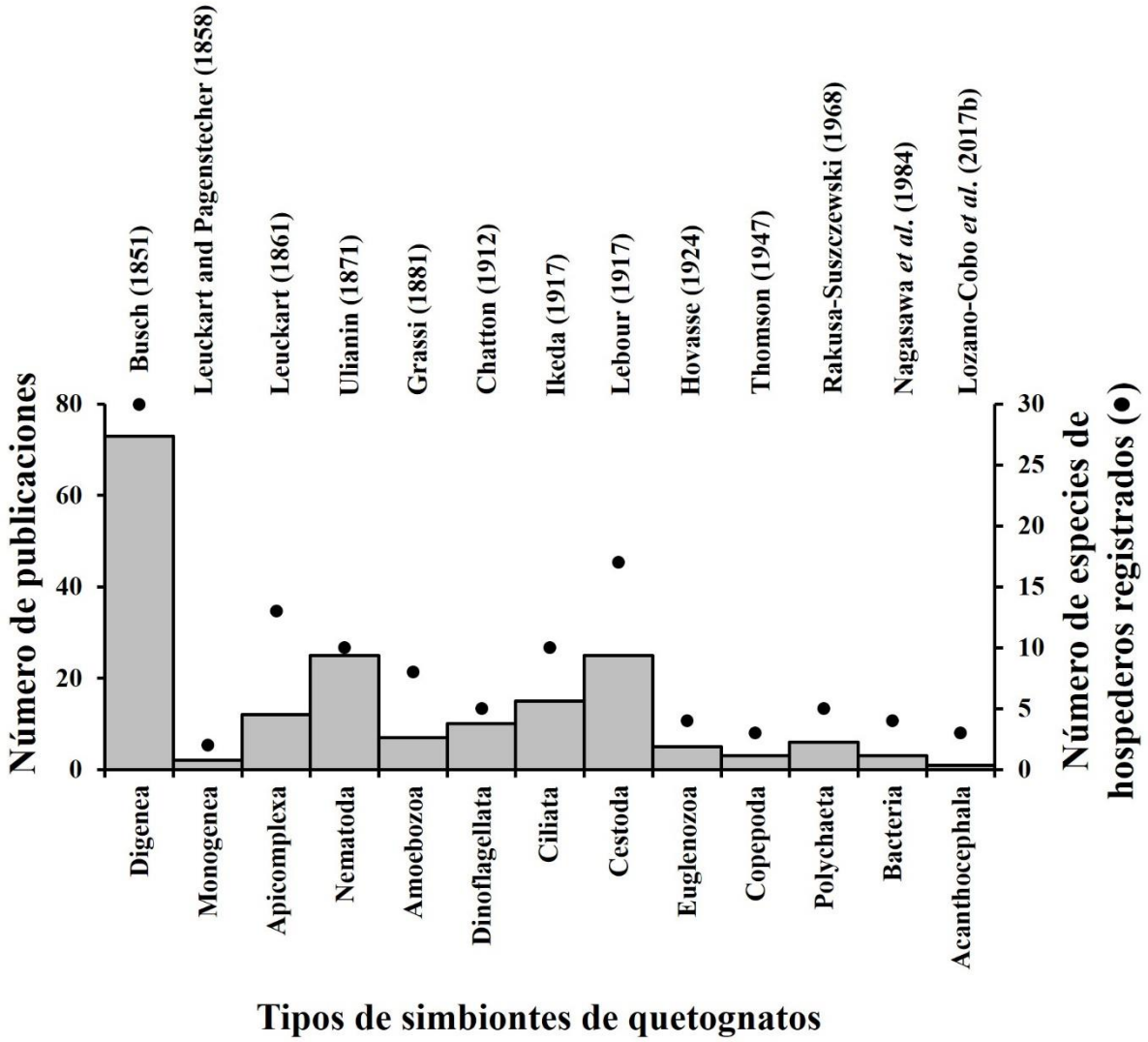

Figura 22. Actualmente se conocen 13 tipos de simbiontes (patógenos, microdepredadores y parásitos) que interactuán con las especies del filum Chaetognatha en todos los océanos del mundo. Gráfico basado en una revisión de artículos publicados entre 1851 y 2016 (N= 134 publicaciones) (Lozano-Cobo *et al*., 2017b). Los simbiontes son ordenados cronológicamente como han sido descubiertos hasta la actualidad.

Previamente se ha conceptualizado que el ciclo de vida de los acantocéfalos marinos típicamente incluye crustáceos (copépodos, anfípodos, isópodos, decápodos, miscidáceos y eufáusidos) como hospederos intermediarios (Huys & Bodin, 1997;

Aznar *et al*., 2006; Gómez-Gutiérrez *et al*., 2010, 2017; Gregori *et al*., 2012, 2013). El primer registro de larvas de acantocéfalos parasitando crustáceos (eufáusidos) como hospederos intermediarios de ecosistemas marinos fue a finales del Siglo XIX (G.O. Sars, 1885). Posteriormente fueron descubiertos infectando decápodos (Schmidt & MacLean, 1978), anfípodos (Marcogliese, 1994) y más recientemente infectando copépodos (Huys & Bodin, 1997). Todos los acantocéfalos son transmitidos a través de las interacciones de depredador-presa involucrando hospederos intermediarios, paraténicos y accidentales. Inclusive, es probable que también los huevos embrionados expulsados en las heces de los hospederos definitivos (vertebrados) son consumidos directamente por los primeros hospederos intermediarios (Flores-Cascante & Gendron, 2012).

A pesar de que no existen investigaciones parasitológicas previas en el zooplancton en la región de Cabo Corrientes, la abundancia y estructura de la comunidad de las especies del zooplancton son relativamente bien conocidas (Franco-Gordo *et al*., 2015). Cabo Corrientes es una región tropical en la que abundan diversas asociaciones de crustáceos zooplanctónicos, dominadas principalmente por copépodos (Kozak *et al*., 2014), eufáusidos (Ambriz-Arreola *et al*., 2012) y anfípodos (Gasca *et al*., 2012). Es altamente probable que alguno de estos crustáceos sea el primer hospedero intermediario de *Corynosoma* sp., como ocurre en las infecciones de acantocéfalos registradas en otras regiones marinas del mundo (Delaymure, 1955; Schmidt, 1985; George-Nascimento & Marin, 1992; Gregori *et al*., 2012, 2013). Se sugieren tres rutas hipotéticas de cómo los quetognatos podrían ser parasitados con acantocéfalos: 1) consumiendo directamente los huevos embrionados expulsados en las heces fecales de los hospederos definitivos que pasan un corto tiempo en fase planctónica, 2) cuando consumen un crustáceo zooplanctónico parasitado como primer hospedero intermediario, y 3) por el canibalismo de un quetognato previamente parasitado con el acantocéfalo.

Flores-Cascante & Gendron (2012) encontraron huevos y adultos de especies del género *Bolbosoma* Porta, 1908 en las heces de la ballena de aleta *Balaenoptera physalus* (Linnaeus, 1758) y de la ballena azul *B. musculus* (Linnaeus, 1758) en el Golfo de California. También es posible que los huevos de *Corynosoma* sean

encontrados en las heces de aves y pinnípedos. García-Prieto *et al*. (2010) resumieron los registros de acantocéfalos (larvas y adultos) parasitando hospederos vertebrados intermediarios y definitivos en México. En la **Tabla 18 (ver Anexo)** se complementan los registros de especies marinas de García-Prieto *et al*. (2010). Esta tabla muestra que los acantocéfalos del género *Corynosoma* infectan múltiples invertebrados marinos a lo largo de las costas del Pacífico Mexicano y que a pesar de que se conocen hospederos intermediarios y definitivos el conocimiento acerca del ciclo de vida aún se encuentra incompleto. La mayoría de los registros de *Corynosoma* en las costas de México son de larvas en estadío cistacanto parasitando peces óseos (tanto como hospederos paraténicos e intermediarios) (García-Prieto *et al*., 2010). En el Pacífico Central Mexicano *Corynosoma* sp. ha sido registrado en tres especies de quetognatos (presente estudio) y en 15 especies de peces (hospederos intermediarios y definitivos) (Anexo **Tabla 18**). Los cistacantos de *Corynosoma* parecen ser parásitos generalistas en términos de sus hospederos teleósteos, debido a que infectan especies de peces marinos de 17 familias en diferentes regiones del mundo (Braicovich *et al*., 2005; Laskowski *et al*., 2008; Santos *et al*., 2008). En las costas del Pacífico Mexicano los peces de la familia Serranidae son los hospederos más comunes de los adultos de *Corynosoma* (Anexo **Tabla 18**). Los especímenes juveniles de estas familias de peces frecuentemente se alimentan de anfípodos marinos (comunes hospederos intermediarios de acantocéfalos). La infección de quetognatos con larvas cistacanto sugiere una similitud con las infecciones de tremátodos digéneos debido a que los digéneos se encuentran tanto en quetognatos y peces serránidos de las costas de la Península de Yucatán (Moravec *et al*., 1995, 1997). De las 35 especies marinas de *Corynosoma* hasta ahora descritas (Gibson, 2016), solamente *C. obtuscens* Lincicome, 1943 y *C. strumosum* (Rudolphi, 1802) han sido previamente registradas en las costas del Pacífico Mexicano (García-Prieto *et al*., 2010; Anexo **Tabla 18**). Los cistacantos de quetognatos observados del presente estudio posiblemente pertenezcan a una de estas especies (o a las dos).

Los acantocéfalos encontrados en quetognatos se asignaron al género *Corynosoma* debido: 1) a que la región anterior del cuerpo no está dividida en tres secciones, como ocurre en las especies del género *Bolbosoma* (Yamaguiti, 1963), y 2)

a que tienen pequeñas espinas en la superficie anterior del cuerpo en posición ventral y dorsal. Ambos caracteres son características taxonómicas diagnósticas para distinguir a las especies del género *Corynosoma* de los otros ocho géneros pertenecientes a la familia Polymorphidae (Amin, 1998). *Andracantha* (Weiss, 1914) es un género morfológicamente similar a *Corynosoma*, pero tiene dos bandas de espinas sobre la parte más ancha de la región anterior del cuerpo, mientras que las especies de *Corynosoma* solamente tienen espinas en una banda ubicada en la región anterior del cuerpo (Amin, 1998). Con base en estos dos criterios consideramos que las identificaciones de estos especímenes en este género de acantocéfalos son adecuadas. Sin embargo, en futuros esfuerzos de investigación se sugiere identificar las especies mediante marcadores moleculares debido a la problemática que se tiene cuando se trabaja con larvas de parásitos tan pequeños y sin la probóscide evertida.

Los quetognatos tienen tres cavidades corporales: la cabeza (en la cual se encuentra la boca), el tronco (el cual es la mayor parte del cuerpo y donde se encuentran dos ovarios laterales en la región posterior del tronco) y la cola o septo caudal (en el cual se encuentran dos testículos que pueden llenar la cavidad de esperma cuando están maduros) (**Fig. 11A-C**). El celoma a nivel de la cabeza se encuentra reducido por la presencia de la compleja musculatura cefálica, mientras que en el tronco y la cola se divide por los mesenterios medios (que consisten de una matriz extracelulr recubierta por células mesenquimales) dando origen a cavidades pares, una izquierda y una derecha; el líquido celómico tiene una composición similar al agua de mar y contiene aminoácidos libres, principalmente glicina y alanina; en el tronco el intestino se inserta entre el mesenterio medio y las células mioepiteliales adyacentes que forman la musculatura peri-intestinal; en la cola el mesenterio medio lleva una capa gruesa de fibras de colágena (Fernández-Álamo & Ruiz-Boijseauneau, 2010). Considerando que las larvas de *Corynosoma* sp. son considerablemente más pequeñas que sus hospederos (**Tabla 17**) y que no existe una limitación significativa del espacio dentro del quetognato hospedero, proponemos un modelo conceptual de los microhabitats de las larvas cistacanto de *Corynosoma* sp. con base en las observaciones de los parásitos en la boca, el celoma del tronco y el celoma caudal del quetognato (**Fig. 11A-C**). Inferimos que las larvas cistacanto encontradas en la boca

de los quetognatos tienen poco tiempo dentro de los quetognatos y que el periodo de infección es mayor conforme los parásitos pasan a través del tracto digestivo hacia la parte posterior del cuerpo (**Fig. 11A**). Estudios previos han registrado a otros helmintos (digéneos de la familia Didymozoidae y Hemiuridae) parasitando la cabeza de varias especies de quetognatos (Slankis & Schevchenko, 1974a,b; Nagasawa & Marumo, 1979b). La presencia de larvas cistacanto en el celoma del tronco y celoma caudal es similar a los micronichos registrados en digéneos, céstodos y nemátodos (Nagasawa, 1991; Gómez del Prado-Rosas *et al*., 2005). La mayor frecuencia de infección en la cavidad del tronco y en la cavidad caudal posiblemente esté relacionadas con un relativamente mayor tiempo de residencia en estos sitios comparado con el tiempo que pasan en la boca el cual es aquí interpretado como un sitio transitorio.

El suministro de energía y de nutrientes debe determinar en última instancia cuanta biomasa puede mantener a los parásitos; por lo tanto, la biomasa y tasa metabólica del hospedero debería ser un factor clave de la biomasa total del parásito (Poulin, 2007). Los quetognatos parasitados con *Corynosoma* sp. tienen una considerable baja proporción del tamaño parásito-hospedero (promedio = 0.04) (**Tabla 17**). Esta proporción acantocéfalo-hospedero es considerablemente menor que lo observado en eufáusidos (0.3-0.85) (Gómez-Gutiérrez *et al*., 2010; Gregori *et al*., 2012, 2013) o en copépodos marinos (0.9) (Huys & Budin, 1997). Es poco probable que los acantocéfalos que son de mayor tamaño (como *Bolbosoma* o *Rhadinorhynchus*) que han sido observados infectando eufáusidos (Gómez-Gutiérrez *et al*., 2010; Gregori *et al*., 2012, 2013) puedan infectar, desarrollarse y sobrevivir en quetognatos. Si los parásitos requieren energía de los hospederos para crecer, posiblemente afecten la reproducción de los hospederos. Los *Corynosoma* sp. posiblemente no afectan la reproducción de su hospedero porque es de un tamaño considerablemente más pequeño que los que infectan crustáceos y además porque los quetognatos infectados no mostraron evidecia de gravidez (solo fueron observados estadios gonádicos 0 a III).

El descubrimiento de *Corynosoma* sp. parasitando quetognatos implica que los quetognatos de otras regiones de mundo posiblemente también sean infectados por acantocéfalos. Desafortunadamente a pesar de la evidencia obtenida en el presente estudio durante tres años de muestreo mensual, aún existe incertidumbre si los

quetognatos representan una vía alternativa en los ciclos de vida, remplazando a los primeros hospederos intermediarios o forman parte del ciclo de vida como segundo hospedero intermediario por lo que futuros estudios de parasitismo en quetognatos permitirán definir la función de los quetognatos en el ciclo de vida de los acantocefálos (*Corynosoma* sp. u otras especies).

8.3. Caracterización ecológica de la distribución y abundancia de los parásitos en quetognatos del Golfo de California

8.3.1. Parasitismo en quetognatos del Golfo de California

La presente tesis confirma la hipotésis de que los organismos marinos en ambientes oceánicos están expuestos a un relativamente menor número de interacciones entre presas previamente parasitadas y depredadores. El ecosistema epipelágico del Golfo de California la diversidad de especies de quetognatos parasitadas y de parásitos fue considerablemente menor que en ambientes costeros (Cabo Corrientes, Península de Yucatán) donde las interacciones son más frecuentes debido a una mayor abundancia de las poblaciones de organismos marinos. La abundancia de los quetognatos es mayor cerca de la costa en comparación a regiones oceánicas y que el parasitismo esta relacionado directamente con la abundancia de los hospederos. Por esta razón en este estudio estacional se encontró poca diversidad muestreando en profundidades típuicamente mayores a 200 m la abundancia y prevalencia de parásitos en quetognatos fueron bajas como fue observado en los periodos cálidos y en la transición de cálido a frío.

Los tremátodos digeneos son los parásitos más comunes y abundantes en quetognatos (Dollfus, 1960; Shimzau, 1978; Nagasawa, 1991; Lozano-Cobo *et al*., 2017a). Esto fue corroborado en el Pacífico Oriental Tropical Mexicano (Cabo Corrientes) y Golfo de California debido a que la diversidad de especies, abundancia y distribución mostró que los Digeneos (Dydimozoides y Hemiuridos) fueron los parásitos más prevalentes y abundantes parasitando a los quetognatos. El presente estudio es el primero que registra una elevada abundancia y prevalencia de parásitos

Didymozoidae parasitando a varias especies de quetognatos en comparación con estudios previos en el mundo. Las especies de quetognatos *Flaccisagitta enflata* y *F. hexaptera* representan frecuentes y abundantes hospederos intermediarios para los ciclos de vida de los tremátodos digéneos que se distribuyen en el ecosistema epipelágico del Golfo de California.

