



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE SINALOA
FACULTAD DE CIENCIAS DEL MAR



DOCTORADO EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS

**DINÁMICA DE LAS INTERACCIONES HOSPEDERO-
PARÁSITO EN ESPECIES DE PECES DE LA FAMILIA
CARANGIDAE EN EL SURESTE DEL GOLFO DE
CALIFORNIA**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS EN RECURSOS ACUÁTICOS**

**EN EL ÁREA DE APROVECHAMIENTO SUSTENTABLE DE
RECURSOS PESQUEROS**

PRESENTA:

M. en C. Juan Manuel Osuna Cabanillas

DIRECTORES DE TESIS

Dr. Emigdio Marín Enríquez

Dr. Francisco Neptalí Morales Serna

Mazatlán, Sinaloa. Febrero de 2025.



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



U N I V E R S I D A D A U T Ó N O M A D E S I N A L O A

Dirección General de Bibliotecas
Ciudad Universitaria
Av. de las Américas y Blvd. Universitarios
C. P. 80010 Culiacán, Sinaloa, México.
Tel. (667) 713 78 32 y 712 50 57
dgbuas@uas.edu.mx

UAS-Dirección General de Bibliotecas

Repositorio Institucional Buelna

Restricciones de uso

Todo el material contenido en la presente tesis está protegido por la Ley Federal de Derechos de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

Queda prohibido la reproducción parcial o total de esta tesis. El uso de imágenes, tablas, gráficas, texto y demás material que sea objeto de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente correctamente mencionando al o los autores del presente estudio empírico. Cualquier uso distinto, como el lucro, reproducción, edición o modificación sin autorización expresa de quienes gozan de la propiedad intelectual, será perseguido y sancionado por el Instituto Nacional de Derechos de Autor.

Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-No Comercial
Compartir Igual, 4.0 Internacional



DEDICATORIA

A mi madre

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias del Mar de la universidad Autónoma de Sinaloa, mi alma mater, por haberme dado las herramientas necesarias para formarme como Biólogo Pesquero, Maestro en Ciencias y como Doctor en Ciencias.

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por acogerme como estudiante.

Al Laboratorio de Parasitología Marina (ICMyL-UNAM) por abrirme las puertas para formarme en el área que tanto amo, la Parasitología Acuática.

Al Laboratorio Programa Langosta (FACIMAR-UAS) por abrirme las puertas en todo momento, por hacerme parte de su familia.

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología por la beca otorgada.

A mi director de Tesis, el Dr. Emigdio Marín por aceptarme como estudiante y por haberme ayudado a adentrarme en el mundo de la estadística.

A mi director de Tesis, el Dr. Neptalí Morales por ser mi guía en el mundo de los parásitos, gracias por cada momento, cada comentario, cada crítica, cada corrección. Gracias por tus palabras de apoyo cuando las necesitaba, gracias por aceptarme a mí, a mis pensamientos, a mis ideas.

A la Dra. Ana P. Martínez por instruirme con todo lo relacionado con las interacciones ecológicas, por sus comentarios, por su tiempo y disposición cuando lo necesitaba. Gracias por todo el apoyo a distancia.

A la Dra. Mercedes M. Manzano por sus revisiones y sus acertados comentarios siempre. Gracias por estar siempre al pendiente de mí.

Al Dr. Martín Borrego por sus comentarios, por sus consejos y por sus revisiones. Por guiarme como alumno de Doctorado y por todo el apoyo a lo largo de este camino.

A mi madre, el amor de mi vida; Mireya Cabanillas, que mi amor por ella trascienda dentro y fuera de este plano. Siempre en mi corazón.

A mi abuelita Margarita. Y aunque pasen los años siempre te sigo amando mi viejita linda.

A mis hermanos Luis y Carlos, los amo infinitamente.

A mi papá Santos A. siempre lo amaré con todo mi corazón.

A mis sobrinos Aurora y Ulises a quienes amo infinitamente.

A mis compañeros del Laboratorio de Parasitología Marina; Citlalic, Selena, Dania, Victor, Saul e Ileri. Gracias por todos los momentos lindos.

A mis compañeros del Laboratorio del Programa Langosta; Oscar, Johannie, Daniel, Miguel, Ghandi, Jorge Payán, Eduardo, Dana.

A mis amigos y compañeros; Karla, Gaby, Adolfo, Adán.

A mi alma gemela, mi mejor amiga; Jennifer Borrego, gracias por dejarme compartir mi vida contigo, siempre te voy a amar.

A mi amiga Camilita, siempre te amaré.

A Uriel Arreguin, gracias por todos tus consejos y tu amistad. Fuiste pieza clave en mi formación como Doctor.

A mi amigo Luis Colio, gracias por amarme tanto, yo también lo hago, gracias infinitas por siempre estar en mi vida.

A mi amigo Seve, siempre te amaré por siempre pelonchis.

A mi perrita Yuma, te amo mi perrita color chocolate.

ÍNDICE

DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE FIGURAS	viii
ÍNDICE DE TABLAS	xi
RESUMEN GENERAL	xii
GENERAL ABSTRACT	xiii
CAPÍTULO 1	1
Introducción general	1
SINÓPSIS	2
Justificación	2
ANTECEDENTES	4
Golfo de California	4
Panorama pesquero en el Golfo de California y sus implicaciones en la conservación de los recursos marinos	7
Peces de la familia Carangidae	10
Parásitos metazoarios en peces marinos	11
Medidas de la diversidad para evaluar las comunidades ecológicas	13
Características de los hospederos como determinantes de la estructuración de las comunidades	14
Análisis de redes ecológicas	18
Estudios previos	19
Planteamiento del problema	22
Objetivo general	23
Sección integradora del trabajo	24
REFERENCIA	26
CAPÍTULO 2	35
Similitud de las comunidades de parásitos de diez especies de carángidos simpátricos	35
RESUMEN	36
ABSTRACT	37
INTRODUCCIÓN	38

MATERIALES Y MÉTODOS	41
Recolección de peces y parásitos	41
Descriptores poblacionales y comunitarios	45
Análisis de similitud	48
RESULTADOS.....	49
Resultados generales	49
Análisis de similitud	57
Factores determinantes en la variabilidad de las infracomunidades	64
DISCUSIÓN.....	66
CONCLUSIÓN.....	71
REFERENCIAS.....	72
CAPÍTULO 3	81
Efecto de las coextinciones en las redes de interacción de peces carángidos y sus parásitos en el sureste del Golfo de California.....	81
RESUMEN	82
ABSTRACT	83
INTRODUCCIÓN	84
MATERIALES Y MÉTODOS	87
Métricas de la red	87
Especies núcleo	89
Escenarios de extinción	90
Efecto de las coextinciones en las métricas de la red	91
Patrones de coextinción	92
RESULTADOS.....	93
Estructura de las redes	93
Especies núcleo	94
Efecto de las extinciones en las métricas de la red	99
Patrones de coextinción	101
DISCUSIÓN.....	102
Impacto de las coextinciones en la estructura de las redes de carángidos y sus parásitos	102

Influencia de la filogenia y la ecología de los hospederos como determinantes del anidamiento en redes ecológicas	104
Efectos de las coextinciones de las especies en función de su grado de conectividad....	105
CONCLUSIÓN.....	108
REFERENCIAS.....	109
CAPÍTULO 4	115
Consideraciones y conclusión general.....	115
CONSIDERACIONES FINALES.....	116
CONCLUSION GENERAL	118
ARTÍCULOS PUBLICADOS	119

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa del Golfo de California dividido por zonas, las divisiones indican la clasificación establecida por Round, (1967).....	4
Figura 2. Ubicación geográfica del área de muestreo, Mazatlán, Sinaloa. Tomado de la tesis de licenciatura de Olivas-Padilla. (2021).....	6
Figura 3. Ciclo de vida de un monogéneo de la clase <i>Monopisthocotylea</i> (Wittington, 2005; modificado por Caña-Bozada, 2019). (a) Parásito adulto adherido a los filamentos branquiales. (b) Huevo ovopositado al medio (c) Larva infestiva (oncomiracidium) liberada después de la eclosión del huevo. (d) Larva infestiva adherida a las branquias.	11
Figura 4. Ciclo de vida de un gusano parásito (trematodo).1) Hospedero definitivo (ave); 2) parásito adulto; 3) huevos arrojados al medio; 4) del huevo sale la larva miracidio; 5) el miracidio infecta a un caracol; 6) dentro del caracol el miracidio se convierte en una larva esporocisto; 7) del caracol sale una larva metacercaria; 8) la metacercaria infecta a un pez; 9) en el ojo del pez se desarrolla una larva cercaria. El pez es consumido por el ave y el ciclo empieza de nuevo. Elaboración propia a partir de Pérez-Ponce de León, (2020).	12
Figura 5. Curvas de diversidad de especies del orden $q=1$ y $q=2$. Los bordes sombreados indican los intervalos de confianza al 95% generados a partir de la abundancia de los parásitos.....	56
Figura 6. Gráfico nMDS bidimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de parásitos metazoos en 10 especies de peces carángidos, basado en la similitud de Bray-Curtis de datos transformados mediante raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en procesos aleatorios con reemplazo de muestras del conjunto de datos original. Av = promedio bootstrap de las infracomunidades.	57
Figura 7. Gráfico nMDS tridimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de parásitos metazoos en 10 especies de peces carángidos, basado en la similitud de Bray-Curtis de datos transformados mediante raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en procesos aleatorios con reemplazo de muestras del conjunto de datos original. Av = promedio bootstrap de las infracomunidades.	58
Figura 8. Gráfico nMDS tridimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de ectoparásitos metazoarios en 10 especies de peces carángidos basado en la similitud de Bray-Curtis de los datos transformados con la	

raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en la selección aleatoria y reemplazo de muestras del conjunto de datos originales. Av= promedio bootstrap de las infracomunidades. 62

Figura 9. Gráfico nMDS bidimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de parásitos metazoarios comunes en 10 especies de peces carángidos basado en la similitud de Bray-Curtis de los datos transformados con la raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en la selección aleatoria y reemplazo de muestras del conjunto de datos originales. Av= promedio bootstrap de las infracomunidades. 63

Figura 10. nMDS bidimensional de las comunidades componentes de las 10 especies de peces carángidos. Los niveles de similitud representan el 50% (línea continua) y el 65% (línea discontinua). 64

Figura 11. Estructura completa de la red. Los rectángulos verdes representan 10 especies de peces: (Cca = *Caranx caninus*, Ccab = *Caranx caballus*, Spe = *Selene peruviana*, Trh = *Trachinotus rhodopus*, Ore = *Oligoplites refulgens*, Sbr = *Selene brevoortii*, Hle = *Hemicaranx leucurus*, Cho = *Chloroscombrus orqueta* y Cao = *Carangoydes otrynter*), y los rectángulos azules representan 39 especies de parásitos: 9 monogéneos (Aca = *Allopyrgraphorus caballeroi*, Ach = *Amphipolycotyle chloroscombrus*, Hol = *Hargicola oligoplites*, Hca = *Heteromicrocotyle carangis*, Pma = *Polymicrocotyle manteri*, Ptr = *Pseudaxine trachuri*, Plo = *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, Pse = *Pseudomazocraes selene* y Pho = *Pyragraphorus hollisae*), 11 digéneos (Bma = *Bucephalus margaritae*, Dwi = *Dactylostomum winteri*, Did = *larvas de Didymozoidae*, Eca = *Ectenurus carangis*, Evi = *Ectenurus virgula*, Lmi = *Lecithochirium microstomum*, Mbr = *Manteria brachyderus*, Phc = *Phyllodistomum carangis*, Psc = *Pseudopecoeloides carangis*, Sca = *Stephanostomum carangis* y Sme = *Stephanostomum megacephalum*), dos nemátodos (Ani = *Anisakis* sp. y Pro = *Procamallanus* sp.), un acantocéfalo (Rad = *Rhadinorhynchus* sp.), 14 copépodos (Aex = *Acanthocolax exilipes*, Cas = *Caligus asperimanus*, Cch = *Caligus chorinemi*, Cco = *Caligus confusus*, Cae = *Caligus isonyx*, Cla = *Caligus latigenitalis*, Cmu = *Caligus mutabilis*, Cro = *Caligus robustus*, Cse = *Caligus selenacola*, Lbi = *Lepeophtheirus bifurcatus*, Lmo = *Lepeophtheirus mondacola*, Llo = *Lernaeenicus longiventris*, Lgi = *Lernanthropus giganteus* y Lil = *Lernanthropus ilishae*), y dos isópodos (Gna = *Gnathia* sp. y *Rocinela signata*). Las estrellas representan las especies núcleo, mientras que el tamaño de los rectángulos y el grosor de los enlaces indican la abundancia de las especies de peces y parásitos..... 95

Figura 12. a) Estructura de la red después de eliminar *Caranx caninus* de la red completa (SCC). b) Estructura de la red después de eliminar las especies núcleo de peces de la red completa (SPN). Descripción de los rectángulos en la red y los nombres de las especies en la leyenda de la Figura 11. 96

Figura 13. a) Estructura de la red después de eliminar el parásito núcleo de la red completa (SParN). b) Estructura de la red después de eliminar tanto las especies núcleo de peces como el parásito núcleo de la red completa (SPPN). Descripción de los rectángulos en la red y los nombres de las especies en la leyenda de la Figura 11.	97
Figura 14. Curvas de coexcinción de especies basado en datos de peces carángidos y sus parásitos.....	101

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tamaño de muestra (n) y características ecológicas y morfológicas de 10 especies de peces Carangidae recolectados en el sureste del Golfo de California.	41
Tabla 2. <i>Tamaño de muestra (n), longitud total promedio (LT, cm) y desviación estándar ($\pm$) para cada especie de pez carángido en diferentes meses de muestreo.</i>	43
Tabla 3. <i>Prevalencia (P) e intensidad media (MI) de los parásitos metazoarios en 10 especies de peces carángidos en el sureste del Golfo de California. El tamaño de muestra (n) y la longitud total (LT, promedio $\pm$ SD) se presenta para cada especie de pez.</i>	49
Tabla 4. Valores promedio de la riqueza de especies (S) e índice de diversidad de Brillouin (HB) de las infracomunidades de parásitos metazoarios de 10 especies de carángidos.	54
Tabla 5. Valores de diversidad de los números de Hill y porcentaje del estimador de la completitud del muestreo para cada especie de pez carángido.....	55
Tabla 6. Resultados del PERMANOVA con datos de abundancia de las infracomunidades de parásitos de 10 especies de peses, transformados a raíz cuadrada, basados en la medida de similitud de Bray-Curtis	59
Tabla 7. Valores de t-scores de las comparaciones post hoc del PERMANOVA de un factor, evaluando la abundancia de parásitos en 10 especies de peces, basados en la medida de similitud de Bray-Curtis con la longitud total del hospedero como covariable. Los valores se obtuvieron con 9999 permutaciones. Los resultados de los análisis basados en todos los parásitos excluyendo a los accidentales se encuentran arriba de la diagonal y de la especies de parásitos comunes debajo de la diagonal. Valores en negritas representan diferencias significativas.	61
Tabla 8. <i>Análisis marginal para las variables bióticas y abióticas incluidas en la rutina DISTML.</i>	65
Tabla 9. Valores de anidamiento cuantitativo, modularidad, conectancia y robustez en redes con diferentes escenarios de eliminación de especies. El asterisco (*) indica valores estadísticamente significativos ($P < 0.05$).	93
Tabla 10. Valores de la posición de las especies núcleo en las redes bajo diferentes escenarios de extinción.	98
Tabla 11. Métricas pre-extinción (Red completa) y post-extinción (diferentes escenarios de eliminación) en una red en diferentes escenarios de eliminación. Asterisco (*) indica valores significativamente diferentes de lo observado con lo esperado por los modelos nulos.	99

RESUMEN GENERAL

La biodiversidad enfrenta una pérdida acelerada, lo que ha impulsado planes de conservación. A pesar de ello, los parásitos han sido excluidos de estos debido a su percepción negativa. No obstante, los parásitos desempeñan un papel crucial en la regulación de poblaciones y estructura de comunidades. Además, proporcionan información ecológica clave sobre sus hospederos, como su alimentación y patrones de distribución. Esto puede aplicarse a la conservación y gestión de recursos pesqueros. Para aprovechar su potencial, es necesario comprender los procesos que estructuran sus comunidades. Sin embargo, los estudios muestran resultados contradictorios y patrones poco frecuentes ya que los datos suelen ser dispersos en tiempo y espacio, aumentando la incertidumbre. Además, es esencial no considerar a las especies de forma aislada, ya que los peces y sus parásitos interactúan formando redes que reflejan la resiliencia de los ecosistemas ante perturbaciones como la sobre pesca. La disminución de las poblaciones de peces por presión pesquera puede causar coextinciones, afectando las redes pez-parásito. Aun así, no se ha estudiado a fondo el impacto de la coextinción de las especies de peces y parásitos núcleo sobre la estructura de dichas redes. En este trabajo se analizó la diversidad y la similitud de las comunidades de parásitos 10 especies de peces simpátricos de la familia Carangidae en el sureste del Golfo de California. Además, se investigó el impacto de la coextinción de las especies núcleo de peces y parásitos en sus redes de interacción. Se examinaron alrededor de 874 peces individuales y se identificaron 40 especies de parásitos. Todas las infracomunidades fueron significativamente diferentes entre peces. Solo las comunidades componentes de las especies del género *Selene* fueron altamente similares. Por su parte, las redes de interacción pez-parásito fueron anidadas estadísticamente ($p < 0.05$). Sin embargo, se observó un impacto negativo en la estructura de las redes al eliminar a las dos especies de peces y cinco de parásitos detectadas en el núcleo, causando una reorganización de la red desplazando especies de la periferia hacia el núcleo de la red. La tasa de coextinción más alta se presentó cuando se eliminaron a las especies de la más a la menos conectada. Este estudio permite entender la dinámica de las comunidades de parásitos en peces marinos bajo presión pesquera y su impacto en las redes ecológicas. Además, podría impactar positivamente al desarrollo de estrategias de conservación más equitativas al reconocer a los parásitos como parte fundamental del ecosistema.

Palabras clave: Conservación, gestión pesquera, Carangidae, parásitos metazoarios, Golfo de California.