8.3.2. Biolgía molecular de los parásitos más abundantes en quetognatos

En este trabajo se realizaron los primeros esfuerzos por identificar a los parásitos de quetognatos con herramientas moleculares, al menos con los parásitos más abundantes, los Didymozoidae. Aunque no fue posible identificar a los especímenes a nviel específico, se confirmo que estos parásitos corresponden a miembros de la familia Didymozoidae. Actualmente la principal limitante es que no existen secuencias de especímenes adultos de la gran mayoría de las especies de la familia Didymozoidae. Definitvamente esto límito la identificación de las larvas de parásitos digeneos y cestodos encontrados en los quetognatos de este estudio. Estas son las primeras secuencias conocidas en estadios larvales para la familia Didymozoidae y cestodos de quetognatos por lo que el potencial de desarrollo en este aspecto es prometedor. Futuros estudios permitirán definir a las especies de Didymozoidae que se distribuyen en los quetognatos y en los hospederos defintivos dentro del Golfo de California.

9. CONCLUSIONES

1**)** La distribución y abundancia del hospedero son factores que determinan los parámetros poblacionales de los parásitos (diversidad, abundancia, prevalencia e intensidad) en las poblaciones de las especies de quetognatos hospederos donde la abundancia de los parasitos parasitados fue aproximadamente 20 veces menores a la abundancia total de los quetognatos totales registrados en Cabo Corrientes y Golfo de California.

2) Se demostró que en las regiones costeras (región de Cabo Cirrientes) las interacciones parásito-hospedero entre especies fueron más diversas que en regiones oceánicas (centro del Golfo de California) debido a que la abundancia de los quetognatos son mayores cerca de la costa que en aguas oceánicas reflejado en una mayor prevalencia y diversidad de parásitos en poblaciones de quetognatos de un ecosistema costero (Cabo Corrientes) que en un ecosistema oceánico (región central del Golfo de California). Se confrma la la hipótesis que los parámetros poblacionales de los parásitos (prevalencia, abundancia e intensidad) fueron mayores en poblaciones de quetognatos neríticas (Cabo Corrientes) que en poblaciones oceánicas (Golfo de California) como resultado de las mayores interacciones de parásitos-hospederos que ocurren en estos distintos ecosistemas.

3) En tres ecosistemas distintos (Cabo Corrientes, Laguna Nichupté y plataforma continental e Yucatán) se demostró una relación una relación denso-dependiente no lineal (potencial o polinomial) entre la abundancia de los quetognatos y la abundanca de los quetognatos parasitados y parásitos debido a que se considera que existe un umbral de densidad mínima en la cual la densidad de quetognatos (<0.5 ind m^3) que hace poco probable que los parásitos encuentren a su hospederos o que las redes los capturen. Se confrma la hipótesis que la comunidad o especie de quetognatos con mayor riqueza son las que tuvieron mayores valores de los parámetros ecológicos del parasitismo (abundancia, prevalencia e intensidad) en Cabo Corrientes en comparación con las especies de quetognatos poco diversas, frecuentes y abundantes en la parte central del Golfo de california.

4) La distribución y abundancia de quetognatos es modulada por las condiciones ambientales pero parecen tener menos influencia en la prevalencia e intensidad de sus parásitos. En la región de Cabo Corrientes se detectó una pronunciada y contrastante variabilidad estacional que genera condiciones de surgencia y convergencia y el evento de El Niño 1997-1998 (Mayo 1997-Mayo 1998) que disminuyo la abundancia y riqueza específica de los quetognatospero no disminuyó estadísticamente la riqueza específica, abundancia y prevalencia de los parásitos tróficamente transmitidos debido

a que la prevalencia promedio de quetognatos parasitados fue <1% y con densidades <20 veces la abundancia total de quetognatos totales. Es decir, la disminución de quetognatos totales no fue de la magnitud necesaria para afectar la disponibilidad requerida por los distintos quetognatos para.

5) La diversidad de parásitos conocida en quetognatos anivel mundial era 12 tipos, sin embargo la exploración de parásitos en los quetognatos en el Cab Corrientes permitió descubrir acantocéfalos del género Corynosoma infectando tres especies de quetognatos. Esto representa el primer registro de acantocéfalos infecatndocualquier especie del filum Chaetognatha en el mundo. Con este registro se concluye que ctualmente se conocen 13 tipos distintos de parásitos y simbiontes de quetognatos a nivel mundial.

6) Se demostró que la distribución de los parásitos es más heterogénea que la distribución de los quetognatos hospederos, aunque se observó en el Golfo de California que la comunidad componente puede en ocasiones (Junio 2013) estar distribuida en todas las estaciones de muestreo donde existen quetognatos disponibles en el ecosistema pelágico.

7) La diversidad de parásitos de quetognatos en México (Mar Caribe, Cab Corriente y Golfo de California) incluye 32 taxa de parásitos identificados con taxonomía morfológica. Esto representa el mayor registro de diversidad de parásitos en quetognatos a nivel mundial, sin embargo, mediante técnicas moleculares aplicadas en los parásitos más abundantes (tremátodos digéneos de la familia Didymozoidae) se corroboró que la diversidad de parásitos podría ser aun mayor (actualmente estmada en ≈34 taxa) debido a la detección de al menos dos tipos distintos de Dydimozoides). El uso complementario de técnicas moleculares representa un mejor conocimiento de los parásitos y simbiontes en quetognatos.

8) Debido a que los parásitos más comunes y abundantes en quetognatos (tremátodos digeneos y cestodos) muestran mayor similitud a los parásitos de peces, tiburones y

rayas que con algún otro vertebrado hospedero se concluye que los quetognatos son frecuentes hospederos intermediarios en la trama trófica epipelágica en el Golfo de California y Pacífico Oriental Tropical Mexicano.

10. BIBLIOGRAFÍA CITADA

Agusti, C., F. J. Aznar & J. A. Raga. 2005. Tetraphyllidean plerocercoids from wester mediterranean cetaceans and other marine mammals around the world: a comprehensive morphological analysis. *Journal of Parasitology*, 91 (1): 83–92.

Ahuir-Baraja, A. E., N. Fraija-Fernández., J. A. Raga & F. E. Montero. 2015. Molecular and morphological differentiation of two similar species of Accacoeliide (Digenea): *Accacladocoelium macrocotyle* and *A. nigroflavum* from Sufish, *Mola mola*. *Journal of Parasitology*, 101 (2): 231–235.

Almeida, F. C., V. Barquete & J. Pereira Jr. 2009. Progenetic metacercariae of *Parahemiurus merus* (Platyhelminthes, Digenea, Hemiuridae) infecting *Parasagitta friderici* (Chaetognatha) from Southern coast Brazil. *Atlantica, Rio Grande*, 31 (1): 35–38.

Almeida-Prado, M. S. 1968. Distribution and anual occurrence of Chaetognatha off Cananeia and Santos coast (Sao Paulo, Brazil). *Boletim do Instituto Oceanográfico. Universidade de São Paulo*, 17 (1): 33–55.

Álvarez-Cadena, J.N., E. Suárez-Morales & J.A. McLelland. 1996. Observations on an isolated population of *Sagitta hispida* Conant (Chaetognatha) in a tropical Lagoon system of Northeast Yucatán (Mexico). *Gulf and Research Reports*, 9 (3): 197–204.

Álvarez-Cadena, J. N., E. Suárez-Morales & R. Gasca. 1998. Copepod assemblages from a reef related environment in the Mexican Caribbean Sea. *Crustaceana*, 71 (4): 411–432.

Alvariño, A. 1963. Quetognatos epiplanctónicos del Mar de Cortés. *Revista de la. Sociedad Mexicana de Historia Natural,* 24: 97–203.

Alvariño, A. 1964. Bathymetric distribution of Chaetognaths. *Pacific Science*, 18 (1): 64–82.

Alvariño, A. 1965a. Chaetognaths. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 3: 115–194.

Alvariño, A. 1965b. Distributional atlas of chaetognaths in the California current region. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Atlas*, 3: 1–291.

Alvariño, A. 1966. Zoogeografía de California: quetognatos. *Revista de la Sociedad Mexicana de Histora Natural,* 27: 200–243.

Alvariño, A. 1983. Chaetognatha. *Reproductive Biology of Invertebrates*, 1-2: 531–610.

Ambriz-Arreola, I., J. Gómez-Gutiérrez., M. C. Franco-Gordo., B. E. Lavaniegos & E. Godínez-Domínguez. 2012. Influence of coastal upwelling-downwelling variability on tropical euphausiid abundance and community structure in the inshore Mexican central Pacific. *Marine Ecology Progress Series,* 451: 119–136.

Amin, O. M. 1998. Marine flora and fauna of the eastern United States. Acanthocephala. *NOAA Technical Report National Marine Fisheries Service*, 135: 1–32.

Anderson, R. M. & G. A. Schad. 1985. Hookworm burdens and faecal egg counts: an analysis of the biological basis of variation. *Transctions of The Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene,* 79 (6): 812–825.

Arneberg, P., A. Skorping., B. Grenfell & A. F. Read .1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proccedings of the Royal Society of London. Series B*, 265 (1403): 1283–1289.

Ass, M.Y. 1961. The developmental cycle of nematodes of the genus *Contracaecum*. *Trudy Karadagskoi Biologicheskoi Stantsii. (Translation in Fisheries Research Board of Canada. Translation Series*,. 530 (17): 1–7.

Aznar, F. J., G. Pérez-Ponce de León & J. A. Raga. 2006. Status of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) based on anatomical, ecological, and phylogenetic evidence, with the erection of *Pseudocorynosoma* n. gen. *Journal of Parasitology,* 92 (3): 584–564.

Baldasseroni, V. 1914. *Mem. R. Com. Talassogr. Italian*. 38: 3–21.

Barnes, R. D. 1982. *Invertebrate Zoology*. Philadelphia, PA: Holt-Saunders International. pp. 1046–1050.

Barnes, R. D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. 6ta edición. McGraw Hill Interamericana. 1114p.

Bieri, R. 1959. The distribution of the planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses. *Limnology and Oceanography*, 4 (1): 1–28.

Bieri, R. 1991a. Systematics of the Chaetognatha. *In*: (Eds. Q. Bone, H. Kapp & A.C. Pierrot-Bults) *The Biology of Chaetognaths*. Oxford Science Publications, U.S.A., 122–136.

Bieri, R. 1991b. Six new genera in the chaetognath family Sagittidae. *Gulf and Research Reports*, 8 (3): 221–226.

Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico, sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino. *Publicación Especial de INIDEP*. Mar de Plata Argentina, 759–791.

Braicovich, P. E., R. A. González & R. D. Tanzola. 2005. First record of *Corynosoma australe* (Acanthocephala, Polymorphidae) parasitizing seahorse, *Hippocampus* sp. (Pisces, Syngnathidae) in Patagonia (Argentina). *Acta Parasitologica*, 50 (2): 145–149.

Bray, R. A., D. I. Gibson & A. Jones. 2008. Keys to the trematode, Volume 3. CAB International and Natural History Museum, London

Brinton, E., A. Fleminger & D. Siegel-Causey. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports*, 27: 228–266.

Burfield, S.T. 1927. *Sagitta.* Liverpool Marine Biological Commmitte. *Memoirs of Liverpool*, 28: 1–104.

Busch, W. 1851. Beobachtungen über anatomie und entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin, 99–100, 17 pl.

Busch, M. W., T. Kuhn., J. Munster & S. Klimpel. 2012. Chapter 14, Marine crustaceans as potential hosts and vectors for metazoan parasites. In: H. Melhorn (Ed.), *Arthropods as vectors of emerging diseases*. *Parasitology Research Monographs*, 3: 329–360.

Bush, A. O., K. D. Lafferty., J. M. Lotz & A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al*. revisited. *Journal of Parasitology*, 83 (4): 575–583.

Cachon, J. 1964. Contribution à l´étude des péridiniens parasites. Cytologie, cycles évolutifs. *Annales de Sciences Naturelles Zoologie,* 6: 1–158.

Cachon, J. & M. Cachon. 1971. Ultrastrucutre du genre *Oodinium* Chatton. Différenciations celluraires en rapport avec la vie parasitaire. *Protistologica*, 7: 153–169.

Cachon, J. & M. Cachon. 1977. Observations on the mitosis and on the chromosome evolution during the life cycle of *Oodinium*, a parasitic dinoflagellate. *Chromosoma*, 60 (3): 237–251.

Cavalieri, F. 1963. Nota preliminar sobre *Sagitta* (Chaetognatha) del litoral Atlántico argentino: presencia de *Sagitta friderici* Ritter-Zahony en el plancton eulitoral. *Physis (Buenos Aires)*, 24 (67): 223–236.

Chabaud, A. 1975. *CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates*. Commonwealth Agricultural Bureaux. England. 27 pp.

Chatton, É. 1912. Diagnoses préliminaires de Péridiniens parasites nouveaux. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 37: 85–93.

Claparède, A. R. E. 1863. Beobachtungen über anatomie und entwicklungsgeschichte Wirbellosen Thiere an der Küste von Normandie angestellt. *W. Engelmann, Lepizing*, 120 p.

Coats, D. W. 1999. Parasitic life styles of marine Dinoflagellates. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46 (4): 402–409.

Colman, J. S. 1959. The Rosaura Expedition 1937-38. Chaetognatha. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*, 5: 221–253.

Da Costa, P. F. 1970. Nota preliminary sobre occorencia de *Saigtta friderici* e *S. enflata* (Chaetognatha) na Bahia de Guanabra. *Pub. Inst. Pesqu. Mar*., 47: 277–381.

Daponte, M. C., A. A. Gil de Pertierra & M. A. Palmieri. 2006. Parasite infections (Trematoda, Digenea) of *Sagitta friderici* (Chaetognatha) from the southwestern Atlantic Ocean: prevalence and distribution. *Diseases of Aquatic Organisms*, 71: 225–232.

Daponte, M. C., A. A. Gil de Pertierra., M. A. Palmieri & M. Ostrowski de Nuñez. 2008. Monthly occurrence of parasites of the chaetognath *Sagitta friderici* off Mar del Plata, Argentina. *Journal of Plankton Research*, 30 (5): 567–576.

Dawes, B. 1958. *Sagitta* as a host of larval trematodes, including a new and unique type of cercaria. *Nature*, 182: 960–961.

Dawes, B. 1959. On *Cercaria owreae* (Hutton, 1954) from *Sagitta hexaptera* (d`Orbigny) in the Caribbean plankton. *Journal of Helminthology*, 33 (2 -3): 209–222.

Delaymure, S. L. 1955. Helminthofauna of marine mammals (Ecology and Phylogeny). Academy of Sciences of the U.S.S.R. Laboratory of Helminthology (in Russian), pp. 522.

Diaz Britz, L. M., S. R. Martorelli., G. N. Genzano & H. W. Mianza. 2012. Parasitism (Trematoda, Digenea) in medusae from the southwestern Atlantic Ocean: medusae hosts, parasites prevalences, and ecological implications. *Hydrobiology*, 690: 215–226.

Dobson, A., K. D. Lafferty., A. M. Kuris., R. F. Hechinger & W. Jetz. 2008. Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts?. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105 (Suppl. 1): 11482–11489.

Dollfus, R. Ph. 1960. Distomes des Chaetognathes. *Bulletin de l`Institut des Pêches Maritimes du Maroc*, 1–27.

Dollfus, R. Ph., M. Anantaraman & V. Nair. 1954. Metacercaire d´Accacoeliidé chez *Sagitta inflata* Grassi et larve de Tétraphyllide. *Annales de Parasitologie*, 29 (5–6): 521–526.

Drebes, G. 1984. Life cycle and host specificity of marine parasitic dinophytes. *Helgoland Meeresun*, 37: 603–622.

Dufrene, M. & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*, 67: 345–366.

Elian, L. 1960. Observations systématiques et biologiques sur les Chaetognathes qui se trouvent dans les eaux roumaines de la mer Noire. *Section Hydrobiologique du Centre de Recherche Biologique de l`Académic R. P. R.*, 15: 359–366.

Esch, G. W., M. A. Barger & K. J. Fellis. 2002. The transmission of digenetic trematodes: style, elegance, complexity. *Integrative and Comparative Biology*, 42 (2): 304–312.