GENERAL ABSTRACT

Biodiversity is experiencing accelerated loss, which has driven conservation plans. However, parasites have been excluded from these plans due to their negative perception. Nevertheless, parasites play a crucial role in regulating populations and structuring communities. Additionally, they provide key ecological information about their hosts, such as their diet and distribution patterns. This knowledge can be applied to conservation efforts and fisheries management. However, to fully leverage their potential, it is essential to understand the processes that shape their communities. Studies have shown contradictory results and infrequent patterns, as data are often scattered across time and space, increasing uncertainty. Moreover, species should not be considered in isolation, as fish and their parasites interact by forming networks that reflect the resilience of ecosystems to disturbances such as overfishing. The decline of fish populations due to fishing pressure can lead to coextinctions, affecting fish-parasite networks. However, the impact of the coextinction of core fish and parasite species on the structure of these networks has not been thoroughly studied. This study analyzed the diversity and similarity of parasite communities in ten sympatric fish species of the family Carangidae in the southeastern Gulf of California. Furthermore, it investigated the impact of the coextinction of core fish and parasite species on their interaction networks. Approximately 874 individual fish were examined, and 40 parasite species were identified. All infracommunities were significantly different among fish species. Only the component communities of species belonging to the genus *Selene* were highly similar. The fish-parasite interaction networks were statistically nested ($p < 0.05$). However, a negative impact on network structure was observed when the two core fish species and five core parasite species were removed, causing a reorganization of the network by shifting peripheral species toward the network's core. The highest coextinction rate occurred when species were removed from the most to the least connected. This study provides insights into the dynamics of parasite communities in marine fish under fishing pressure and their impact on ecological networks. Additionally, it could positively influence the development of more equitable conservation strategies by recognizing parasites as a fundamental part of the ecosystem.

Keywords: Conservation, fisheries management, Carangidae, metazoan parasites, Gulf of California.

CAPÍTULO 1

Introducción general

SINÓPSIS

Justificación

Actualmente, el planeta está enfrentando una pérdida masiva de la biodiversidad, a un ritmo acelerado comparable con las grandes extinciones pasadas (Farrel et al., 2021). Esto ha promovido la inclusión de más especies en los planes de manejo para la conservación de los recursos naturales. Sin embargo, durante mucho tiempo los parásitos fueron excluidos de estos planes ya que, por lo regular, en su mayoría se les presta atención solo cuando causan alguna patología, enfermedades o causan la degradación de algún recurso con importancia económica. Los parásitos se encuentran en todos lados, prácticamente en todos los niveles tróficos (Marcogliese, 2005). Potencialmente, todos los organismos de vida libre son hospederos de al menos una especie de parásito (Marcogliese, 2004).

Los parásitos son componentes esenciales de los ecosistemas, ya que el impacto del parasitismo en los hospederos regula las poblaciones de animales silvestres dándole forma y estructura a las comunidades. Por lo tanto, se considera que los parásitos juegan un papel importante en dar estructura a los ecosistemas (Marcogliese, 2005). Además, los parásitos pueden proporcionar, información ecológica importante de sus hospederos y su interacción con los ecosistemas (Marcogliese, 2004), por ejemplo, los parásitos transmitidos por la vía trófica pueden brindar información acerca de la alimentación de sus hospederos.

Por lo tanto, el estudio de los parásitos puede proporcionarnos una gran cantidad de información útil acerca de sus hospederos y el ecosistema en general, lo cual se puede aplicar a la conservación y gestión adecuada de los recursos acuáticos (Gómez y Nichols, 2013). Sin embargo, antes de darle alguna aplicación o uso a los parásitos es importante estudiar los procesos que determinan la estructuración de las comunidades de los parásitos. Los determinantes clave que dan forma a las comunidades de parásitos son la ecología y la filogenia de los hospederos (Janovy et al., 1992). Sin embargo, los estudios realizados hasta la fecha muestran

resultados contradictorios y patrones poco frecuentes (Luque et al., 2004). Además, las medidas utilizadas tradicionalmente para evaluar la diversidad no cubren por completo todos los complementos de la diversidad, lo cual puede causar una sobreestimación o sesgos en los análisis, sumado a esto, la mayoría de los resultados disponibles provienen de datos sobre dispersos (diferente espacio y tiempo) contribuyendo aún más a esta incertidumbre (Luque et al., 2004). Por eso es necesario tener un conocimiento más profundo de cuáles características ecológicas y fisiológicas influyen en la estructuración de los ensamblajes comunitarios de los parásitos metazoarios utilizando medidas de diversidad adecuadas ya que así podemos dilucidar los factores encargados de regular su distribución y abundancia.

Complementariamente, es indispensable no considerar a las especies como componentes aislados de las comunidades ya que a menudo éstas interactúan con otros organismos formando redes que reflejan la resiliencia de los ecosistemas frente a cualquier tipo de perturbación como pueden ser las extinciones (Sheykhali et al., 2020). La eliminación de especies de peces sujetos a la presión pesquera puede desencadenar coextinciones con posibles repercusiones negativas en las redes de interacción pez-parásito (Tylianakis et al., 2010; Bascompte y Scheaffer, 2023). Sin embargo, este fenómeno no se ha estudiado a fondo. Además, los estudios existentes no exploran las consecuencias de la extinción de las especies núcleo en una red, ni la extinción de los parásitos en su estructura, centrándose solo en la eliminación de los hospederos. Por lo tanto, estudios de este tipo pueden ser útiles para comprender la dinámica de las comunidades de parásitos y cómo estos interactúan y forman redes en peces marinos sometidos a presión pesquera. También pueden contribuir a la comprensión de la importancia de los parásitos y el efecto de la extinción de estos y sus hospederos en las redes ecológicas. Además, podría impactar de manera positiva en el desarrollo de estrategias de conservación más equitativas tomando a los parásitos como parte esencial del medio ambiente.

ANTECEDENTES

Golfo de California

El Golfo de California se ubica entre los estados de Baja California, Baja California Sur, Sonora y Sinaloa, en el noroeste de México. Tiene una extensión territorial de 258 593 km² y se ha dividido en diferentes subregiones con base en diferentes criterios. Por ejemplo, Round (1967) dividió el Golfo de California en cuatro secciones con relación con la distribución del fitoplancton (Figura 1): Región I (Sur), II (Central), III (Norte) y IV (Interior).

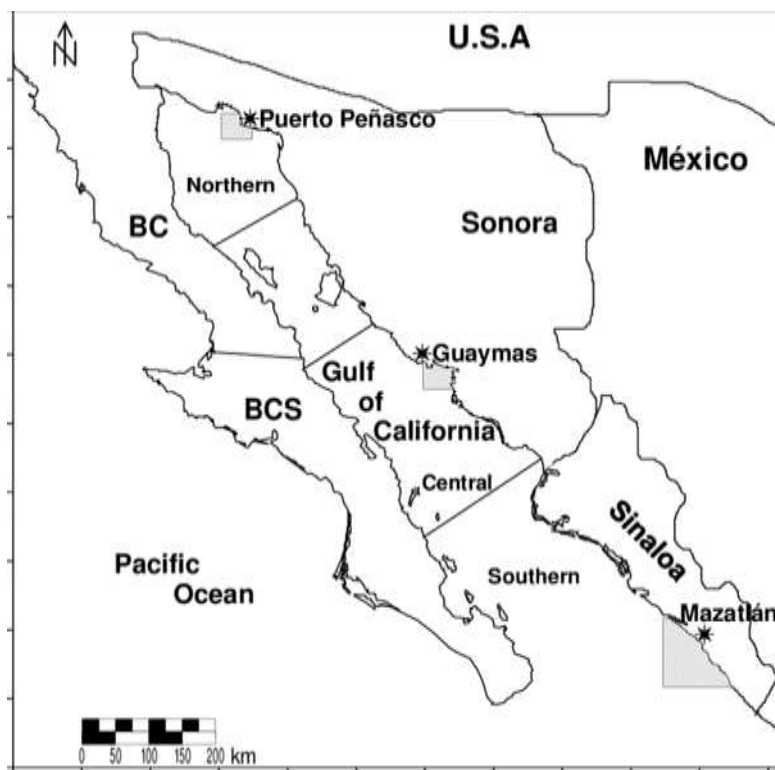


Figura 1. Mapa del Golfo de California dividido por zonas, las divisiones indican la clasificación establecida por Round, (1967).

El Golfo de California es una región marina de alta productividad, destacada por su dinámica física compleja y estructura termohalina. Su productividad se ve impulsada

por tres mecanismos clave de fertilización natural: surgencias inducidas, mezcla de mareas e intercambio con el Océano Pacífico (Álvarez-Borrego, 2010; Cisneros-Soberanis, 2018). Las mareas, influenciadas por la co-oscilación con el Pacífico, muestran amplificación semidiurna hacia el norte y un régimen mixto en el golfo, donde la resonancia y la modulación de las corrientes favorecen una intensa mezcla vertical, especialmente en el Alto Golfo y el archipiélago (Lavín y Marinone, 2003). Los vientos del sureste en verano y del noreste en invierno, junto con el intercambio de calor oceánico-atmosférico, definen el patrón de circulación oceánica y promueven afloramientos de nutrientes durante el invierno y la mezcla de mareas durante todo el año en las islas centrales (Coria-Monter et al., 2018; Lluch-Cota et al., 2010). Las mareas internas y los solitones, generados sobre umbrales los cuales redistribuyen energía y mezclan nutrientes desde las profundidades hacia la superficie, esencial para la alta productividad biológica. La estacionalidad en la circulación y estructura termohalina, influenciada por estos procesos, contribuye a la proliferación de fitoplancton, base de las redes tróficas marinas (Lavín y Marione, 2003). Además, la variabilidad en la profundidad del golfo, con zonas poco profundas en el norte y profundidades que alcanzan hasta 3,200 m en el sur, junto con su rica biodiversidad, refuerzan su estatus como uno de los ecosistemas marinos más productivos y diversos del mundo (Coria-Monter et al., 2018).

En la costa oriental de la entrada del Golfo de California ($23^{\circ}12' N$ y $106^{\circ}27' W$) se encuentra la bahía y puerto de Mazatlán (Figura 2). Esta bahía abierta está delimitada hacia el oeste por la isóbata de 15 m, con islas en su parte norte y dos puntas rocosas en el extremo sur (Gómez-Aguirre et al., 2004; Alonso-Rodríguez y Ochoa, 2004). Las aguas de la Bahía de Mazatlán experimentan un influjo de corrientes cálidas provenientes del sur durante la primavera y el verano, mientras que en el otoño e invierno se ven afectadas por el enfriamiento generado por los vientos del noroeste y la presencia de surgencias frente a sus costas (Gómez-Aguirre et al., 2004).

El clima de la región es cálido y subhúmedo, con tormentas frecuentes y cielos nublados en verano, y días secos y frescos en invierno, con una temperatura media anual de alrededor de 25° C, que varía entre 15-16° C en invierno y 30-32°C en verano. La variación estacional del monzón norteamericano y la presencia de cadenas montañosas que rodean la cuenca del Golfo de California provocan que los vientos del noroeste dominen durante el invierno y la primavera generando surgencias y favoreciendo la presencia de aguas más frías provenientes de la Corriente de California (Gómez-Villa et al., 2005; Sánchez-Cabeza et al., 2022).

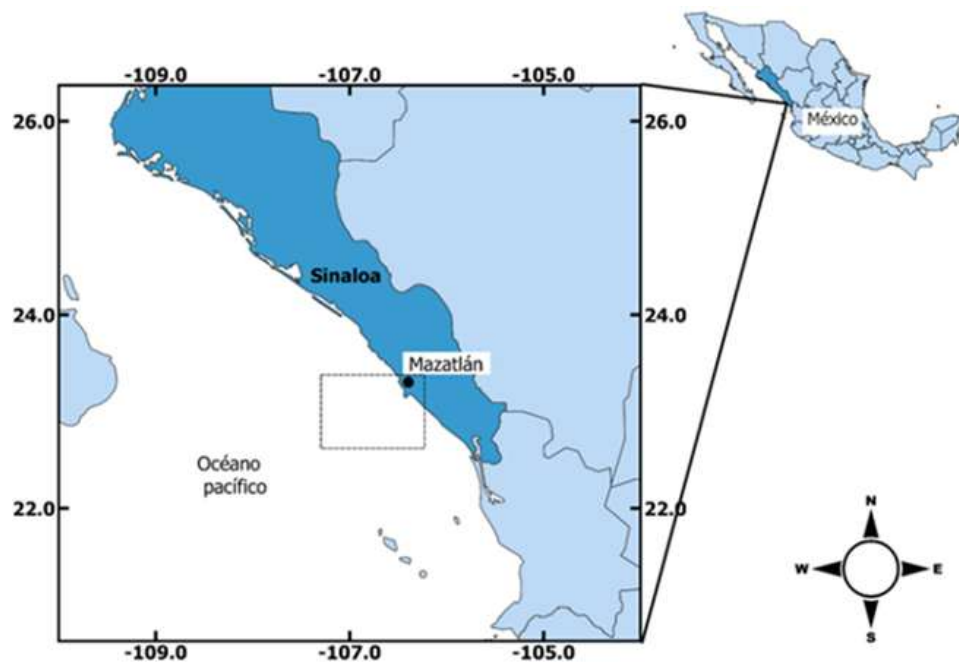


Figura 2. Ubicación geográfica del área de muestreo, Mazatlán, Sinaloa. Tomado de la tesis de licenciatura de Olivas-Padilla. (2021).

Panorama pesquero en el Golfo de California y sus implicaciones en la conservación de los recursos marinos

En el Golfo de California, la pesca representa la actividad humana de mayor importancia, con un destacado componente cultural y una profunda relevancia social, además de enfrentar numerosos problemas. La región alberga distintos tipos de pesquerías, que van desde operaciones pelágicas altamente industrializadas hasta prácticas artesanales en zonas costeras. Cada una de estas pesquerías se distingue por sus niveles de captura y variabilidad, sus condiciones y cantidad de pescadores, así como por su impacto económico y social, la magnitud de sus conflictos y los desafíos específicos que presenta para su gestión (Lunch-Cota et al., 2007).

En diversas regiones, las comunidades humanas dependen de la pesca costera artesanal y de pequeña escala, que abarca una amplia gama de especies, tales como peces óseos, elasmobranquios, moluscos y crustáceos. En esta área específica, las pesquerías costeras explotan aproximadamente 70 especies, con capturas anuales que rondan las 200,000 toneladas (Enríquez-Andrade et al., 2005). Particularmente se ha observado que la composición de especies capturadas muestra variaciones significativas entre las distintas áreas dentro del golfo (Lunch-Cota et al., 2007).

Uno de los principales problemas en términos pesqueros ha sido la sobreexplotación de los recursos, debido al aumento de embarcaciones y artes de pesca. Esta actividad es de las principales formas de disturbio para los ecosistemas marinos y ha causado considerables reducciones en la biomasa de algunas poblaciones a tal punto que las probabilidades de recuperación al colapso por mortalidad por pesca son escasas, incluso, la sobrepesca y la pesca incidental son

señaladas como las causas más frecuentes de la pérdida regional de especies marinas (Abesamis et al., 2014). Según Pauly et al. (1988), la sobrepesca se cataloga en cuatro etapas: crecimiento, reclutamiento, ecológica y malthusiana, siendo esta última la etapa más extrema de la sobrepesca (Abesamis et al., 2014).

Las especies más susceptibles a la extinción por pesca son aquellas que poseen rasgos de vida que las hacen más sensibles a la explotación (Cheung et al., 2005; Abesamis et al., 2014). Por ejemplo, los peces de mayor tamaño que son depredadores tienden a crecer más lento y madurar de forma tardía lo cual los hace más susceptibles a la sobrepesca (Pauly et al., 2002; Abesamis et al., 2014) o, por ejemplo, los peces sierra de la familia *Pristidae*, los cuales tienen una serie de dientes en sus picos que se enredan en las redes haciéndolos muy susceptibles a ser capturados (Yan et al., 2021).

Desde 1995 hasta la fecha aumentó la preocupación del efecto de la sobrepesca en los ecosistemas enfocándose no solo en especies de importancia comercial, sino también especies “no carismáticas” como esponjas, coral y algunas comunidades epibentónicas, centrándose principalmente en la destrucción del hábitat por los arrastres de las redes en el fondo y a la poca selectividad de las mismas, motivo por el cual se hizo una analogía entre la pesca de arrastre y la tala de bosques, lo cual promovió la concientización de este problema (Coleman y Williams, 2002).

Por ende, el Golfo de California ha sido objeto de importantes iniciativas de conservación debido a sus recursos naturales y su valor ecológico. Sin embargo, la falta de datos históricos y las alteraciones ambientales dificultan la distinción entre los impactos de la pesca y otros factores en la abundancia y distribución de las especies. Además, se ha propuesto que algunos cambios en las poblaciones podrían deberse a la combinación de la sobrepesca y los cambios ambientales. Incluso se ha concluido que los cambios en el nivel trófico medio (MTL) de las capturas, junto con la disminución general de los desembarques, podrían reflejar el impacto de la actividad pesquera. Además, que, a diferencia de otras regiones

globales, el MTL ha mostrado un incremento en el Golfo de California en años recientes (Lunch-Cota et al., 2007)

La lista oficial de especies marinas en riesgo de extinción de la American Fisheries Society incluye seis especies de meros y pargos grandes, cuatro de ellas endémicas del Golfo de California, cuya sensibilidad, debido a la madurez tardía y la formación de agregaciones de desove, justifica acciones protectoras (Musick et al., 2000; Lunch-Cota et al., 2007). El gobierno federal realiza cada año evaluaciones exhaustivas y establece acciones de manejo pesquero, que incluyen limitaciones en el esfuerzo de pesca, tamaños mínimos, cierres temporales, entre otros. No obstante, determinar el estado de sobreexplotación del golfo como ecosistema completo es más complicado, ya que aún no existe una herramienta equivalente a la “Carta Nacional Pesquera” a nivel ecosistémico. A pesar de ello, algunas acciones y propuestas, como la creación de Áreas Marinas Protegidas y el diseño de indicadores de salud del ecosistema, están avanzando en esa dirección (Lunch-Cota et al., 2007).

El desarrollo de indicadores basados en observaciones para evaluar la salud de los ecosistemas sigue siendo un tema emergente a nivel global, y en el caso del Golfo de California, es particularmente complejo debido a la escasez de datos históricos ecológicos, la falta de registros oficiales sobre las capturas comerciales específicas de la región y la diversidad de sus ambientes y pesquerías. Una herramienta prometedora para abordar este desafío es la modelización de ecosistemas, y actualmente existen varios modelos tróficos que representan el funcionamiento de los ecosistemas en áreas seleccionadas del Golfo de California. Algunos de estos modelos ya se han utilizado para analizar escenarios de manejo y los posibles impactos de la pesca. Por ejemplo, Lercari-Bernier (2006) evaluó escenarios de manejo en el golfo norte y concluyó que es posible lograr una compatibilidad entre la conservación y la pesca mediante estrategias de control de la flota.