Feigenbaum, D. L. 1979. Predation on chaetognaths by typhloscolecid polychaetes: one explanation for headless specimens. *Journal of Marine Biological Associations of the United Kingdom*, 59: 631–633.

Fernández-Álamo, M.A. 1989. Una aportación al conocimiento del zooplancton del Golfo de California. p. 17-22. *In*: Siqueiros D., J. García-Pámanes, J. Guzmán & E. González-Navarro (eds.). *Memorias en extenso del VII Simposio Internacional de Biología Marina.* La Paz, B.C.S. 1–5 de junio de 1989, México.

Fernández-Álamo, M. A. 2004. Distribution of holoplanktonic typhloscolecids (Annelida-Polychaeta) in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research*, 26(6): 647–657.

Fernández-Álamo, M. A. 2009. Cnidarios, poliquetos, crustáceos (decápodos) y quetognatos pelágicos del Golfo de California. *UNAM Facultad de Ciencias. Informe final SNIB-CONABIO* proyecto No. DJ036.

Fernández-Álamo, M. A. & I. Ruiz-Boijseauneau. 2010. Phylum Chaetognatha. p. 297-306. En: M. A. Fernández-Álamo & G. Rivas (eds.). Niveles de organización en animales. Las presnas de ciencias. México, D.F. 433p.

Field, J G., K. R. Clarke & R. M. Warwick. 1982. A practical strategy of for analyzing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, 8: 37–52

Filonov, A. E. & I. E. Tereschchenko. 2000. El Niño 1997−98, monitoring in mixed layer at the Pacific Ocean near Mexico's west coast. *Geophysical Research Letters*, 27: 705–708.

Filonov, A. E., I. E. Tereschchenko & C. O. Monzon. 2003. Hydrographic monitoring of El Niño 1997–98 off the coast of southwest Mexico. *Geofísica Internacional*, 44: 1–6.

Flores-Cascante, L. & D. Gendron. 2012. Application of McMaster´s technique in live blue whales. *Veterinary Record*, 171: 220.

Flores-Ortega, J. R., E. Godínez-Domínguez., J. C. Rojo-Vázquez., A. Cargos., V. H. Galván-Piña & G. González-Sansón. 2010. Interacciones tróficas de las seis especies de peces más abundantes en la pesquería artesanal en dos bahías del Pacífico Central Mexicano. *Revista de Biología Tropical* ,58 (1): 383–397.

Franco-Gordo, M. C. 1997. Estructura de la taxocenosis de quetognatos en la región central del Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. IPN México. 56 p.

Franco-Gordo, M. C. 2009. Base de datos y colección de distintos grupos del zooplancton de regiones marinas prioritarias de Jalisco y Colima en el Pacífico Mexicano. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de la Costa Sur 1–34.

Franco-Gordo, M. C. & V. Plascencia-Palomera. 2014. Capítulo 8. Quetognatos de la costa sur de Jalisco y Colima. En: Franco-Gordo MC (Ed.). Inventario de biodiversidad de la costa sur de Jalisco y Colima. Universidad de Guadalajara, 1–100.

Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez & E. Suárez-Morales. 2002. Larval fish assemblages in waters off the central Pacific coast of Mexico. *Journal of Plankton Research*, 24 (8): 775–784.

Franco-Gordo, C., E. Godínez-Domínguez., E, Suárez-Morales & L. Vásquez-Yeomans. 2003. Diversity of ichthyoplankton in the central Mexican Pacific: a seasonal survey. *Estuarine, Coastal and Shelf Scienc,* 57: 111–121.

Franco-Gordo, M., E. Godínez-Domínguez., A. E. Filonov., I. E. Tereschchenko & J. Freire. 2004. Plankton biomass and larval fish abundance prior to and during the El Niño period of 1997-1998 along the central Pacific coast of Mexico. *Progress in Oceanography*, 63: 99–123.

Franco-Gordo, M. C., I. Ambriz-Arreola, E. R. Kozak., J. Gómez-Gutiérrez, V. Plascencia-Palomera, E. Godínez-Domínguez & A. Hinojosa-Larios. 2015. Seasonal succession of zooplankton taxonomic group assemblages in surface waters of Bahía de Navidad, Mexico (November 2010-December 2011). *Hidrobiología*, 25 (3): 335–345.

Furnestin, M. L. 1957. Chaetognathes et zooplancton du secteur Atlantique Marocain. *Revues des Travaux de l´Istitud de Pêches maritimes*, 21(1–2): 1–356.

Furnestin, M. L. & J. Rebecq. 1966. Sur l`ubiquité de *Cercaria owreae* (R. F. Hutton, 1954). *Annales de Parasitologie*, 41 (1): 61–70.

García-Díaz, X. F., L. M. O. Gusmão & Y. Herrera. 2008. Influencia de los eventos climáticos El Niño y La Niña en la comunidad de Chaetognatha de las aguas superficiales del Océano Pacífico Colombiano. *Revista Brasileira Engenharia de Pesca*, 3 (1):30–50

García-Prieto, L., M. García-Varela & B. Mendoza-Garfías. 2014. Biodiversidad de Acanthocephala en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad. Supplemento,* 85: S177–S182.

García-Prieto, L., M. García-Varela., B. Mendoza-Garfias & G. Pérez-Ponce de León. 2010. Checklist of the Acanthocephala in wildlife vertebrates of Mexico. *Zootaxa*, 2419: 1–50.

Gasca, R. 2005. *Hyperoche shihi* sp. nov. (Crustacea: Pericardia: Amphipoda): a symbiont of a deep-living medusa in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 27 (6): 617-621.

Gasca, R., M. C. Franco-Gordo., E. Godínez-Domínguez & E. Suárez-Morales. 2012. Hyperiid amphipods community in the eastern tropical Pacific before, during, and after El Niño 1997−1998. *Marine Ecology Progress Series,* 455: 123–139.

George-Nascimento, M. A. & S. L. Marin. 1992. Efecto de dos especies hospedadoras, el lobo fino austral *Arctocephalus australis* (Zimmerman) y el lobo marino común *Otaria byronia* (Blainville) (Carnivora; Otariidae), sobre la morfología y la fecundidad de *Corynosoma* sp. (Acanthocephala; Polymorphidae) en Uruguay. *Revista Chilena de Historia Natural*, 65: 183–193.

Ghirardelli, E. 1948. Chetognati raccolti nel Mar Rosso e nell Oceano Indiano dalla nave Cherso. Boll. Pesca Piscic. Idrobiol. 2 (2): 252–270.

Ghirardelli, E. 1950. Osservazioni biologiche e sistematiche sui Chetognati della Baia di Villefrance sur Mer. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol*. 5 (1): 105–127.

Ghirardelli, E. 1952. Osservazioni biologiche e sistematiche sui Chetognati del Golfo di Napoli. *Pubbls Staz. Zool. Napoli.,* 23: 295–311.

Ghirardelli, E. 1953. L´accopiamento in *Spadella cephaloptera* Busch. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*. 24: 345–354.

Ghirardelli, E. 1968. Some aspects of the biology of the chaetognaths. *Advances in Marine Biology*, 6: 271–375.

Gibson, D. 2016. World list of marine Acanthocephala. Accessed through: World Register of Marine Species at http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=20331 on 2016-07–29

Gibson, D. I., A. Jones & R. A. Bray. 2002. Keys to the trematoda Volume 1, *CAB International and Natural History Museum, London*

Godínez, V. M., E. Beier., M. F. Lavin & A. Kurczyn. 2010. Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observation. *Journal of Geophysical Research*, 115: 1–15.

Gómez-Gutiérrez, J., C. J. Robinson., S. Kawaguchi & S. Nicol. 2010. Parasite diversity of *Nyctiphanes simplex* and *Nematoscelis difficilis* (Crustacea: Euphausiace) along the northwestern coast of Mexico. *Diseases of Aquatic Organisms*, 88: 249–266.

Gómez-Gutiérrez, J., A. López-Cortés., M. J. Aguilar-Méndez., J. A. Del Angel-Rodríguez., N. Tremblay., T. Zenteno-Savín & C. J. Robinson. 2015a. Histophagous ciliate *Pseudocollinia brintoni* and bacterial assemblage interaction with krill *Nyctiphanes simplex*. I. Transmission process. *Diseases of Aquatic Organisms*, 116: 213–226.

Gómez-Gutiérrez, J., J. A. Del Angel-Rodríguez., N. Tremblay., T. Zenteno-Savín., M. J. Aguilar-Méndez., A. López-Cortés & C. J. Robinson. 2015b. Histophagous ciliate *Pseudocollinia brintoni* and bacterial assemblage interaction with krill *Nyctiphanes simplex*. II. Host response. *Diseases of Aquatic Organisms*,116: 227–236.

Gómez-Gutiérrez, J., S. Kawaguchi & J. R. Morales-Ávila. 2017. Global diversity and ecological functions of parasites of euphausiids. Springer Nature, Switzerland. 214 pp.

Gómez del Prado-Rosas, MC. 2012. Parasitofauna de peces del género *Paralabrax* (Pisces: Serranidae) en las costas del noroeste de México. *Tesis de Doctorado en Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México*, D.F. 362p.

Gómez del Prado-Rosas, M. C., J. Álvarez-Cadena, L. Segura-Puertas & R. Lamothe-Argumedo. 1999a. First record of *Torticaecum* sp. (Trematoda: Didymozoidae)

in the chaetognath *Serratosagitta serratodentata* (Krohn, 1853) from Caribbean waters. *Journal of Plankton Research,* 21 (5): 1005–1008.

Gómez del Prado-Rosas, M. C., J. Álvarez-Cadena, L. Segura-Puertas & R. Lamothe-Argumedo. 1999b. New records, hosts, and SEM observations of *Cercaria owreae* (Hutton, 1954) from the Mexican Caribbean Sea. *Journal of Helminthological Society of Washington*, 66 (2): 194–197.

Gómez del Prado-Rosas, M. C., J. Álvarez-Cadena & L. Segura-Puertas. 2000a. *Metacercaria quintanarroensis* sp. nov. (Trematoda: Accacoeliidae) en *Flaccisagitta enflata* (Grassi, 1881) del Mar Caribe Mexicano (31–32 p). En: Estudios sobre plancton en México y el Caribe. E. Rios-Jara, E. Juárez-Carillo., M. Pérez-Peña., E. López-Uriarte., E. G. Robles-Jarero., D. U. Hernández-Becerril & M. Silva-Briano (eds.). *Sociedad Mexicana de Planctología y Universidad de Guadalajara*. 147 p.

Gómez del Prado-Rosas, M. C., J. Álvarez-Cadena, L. Segura-Puertas & R. Lamothe-Argumedo. 2002. An accacoeliid metacercaria parasitizing the arrow worm *Flaccisagitta enflata* (Grassi, 1881) from the Mexican Caribbean Sea. *Comparative Parasitology*, 69 (1): 108–111.

Gómez del Prado-Rosas, M. C., J. Álvarez-Cadena, L. Segura-Puertas & R. Lamothe-Argumedo. 2005. Hemiurid metacercariae (Trematoda) in chaetognaths from the Mexican Caribbean Sea. *Comparative Parasitology*, 72 (2): 230–233.

Gómez del Prado-Rosas, M. C., J. Álvarez-Cadena, L. Segura-Puertas & R. Lamothe-Argumedo. 2007. Didymozoid trematode *Monilicaecum* type in chaetognaths from the Mexican Caribbean Sea. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78: 483–487.

Gómez del Prado-Rosas, M.C., S. Álvarez-Torres & J. C. Pérez-Urbiola. 1992. Algunos parásitos de la almeja “Catarina”, *Argopecten circularis*, en Bahía Concepción, B.C.S., México. *Anales del Instituto de Biología. UNAM*, 63 (2): 265–271.

Gómez del Prado-Rosas, M.C., I. Valles-Vega., H. Lozano-Cobo & S. Hernández-Trujillo. 2011. Metacercarias de hemiúridos en copépodos de la Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. *Neotropical Helminthology*, 5: 125–137.

Gómez del Prado-Rosas, MC., H. Lozano-Cobo., L. Alvariño & J. Iannacone. 2017. Comparison of biodiversity parasitic of *Paralabrax clathratus* (Girard, 1854) and P. humeralis (Valenciennes, 1828) (Pisces: Serranidae) from the eastern Pacific. *Neotropical Helminthology,* 11 (1): 167–186.

Gómez-Valdivia, F., A. Pares-Sierra & A. Flores-Morales. 2015. The Mexican coast current: a subsurface seasonal bridge that connects the tropical and subtropcial northeastern. *Pacific Continental Shelf Research*, 110: 100–107.

Gourret, P. 1884. Considérations sur la faune pelagique du Golfe de Marseille suivies d´une étude anatomique et zoologique de la *Spadella marioni*. *Annales du Museaum d´Histoire Naturelle du Marseille*, 2 (2): 1–167.

Grassi, G. B. 1881. Intorno al Chetognati. Nota preliminare. *Rendiconti dell´Instituto Lombardo di Scienze e Lettere, Serie*, 2 (14): 192–213.

Grassi, G. B. 1881. Alcuni protisti endoparassitici. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, 24: 62–67.

Gregori, M., F. J. Aznar., E. Abollo., A. Roura., A. F. González & S. Pascual. 2012. *Nyctiphanes couchii* as intermediate host for the acanthocephalan *Bolbosoma balaenae* in temperate waters of the NE Atlantic. *Diseases of Aquatic Organisms*, 99: 37–47.

Gregori, M., F. J. Aznar., E. Abollo., A. Roura., A. F. González & S. Pascual. 2013. *Nyctiphanes couchii* as intermediate host for *Rhadinorhynchus* sp. (Acanthocephala, Echinorhynchidae) from NW Iberian Peninsula waters. *Diseases of Aquatic Organisms*,105: 9–20.

Gregori, M., A. González & S. Pascual. 2015. The role of parasites and epibionts symbionts mesozooplankton as intermediate hosts of in NE Atlantic ecosystems. *Memories of ICES/PICES 6th Zooplankton Production Symposium 9–13 May 2016,* Bergen, Norway.

Grey, B. B. 1930. Chaetognatha from the Society Islands. *Proccedings of the Royal Society of Queens*, 42: 62–67.

Hamon, M. 1950. Deux nouveaux Chétognathes de la baie d´Alger. *Bulletin de la Société d´Histoire Naturelle de l´Afrque du Nord*, 41: 10–14.

Hamon, M. 1951. Note sur Gregarine parasite du tube digestif de *Sagitta lyra*. *Bulletin de la Société d´Histoire Naturelle de l´Afrque du Nord*, 42: 11–14.

Hamon, M. 1956. Chétognahtes recuellis dans la Baie de Nhatrang-Cauda (Viet-Nam). *Bulletin du Muséum National d´Histoire naturelle, Paris,* 28: 466–473.

Hamon, M. 1957. Note sur Janickina pigmentifera. *Bulletin de la Société d´Histoire Naturelle de l´Afrque du Nord.,* 48: 220–233.

Hernández-Alcántara, P. & V. Solís-Weiss, 1998. Parasitism among polychaetes: a rare case illustrated by a new species: *Labrorostratus zaragozensis*, n. sp. (Oenonidae) found in the Gulf of California, Mexico. *Journal of Parasitology*, 84 (5): 978–982.

Hernández-Trujillo, S. & A. Esquivel-Herrera. 1989. Copepods and chaetognaths in the Gulf of California, spring, 1985. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 4 (2): 151–164.

Hidalgo-González, R. M. & S. Álvarez-Borrego. 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWIFS. *Deep-Sea Research II,* 51: 739–752.

Ho, J.-S. & P. S. Perkins. 1985. Symbionts of marine copepoda: an overview. *Bulletin of the Marine Sciences*, 37 (2): 586–598.

Horiguchi, T. & S. Ohtsuka. 2001. *Oodinium inlandicum* sp. nov. (Blastodiniales, Dinophyta), a new ectoparasitic dinoflagellate infecting a chaetognath, *Sagitta crassa*. *Plankton Biology and Ecology*, 48 (2): 85–95.

Hovasse, R. 1924. *Trypanoplasma sagittae* sp. nov. *Comptes rendus de Séances de la Société de Biologie*, 91: 1254–1255.

Hudson, P. J., A. P. Dobson & K. D. Lafferty. 2006. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites?. *Trends in Ecology and Evolution*, 21 (7): 381–385.

Humanson, G. L. 1979. *Animal tissue techniques*. W. H. Freeman, San Francisco, 962 pp.

Huys, R. & P. Bodin. 1997. First record of Acanthocephala in marine copepods. *Ophelia*, 46: 217–231.

Hyman, L. H. 1959. *The Invertebrates: small coelomate groups – Chaetognatha, Hemichordata, Pogonophora, Phoronida, Ectoprocta, Brachiopoda, Sipunculida, the coelomate Bilateria*. Vol. 5. McGraw-Hill, New York. 783 p.