Peces de la familia Carangidae

El Golfo de California cuenta con una gran diversidad de peces óseos, dentro de los más comunes están los de la familia Carangidae (carángidos) pertenecen al orden de los perciformes y está representada por alrededor de 30 géneros y aproximadamente 152 especies. Esta familia se distribuye en todos los mares tropicales y subtropicales del mundo; específicamente en México se encuentran 34 especies de 16 géneros. Los carángidos, comúnmente forman cardúmenes cerca de la costa, aunque algunas especies pueden alcanzar hasta los 100 metros de profundidad (Nelson et al., 2016).

Los peces carángidos se caracterizan por tener escamas en forma cicloideas muy pequeñas, que al final de la línea lateral estos se transforman en escudetes óseos. También están provistos de un par de espinas anteriores a la aleta anal; dos aletas dorsales: la primera consta de tres a nueve espinas y la segunda solo presenta una y hasta 37 radios. Normalmente, en la aleta anal presentan las dos primeras espinas separadas del resto y de 15 a 31 radios. Por lo general, los peces de esta familia presentan cuerpos que van desde moderadamente comprimidos a fuertemente comprimidos, además, algunos de sus miembros son grandes depredadores de pequeños invertebrados y peces de tallas pequeñas (Nelson, 1994; Porraz-Álvarez, 2006). Los carángidos juveniles, normalmente viajan en cardúmenes, mientras que los adultos tienden a ser más solitarios. Alrededor del mundo muchas especies de la familia Carangidae poseen gran importancia económica por su alto consumo y actividades de pesca deportiva (Porraz-Álvarez, 2006).

En el golfo de California se han registrado alrededor de 32 especies de carángidos, de las cuales destacan en abundancia *Caranx caballus*, *Caranx caninus*, *Caranx vinctus*, *Caranx otrynter*, *Seriola lalandi*, siendo esta última la de mayor captura (Ojeda-Ruíz et al., 2018; Cisneros-Soberanis, 2018). La captura de jureles en el noroeste de México ha sido en promedio de 2,028 ±637 toneladas del año 2000 al 2017 (Cisneros-Soberanis, 2018). A pesar de la importancia de la pesca del jurel en México, hasta ahora se ha considerado como una especie de interés secundario

para la pesca comercial (Erisman et al., 2010; Díaz-Urbe et al., 2013; Cisneros-Soberanis, 2018).

Parásitos metazoarios en peces marinos

Los parásitos metazoarios que infectan a los peces marinos presentan diferentes modos de infección. Generalmente, los ectoparásitos tienen etapas infectivas que nadan libremente para encontrar a su hospedero, mientras que los endoparásitos se transmiten por vías tróficas (Rohde, 2005). Los ectoparásitos poseen ciclo de vida directo (Figura 3), el cual requiere sólo uno hospedero, mientras que los endoparásitos poseen un ciclo de vida indirecto (Figura 4), el cual requiere de al menos un hospedero intermediario y un hospedero final para llegar a su fase adulta.

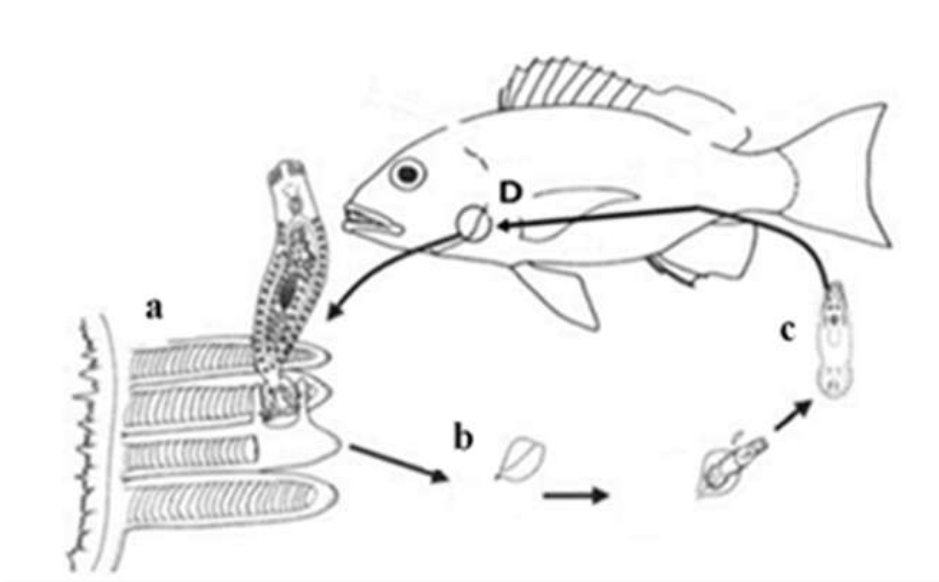


Figura 3. Ciclo de vida de un monogéneo de la clase Monopisthocotylea (Wittington, 2005; modificado por Caña-Bozada, 2019). (a) Parásito adulto adherido a los filamentos branquiales. (b) Huevo ovopositado al medio (c) Larva infestiva (oncomiracidium) liberada después de la eclosión del huevo. (d) Larva infestiva adherida a las branquias.

La diversidad de parásitos marinos en México ha sido estudiada a lo largo de la historia, siendo los peces carángidos uno de los peces más estudiados (Violante-González et al., 2016). Los estudios enfocados a los parásitos de este grupo de

peces se han centrado en la descripción taxonómica de las especies (Pulido-Flores, 1997). Sin embargo, otros autores han estudiado las comunidades de parásitos dándole diferentes enfoques. Uno de ellos es como marcadores biológicos para la distinción de poblaciones en peces de interés pesquero (Violante-González et al., 2016).

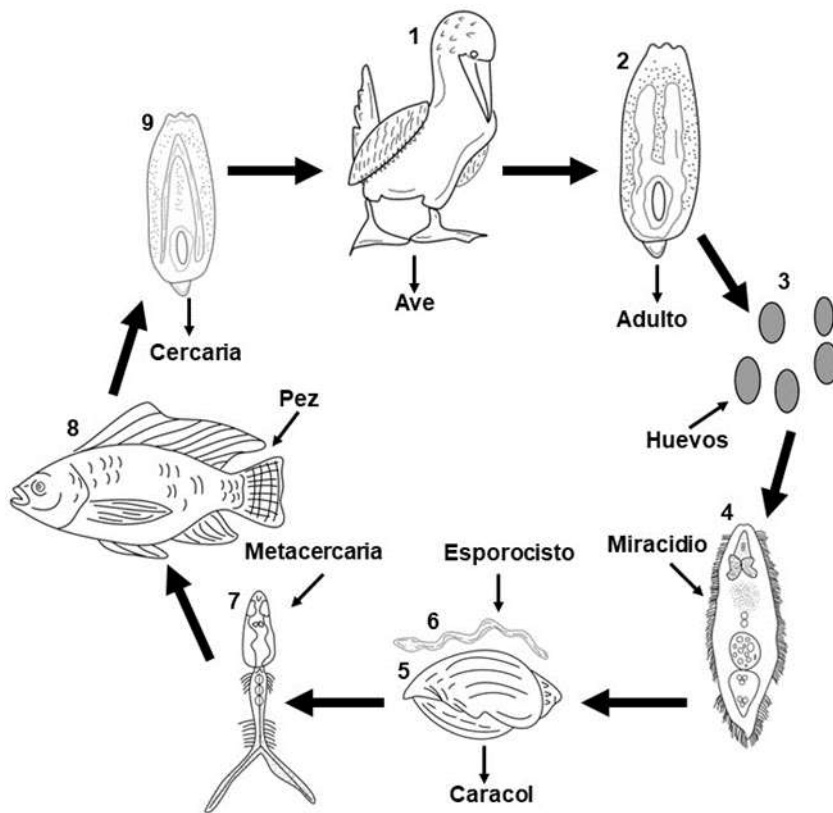


Figura 4. Ciclo de vida de un gusano parásito (trematodo). 1) Hospedero definitivo (ave); 2) parásito adulto; 3) huevos arrojados al medio; 4) del huevo sale la larva miracidio; 5) el miracidio infecta a un caracol; 6) dentro del caracol el miracidio se convierte en una larva esporocisto; 7) del caracol sale una larva metacercaria; 8) la metacercaria infecta a un pez; 9) en el ojo del pez se desarrolla una larva cercaria. El pez es consumido por el ave y el ciclo empieza de nuevo. Elaboración propia a partir de Pérez-Ponce de León, (2020).

Medidas de la diversidad para evaluar las comunidades ecológicas

La biodiversidad presenta tres facetas; a) alfa, la cual consiste en el número de especies que tiene una comunidad en un punto determinado, b) beta, la cual mide el recambio o las diferencias entre las especies de diferentes sitios o comunidades y c) gamma, que es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades en un área determinada (Halffter y Moreno, 2005).

Medir la diversidad es fundamental en diversas disciplinas biológicas, como la ecología, la biogeografía o la biología de la conservación (García-Morales et al., 2011). Esta medición nos ayuda a entender los cambios espaciales y temporales de los ecosistemas por causas naturales o antropogénicas (Maclaurin y Sterelny, 2008; García-Morales et al., 2011).