Ikeda, I. 1917. A new astomatous ciliate *Metaphyra sagittae* gen. et sp. nov. found in the coelom of *Sagitta*. *Annotationes Zoologicae Japonenses*, 9 (3): 317–324.

Ivanova, N. V., J. R. Dewaard & P. D. N. Hebert. 2006. An inexpensive, automation friendly protocol for recovering high-quality DNA. *Molecular Ecology Notes*, 6: 998-1002.

Jackson, C. J., D. J. Marcoglieese & M. D. B. Burt. 1997. Role of hyperbenthic crustaceans in the transmission of marine helminth parasites. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic of Sciences*, 54: 815–820.

Janicki, C. 1912. Paramoebenstudien. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 103: 449–518.

Janicki, C. 1932. Studien an genus *Paramoeba* Schaud. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie*, 142: 587–623.

Jarling, C. & H. Kapp. 1985. Infestation of Atlantic chaetognaths with helminth and ciliate. *Diseases of Aquatic Organisms,* 1: 23–28.

Jones, A., R. A. Bray & D. I. Gibson. 2005. Keys to the Trematoda, Volume 2. *CAB International and Natural History Museum, London* 745 pp.

Kapp, H. 1991. Morphology and Anatomy. 5-17. *In*: Bone Q., H. Kapp. and A. C. Pierrot-Bults. (eds.). *The Biology of Chaetognaths*. Oxford Science Publications, U.S.A. 1991. 173 pp.

Kamiya, T., K. O'Dwyer., S. Nakagawa & R. Poulin. 2014. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews*, 89 (1):123–134

Khalil, L. F., A. Jones & R. A. Bray. 1994. Keys to the cestode parasites of vertebrates. *CAB International and Natural History Museum, London*

Køie, M. 1975. On the morphology and life-history of *Opechona bacillaris* (Molin, 1859) Looss, 1907 (Trematoda, Lepocreadiidae). *Ophelia*, 13: 63–86.

Køie, M. 1990b. On the morphology and life-history of *Hemiurus luehei* Odhner, 1905 (Digenea: Hemiuridae). *Journal of Helminthology,* 64: 193–202.

Koprivinikar, J. & R. Poulin. 2009. Effects of temperature, salinity, and water level on the emergence of marine cercariae. *Parasitology Research*, 105: 957–965.

Kozak, E. R., C. Franco-Gordo, E. Suárez-Morales & J. R. Palomares-García. 2014. Seasonal and interannual variability of the calanoid copepod community structure in shelf waters of the eastern Tropical Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 507: 95–110.

Kramer, D., M. Kalin, E. Stevens, J. Thrailkill & J. Zweifel. 1972. Collecting and processing data on fish eggs and larvae in the California Current region. *NOAA Technichal Reports. NMFS.* No. 7213: 1-38 p.

Kulachkova, V.G. 1972. Helminths of *Sagitta elegans* Verrill from the White Sea. *Parazitologiiya*, 6: 297–304.

Kurcyn, J. A., E. Beier., M. F. Lavín & A. Chaigneau. 2012. Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone: statistical characterization from satellite altimetry. *Journal of Geophysical Research*, 117: 1978–2012.

Kurcyn, J. A., E. Beier., M. F. Lavín., A. Chaigneau & V. M. Godínez. 2013. Anatomy and evolution of a cyclonic mesoscale Eddy observed in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone. *Journal of Geophysical Research*, 118: 5931–5950.

Kuris, A. M., R. F. Hechinger., J. C. Shaw., K. L. Whitney., L. Aguirre-Macedo., C. A. Boch., A. P. Dobson., E. J. Dunham., B. L. Fredensborg., T. C. Huspeni., J. Lorda., L. Mababa., F. T. Mancini., A. B. Mora., M. Pickering., N. L. Talhouk., M. E. Torchin & K. D. Lafferty. 2008. Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature*, 454: 515–518.

Lafferty, K. D. & A. M. Kuris. 2002. Trophic strategies, animal diversity and body size. *Trends in Ecology and Evolution*, 17 (11): 507–513.

Lamothe-Argumedo, R., L. García-Prieto., D. Osorio-Sarabia & G. Pérez-Ponce de León. 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, UNAM, Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, México.

Laskowski, Z., W. Jezewski & K. Zdzitowiecki. 2008. Cystacanths of Acanthocephala in notothenioid fish from the Beagle Channel (sub-Antarctica). *Systematic Parasitology*, 70: 107–117.

Lavaniegos-Espejo, B. E. & E. González-Navarro. 1999. Grupos principales del zooplancton durante El Niño 1992−93 en el Canal de San Lorenzo, Golfo de California. *Revista de Biología Tropical*, 47(Supp. 1): 129–140.

Lavaniegos-Espejo, B., L. C. Jiménez-Pérez & G. Gaxiola-Castro. 2002. Plankton response to El Niño 97−98 and La Niña 99 in the southern region of the California Current. *Progress in Oceanography*, 54: 33–58

Lavaniegos-Espejo, B., P. G. García., J. C. L. Hernández., S. López., L. R. Poncela & S. A. Mejia. 2006. Biomasa y estructura del zooplancton frente a la costa occidental de Baja California durante 2003 (Cruceros IMECOCAL 0302, 0304, 0307, 0310). Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada. 47003: 1–63.

Lavín, M. F. & S. G. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco, O., J. Sheimbaum & J.J. Ochoa (Eds.). Nonlinearr process in geophysical fluid dynamics. *Kluwer Academia Publishers, Dondrecht, the Netherleands*. pp. 173–204.

Lebour, M. V. 1917. Some parasites of *Sagitta bipunctata*. *Journal of Marine Biological Associations of the United Kingdom*, 11: 201–206.

Lebour, M. V. 1923. The food of plankton organisms. II. *Journal of Marine Biological Associations of the United Kingdom*, 13: 70–92.

León-Règagnon, V., G. Pérez-Ponce de León & R. Lamothe-Argumedo. 1997. Hemiuriformes de peces marinos de la Bahía de Chamela, México, con la descripción de una nueva especie del género Hysterolecitha (Digenea: Hemiuridae: Lecithasterinae). *Anales del Instituto de Biología. UNAM. México. Serie Zoología*, 68 (1): 1–34.

Leuckart, R. 1861. Bericht Uber die Wiss. Leistungen in der Naturgeschichte der niedern Thiere wahrend des Jahres 1859. *Archiv für Naturgeschichte*, 26 (2): 103–264.

Leuckart, R. & A. Pagenstecher. 1858. Untersuchugen uber niedere Seethiere. *Archive für Anatomie, Physiologie und Wissenschaftliche Medicine*, 558–613.

Linton, E. 1927. Adult distomes in a *Sagitta*. *Transactions of the American Microscopical Society*, 46 (3): 212–213.

Lozano-Cobo, H. 2007. Helmintofauna de quetognatos de la zona lagunar y costera del norte de Quintana Roo, México. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, Baja California Sur, México. 121p.

Lozano-Cobo, H. 2011. Fauna helmíntica en quetognatos del norte de Quintana Roo, México (2004 y 2005). Tesis de Maestría en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, Baja California Sur, México. 176p.

Lozano-Cobo, H., M. C. Gómez del Prado-Rosas., S. Cota-Meza., M. Pacheco-Chávez & L. Sánchez-Velasco. 2012. Helmintos parásitos en quetognatos en el Alto Golfo de California, México. Memorias del III Congreso Internacional de Parasitología Neotropical. (III COPANEO). 5–10 de Noviembre, 2012, Lima Perú. *The Biologist (Lima).* 10 (2).

Lozano-Cobo, H., M.C. Gómez del Prado-Rosas, L. Sánchez-Velasco & J. Gómez-Gutiérrez. 2017a. Seasonal variation in chaetognath and parasite species assemblages along the northeastern coast of Yucatán Peninsula. *Diseases of Aquatic Organisms*, 124: 55–75.

Lozano-Cobo, H., J. Gómez-Gutiérrez, M. C. Franco-Gordo & M. C. Gómez del Prado-Rosas. 2017b. The discovery of acanthocephalans parasitizing chaetognaths. *Acta Parasitologica*, 62 (2): 401–411.

MacIntosh, W. C. 1890. Notes from the St. Andrews marine Laboratory (under the Fishery Board for Scotland) no. XII. *The Annals and Magazine of Natural History*, 1890: 174–185.

Manrique, F. A. 1987. Plancton del Golfo de California. p. 235–257. *In*: S. Gómez-Aguirre & V. Arenas-Fuentes (eds.). Contribución en Hidrobiología. Memoria de la Reunión “Alejandro Villalobos”. *Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México.*

Marcogliese, D. J. 1994. Aeginina longicornis (Amphipoda: Caprellidae), new intermediate hosts for Echynorhynchus gadi (Acanthocephala: Echinorhynchidae). *Journal of Parasitology*, 80 (6): 1043–1045.

Marcogliese, D. J. 1995. The role of zooplankton in the transmission of helminth parasites of fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5: 336–371.

Marcogliese, D. J. 2002. Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology*, 124: 583–599.

Marcogliese, D. J. 2003. Food webs and biodiversity: are parasites the missing link?. *Journal of Parasitology*, 89 (6): S106–S113.

Marcogliese, D. J. 2008. The impact of climate change on the parasites and infectious diseases of aquatic animals. *Revue Scientifique et Technique (International OffIce Epizootics)*, 27: 465–584

Martorelli, S. R. 2001. Digenea parasites of jellyfish and ctenophores of the southern Atlantic. *Hydrobiologia*, 451: 305–310.

Martorelli, S. R. & F. Cremonte. 1998. A proposed three-host life history of *Monascus filiformis* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Fellodistomidae) in the southwest Atlantic Ocean. *Canadian Journal of Zoology*, 76: 1198–1203.

Massuti, M. O. 1954. Sobre la biología de las *Sagitta* del plancton del Levante español. *Inst. Biol. Apl. Barcelona*, 8: 71–82.

Mazzoni, H. E. 1986. Chaetognaths infested with larvae of *Contracaecum* sp. (Nematoda, Anisakidae) in the Argentine Sea. *Physis, Argentina*, 44 (106): 8 & 20.

McCune, B., J. Grace & D. Urban. 2002. Analysis of ecological communities. MjM Software Design. Gleneden Beach, OR.

McLean, N. & C. Nielsen. 1989. *Oodinium jordani* n. sp., a dinoflagellate (Dinoflagellata: Oodinidae) ectoparasitic on *Sagitta elegans* (Chaethognatha). *Diseases of Aquatic Organisms*, 7: 61–66.

Medina-Rendón, M. D. 1979. Análisis sobre la distribución horizontal de organismos planctónicos en el Sur del Golfo de California, con referencia especial al Phylum Chaetognatha. Tesis Licenciatura (Biólogo Marino). CICIMAR/IPN. La Paz, B.C.S. México, 76 p.

Meek, A. 1928. On *Sagitta elegans* and *Sagitta setosa* from the Northumbrian plankton with a note on trematode parasite. *Proccedings of the Zoological Society of London*, 1928 (3): 743–776.

Méndez, O. 2005. Infracomunidades helmínticas del tiburón azul *Prionace glauca* (Linnaeus, 1758) de la costa occidental de Baja California Sur, México. Tesis de Maestría en Ciencias en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. La Paz, BCS, México. 99p.

Mendoza-Cruz, M., I. Valles-Vega., H. Lozano-Cobo., MC. Gómez del Prado-Rosas & P. N. Castro-Moreno. 2011. Parasitofauna de *Paranthias colonus* (Valenciennes, 1846) en el Sargento, Baja California Sur, México. *Neotropical Helminthology*, 7 (1): 13–º 28.

Mingazzini, P. 1891. Gregarine monocistidae nuove o poco conosciute, del Golfo di Napoli. *Rendiconti dell´Academia di Lincei*, 4: 467–474.

Mingazzini, P. 1893. Contributo alla conoscenza degli Sporozoi. *Ricerche fatten el Laboratorio di Anatomia normale della Reale Università di Roma*, 3: 31–85.

Mladineo, I., N. J. Bott., B. K. Nowak & B. A. Block. 2010. Multiloculus phylogenetic analyses reveal that hábitat selection drives the speciation of Didymozoidae (Digenea) parasitizing Pacific and Atlantic bluefin tunas. *Parasitology*., 137: 1013–1015.

Molina-Fernández, D., I. Valles-Vega., S. Hernández-Trujillo., F. J. Adroher & R. Benitez. 2017. A scanning electron microscopy study of early development in vitro of *Contracaecum multipapillatum* s.l. (Nematoda: Anisakidae) from a Brown pelican (*Pelecanus occidentalis*) from the Gulf of California, Mexico. *Parasitology Research*, 116 (10): 2733–2740.

Moltschanoff, L. A. 1909. Die Chaetognathen des Schwarzen Meers. *Izv. Imp. Akad. Nauk* (Ser. 6). 3 (2): 887–902.

Montero, R. 1974. Primer hallazgo de metacercarias parasitando Chaetognatha en el Atlántico Sur. *Revista de Biología Uruguay*, 2: 31–35.

Morales-Ávila, J. R. 2016. Taxonomía y ecología de los parásitos helmintos de los eufáusidos y sus depredadores en el Golfo de California para inferir sus ciclos de vida. Tesis de doctorado, Centro Interdiscplinario de Ciencias Marinas, Instituto

Politécnico Nacional, La Paz, BCS, Mexico.

Morales-Ávila, J. R., J. Gómez-Gutiérrez., M. C. Gómez del Prado-Rosas & C. J. Robinson. 2015. Trematode larval stages of *Paronatrema mantae* and *Copiatestes* sp. parasitize *Nyctiphanes simplex* and *Nematoscelis difficilis* krill in the Gulf of California. *Diseases of Aquatic Organisms*, 116: 23–35.

Morandini, A. C., S. R. Martorlli., A. C. Marques & F. L. da Silveira. 2005. Digenean metacercaria (Trematoda, Digenea, Lepocreadiidae) parasitizing "Coelenterates" (Cnidaria, Schyphozoa and Ctenophora) from southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 53 (1/2): 39–45.

Moravec, F., V. M. Vidal-Martínez & L. Aguirre-Macedo. 1995. Some helminth parasites of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) from the Peninsula of Yucatan, Mexico. *Studies on the Natural History of the Caribbean Region*, 72: 55–66.

Moravec, F., E. Mendoza-Franco, J. Vargas-Vázquez & C. M. Vivas-Rodríguez. 1995c. Studies on the development of *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *rebecae* (Nematoda: Camallanidae), a parasite of cichlid fishes in Mexico. *Folia Parasitologica*, 42: 281–292.

Moravec, F., V. M. Vidal-Martínez., J. Vargas-Vásquez., C. Vivas-Rodríguez., D. González-Solis., E. Mendoza-Franco., R. Simá-Alvarez & J. Guemez-Ricalde. 1997. Helminth parasites of *Epinephelus morio* (Pisces: Serranidae) of the Yucatan Peninsula, southeastern Mexico. *Folia Parasitologica*, 44: 255-266.

Mouritsen, K. N. & R. Poulin. 2002. Parasitism, climate oscillations and the structure of natural communities. *Oikos*, 97: 462–468.

Myers, B. J. 1955. Some helminths of *Sagitta*. Abstr. Min. *Proccedings of the Royal Society of Canada*.

Myers, B. J. 1956. An adult *Hemiurus* sp. (Trematoda) from *Sagitta elegans* Verril. *Canadian Journal of Zoology*, 34: 206–207.

Nagasawa, S. 1985. Ecological significance of deformed chaetognaths associated with bacteria. *Bulletin of Marine Sciences*, 37 (2): 139–141.

Nagasawa, S. 1991. 8. Parasitism and diseases in chaetognaths. *In:* Bone Q., H. Kapp. & A.C. Pierrot-Bults. The Biology of Chaetognaths. Oxford Sciences Publications. U.S.A., 76–168.

Nagasawa, S. & R. Marumo. 1979a. Identification of chaetognaths based on the morphological characteristics of hooks. *La Mer (Bulletin de la Société franco-japoinaise d´oceanographie)*, 17 (49): 177–188.

Nagasawa, S. & R. Marumo. 1979b. Parasites in chaetognaths in Suruga Bay, Japan. *La Mer (Bulletin de la Société franco-japonaise d´océanographie),* 17 (3): 127–136.

Nagasawa, S. & R. Marumo. 1984. Feeding habits and copulation of Chaetognath *Sagitta crassa*. La Mer. 22: 8–14.