Algunos de los índices que se usan tradicionalmente para medir la diversidad poseen alto grado de incertidumbre (Jost, 2006), ya que algunos de estos se refieren a entropías como los índices de Shannon y Renyi o a probabilidades como los de Simpson y Gini-Simpson (Halffter y Ros, 2013) y no precisamente a diversidad. Además, muchos de los índices tradicionales no tienen una base biológica. Por ejemplo, el índice de Shannon-Wiener, que fue desarrollado en la teoría de la comunicación (Ulanowicz, 2001; Jost, 2006; Gerónimo-Torres et al., 2022), utiliza unidades de medidas con bits o nats, los cuales no son medidas para interpretar datos biológicos (Tuomisto, 2010; Gerónimo-Torres et al., 2022).

Para tener una mejor medida de la diversidad y una descripción más acertada de las comunidades se deben de utilizar medidas en una escala uniforme, cosa que los índices utilizados tradicionalmente no permiten. Una alternativa viable es usar la diversidad verdadera mediante los perfiles del orden 0, 1 y 2 (Jost, 2006), en la cual el número de especies efectivas representan el núcleo del concepto de diversidad (López-Osorio, 2020). Además, analizar la diversidad beta puede ser útil para visualizar las posibles alteraciones en los ensamblajes de una comunidad (Mori et al., 2018; López-Osorio, 2020).

Características de los hospederos como determinantes de la estructuración de las comunidades

Durante algunos años se ha debatido si la filogenia de los organismos actúa como impulsor de la estructura de las comunidades de parásitos (Poulin, 2011; Alarcos y Timi, 2012). La hipótesis sostiene que las comunidades de parásitos suelen ser más similares en especies de peces filogenéticamente cercanos como resultado de una “herencia” de un ancestro en común a través de la co-especiación (Poulin y Morand, 2004; Alarcos y Timi, 2012). No obstante, cualquier desviación en este patrón general podría ser interpretado como el efecto de los filtros ecológicos que limitan la infección homogénea entre hospederos estrechamente relacionados filogenéticamente (Alarcos y Timi, 2012). Por esta razón, algunos investigadores han empleado métodos comparativos que controlan la filogenia de los hospederos para evitar sesgos en los resultados que posiblemente sean atribuidos a factores filogenéticos y no ecológicos (Poulin 1995; Poulin y Rohde 1997; Sasal *et al.*, 1997; Luque *et al.*, 2004; Luque y Poulin 2008; Alarcos y Timi, 2012).

Las suposiciones ecológicas que se han hecho sobre qué características de los hospederos pueden influir en la diversificación y estructuración de las comunidades de parásitos provienen principalmente de dos corrientes teóricas.

La primera es la teoría biogeográfica de islas (MacArthur y Wilson, 1967). Esta teoría compara de forma análoga a un pez y una isla, es decir, los peces con cuerpos más grandes pueden albergar más especies de parásitos que los pequeños debido a que al aumentar el tamaño corporal aumenta el número de nichos disponibles para ser colonizados por nuevas especies de parásitos; además, los peces más grandes ingieren mayor cantidad de alimento que los pequeños aumentando la probabilidad de adquirir otras especies de parásitos (Luque *et al.*, 2004).

Otra de las características ecológicas de los peces que puede facilitar la exposición y adquisición de diferentes tipos de parásitos es su rango de movilidad o

distribución, ya que los peces con distribución más amplia pasan por diferentes ambientes y hospederos, lo que puede llevar a la adquisición de diferentes especies de parásitos (Luque et al., 2004).

La segunda corriente teórica acerca de los determinantes que influyen en la estructuración de los parásitos son los modelos epidemiológicos (Dobson y Roberts, 1994; Sieben et al., 2002). Esta corriente indica que la densidad poblacional ejerce una gran influencia en la estructuración de las comunidades ya que regula la tasa de contacto entre las etapas infecciosas de los parásitos y los hospederos. Así, poblaciones más densas de hospederos albergan mayor número de especies de parásitos que las de menor densidad (Morand y Poulin, 1998; Bommarito et al., 2022).

A continuación, se enlistan algunos de los estudios que se han enfocado en estudiar los posibles factores que influyen en la estructuración de las comunidades de parásitos.

En un trabajo realizado por Sasal et al. (1997), donde analizaron 79 especies de peces del mar Mediterráneo y los correlacionaron con algunas características ecológicas de los hospederos. Como resultados encontraron 170 especies de parásitos de cinco grupos taxonómicos diferentes. Además, encontraron una correlación negativa entre la abundancia de todos los parásitos y el tamaño del hospedero. Sin embargo, no se encontró ninguna relación significativa entre los endoparásitos y las características de los peces (talla, dieta, rango de distribución y gregarismo), para el caso de los ectoparásitos solo se correlacionaron significativamente con la talla del hospedero de manera positiva. Los autores concluyen que controlar el efecto que puede ejercer la filogenia en los resultados de análisis de este tipo es muy importante ya que se puede llegar a conclusiones confusas y contradictorias.

Luque et al. (2004) realizaron un estudio comparativo entre 50 especies de la costa de Brasil, donde evaluaron los efectos de diferentes rasgos de los hospederos como

la talla, comportamiento, hábitos alimenticios, rango de profundidad y capacidad de dispersión sobre la diversidad de los ensamblajes de parásitos metazoarios. Estos autores utilizaron como medidas de la diversidad la riqueza de especies, así como la diversidad y la distintividad taxonómica promedio. Los resultados de dicho estudio demostraron que la longitud de los hospederos fue el principal factor que influye de manera positiva en la riqueza de los parásitos. También encontraron una relación entre los peces de hábitos carnívoros y la riqueza y la diversidad taxonómica con los peces que forman cardúmenes, en cuanto el índice de distintividad taxonómica promedio, este se relacionó positivamente con el intervalo de profundidad de los hospederos. Los autores concluyen que algunas características de los hospederos determinan la cantidad de especies de parásitos que pueden adquirir y acumular a lo largo del tiempo evolutivo, además, de impulsar la diversificación y estructuración de sus ensamblajes de parásitos.

Alarcos y Timi. (2012) realizaron un estudio con la finalidad de describir el papel que juegan algunos rasgos ecológicos y fisiológicos como la talla, edad y dieta con la estructura de la comunidad de parásitos en tres especies de paralíctidos (*Xystreurys rasile*, *Paralichthys isosceles* y *P. patagonicus*) en aguas argentinas. Los autores encontraron que la edad afectó principalmente la abundancia de los parásitos, mientras que la talla influyó positivamente en el número de especies de parásitos encontradas. También sugieren que comúnmente especies filogenéticamente cercanas tienden a poseer una composición de especies similar derivado a factores evolutivos. Sin embargo, cualquier resultado que contraste con este patrón puede ser atribuido a factores ecológicos como los mencionados anteriormente.

Braicovich et al. (2016) evaluaron la relación de diferentes características del hospedero como su tamaño, peso, edad y sexo con la abundancia y riqueza de parásitos gastrointestinales en 256 individuos de *Percophis barasiliensis* de costas argentinas. Los autores encontraron que la longitud corporal es el mejor predictor sobre las otras variables (edad y sexo), además, sugieren que a pesar de que el sexo no se utiliza comúnmente como un predictor de la estructuración de las

comunidades, este juega un papel muy importante sobre todo en las especies de peces que presentan dimorfismo sexual.

Chai et al. (2022) realizaron un estudio donde evalúan la diversidad y la composición de especies de endoparásitos en ocho especies de peces de la familia Macrouridae; peces de aguas profundas de Nueva Zelanda, donde probaron los efectos de la filogenia y la distancia geográficas en relación con la estructura de las comunidades de endoparásitos. Sus resultados mostraron que los peces de esta familia poseen una alta diversidad de digéneos, céstodos y nemátodos y que cada especie tiene ensamblajes distintos de parásitos. Los autores concluyen que encontraron una relación de disimilitud en las comunidades de endoparásitos al aumentar la distancia filogenética entre hospederos y la distancia geográfica entre puntos.

En conclusión, se esperan que todas las características tanto ecológicas como filogenéticas puedan influir en la riqueza de las comunidades de parásitos en los peces; lo que no se sabe es cómo estas pueden afectar la estructura de los ensamblajes de parásitos. Por lo tanto, en el capítulo dos de esta tesis, se estudia la estructura de las comunidades de parásitos de 10 especies de peces carángidos. Se analizó el impacto que tienen las diferentes características de 10 especies de peces de la familia Carangidae en la diversidad de sus ensamblajes de parásitos metazoarios en el golfo de California. Se presentan mediciones de la diversidad alfa y beta de los parásitos. Para la diversidad alfa, se utilizaron las métricas de los perfiles de diversidad de orden $q=0$ y $q=1$ de un ensamblaje. Para la beta se realizó un análisis de ordenamiento multiescalado no métrico (nMDS) con distancias de Bray-Curtis. Estas especies se eligieron ya que son simpátricas y están estrechamente relacionadas, esto con el fin de “neutralizar” la influencia de la filogenia (sensu Alarcos y Timi, 2012). Además, todas las muestras se obtuvieron del mismo tiempo y área geográfica para evitar posibles sobrestimaciones en los resultados (Luque y Poulin, 2008).

Análisis de redes ecológicas

El nivel de complejidad en las interacciones hospedero-parásito es alto, lo cual ha motivado a emplear diversos enfoques de estudio, uno de ellos es el análisis de redes ecológicas, el cual nos permite conocer el grado de interacción de las especies de una comunidad (Jordano et al., 2009). Las redes de interacciones comúnmente están representadas por vínculos entre especies (nodos o vértices) conectados a través de enlaces los cuales conforman una comunidad denominada red (Bluthgen et al., 2008; Almeida y Mikcgh, 2018; Martínez-Falcón et al., 2019).

El análisis de redes de interacciones ha hecho factible esclarecer y entender los patrones de organización que se pueden presentar en las comunidades naturales en estadísticas simples y entendibles (Strona y Veech, 2015; Martínez-Falcón et al., 2019). Además, ha demostrado ser una herramienta importante que nos ayuda a comprender los procesos de estructuración y función de los ecosistemas (Dunne et al., 2002; Martínez-Falcón et al., 2019), procesos de evolución y el mantenimiento de la biodiversidad (Darosci et al., 2017; Martínez-Falcón et al., 2019).

Existen diferentes tipos de redes; pueden ser redes dirigidas, no dirigidas y bipartitas. Desde un punto de vista matemático, las redes de interacción hospedero-parásito son redes bipartitas, o bi-modales que consisten en dos conjuntos distintos de nodos: hospederos y parásitos (Jordano et al., 2009). Este tipo de redes resulta muy adecuado para el estudio de las redes antagónicas hospedero-parásito, ya que ilustra el patrón de reciprocidad en las interacciones entre organismos (Bascompte y Jordano 2007).

Los parámetros que se utilizan para describir la estructura de las redes ecológicas indican como las especies de una comunidad están conectadas entre sí, ya sea directa o indirectamente. Los parámetros de la red describen su topología o estructura, el número de interacciones, y grado de especialización, entre otros parámetros (Martínez-Falcón et al., 2019).

Estudios previos

Numerosos estudios subrayan la relevancia de los parásitos en los ecosistemas al proporcionar funciones y servicios esenciales (Lafferty et al., 2006). A pesar de esta importancia, la inclusión de los parásitos en los programas de conservación ha sido limitada, a pesar de la propuesta inicial de Windsor en la década de 1990 sobre la consideración integral de los parásitos como parte esencial de la biodiversidad (Strona, 2015). No obstante, en un desarrollo más reciente, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) ha incorporado un grupo de especialistas dedicado específicamente a la conservación de los parásitos. Este grupo se enfoca en estrategias de conservación mediante la educación y la comunicación pública.

Hay algunos estudios que predicen coextinciones en diversas formas de interacción, incluyendo las relaciones hospedero-parásito. Un ejemplo es el estudio de Herrera et al. (2021), quienes analizaron las coextinciones de especies de primates y su impacto en la red de interacción. Los autores simularon estas coextinciones en diferentes escenarios, como la eliminación de especies de primates desde los menos conectados hasta los más conectados, y viceversa, la eliminación de especies de primates en peligro de extinción, y la eliminación aleatoria de especies de primates. Los resultados de este estudio revelaron que hasta el 23% de las especies de parásitos podrían perderse si las especies de primates en peligro de extinción se extinguieran. La eliminación de especies de primates desde los menos conectados hasta los más conectados tuvo un impacto bajo en la extinción de parásitos en comparación con la simulación en la que se eliminaron las especies de primates desde los más conectados hasta los menos conectados. Por otro lado, la eliminación aleatoria de especies de primates tuvo un efecto intermedio. Además, las métricas de la red se vieron significativamente afectadas tras la eliminación de hospederos. Por ejemplo, la conectividad, que inicialmente reflejaba la naturaleza dispersa de la red, casi se duplicó después de la eliminación de especies de primates en peligro de extinción.

Dallas y Cornelius (2015) analizaron una red de peces-parásitos para determinar cuáles son los hospederos clave que mantienen la anidación y la modularidad en la red. Los autores exploraron cuatro escenarios de extinción, eliminando especies de hospederos de manera aleatoria, basada en el riesgo de extinción, en la riqueza de especies de parásitos y según la contribución de las especies de peces a la red. Los resultados de este estudio revelaron que en casi todos los escenarios se observó un declive en la diversidad de parásitos y en la estructura de la red en comparación con la simulación de pérdida de peces de manera aleatoria, con la excepción del escenario en el que se eliminaron las especies en peligro real de extinción. Los autores concluyeron que solo una parte de los hospederos contribuye de manera significativa a la estructura de la red y que la eliminación de estos conlleva pérdidas rápidas en la diversidad de parásitos y en la estructura de la red.

También, con el objetivo de evaluar si la extinción de los hospederos afecta de manera diferente a los diversos grupos que conforman una comunidad de parásitos, Bellay et al. (2020) realizaron un estudio donde evaluaron si las redes formadas por ectoparásitos y endoparásitos de peces difieren en su robustez frente a la pérdida de especies de hospederos y en qué medida estas posibles diferencias están relacionadas con la estructura de las redes. Utilizando modelos de trayectoria, se analizaron los efectos directos e indirectos de la riqueza de hospederos y de parásitos, la conectividad y el anidamiento sobre la robustez de las redes basadas en ectoparásitos y endoparásitos. En la mayoría de los casos, el anidamiento fue el descriptor que mejor explicó la robustez de las redes pez-parásito, y las coextinciones son menos probables cuando los peces actúan principalmente como hospederos de parásitos generalistas. Tanto la riqueza de especies hospederos como la conectividad en las redes tienen una influencia indirecta significativa sobre la robustez. Independientemente de la secuencia de extinción, las redes basadas en ectoparásitos mostraron mayor vulnerabilidad a la pérdida de especies hospederos en comparación con las redes de endoparásitos. Estos hallazgos subrayan la importancia de considerar tanto a los ectoparásitos como a los

endoparásitos para comprender mejor la estructura y vulnerabilidad de las redes hospero-parásito.

Con relación a los estudios anteriores y para tratar de llenar los vacíos de conocimiento en el estudio del efecto de las coextinciones mediante el análisis de redes. En el capítulo tres de esta tesis se abordan a las coextinciones de una red de hospederos y sus parásitos, analizando cómo la pérdida de hospederos impacta a la diversidad de parásitos y las métricas de la red, según diferentes escenarios de eliminación. Además, en este trabajo se realizó un análisis para detectar a las especies núcleo, las cuales mantienen la estabilidad de la red. Por lo tanto, algo importante en nuestro estudio es que se evaluaron las diferencias en la estructura de la red antes y después de simular las extinciones de las especies núcleo (peces y parásitos) partiendo de la hipótesis que las especies núcleo y las más conectadas en la red tendrían un efecto negativo mayor en las métricas de la red.

Planteamiento del problema

La pérdida acelerada de biodiversidad está impulsada por múltiples factores como el cambio de uso del suelo, la sobreexplotación de los recursos naturales y la contaminación. En el contexto marino, la sobreexplotación pesquera se ha identificado como la principal causa de extinción de las especies, afectando no solo a las especies de interés comercial, sino también a aquellas que, a pesar de no tener alto valor comercial, son capturadas incidentalmente y cuya extinción puede desencadenar cascadas de extinciones dentro de las comunidades ecológicas.

El Golfo de California, un ecosistema marino megadiverso y una de las áreas pesqueras más importantes de México, ha experimentado un decrecimiento en las capturas de recursos pesqueros en las últimas décadas, lo que ha llevado a una disminución significativa en la diversidad de especies, incluidas varias especies de carángidos. Esta situación plantea un desafío crítico, ya que los carángidos no solo son abundantes en la región, sino que también albergan comunidades de parásitos metazoarios que podrían ser afectadas por las dinámicas de la pesca en la zona.

A pesar de la importancia ecológica de las especies de peces Carangidae y sus parásitos, la investigación sobre las comunidades de parásitos en esta familia de peces en el norte del Pacífico mexicano, especialmente en el Golfo de California, es escasa. Los estudios sugieren que la filogenia y las similitudes ecológicas entre los hospederos pueden influir en la estructura de sus comunidades de parásitos, sin embargo, no se ha encontrado un patrón claro.

Además, se ha evidenciado que las interacciones entre especies, incluyendo parásitos y sus hospederos, forman redes complejas que son esenciales para el equilibrio de los ecosistemas. Sin embargo, la extinción de especies clave puede alterar estas redes, lo que lleva a una mayor vulnerabilidad y menos resiliencia de las comunidades biológicas. Específicamente, la falta de estudios sobre la dinámica de las comunidades de parásitos en el contexto de la sobreexplotación pesquera en

el Golfo de California limita la comprensión de los impactos ecológicos de la pérdida de biodiversidad en estos ecosistemas.

En consecuencia, esta investigación propone abordar la falta de conocimiento sobre las comunidades de parásitos metazoarios en 10 especies de carángidos del sureste del Golfo de California. A través del análisis de la diversidad y similitud de las comunidades de parásitos. Además, este estudio busca contribuir a la comprensión los procesos que estructuran las comunidades de parásitos. Asimismo, se examinan los impactos de la pesca en la disminución y posible extinción de especies más conectadas en las comunidades de organismos marinos, así como sus implicaciones para la conservación de la biodiversidad en el Golfo de California, utilizando el enfoque del análisis de redes ecológicas.

Objetivo general

Analizar los patrones de interacción entre 10 especies de peces de la familia Carangidae y sus parásitos en el sureste del Golfo de California.

Sección integradora del trabajo

Esta tesis se integra por 4 capítulos. El capítulo 1 corresponde a la introducción de la tesis donde se incluyen generalidades del trabajo de investigación y antecedentes del marco teórico como manera introductoria al documento. El capítulo 2 incluye un artículo ya publicado y el capítulo 3 un manuscrito enviado a una revista. En la parte final de cada capítulo se anexan los artículos en el idioma en el cual fueron o serán publicados. El capítulo 4 presenta las consideraciones y conclusiones generales. A continuación, se escribe una síntesis de las publicaciones que forman los capítulos 2 y tres de esta tesis.