Nagasawa, S. & T. Nemoto. 1984. X-diseases in the chaetognath *Sagitta crassa*. *Helgolander Meeresunterschungen*, 37: 139–148.

Nagasawa, S., U. Simidu & T. Nemoto. 1984. Bacterial invasion of chaetognaths under laboratory and natural conditions. *Journal of Oceanograhical Society of Japa,*. 40: 327–333.

Nagasawa, S., U. Simidu & T. Nemoto. 1985. Scanning electron microscopy investigation of bacteria colonization of the marine copepod *Acartia clausi*. *Marine Biology*, 87: 61–66.

Naranjo, C. 2009. Variaciones temporales del Phylum Quetognatos en las estaciones fijas la Libertad y Manta, Ecuador durante el evento El Niño 1997-1998 y años 2002-2003. *Acta Oceanográfica del Pacífico*, 15: 67–96

Nickol, B. B. 1985. Epizootiology. *In*: Crompton, D.W.T. & B.B. Nickol (Eds.) Biology of the Acanthocephala. *Cambridge University Press, Cambridge*, 307–346.

Noble, E. R. 1972. Parasites of some marine plankton as indicators of their hosts. *Transcriptions of American Microscopical of Society*, 91 (1): 90–91.

Ohtsuka, S., K. Nagasawa & K. Gejima. 2000. Review of parasites of marine zooplankton. Bulletin of the Plankton Society of Japan. 47 (1): 1–16.

Ohtsuka, S., M. Hora, T. Suzaki, M. Arikawa, G. Omura & K. Yamada. 2004. Morphology and host-specificity of the apostome ciliate *Vampyrophrya pelagica* infecting pelagic copepods in the Seto Inland Sea, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 282: 129–142.

Ohtsuka, S., K. Koike., D. Lindsay, J. Nishikawa, H. Miyake, M. Kawara, Mulyadi, N. Mujiono, J. Hiromi & H. Komatsu. 2009. Symbionts of marine medusae and ctenophores. *Plankton & Bentos Research*, 4 (1): 1–13.

Ohtsuka, S., T. Horiguchi, Y. Hanamura, A. Yamaguchi, M. Shimomura, T. Suzaki, K. Ishiguro, H. Hanaoka, K. Yamada & S. Ohtani. 2011. Symbiosis of planktonic copepods and mysids with epibionts and parasites in the north Pacific: diversity and interactions. *In*: Asakura, A. (Ed). *New Frontiers in Crustacean Biology. Proceedings of the TCS Summer Meeting, Tokyo, Japan*, 351 pp.

Ooishi, S. 1998. Two new species of Notodelphyid copepods, Dorixys bispinosa and Pythodelphys illgi, from the Gulf of California. *Journal of Crustacean Biology*, 18 (2): 369–382.

Øresland, V. 1986. Parasites of the chaetognath *Sagitta setosa* in the western English Channel. *Marine Biology*, 92: 87–91.

Øresland, V. 1995. Winter population structure and feeding of the chaetognath *Eukrohnia hamata* and the copepod *Euchaeta antartica* in Gerlache Strait, Antartic Peninsula. *Marine Ecology Progress Series*, 119: 77–88.

Øresland, V. & F. Pleijel. 1991. An ectoparasitic typhloscolecid polychaete on the chaetognath *Eukrohnia hamata* from the Antartic Peninsula. *Marine Biology*, 108: 429–432**.**

Øresland, V. & R. A. Bray. 2005. Parasites and headless chaetognaths in the Indian Ocean. *Marine Biology*, 147: 725–734.

Overstreet, R. M. 1969. Digenetic trematodes of marine teleost fishes from Biscayne bay, Florida. *Tulane Studies in Zoology and Botany*, 15 (4): 119–175.

Oye, P. van. 1918. Untersuchungen uber die Chaetognathen des Javameeres. *Contribution à la Faune des Indes Néerlandaises*, 4: 1–61, 3 maps.

Palma, S. & G. Aravena. 2002. Distribución estacional y vertical de los quetognatos capturados entre el Golfo Corcovado y el estero Elefantes. *Ciencía y Tecnología del Mar*, 25: 87−104.

Pearre, Jr. S. 1976. Gigantism and partial parasitism castration of Chaetognatha infected with larval trematodes. *Journal of Marine Biological Associations of the United Kingdom*, 56: 503–513.

Pearre, Jr. S. 1979. Niche modification in Chaetognatha infected with larval Trematodes (Digenea). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, 64 (2): 193–206.

Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto & C. Rosas-Villa. 2000. Helmintofauna de *Opisthonema libertate* y *Harengula thrissina* (Osteichthyes: Clupeidae) de la bahía de Chamela, Jalisco, México. *Revista de Biología Tropical*, 48: 759–763.

Petrochenko, V. I. 1958. Acanthocephala of domestic and wild animals. Vol. 2. Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR, Moscow, 478 pp (In Russian).

Pierantoni, U. 1913. Sopra un Nematode parassita della *Sagitta* e sul suo probabile ciclo evolutivo. *IX Congress of Internationa Zoology, Monaco,* 663–664.

Pierrot-Bults, A. C. 1990. Diseases of chaetognatha. 4: 425–437. *In*: Kinne, O. (ed.). Diseases of marine animals. Vol. III. *Biologische Anstalt Helgoland. Germany,* 482 pp.

Portela, E., E. Beier., E. D. Barton., R. Castro., V. Godínez., E. Palacios-Hernández., P. Fiedler., L. Sánchez-Velasco & A. Trasviña. 2016. Water masses and circulation in the tropical Pacific off central Mexico and surrounding areas. *Journal of Physical Oceanography*, 46 (10): 3069–3081.

Poulin, R. 2006. Global warming and temperatura-mediated increases in cercarial emergence in trematode parasites. *Parasitology*, 132: 143–151.

Poulin, R. 2007. Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, 134: 763–776.

Rakusa-Suszczewski, S. 1968. Predation of chaetognatha by *Tomopteris helgolandica* Greff. I*CES Journal of Marine Sciences,* 32 (2): 226–231.

Ramoult, M. & M. Rose. 1946. Récherches sur les Chétognathes de la baie d´Alger. *Bulletin de la Société d´Histoire Naturelle de l´Afrque du Nord.,* 36: 45–71.

Reimer, L. W., C. Gerger., B. Hener., H. Lanika., I. Rosenthal & L. Scharnweber. 1971. On the distribution of larval helminthes in planktonic animals of the North Sea. *Parazitologiiya (Leningrad)*, 5: 542–550.

Reimer, L. W., S. Hnatiuk & J. Rochner. 1975. Metacercarien in planktieren des mittleren Atlantik. *Wissens chaftliche Zeitschrift der Padagogischen Hochschule*

“Liselotte Herrmann” Gustrow Aus der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultat., 2 (75): 239–258.

Rhode, K. 1993. Ecology of marine parasites. *CAB International Publishing, United Kingdom*, 298 pp.

Rhode, K. 2005. Marine Parasitology. *CAB International Publishing, United Kingdom*, 565 pp.

Rico-Hernández, G. 2011. Evolución de interacciones parásito-hospedero: coevolución, selección sexual y otras teorías propuestas. *Revista de la Universidad de Ciencias Aplicadas, Actualidad & Divulgación Científica*, 14 (2): 119–130.

Rolbiecki, L. & W. Walkusz. 2005. *Derogenes varicus* (Muller, 1784) from chaetognaths (Chaetognatha) cauht in Kongsfjorden, west Spitsbergen. *Oceanological and Hydrobiological Studies,* 34 (4): 131–134.

Román-Contreras, R. & C. B. Boyko. 2007. A new genus and speceis of Bopyrid isopod infesting the crab *Munidopsis depressa* (Anomura: Galtheidae) from the Gulf of California, with notes on its ecology. *Journal of Crustacean Biology,* 27 (2): 370-379.

Rose, M. 1931. Note preliminaire sur quelques parasites des organnismes pélagiques de la baie d´Alger. *Bulletin de la Société d´Histoire Naturelle de l´Afrque du Nord*., 22 (5): 149.

Rose, M. & M. Hamon. 1950. Une nouvelle espèce de *Trypanophis*, *T. sagittae*, Hovasse 1924. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique*, 84: 101–105.

Rosenberg, E., G. Sharon., I. Atad & I. Zilber-Rosenberg. 2010. The evolution of animals and plants via symbiosis with microorganisms. *Environmental Microbiology*, 2 (4): 500–506.

Ruckert, S., S. Klimpel., A. Al-Quraishy., H. Mehlhorn & H. W. Palm. 2009. Transmission of fish parasites into grouper mariculture (Serranidae: *Epinephelus coioides* (Hamilton, 1822)) in Lampung Bay, Indonesia. *Parasitology Research,* 104: 523–532.

Russell, F. S. 1932. On the biology of *Sagitta*. II. The breeding and growth of *Sagitta setosa* J. Muller in the Plymouth area, 1930-1931, with a comparison with that

of *S. elegans* Verrill. *Journal of the Marine Biological Associations of the Unidetd Kingdom*, 18: 147–160.

Salgado-Maldonado, G. 1979. Procedimientos y técnicas generales empleados en los estudios helmintológicos. Laboratorio de Helmintología, Oficina de Sanidad, Nutrición y Genética, Dirección General de Acuacultura, Departamento de Pesca, Ciudad de México. pp. 17-53.

Sánchez-Velasco, L., M. F. Lavín, M. Peguero-Icaza, C. A. León-Chávez, F. Contreras-Catala, S. G. Marinone, I. V. Gutiérrez-Palacios & V. M. Godínez. 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Continental Shelf Research,* 29: 1697–1710.

Santhakumari, V. 1986. A holotrichous ciliate from the coelom of chaetognaths. *Current Sciences,* 55 (1): 42.

Santhakumari, V. 1992. Diseases of chaetognaths from the Arabian Sea. *Journal of Marine Biological Associations of India*, 34 (1–2): 279–281.

Santhakumari, V. 1997. Studies on the associates and parasites of zooplankton from southwest and southeast coast of India. *Journal of Marine Biological Associations of India*, 39 (1–2): 171–174.

Santos, C. P., D. I. Gibson., L. E. R. Tavares & J. L. Luque. 2008. Checklist of Acanthocephala associated with the fishes of Brazil. *Zootaxa*, 1938: 1–22.

Sars, G. O. 1885. Report on the Schizopoda collected by H.M.S. Challenger, during the years 1873−1876. *In*: Thomson, C.W. & J. Murray (Eds.). *Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger, during the years 1873−76. Zoology*, 37: 1–228.

Schmidt, G. D. 1985. Development and life cycles. *In*: Crompton, D. W. T. & B. B. Nickol (Eds.). Biology of the Acanthocephala. *Cambridge University Press, Cambridge.* pp. 273–286.

Schmidt, G. D. & S. A. MacLean. 1978. *Polymorphus (Profilicollis) major* Lundstrom 1942 juveniles in rock crabs, *Cancer irroratus*, from Maine. Journal of Parasitology*,* 64: 953–954.

Scott, T. 1896. Additions to the fauna of the Firth of Forth. *Annuals Report of Fisheries Board of Scotland*, 14: 158–166.

Sheehan, D. C. & B. B. Hrapchak. 1973. Theory and practice of histotechnology. *Saint Louis: Mosby Company*, 190 p.

Shih, H. H. & M. S. Jeng. 2002. *Hysterothylacium aduncum* (Nematoda: Anisakide) infecting a herbivorous fish, *Siganus fuscescens*, off the Taiwanese coast of the North west Pacific. *Zoological Studies*, 41 (2): 208–215.

Shimazu, T. 1978. Some helminths parasites of the chaetognatha from Suruga Bay, central Japan. *Bulletin of the National Sciences Museum Tokyo, Serie A. (Zoology)*, 4 (2): 105–116.

Shimazu, T. 1979. Some protozoan parasites of the Chaetognatha from Suruga Bay, Central Japan. *Journal of Parasitology*, 28: 51–55.

Shimazu, T. 1982. Some helminth parasites of marine planktonic invertebrates. *Journal of Nagano-ken Junior College (Nagano-ken Tanki Daigaku Kiyo),* 37: 11–29.

Shimazu, T. 1991. Notes on three helminth parasites of *Sagitta bedoti* (Chaetognatha) from west Bengal, India. *Journal of Nagano Prefectural College,* 46: 1–8. (In Japanese).

Shinn, G. L. 1997. Chapter 3. Chaetognatha. In: Microscopical Anatomy of Invertebrates. Volume 15: Hemichordata, Chaetognatha and the invertebrates chordates. *Wiley-Liss, Inc. Eds*. p. 103-220.

Sinitzin, D. F. 1911. Parthenogenetic generation of trematodes and its progeny in molluscs of the Black Sea. (English translation of Russian text edited by G.R. La Rue, 1925). *Mémoires de l´Académie Imperiale des Sciences de St.-Pétersbourg*, 30 (8): 1–127.

Skovgaard, A. 2014. Dirty tricks in the plankton: diversity and role of marine parasitic protists. *Acta Protozoologica*, 91: 35–43.

Slabber, M. 1768. Naturkundige verlustigingen, behelzende microscopise waarneemingen van in-en utilandse wateren land-dieren. *Te Harrlem, J. Bosch*., 1–18.

Slankis, A. Y. & G. G. Shevchenko. 1974a. Infestation of planktonic invertebrates by helminth larvae in the western equatorial Pacific. (In Russian). *Izv. Tikhookean. Nauchno-issled. Inst. Ryb. Khoz. Okeanogr*., 88: 129–138.

Slankis, A. Y. & G. G. Schevchenko. 1974b. Data on the infestation of planktonic invertebrates with helminth larvae in the western part of the equatorial zone of the Pacific. *Canadian Translatios of Fisheries of Aquatic Sciences Series No. 5596. Originally published in TINRO*, 88: 129–138.

Smith, P. & S. Richardson. 1979. Standard techniques for pelagic fish egg and larva surveys. *FAO Fisheries Technical Papers*, 175: 1–107.

Stadel, O. 1958. Die Chaetognathen-Ausbente. Deutsche Antarktische Expedition. 1935 (39): 208–243.

Stanko, M., B. R. Krasnov & S. Morand. 2006. Relationship between host abundance and parasite distribution: inferring regulating mechanisms from census data. *Journal of Animal Ecology,* 75: 575–583.

Steuer, A. 1928. On the geographical distribution and affinity of the appendiculate trematodes parasitizing marine plankton copepods. *Journal of Parasitology*, 15 (2): 115–120.

Stevens, N. M. 1910. Further studies on reproduction in *Sagitta*. *Journal of Morphology,* 21: 279–319.

Suárez-Caabro, J. A. 1955. Quetognatos de los mares cubanos. *Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural*, 22 (2): 125–180.

Ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67: 1167–1169

Théodoridès, J. 1989. Parasitology of marine zooplankton. *Advances in Marine Biology*, 25: 117–177.

Thomson, J. M. 1947. The Chaetognatha of the south-eastern Australia. *Bulletin of National Institute of Schiences of India*, 222: 4–43.

Timon-David, J. 1937. Étude sur les trématodes parasites des poissons du golfe de Marseille (première liste). *Bulletin de l´Institut Océanographique*, 717: 1–24.

Tokioka, T. 1954. XIII. Emergence of a dense patch of chaetognaths near the Laboratory. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory*, 3: 359–360.

Tovar-Hernández, M. A., E. Suárez-Morales & B. Yáñez-Rivera. 2010. The parasitic copepod *Haplostomides hawaiiensis* (Cyclopoda) from the invasive ascidian

Polyclinum constellatum in the souther of Gulf of California. *Bulletin of Marine Science* 86 (3): 637–648.

Tregouboff, G. 1949. Un parasite nouveau des sagittes. Bulletin de l´Instut Océanographique, Monaco. 953: 1–6.

Truett, G. E., P. Heeger., R. L. Mynatt., A. A. Truett., J. A. Walker & M. L. Warman. 2000. Preparation of PCR-quality mouse genomic DNA with hot sodium hydroxide and tris (HotSHOT). *Biotechniques*, 29 (1): 52–54.

Ulianin, V. 1871. Uber die pelagische fauna des Schwarzen meeres. *Verhandl. d. Moskauer, Freinde d. Natur.*

Ulloa, R., S. Palma & N. Silva. 2000a. Bathymetric distribution of chaetognaths and their association with water masses off the coast of Valparaiso, Chile. *Deep-Sea Research I*, 47: 2009–2027.

Ulloa, R., S. Palma., L. Linacre & N. Silva. 2000b. Seasonal changes in the bathymetric distribution of siphonophores, chaetognaths and euphausiids associated to water masses off Valparaiso, Chile (Southeast Pacific) p. 72–83 *In*: Färber, J. L. (ed). *Oceanography of the Eastern Pacific. CICESE, Ensenada, Mexico*.

Valles-Vega, I. & M. C. Gómez del Prado-Rosas. 2014. Changes in the anatomical organization of *Contracaecum multipapillatum* L3 sensu lato (Nematoda: Anisakidae) larvae subjected to different culinary treatments in La Paz, Baja California Sur, Mexico. *Comparative Parasitology,* 81 (2): 165–174.

Valles-Vega, I., D. Molina-Fernández., R. Benítez., S. Hernández-Trujillo & F. J. Adroher. 2017. Early development and life cycle of Contracaecum multipapillatum s.l. from a Brown pelican Pelecanus occidentalis in the Gulf of California, Mexico. *Diseases of Aquatic Organisms,* 125: 167–178.

Vanucci, M. & K. Hosoe. 1952. Resultados cientificos do cruceiro do Baependi e do Vega a ilha Trindade. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 3: 3–34.

Ville, C. A. 1996. Biología. Octava edición. McGraw Hill. México, D.F. 944p.

Weinstein, M. 1967. Endoparasites of the chaetognath *Sagitta elegans* Verrill in the Gulf of St. Lawrence. *Rapp. Ann. 1966, Sta. Biol. Mer. Grande-Rivière*, 47–53.

Weinstein, M. 1972. Studies on the relationship between *Sagitta elegans* Verrill and its endoparasites in the southwestern Gulf of St. Lawrence. *Ph.D. Thesis, McGill University*. 1–202.

Wulker, G. 1929. Der Wirtswechsel der parasitischen Nematoden von Meeresfischen. *Zoologischer Anzeiger Supplement: Bibiographia zoological*, 4: 147–157.

Yamaguti, S. 1959. Systema Helminthum. The cestodes of vertebrates. Vol. II. Interscience Publishers, New York.

Yamaguti, S. 1961. Systema Helminthum. The nematodes of vertebrates. Vol. III. Part. I. Interscience Publishers, New York, 1261 pp.

Yamaguti, S. 1963. Systema helminthum. Vol. V., Acanthocephala. Interscience Publishers, New York, p. 423.

Yamaguti, S. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Parts I, II. Keigaku Publishing, Tokyo.

Zaika, V. E. & A. N. Kolesnikov. 1967. On mass infection of *Sagitta elegans arctica* Aurivillus by sexually mature trematodes. (In Russian*) Zoologichesky Zhurnal*., 46: 1121–1124.

11. ANEXO

Tabla 1. Registro histórico mundial de la fauna parasitaria infectando especies del Filum Chaetognatha.

Sec.	Referencia	Género y especie del parásito	Tipo de parásito	Género y especie de hospedero	Localidad
1	Busch (1851)	*Distomum beroe*	Digenea	*S. cephaloptera*	Trieste norte de Italia
		Distomum fimbriatum	Digenea		
		Distomum crassicaudatum	Digenea		
2	Leuckart & Pagenstecher (1858)	Monostome	Monogenea	*P. setosa*	Helgoland, Alemania
		Distome	Digenea		
3	Leuckart (1861)	Gregarinidos	Apicomplexa	*Sagitta* sp.	
4	Claparède (1863)	Hemiuridae	Digenea		
5	Ulianin (1871)	Nematoda	Nematoda		
6	Grassi (1881)	*Janickina pigmentifera*	Amoebozoa	*F. enflata*	Mar Mediterráneo
		Janickina pigmentifera	Amoebozoa		
		Janickina pigmentifera	Amoebozoa	*S. serratodentata*	
		Janickina pigmentifera	Amoebozoa	*S. cephaloptera*	
		Janickina chaetognathi	Amoebozoa	*F. enflata*	
		Janickina chaetognathi	Amoebozoa	*S. bipunctata*	
		Janickina chaetognathi	Amoebozoa	*S. serratodentata*	
		Janickina chaetognathi	Amoebozoa	*S. cephaloptera*	
7	Gourret (1884)	Hemiuridae	Digenea		
8	MacIntosh (1890)	Hemiuridae	Digenea		
		Nematoda	Nematoda		
9	Mingazzini (1891)	*Lankesteria leuckarti*	Apicomplexa	*Sagitta sp.*	Golfo de Naples
10	Mingazzini (1893)	*Lankesteria leuckarti*	Apicomplexa	*Sagitta sp.*	Golfo de Naples
11	Scott (1896)	Nematoda	Nematoda		
12	Moltschanoff (1909)	Nematoda	Nematoda		
13	Stevens (1910)	Hemiuridae	Digenea		
14	Sinitzin (1911)	*Adolescaria progastrica*	Digenea	*Sagitta* sp.	Mar negro, entre Europa & Asia
		Adolescaria metagastrica	Digenea		
		Adolescaria appendiculata	Digenea		
15	Janicki (1912)	*Janickina pigmentifera*	Amoebozoa	*F. enflata*	Golfo de Naples
16	Chatton (1912)	*Oodinium* sp.	Dinoflagellata		

17	Pierantoni (1913)	Nematoda	Nematoda		Golfo de Naples
18	Baldasseroni (1914)	Trematoda	Digenea	*F. enflata*	Atlántico
19	Ikeda (1917)	Gregarinidos	Apicomplexa	Quetognatos	
		Metaphyra sagittae	Cilliata		
20	Lebour (1917)	*Opechona* sp.	Digenea	*P. setosa*	Canal Inglés, Inglaterra
		Opechona bacillaris	Digenea	*P. elegans*	Canal Inglés, Inglaterra
		Derogenes varicus	Digenea	*S. bipunctata*	Plymouth Sound
		Pharyngora bacillaris	Digenea	*S. bipunctata*	
		Ascaris sp.	Nematoda	*Sagitta sp.*	
		Scolex pleuronectis	Cestoda	*S. bipunctata*	
21	Oye (1918)	unicellular endoparasites	Amoebozoa	*F. enflata*	Indonesia
		unicellular endoparasites	Amoebozoa	*F. hexaptera*	
		unicellular endoparasites	Amoebozoa	*A. neglecta*	
		unicellular endoparasites	Amoebozoa	*A. regularis*	
		unicellular endoparasites	Amoebozoa	*Z. bedoti*	
		epibiontic ectoparasite	Dinoflagellata	Quetognatos	
		peritrichous ciliate	Cilliata	Quetognatos	
22	Steur & Monticelli (1923?)	*Aphanurus* sp.	Digenea		Golfo de Trieste y Naples
23	Lebour (1923)	*Tomopteris helgolandica*	Polychaeta	*Sagitta* sp.	
24	Hovasse (1924)	*Trypanophis sagittae*	Dinoflagellata	*Sagitta* sp.	
25	Burfield (1927)	*Opechona bacillaris*	Digenea	*Sagitta* sp.	Mar del Norte
26	Linton (1927)	*Brachyphallus crenatus*	Digenea	*P. elegans*	Woods Hole, Massachusetts
		Distomas adultos	Digenea	*P. elegans*	Woods Hole, Massachusetts
27	Steuer (1928)	*Hemiurus rugosus*	Digenea	*Sagitta* sp.	Golfo de Trieste, Mar Mediterráneo
28	Meek (1928)	*Hemiurus communis*	Digenea	*P. setosa*	
29	Wulker (1929)	Nematoda	Nematoda		
30	Grey (1930)	Larva cisticerco	Cestoda	*P. friderici*	Society Islands
		Camillanus trispinosus	Nematoda	*P. friderici*	
31	Rose (1931)	*Hemiurus* sp.	Digenea	*Sagitta* sp.	Bahía d´Alger
32	Janicki (1932)	*Paramoeba chaetognathi*	Amoebozoa	*S. bipunctata*	Golfo de Naples
33	Russell (1932)	Nematodos	Nematoda	*P. setosa*	Plymouth, Inglaterra
34	Timon-David (1937)	*Hemiurus* sp.	Digenea	*Sagitta* sp.	Triest
35	Ramoult & Rose (1946)	*Hemiurus* sp.	Digenea	*F. enflata*	Algéria, Mar Mediterráneo
		Paramoeba pigmentifera	Amoebozoa	*F. enflata*	Mar Mediterráneo
		Lankesteria sp.	Apicomplexa	*F. enflata*	
		Metaphyra sagittae	Cilliata		

36	Thomson (1947)	*Derogenes* sp.	Digenea	*F. enflata*	
		Nematoda	Nematoda		
		Copepoda	Copepoda	*Z. bedoti*	
37	Ghirardelli (1948)	Copepoda	Copepoda	*F. hispida*	Mar Mediterráneo
			Copepoda	*Z. bedoti*	
38	Tregoubof (1949)	Protozoario?	Protozoa	*Sagitta sp.*	Mar Mediterráneo
39	Hamon (1950)	*Trypanophis sagittae*	Dinoflagellata	*P. lyra*	Bahía Algiers
				F. hexaptera	
				D. decipiens	
40	Rose & Hamon (1950)	*Trypanophis sagittae*	Dinoflagellata	*P. lyra*	Bahía Algiers
				F. hexaptera	
				D. decipiens	
41	Ghirardelli (1950)	*Hemiurus* sp.	Digenea	*F. enflata*	Villafranche (Alpes marítimos)
		Opalinopisis sp.	Cilliata	*M. minima*	
		Paramoeba pigmentifera	Amoebozoa	*F. enflata*	Mar Mediterráneo
42	Hamon (1951)	*Trypanophis sagittae*	Dinoflagellata	*P. lyra*	Alergia
		Tricystus planctonis	Apicomplexa	*P. lyra*	
		Tricystus planctonis ?	Apicomplexa	*S. bipunctata*	
43	Ghirardelli (1952)	*Opalinopisis* sp.	Cilliata	*M. minima*	
44	Vanucci & Hosoe (1952)	Larva de cestodo	Cestoda	*P. draco*	
45	Ghirardelli (1953)	Protozoario?	Protozoa	*Sagitta* sp.	Mar Mediterráneo
46	Massuti (1954)	*Opalinopisis* sp.	Cilliata	*S. bipunctata*	España
47	Hutton (1954)	*Cercaria owreae*	Digenea	*F. enflata*	Corriente de Floroda,
				F. hexaptera	
				P. lyra	
48	Dollfus *et al*. (1954)	Accacoeliidae	Digenea	*F. enflata*	Madras, Francia
		Metacestodo	Cestoda	*F. enflata*	Madras, Francia
49	Suárez-Caabro (1955)	*Cercaria owreae*	Digenea	*F. enflata*	Mares Cubanos
				P. draco	
50	Myers (1955)	Hemiuridae	Digenea	Quetognatos	
51	Myers (1956)	*Hemiurus levinseni*	Digenea	*P. elegans*	St. Andrews, N.B.
52	Hamon (1956)	*Lankesteria* sp. ?	Apicomplexa	*F. enflata*	Bahía de Nhatrang
		Trematoda	Digenea	*F. enflata*	
		Cisticerca	Cestoda	*F. enflata*	
		Cisticerca	Cestoda	*Z. bedoti*	
		Cisticerca	Cestoda	*A. neglecta*	

53	Furnestin (1957)	*Derogenes* sp.	Digenea	*S. bipunctata*	Óceano Atlántico
		Derogenes sp.	Digenea	*P. friderici*	Óceano Atlántico
		Derogenes sp.	Digenea	*F. hexaptera*	Óceano Atlántico
		Agamonema	Nematoda	*S. bipunctata*	Óceano Atlántico
		Unidentified Protozoa	Protozoa	*M. minima*	Moroco
		Unidentified Protozoa	Protozoa	*F. hexaptera*	Moroco
		Unidentified Protozoa	Protozoa	*F. enflata*	Moroco
		Lankesteria sp. ?	Apicomplexa	*P. friderici*	
		Lankesteria sp. ?	Apicomplexa	*S. bipunctata*	
		Metaphyra sagittae	Cilliata	*M. minima*	
		Metaphyra sagittae	Cilliata	*F. enflata*	
54	Hamon (1957)	*Janickina pigmentifera*	Amoebozoa	*S. bipunctata*	Algeria
		Trypanophis sagittae	Dinoflagellata	*P. lyra*	Alergia
55	Stadel (1958)	*Opalinopisis* sp.	Cilliata	*E. hamata*	Antártida
56	Dawes (1958)	*Cercaria owreae*	Digenea	*F. hexaptera*	Mar Caribe Cubano
		Metacestodo	Cestoda	*P. tenuis*	Caribe
57	Dawes (1959)	*Cercaria owreae*	Digenea	*F. hexaptera*	Cuba–Jamaica, Mar Caribe,
					Isla Roatan, mar Caribe
					500 km NNW Colon, Mar Caribe
					off Puerto Columbia, Mar Caribe
58	Furnestin (1959)	Distome	Digenea	*S. planctoni*	Golfo de Guinée
59	Hyman (1959)	Hemiuridae	Digenea		
		Scolex pleuronectis	Cestoda		
60	Colman (1959)	Protozoarios	Protozoa	*F. hexaptera*	Mar Caribe
		Cercaria owreae	Digenea	*F. hexaptera*	Mar Caribe
61	Dollfus (1960)	*Lecithochirium* sp. ?	Digenea	*F. enflata*	Bahía de Algeria, Mar Mediterráneo
		Hemiuroidea	Digenea	*F. enflata*	Bahía de Algeria, Mar Mediterráneo
		Accacoelioidea	Digenea	*F. enflata*	Bahía de Algeria, Mar Mediterráneo
		Lepocreadioidea	Digenea	*F. enflata*	Bahía de Algeria, Mar Mediterráneo
62	Elian (1960)	*Derogenes* sp.	Digenea	*S. euxina*	Mar Noire
		Derogenes sp.	Digenea	*S. biunctata*	Mar Noire
		Contracaecum sp.	Nematoda	*P. setosa*	Mar Noire
63	Ass (1961)	*Contracaecum* sp.	Nematoda	*Sagitta* sp.	Cabo Meganom Balaklava, Rusia
64	Cavalieri (1963)	Hemiuridae?	Digenea	Quetognatos	Argentina
65	Cachon (1964)	*Oodinium* sp.	Dinoflagellata		
66	Alvariño (1965a)	*Metaphyra sagittae*	Cilliata	*F. enflata*	California

67	Furnestin & Rebecq (1966)	*Cercaria owreae*	Digenea	*Z. pulchra*	Nosy-Bé, Madagascar
		Cercaria owreae	Digenea	*S. s.* var. *atlantica*	Angola
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	Mayoumba, Gabon
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	Port-Gentil, Gabon
		Cercaria owreae	Digenea	*F. hexaptera*	Mossamédes, Angola
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	Mossamédes, Angola
		Cercaria owreae	Digenea	*F. hexaptera*	Cabo Frio, Angola
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	N.-O. de Port-Etienne, Mauritania
		Cercaria owreae	Digenea	*S. s.* var. *atlantica*	N.-O. de Port-Etienne, Mauritania
		Cercaria owreae	Digenea	*S. biunctata*	N.-O. de Port-Etienne, Mauritania
		Cercaria owreae	Digenea	*F. hexaptera*	N.-O. de Port-Etienne, Mauritania
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	O. du cap Mirik, Mauritanie
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	O. de Monrovia, Liberia
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	O. du cap Palmas, Liberia
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	S. O. de Monrovia, Liberia
68	Weinstein (1967)	*Metaphyra sagittae*	Cilliata	*P. elegans*	Golfo de St. Lawrence
69	Zaika & Kolesnikov (1967)	*Derogenes varicus*	Digenea	*P. elegans*	Mar de Barents
70	Almeida Prado (1968)	Trematoda	Digenea	*F. enflata*	Sao Paulo, Brasil
71	Rakusa-Suszczewski (1968)	*Tomopteris helgolandica*	Polychaeta	*P. elegans*	Mar Celtico y canal Inglés
72	Overstreet (1969)	*Parahemiurus merus*	Digenea	*F. hispida*	Baía Biscaya, Florida & Japan
73	Da Costa (1970)	*Scolex*	Cestoda	*P. friderici*	Brasil
74	Cachon & Cachon (1971a)	*Oodinium* sp.	Dinoflagellata		
75	Reimer *et al.* (1971)	*Opechona bacillaris*	Digenea	*P. elegans*	Mar del Norte
		Didymozoidae	Digenea	*P. elegans*	Mar del Norte
		Derogenes varicus	Digenea	*P. elegans*	Mar del Norte
		Scolex pleuronectis	Cestoda	*P. elegans*	Mar del Norte
		Contracaecum sp.	Nematoda	*P. elegans*	Mar del Norte
		Anisakis sp.	Nematoda	*P. elegans*	Mar del Norte
		Copepoda	Copepoda	*P. elegans*	Mar del Norte
76	Noble (1972)	*Cryptobia* sp.	Dinoflagellata	*P. maxima*	California
		Gregarinidos	Apicomplexa	*P. maxima*	California
		Trematodos	Digenea	*P. maxima*	California
		Cryptobia sp.	Dinoflagellata	*F. hexaptera*	California
		Cryptobia sp.	Dinoflagellata	*P. lyra*	California
		Gregarinidos	Apicomplexa	*P. lyra*	California
		Trematodos	Digenea	*P. lyra*	California

77	Kulachkova (1972)	*Scolex pleuronectis*	Cestoda	*P. elegans*	Mar Blanco
		Pseudophyllita sp.	Cestoda	*P. elegans*	Mar Blanco
		Hemiurus levinseni	Digenea	*P. elegans*	Mar Blanco
		Derogenes varicus	Digenea	*P. elegans*	Mar Blanco
		Brachyphallus crenatus	Digenea	*P. elegans*	Mar Blanco
		Contracaecum sp.	Nematoda	*P. elegans*	Mar Blanco
78	Weinstein (1972)	*Hemiurus levinseni*	Digenea	*P. elegans*	Golfo de St. Lawrence
		Derogenes varicus	Digenea	*P. elegans*	Golfo de St. Lawrence
		Scolex pleuronectis	Cestoda	*P. elegans*	Golfo de St. Lawrence
		Contracaecum sp.	Nematoda	*P. elegans*	Golfo de St. Lawrence
		Metaphyra sagittae	Cilliata	*P. elegans*	Noroeste del Atlántico
79	Montero (1974)	*Derogenes varicus*		*S. bipunctata*	Oceáno Atlántico
80	Slankis & Shevchenko (1974)	Unidentified	Digenea	*P. draco*	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
			Digenea	*Parasagitta* sp.	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
			Digenea	*S. planctoni*	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
			Digenea	*F. enflata*	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
			Digenea	*P. lyra*	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
			Digenea	*Flaccisagitta* sp.	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
		unidentified	Cestoda	*Flaccisagitta* sp.	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
			Digenea	Undetermined	Zona ecuatorial del Oceáno Pacífico
81	Reimer *et al*. (1975)	Lepocreadiidae	Digenea	*Sagitta* sp.	Océano Atlántico
		Lepocreadiidae	Digenea	*P. tenuis*	Océano Atlántico
		Lepocreadiidae	Digenea	*D. decipiens*	Océano Atlántico
		Lepocreadiidae	Digenea	*M. minima*	Océano Atlántico
		Cercaria owreae	Digenea	*D. decipiens*	Océano Atlántico
		Cercaria owreae	Digenea	*S. bipunctata*	Océano Atlántico
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	Océano Atlántico
		Cercaria owreae	Digenea	*P. friderici*	Océano Atlántico
		Cercaria owreae	Digenea	*P. draco*	Océano Atlántico
		Lecithocladium excisum	Digenea	*S. bipunctata*	Océano Atlántico
		Lecithocladium excisum	Digenea	*S. serratodentata*	Océano Atlántico
		Lecithocladium excisum	Digenea	*D. decipiens*	Océano Atlántico
		Lecithocladium excisum	Digenea	*P. friderici*	Océano Atlántico
		Lecithocladium excisum	Digenea	*M. minima*	Océano Atlántico
		Lecithocladium excisum	Digenea	*P. lyra*	Océano Atlántico
		Dinurus sp.	Digenea	*P. friderici*	Océano Atlántico

		Ectenurus lepidus	Digenea	*S. bipunctata*	Océano Atlántico
		Ectenurus lepidus	Digenea	*M. minima*	Océano Atlántico
		Ectenurus lepidus	Digenea	*D. decipiens*	Océano Atlántico
		Ectenurus lepidus	Digenea	*P. friderici*	Océano Atlántico
		Ectenurus lepidus	Digenea	*S. serratodentata*	Océano Atlántico
		Derogenes varicus	Digenea	*P. draco*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*S. bipunctata*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*S. serratodentata*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*P. friderici*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*M. minima*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. hexaptera*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. enflata*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*P. draco*	Océano Atlántico
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*Spadella* sp.	Océano Atlántico
		Accacoeliidae	Digenea	*S. bipunctata*	Océano Atlántico
		Accacoeliidae	Digenea	*S. serratodentata*	Océano Atlántico
		Accacoeliidae	Digenea	*M. minima*	Océano Atlántico
		Accacoeliidae	Digenea	*P. friderici*	Océano Atlántico
		Accacoeliidae	Digenea	*D. decipiens*	Océano Atlántico
		Accacoeliidae	Digenea	*F. enflata*	Océano Atlántico
82	Køie (1975)	*Opechona bacillaris*	Digenea	*Sagitta* sp.	Kattegat
83	Pearre (1976)	*Hemiurus* sp.	Digenea	*M. minima*	España, costas Meditérraneas.
		Hemiurus sp.	Digenea	*P. friderici*	España, costas Meditérraneas
		Hemiurus sp.	Digenea	*F. enflata*	España, costas Mediterraneas
84	Shimazu (1978)	Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. ferox*	Bahía Suruga, Japón
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*Z. nagae*	Bahía Suruga, Japón
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*A. neglecta*	Bahía Suruga, Japón
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*S. pacifica*	Bahía Suruga, Japón
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*A. regularis*	Bahía Suruga, Japón
		Tetrochetus sp.	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Guschanskiana sp.	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Guschanskiana (?) sp.	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Larva tipo *Torticaecum*	Digenea	*M. minima*	Bahía Suruga, Japón
		Tetraphyllidea	Cestoda	*E. hamata*	Bahía Suruga, Japón
		Tetraphyllidea	Cestoda	*P. draco*	Bahía Suruga, Japón

		Parásitos sin clasificar		*P. draco*	Bahía Suruga, Japón
		Parásitos sin clasificar		*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Parásitos sin clasificar		*S. pacifica*	Bahía Suruga, Japón
85	Pearre (1979)	Hemiuridae	Digenea	*M. minima*	Noroeste del Mar Mediterráneo
		Hemiuridae	Digenea	*E. hamata*	
86	Feigenbaum (1979)	*Thyphloscolex* sp.	Polychaeta	*F. enflata*	
87	Nagasawa & Marumo (1979b)	*Lankesteria leuckarti*	Apicomplexa	*A. nagae*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Lankesteria leuckarti	Apicomplexa	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Lankesteria leuckarti	Apicomplexa	*S. pacifica*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Lankesteria leuckarti	Apicomplexa	*F. ferox*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Lankesteria leuckarti	Apicomplexa	*A. regularis*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Lankesteria leuckarti	Apicomplexa	*A. neglecta*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Lankesteria leuckarti	Apicomplexa	*K. pacifica*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Metaphrya sagittae	Cilliata	*Z. nagae*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Metaphrya sagittae	Cilliata	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Metaphrya sagittae	Cilliata	*S. pacifica*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*Z. nagae*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*M. minima*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*S. pacifica*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. ferox*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*A. regularis*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*A. neglecta*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Tetraphyllidea	Cestoda	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Tetraphyllidea	Cestoda	*S. pacifica*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Tetraphyllidea	Cestoda	*P. draco*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
		Tetraphyllidea	Cestoda	*E. hamata*	Bahía Suruga, Japón, Mar de China
88	Shimazu (1979)	*Lankesteria leuckarti*	Apicomplexa	*Sagitta* sp.	
89	Boltovskoy (1981)				
90	Shimazu (1982)	*Guschanskiana* sp.	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Tetrochetus sp.	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Tetrochetus sp.	Digenea	*C. macrocephala*	Bahía Suruga, Japón
		Tetrochetus sp.	Digenea	*Sagitta* sp. (= *F. enflata*?)	Bahía Suruga, Japón
		Metacercaria I	Digenea	*A. crassa*	Bahía Suruga, Japón
		Metacercaria I	Digenea	*F. enflata*	Bahía Suruga, Japón
		Metacercaria I	Digenea	*F. hexaptera*	Bahía Suruga, Japón

		Metacercaria I	Digenea	*C. macrocephala*	Bahía Suruga, Japón
		Metacercaria I	Digenea	*Sagitta* sp. (= *F. enflata*?)	Bahía Suruga, Japón
		Metacercaria II	Digenea	*A. crassa*	Bahía Suruga, Japón
		Metacercaria III	Digenea	*A. crassa*	Bahía Suruga, Japón
		Tergestia sp.	Digenea	*A. crassa*	Bahía Tokio, Japón
		Lecithocladium sp.	Digenea	*F. enflata*	East China Sea
		Lecithocladium sp.	Digenea	*Z. nagae*	East China Sea
		Lecithocladium sp.	Digenea	*F. enflata (?)*	Bahía Suruga, Japón
		Parahemiurus sp.	Digenea	Quetognato	Bahía Suruga, Japón
		Hemiuridae	Digenea	*F. enflata*	Mar de China
		Hemiuridae	Digenea	*Heterokrohnia* sp.	Mar de China
		Scolex pleuronectis	Cestoda	*F. enflata*	Mar de China
		Phyllobothriidae gen. sp.	Cestoda	*E. hamata*	Japón (Pacífico)
		Phyllobothriidae gen. sp.	Cestoda	*A. crassa*	Bahía Tokio, Japón
91	Nagasawa *et al*. (1984)	Tipo Flexibacter	Bacteria	*A. crassa*	Bahía Tokio, Japón
		Daños por bacterias	Bacteria	*Z. nagae*	Bahía Suruga, Japón
		Daños por bacterias	Bacteria	*S. pacifica*	Bahía Suruga, Japón
92	Nagasawa & Marumo (1984)	*Tergestia* sp.	Digenea	*A. crassa*	Bahía Tokio, Japón
93	Drebes (1984)	*Amoebophyra*	Dinoflagellata		
94	Jarling & Kapp (1985)	*Contracaecum* sp.	Nematoda	*P. friderici*	Patagonia
		Ectenurus sp.	Digenea	*P. friderici*	Patagonia
		Metaphrya sagittae Ikeda 1917	Cilliata	*P. friderici*	Banco Great Meteor
		Ectenurus lepidus	Digenea	*P. friderici*	Banco Great Meteor
		Hemiuridae	Digenea	*P. friderici*	Banco Great Meteor
		Cercaria owreae	Digenea	*F. hexaptera*	Banco Great Meteor
		Ectenurus lepidus	Digenea	*S. tasmanica*	Noroeste de África
		Ectenurus lepidus	Digenea	*P. friderici*	Noroeste de África
		Ectenurus lepidus	Digenea	*F. hexaptera*	Noroeste de África
		Ectenurus lepidus	Digenea	*M. minima*	Noroeste de África
		Ectenurus lepidus	Digenea	*F. enflata*	Noroeste de África
		Ectenurus lepidus	Digenea	*D. decipiens*	Noroeste de África
		Ectenurus lepidus	Digenea	indeterminada	Noroeste de África
		Ectenurus lepidus	Digenea	indeterminada	Noroeste de África
		Hemiuridae	Digenea	*S. tasmanica*	Noroeste de África
		Hemiuridae	Digenea	*P. friderici*	Noroeste de África
		Metacestodo	Cestoda	*S. tasmanica*	Noroeste de África

		Metaphrya sagittae	Cilliata	*S. tasmanica*	Noroeste de África
95	Nagasawa (1985)	Daños por bacterias	Bacteria	*A. crassa*	Bahía Tokio, Japón
		Daños por bacterias	Bacteria	*Z. nagae*	Bahía Tokio, Japón
		Daños por bacterias	Bacteria	*S. helenae*	Bahía Tokio, Japón
		Polychaeta	Polychaeta	*S. helenae*	Bahía Tokio, Japón
96	Nagasawa *et al*. (1985)	Daños por bacterias	Bacteria	*A. crassa*	Bahía Tokio, Japón
97	Øresland (1986)	*Hysterothylacium aduncum*	Nematoda	*P. setosa*	Canal Ingles, Inglaterra
		Derogenes varicus	Digenea	*P. setosa*	Canal Ingles, Inglaterra
		Lecithochirium sp.	Digenea	*P. setosa*	Canal Ingles, Inglaterra
		Monascus filiformis	Digenea	*P. setosa*	Canal Ingles, Inglaterra
		Didymozoidae	Digenea	*P. setosa*	Canal Ingles, Inglaterra
		Procercoide	Cestoda	*P. setosa*	Canal Ingles, Inglaterra
		Protozoa	Protozoa	*P. setosa*	Canal Ingles, Inglaterra
98	Mazzoni (1986)	*Contracaecum* sp.	Nematoda	*P. friderici*	Mar Argentino
		Contracaecum sp.	Nematoda	*P. gazellae*	Mar Argentino
		Contracaecum sp.	Nematoda	*S. tasmanica*	Mar Argentino
		Contracaecum sp.	Nematoda	*E. hamata*	Mar Argentino
99	Santhakumari (1986)	*Metaphrya sagittae*	Cilliata	*F. enflata*	Cabo Comorin,Dwaraka, India
				Z. bedoti	Tuticorin, India
100	Théodoridès (1989)	Revisión de parásitos en zooplancton Incluyendo quetognatos			
		Gregarinidos sin identificar	Apicomplexa	*S. bipunctata*	Mar Ville-frache
101	McLean & Nielsen (1989)	*Oodinium jordani*	Dinoflagellata	*P. elegans*	San Juan Island, Washington, USA
102	Køie (1990b)	*Hemiurus luehei*	Digenea	*Sagitta* sp.	Mar Kattegat, Mar Norte
103	Pierrot-Bults (1990)	*Opechona* sp.	Digenea	*Sagitta* sp.	Mar del Norte y Kattegat
		Opechona sp.	Digenea	*P. elegans*	Canal Inglés, Inglaterra
		Metacestodo	Cestoda	*P. friderici*	Isla Sociedad
		Metacestodo	Cestoda	*P. draco*	Sur del Atlántico
		Revisión de parásitos en quetognatos			
104	Nagasawa (1991)	Revisión de parásitos en quetognatos			
105	Øresland & Pleijel (1991)	*Thyphloscolex* sp.	Polychaeta	*E. hamata*	Peninsula Antártica
106	Shimazu (1991)	*Aphanurus* sp.	Digenea	*Z. bedoti*	Bengal, India
		Derogenes sp.	Digenea	*Z. bedoti*	Bengal, India
		Goezia sp.	Nematoda	*Z. bedoti*	Bengal, India
107	Santhakumari (1992)	Daños		*F. enflata*	Mar Arabigo
				Z. bedoti	Mar Arabigo

108	Øresland (1995)	?	Polychaeta	*E. hamata*	Gerlache Strait, Peninsula Antártica
		?	Polychaeta	*S. maxima*	Gerlache Strait, Peninsula Antártica
		Pseudophyllidae larvae	Cestoda	*E. hamata*	Gerlache Strait, Peninsula Antártica
		Pseudophyllidae larvae	Cestoda	*S. marri*	Gerlache Strait, Peninsula Antártica
109	Jackson *et al*. (1997)	*Hysterothylacium aduncum*	Nematoda	*P. elegans*	Noroeste Atlántico
110	Santhakumari (1997)	*Metaphrya sagittae*	Cilliata	*Z. bedoti*	India
				F. enflata	India
111	Martorelli & Cremonte (1998)	*Monascus fliformis*	Digenea	*Sagitta* sp.	Argentina
112	Coats (1999)	*Oodinium* sp.	Dinoflagellata	Quetognato	
113	Gómez del Prado-Rosas *et al*. (1999b)	*Cercaria owreae*	Digenea	*F. enflata*	Mar Caribe Mexicano
		Cercaria owreae	Digenea	*S. serratodentata*	Mar Caribe Mexicano
		Cercaria owreae	Digenea	*F. hispida*	Mar Caribe Mexicano
		Cercaria owreae	Digenea	*S. helenae*	Mar Caribe Mexicano
114	Gómez del Prado-Rosas *et al.* (1999a)	*Torticaecum* sp.	Digenea	*S. serratodentata*	Mar Caribe
115	Gómez del Prado-Rosas *et al*. (2000)	*Metacercaria quintanarrooensis*	Digenea	*F. enflata*	Mar Caribe Mexicano
116	Ohtsuka *et al*. (2000)	Revisión de parásitos en zooplancton	Dinoflagellata		
117	Horiguchi & Ohtsuka (2001)	*Oodinium inlancidicum*	Dinoflagellata	*A. crassa*	Seto Inland Sea, Japón
118	Gómez del Prado-Rosas *et al*. (2002)	Accacoelidae	Digenea	*F. enflata*	Mar Caribe Mexicano
119	Shih & Jeng (2002)	*Hysterothylacium aduncum*	Nematoda	*Sagitta* sp.	Taiwan
120	Rolbiecki & Walkusz (2005)	*Derogenes varicus*	Digenea	Quetognatos	Kongsfjorden, Poland
121	Fernández-Álamo (2004)	Thyphloscolecidae	Polychaeta	*A. neglecta*	Bahía Banderas, México
				Z. bedoti ?	
122	Ohtsuka *et al*. (2004)	*Vamphyrophyra pelagica*	Cilliata	*A. crassa*	Seto Inland Sea, Japón
				F. enflata	
				Z. nagae	
123	Øresland & Bray (2005)	*Aphanurus* sp.	Digenea	*F. enflata*	Océano Índico
		Parahemiurus merus	Digenea	*F. enflata*	Océano Índico
		Accacladocoelium alveolatum	Digenea	*F. enflata*	Océano Índico
		Didymozoide	Digenea	*F. enflata*	Océano Índico
		Opechona sp.	Digenea	*F. enflata*	Océano Índico
		Cercaria owreae	Digenea	*F. enflata*	Océano Índico
		Larva de Tetraphyllidea	Cestoda	*F. enflata*	Océano Índico
		Cestodos sin identificar	Cestoda	*F. enflata*	Océano Índico
		Parásitos sin clasificar		*F. enflata*	Océano Índico
		Typhloscolex muelleri	Polychaeta	*F. enflata*	Océano Índico
		Tomopteris helgolandica	Polychaeta	*F. enflata*	Océano Índico

		Travisiopsis dubia	Copepoda	*F. enflata*	Océano Índico
		Microsetella norwegica	Copepoda	*F. enflata*	Océano Índico
		Microsetella norwegica	Copepoda	*F. enflata*	Océano Índico
124	Gómez del Prado-Rosas *et al.* (2005)	*Brachyphallus* sp.	Digenea	*S. serratodentata*	Norte de Quintana Roo, Mar Caribe Mexicano
		Ectenurus sp.	Digenea	*P. friderici*	Norte de Quintana Roo, Mar Caribe Mexicano
		Lecithochirium sp.	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, Mar Caribe Mexicano
		Lecithochirium sp.	Digenea	*S. serratodentata*	Norte de Quintana Roo, Mar Caribe Mexicano
		Lecithochirium sp.	Digenea	*S. bipunctata*	Norte de Quintana Roo, Mar Caribe Mexicano
		Lecithochirium sp.	Digenea	*S. helenae*	Norte de Quintana Roo, Mar Caribe Mexicano
125	Daponte *et al*. (2006)	*Derogenes* sp.	Digenea	*P. friderici*	suroeste del oceano Atlantico
		Ectenurus sp.	Digenea	*P. friderici*	suroeste del oceano Atlantico
		Monascus filiformis	Digenea	*P. friderici*	suroeste del oceano Atlantico
		Lepocreadiidae	Digenea	*P. friderici*	suroeste del oceano Atlantico
126	Gómez del Prado-Rosas *et al*. (2007b)	Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. enflata*	Quintana Roo, México
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*S. serratodentata*	Quintana Roo, México
127	Lozano-Cobo (2007)	*Cercaria owreae*	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*P. draco*	Norte de Quintana Roo, México
		Hemiuridae	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Hemiuridae	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Hemiuridae	Digenea	*P. draco*	Norte de Quintana Roo, México
		Brachyphallus sp.	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Brachyphallus sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Lecithochirium sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Parahemiurus sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Opisthadena sp.	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Paralecithochirium sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Opechona pyriforme	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Opechona pyriforme	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide A	Cestoda	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide B	Cestoda	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide C	Cestoda	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide D	Cestoda	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Procamallanus (Spirocamallanus) sp.	Nematoda	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
128	Daponte *et al*. (2008)	Lepocreadide metacercaria	Digenea	*P. friderici*	Mar del Plata, Argentina

		Monascus fliformis	Digenea	*P. friderici*	Mar del Plata, Argentina
		Derogenes sp.	Digenea	*P. friderici*	Mar del Plata, Argentina
		Ectenurus virgulus	Digenea	*P. friderici*	Mar del Plata, Argentina
		Parahemiurus merus	Digenea	*P. friderici*	Mar del Plata, Argentina
		Tetraphyllidea	Cestoda	*P. friderici*	Mar del Plata, Argentina
129	Almeida *et al*. (2009)	*Parahemiurus merus*	Digenea	*P. friderici*	Bahía de Paraguaná, Brasil
130	Lozano-Cobo (2011)	*Cercaria owreae*	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Larva tipo *Monilicaecum*	Digenea	*P. draco*	Norte de Quintana Roo, México
		Brachyphallus sp.	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Brachyphallus sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Lecithochirium sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Parahemiurus sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Adinosoma sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Hemiurus sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Hemiurus sp.	Digenea	*S. serratodentata*	Norte de Quintana Roo, México
		Opisthadena sp.	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Paralecithochirium sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Tergestia sp.	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Tergestia sp.	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Tergestia sp.	Digenea	*Sagitta* sp.	Norte de Quintana Roo, México
		Opechona pyriforme	Digenea	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Opechona pyriforme	Digenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide A (Tetraphyllidea)	Cestoda	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide B (Tetraphyllidea)	Cestoda	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide C (Tetraphyllidea)	Cestoda	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Plerocercoide D (Tetraphyllidea)	Cestoda	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
		Procamallanus (Spirocamallanus) sp.	Nematoda	*F. hispida*	Norte de Quintana Roo, México
		Larva Gyrodactylidae	Monogenea	*F. enflata*	Norte de Quintana Roo, México
131	Lozano-Cobo *et al*. (2012)	*Parahemiurus* sp.	Digenea	*P. euneritica*	Alto Golfo de California, México
		Brachyphallus sp.	Digenea	*P. euneritica*	Alto Golfo de California, México
		Hemiurus sp.	Digenea	*P. euneritica*	Alto Golfo de California, México
		Plerocercoide (Tetraphyllidea)	Cestoda	*P. euneritica*	Alto Golfo de California, México
		Plerocercoide (Tetraphyllidea)	Cestoda	*F. enflata*	Alto Golfo de California, México
132	Gregori *et al*. (2015)	Trematoda Digenea	Digenea	Chaetognatha	Ría de Vigo, noreste Océano Atlántico

133	Lozano-Cobo *et al*. (2017b)	*Corynosoma* sp.	Acanthocephala	*F. enflata*	Pacífico Tropical Mexicano
				F. hexaptera	Pacífico Tropical Mexicano
				Z. bedoti	Pacífico Tropical Mexicano

Tabla 2. Síntesis del parasitismo en quetognatos registrados durante distintas series de tiempo de recolección de zooplancton en el mundo.

Referencia	Periodo	Área de estudio	Género y especies de quetognatos	Tipo de parásito registrado
Kulachkova (1972)	1966-1969	Bahía Chupa, Mar Blanco, Rusia	*Parasagitta elegans*	Digenea, Cestoda, Nematoda
Weinstein (1972)	1966	Golfo de St. Lawrence	*Parasagitta elegans*	Ciliata, Digenea, Cestoda, Nematoda
Oresland (1986)	1982-1983	Canal Inglés	*Parasagitta setosa*	Protozoa, Digenea, Cestoda, Nematoda
Ohsutka *et al*. (2004)	1999-2000	Mar de Seto Inland, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Ciliata
			Flaccisagitta enflata	Ciliata
			Zonosagitta nagae	Cilita
Daponte *et al*. (2008)	2000-2001	Mar del Plata	*Parasagitta friderici*	Digenea, Cestoda, Nematoda
Lozano-Cobo *et al*. (2017a)	2004-2005	Península de Yucatán, México	*Ferosagitta hispida*	Digenea, Cestoda, Nematoda, Quiste
			Flaccisagitta enflata	Monogenea, Digenea, Cestoda, Nematoda, Quiste
			Pterosagitta draco	Digenea, Quiste
			Sagitta sp.	Digenea, Quiste
			Serratosagitta serratodentata	Digenea, Cestoda, Quiste

Tabla 3. Registros históricos de los nueve tipos de parásitos que interactúan con los quetognatos y sus sitios de infección registrados en estudios llevados a cabo en el Oceáno Pacífico. A = Acanthocephala, AG = Apicomplexa Gregarinidae, Ba = Bacteria, Ce = Cestoda, Ci = Ciliata, Di = Digenea, Dino = Dinoflagellata, Po = Polychaeta y Psin = Parásitos sin identificar. Los registros se presentan en orden cronológico.

			Parásitos		
Referencias	**Área de estudio**	**Especies de quetognatos parasitadas**	**Tipos**	**Taxón**	**Sitio de infección**
Shimazu (1978)	Bahía Suruga, Japón	*Aidanosagitta neglecta*	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Aidanosagitta regularis	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Ferosagitta ferox	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Serratosagitta pacifica	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Zonosagitta nagae	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Di	*Tetrochetus* sp.	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Di	*Guschanskiana* sp.	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Di	*Guschanskiana* sp.	Cavidad del tronco
		Mesosagitta minima	Di	Tipo *Torticaecum*	Cavidad del tronco
		Eukrohnia hamata	Ce	Tetraphyllidea	Cavidad del tronco
		Pterosagitta draco	Ce	Tetraphyllidea	Cavidad del tronco
		Pterosagitta draco	Psin	Parásitos sin identificar	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Psin	Parásitos sin identificar	Cavidad del tronco
		Serratosagitta pacifica	Psin	Parásitos sin identificar	Cavidad del tronco
Nagasawa & Marumo	Bahía Suruga, Japón y este del mar Chino	*Aidanosagitta nagae*	AG	*Lankesteria leuckarti*	Intestino
		Aidanosagitta neglecta	AG	*Lankesteria leuckarti*	Intestino

(1979)		*Aidanosagitta regularis*	AG	*Lankesteria leuckarti*	Intestino
		Ferosagitta ferox	AG	*Lankesteria leuckarti*	Intestino
		Flaccisagitta enflata	AG	*Lankesteria leuckarti*	Intestino
		Krohnitta pacifica	AG	*Lankesteria leuckarti*	Intestino
		Serratosagitta pacifica	AG	*Lankesteria leuckarti*	Intestino
		Flaccisagitta enflata	Ci	*Metaphrya sagittae*	Cavidad del tronco
		Serratosagitta pacifica	Ci	*Metaphrya sagittae*	Cavidad del tronco
		Zonosagitta nagae	Ci	*Metaphrya sagittae*	Cavidad del tronco
		Aidanosagitta neglecta	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Aidanosagitta regularis	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Ferosagitta ferox	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Mesosagita minima	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Serratosagitta pacifica	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Zonosagitta nagae	Di	Tipo *Monilicaecum*	Cavidad del tronco
		Eukrohnia hamata	Ce	Tetraphyllidea	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Ce	Tetraphyllidea	Cavidad del tronco
		Pterosagitta draco	Ce	Tetraphyllidea	Cavidad del tronco
		Serratosagitta pacifica	Ce	Tetraphyllidea	Cavidad del tronco
Shimazu (1979)		*Sagitta* sp.	AG	*Lankesteria leuckarti*	Cavidad del tronco
Shimazu (1982)	Bahía Suruga, Japón	*Flaccisagitta enflata*	Di	*Guschanskiana* sp.	Cavidad del tronco
		Caecosagitta macrocephala	Di	*Tetrochetus* sp.	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Di	*Tetrochetus* sp.	Cavidad del tronco
		Sagitta sp.	Di	*Tetrochetus* sp.	Cavidad del tronco

		Aidanosagitta crassa	Di	Metacercariae I	Cavidad del tronco
		Caecosagitta macrocephala	Di	Metacercariae I	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Di	Metacercariae I	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta hexaptera	Di	Metacercariae I	Cavidad del tronco
		Sagitta sp.	Di	Metacercariae I	Cavidad del tronco
		Aidanosagitta crassa	Di	Metacercariae II	Cavidad del tronco
		Aidanosagitta crassa	Di	Metacercariae III	Cavidad del tronco
	Bahía Tokyo, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Di	*Tergestia* sp.	Cavidad del tronco
	Este del mar Chino	*Flaccisagitta enflata*	Di	*Lecithocladium* sp.	Septo caudal
		Zonosagitta nagae	Di	*Lecithocladium* sp.	Septo caudal
	Bahía Suruga, Japón	*Flaccisagitta enflata*	Di	*Lecithocladium* sp.	Septo caudal
		Quetognato sin identificar	Di	*Parahemiurus* sp.	Cavidad del tronco
	Sur del mar Chino	*Flaccisagitta enflata*	Di	Hemiuridae	Cavidad del tronco, septo caudal
		Heterokrohnia sp.	Di	Hemiuridae	Cavidad del tronco, septo caudal
	Sur del mar Chino	*Flaccisagitta enflata*	Ce	*Scolex pleuronectis*	Cavidad del tronco
	Aguas Japonesas del Pacífico	*Eukrohnia hamata*	Ce	Phyllobothriidae gen. sp.	Cavidad del tronco
	Bahía de Tokyo, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Ce	Phyllobothriidae gen. sp.	Cavidad del tronco
Nagasawa *et al*. (1984)	Bahía Tokyo, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Ba	Tipo Flexibacter	Tegumento externo del tronco
	Bahía Suruga, Japón	*Zonosagitta nagae*	Ba	Daños bacterianos	Tegumento externo del tronco
		Serratosagitta pacifica	Ba	Daños bacterianos	Tegumento externo del tronco

Nagasawa & Marumo (1984)	Bahía Tokyo, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Di	*Tergestia* sp.	
Nagasawa (1985)	Bahía Tokyo, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Ba	Daños baceterianos	Tegumento externo del tronco
		Sagitta helenae	Ba	Daños baceterianos	Tegumento externo del tronco
		Zonosagitta nagae	Ba	Daños baceterianos	Tegumento externo del tronco
		Sagitta helenae	Po	Polychaeta	
Nagasawa *et al*. (1985)	Bahía Tokyo, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Ba	Daños baceterianos	Tegumento externo del tronco
Horiguchi & Ohtsuka (2001)	Interior del mar Seto, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Dino	*Oodinium inlancidicum*	Cabeza, septo caudal, aletas
Ohtsuka *et al*. (2004)	Interior del mar Seto, Japón	*Aidanosagitta crassa*	Ci	*Vampyrophrya pelagica*	Intestino
		Flaccisagitta enflata	Ci	*Vampyrophrya pelagica*	Intestino
		Zonosagitta bedoti	Ci	*Vampyrophrya pelagica*	Intestino
Lozano-Cobo *et al*. (2012)	Norte del Golfo de California, México	*Parasagitta euneritica*	Di	*Parahemiurus* sp.	Intestino y cavidad del tronco
		Parasagitta euneritica	Di	*Brachyphallus* sp.	Intestino y cavidad del tronco
		Parasagitta euneritica	Di	*Hemiurus* sp.	Intestino y cavidad del tronco
		Flaccisagitta enflata	Ce	Tetraphyllidea	Intestino y cavidad del tronco
		Parasagitta euneritica	Ce	Tetraphyllidea	Intestino y cavidad del tronco
Lozano-Cobo *et al*. (2017b)	Pacífico Central Mexicano	*Flaccisagitta enflata*	A	*Corynosoma* sp.	Cavidad del tronco
		Flaccisagitta hexaptera	A	*Corynosoma* sp.	Cabeza, septo caudal
		Zonosagitta bedoti	A	*Corynosoma* sp.	Cavidad del tronco

Tabla 18. Registros previamente publicados de *Corynosoma* sp. (c= cistacantos; a= adultos) parasitando invertebrados marinos (hospederos intermediarios) y vertebrados (hospederos definitivos) (Q= quetognatos; P= peces; M= mamíferos) a lo largo de la costa del Pacífico Mexicano.

Género y especie	**Familia de hospederos**	**Registros previos**	**Especies de hospederos**	**Referencia**
Corynosoma sp. (c)	Flaccisagittidae (Q)	1	2	Presente estudio
Corynosoma sp. (c)	Sagittidae (Q)	1	1	Presente estudio
Corynosoma sp. (c)	Sebastidae (P)	1	2	García-Prieto *et al*. (2010)
Corynosoma sp. (c)	Embiotocidae (P)	1	2	García-Prieto *et al*. (2010)
Corynosoma sp. (c) y *C. obtuscens* (c)	Serranidae (P)	8	11	García-Prieto *et al*. (2010); Gómez del Prado-Rosas, 2012
C. strumosum (c)	Paralichthyidae (P)	1	1	García-Prieto *et al*. (2010)
Corynosoma sp. (c)	Phocidae (M)	1	1	García-Prieto *et al*. (2010)
Corynosoma sp. (c) y *C. obtuscens* (a)	Otariidae (M)	3	1	García-Prieto *et al*. (2010)