El **Capítulo 2** incluye el artículo publicado “Low similarity between parasite communities of ten sympatric carangid species”. Inicialmente con los datos aprovechados para este artículo solo se centraría en describir las especies y comunidades de parásitos de las 10 especies de carángidos analizados mediante los métodos tradicionales. Además de integrar el componente temporal. Sin embargo, debido a la dinámica en la disponibilidad de todas las especies a lo largo del año, se optó por omitir esta última parte. Además, con el fin de utilizar los métodos más actuales en la medición de la diversidad alrededor del mundo, decidimos utilizar a los números de Hill. Asimismo, se describieron los patrones que presenta la estructuración de las comunidades de peces marinos filogenéticamente cercanos y viviendo en simpatría. También se aplicaron métodos estadísticos robustos para evitar en mayor medida los sesgos en la interpretación de nuestros resultados. Se identificaron 40 especies de parásitos metazoarios; seis de ellas catalogadas como comunes (prevalencias mayores al 10%). También se encontró que el monogéneo *P. selene* estuvo parasitando a todas las especies de peces. Mediante un análisis de similitud, se encontró que las infracomunidades de las 10 especies de peces eran aparentemente similares. Sin embargo, cuando se aplicó la prueba estadística PERMANOVA, resultaron todas diferentes significativamente entre sí. Con respecto a las comunidades componentes, solo las especies del género *Selene* presentaron una similitud relativamente alta. Las principales

características responsables de esta disimilitud fueron la forma del cuerpo, el tamaño corporal y el intervalo de profundidad de los peces.

En el **Capítulo 3** solo se pretendía a analizar a las interacciones de los carángidos y sus parásitos mediante el enfoque de redes, describiendo su topología, estructura y algunos atributos cualitativos y cuantitativos. Sin embargo, al documentarnos con la información actual acerca de la disminución de la biodiversidad como consecuencia de actividades humanas destructivas como la sobreexplotación pesquera se decidió añadir al análisis de redes un enfoque orientado hacia la coextinción de las especies para analizar el impacto que tiene la extinción de los hospederos bajo presión pesquera y de sus parásitos en diferentes escenarios de eliminación en el ecosistema. La red completa obtuvo una conectividad baja, además fue anidada significativamente. Este anidamiento fue conferido por dos especies de peces y cinco de parásitos denominadas especies núcleo. Estas especies sufrieron un recambio conforme se eliminaban a las especies de la red. En general, la eliminación de las especies núcleo tuvo un efecto negativo en las métricas de la red. Sin embargo, a pesar de este efecto, el anidamiento se mantuvo significativo en todos los escenarios. Además, se encontró una mayor tasa de coextinción cuando se eliminaron a las especies del mayor al menor conectado en la red. Estos hallazgos resaltan la importancia que tienen las especies núcleo en las redes de interacción y sus efectos cuando son eliminadas, así como su capacidad de reorganizarse para amortiguar los posibles daños tras las extinciones.

REFERENCIA

- Abesamis, R.A., Green, A.L., Russ, G.R. y Jadloc, C.R. (2014). The intrinsic vulnerability to fishing of coral reef fishes and their differential recovery in fishery closures. *Rev. Fish. Biol. Fisheries*. 24, 1033–1063.
- Alarcos, A.J. y Timi, J.T. (2012). Parasite communities in three sympatric flounder species (Pleuronectiformes: Paralichthyidae. *Parasitol. Res.*, 110, 2155–2166.
- Almeida, A. y Mikich, S.B. (2018). Combining plant-frugivore networks for describing the structure of neotropical communities. *Oikos*, 127, 184–196.
- Alonso-Rodríguez, R. y Ochoa, J.L. (2004). Hydrology of winter–spring “red tides” in Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *Harmful Algae*, 3, 163–171.
- Álvarez-Borrego, S. (2010). Physical, chemical, and biological oceanography of the Gulf of California. En: Bursca, R. (ed), *The Gulf of California Biodiversity and Conservation*. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona, 24–48 p.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567–593.
- Bascompte, J. y Scheffer, M. (2023). The resilience of plant-pollinator networks. *Annu. Rev. Entomol.*, 68, 363–380.
- Bellay, S., Fontes de Oliveira, E., Almeida-Neto, M. y Massato-Takemoto, R. (2020). Ectoparasites are more vulnerable to host extinction than co-occurring endoparasites: evidence from metazoan parasites of freshwater and marine fishes. *Hydrobiologia*, 847, 2873–2882
- Bommarito, C., Wahl, M., Thieltges, D.W., Pansch, C., Zacchetta, M. y Pranovi, F. (2022). Biotic and abiotic drivers affect parasite richness, prevalence and abundance in *Mytilus galloprovincialis* along the Northern Adriatic Sea. *Parasitology*, 149, 15–23.

- Bluthgen, N., Frund, J., Vázquez D.P. y Menzel, F. (2008). What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits. *Ecology*, 89, 3387–3399.
- Braicovich, P.E., Ieno, E.N., Sáez, M., Despos, J. y Timi, J.T. (2016). Assessing the role of host traits as drivers of the abundance of long-lived parasites in fish-stock assessment studies. *J. Fish Biol.*, 89, 2419–2433.
- Chai, X., Bennet, J. y Poulin, R. (2022). Decay of parasite community similarity with host phylogenetic and geographic distances among deep-sea fish (grenadiers). *Parasitology*. 149, 1737–1748.
- Cheung, W.W.L., Pitcher, T.J. y Pauly, D. (2005). A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biol. Conserv.*, 124, 97–111.
- Coleman, F.C., y William, S.L. (2002). Overexploiting marine ecosystem engineers: potential consequences for biodiversity. *Trends Ecol. Evol.*, 17, 40–44.
- Cisneros-Soberanis, F. (2018). Análisis de la dinámica de la flota pesquera sobre la población de jurel (*Seriola lalandi*) en dos comunidades en el noroeste de México. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Baja California, Ensenada, Baja California. 61 p.
- Coria-Monter, E., Monreal-Gómez, M.A., Salas de León, D.A. y Durán-Campos, E. (2018). Impact of the “Godzilla El Niño” Event of 2015–2016 on Sea-Surface Temperature and Chlorophyll-a in the Southern Gulf of California, Mexico, as Evidenced by Satellite and In Situ Data. *Pac. Sci.*, 72, 411–422.
- Dallas, T. y Cornelius, E. (2015). Co-extinction in a host-parasite network: identifying key host for network stability. *Sci. Rep.*, 5, 13185.
- Darosci, A.A B., Bruna, E.M., Motta-Junior, J.C. da Silva Ferrerira, C., Blake, J.G. Muhoz, C.B.R. (2017). Seasonality, disapore traits and the structure of plant-frugivore networks in Neotropical savanna forest. *Acta Oecol.*, 84, 15–22.

- Díaz-Uribe, J. G., Valdez-Ornelas, V. M., Danemann, G. D., Torreblanca-Ramírez, E., Castillo-López, A. y Cisneros-Mata, M. Á. (2013). Regionalización de la pesca ribereña en el noroeste de México como base práctica para su manejo. *Cienc. Pesq.*, 21, 41–54.
- Dobson, A. y Roberts, M. (1994). The population dynamics of parasitic helminth communities. *Parasitology*, 108, 97–108.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. y Martinez, N.D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 99, 12917–12922.
- García-Morales, R., Moreno, C. E. y Bello-Gutiérrez, J. (2011). Renovando las medidas para evaluar la diversidad en comunidades ecológicas: en el número de especies efectivas de murciélagos en el sureste de Tabasco, México. *Therya*, 2, 205–215.
- Gerónimo-Torres, J.C., Barraga-Vasquez, M.R. y Ríos-Rodas, L. (2022). Incorporando la distintividad taxonómica en estudios de diversidad: Anfibios del parque estatal de la sierra de Tabasco, México. *Ecosistemas*, 31, 2294.
- Gómez-Aguirre, S., Licea, S. y Gómez, S. (2004). Proliferaciones de *Pseudo-nitzschia* spp. (Bacillariophyceae) y otras especies del microplancton en la Bahía de Mazatlán, México. *Rev. Biol. Trop.*, 52, Suppl. 1.
- Gómez-Villa, H., Voltolina, D., Nieves, P. y Piña, P. (2005). Biomass production and nutrient budget in outdoor cultures of *Scenedesmus obliquus* (chlorophyceae) in artificial wastewater, under the winter and summer conditions of Mazatlán, Sinaloa, Mexico. *Life Environ.*, 121–126.
- Gómez, A. y Nichols, E. (2013). Neglected wild life: Parasitic biodiversity as a conservation target. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.*, 2, 222–227.
- Enríquez Andrade, E., Anaya-Reyna, G., Barrera-Guevara, J.C., Carvajal-Moreno, M.A., Martínez-Delgado, M.E., Vaca-Rodríguez, J. y Valdés-Casillas, C.

- (2005). "An analysis of critical areas for biodiversity conservation in the Gulf of California region". *Ocean Coast. Manag.*, 48, 31–50.
- Erismán, B., Paredes, G., Mascareñas-Osorio, I. y Aburto-Oropeza, O. (2010). Interactions between small-scale fisheries and fish spawning aggregations: A case study of the Gulf Corvina. En: *Proceedings of the world small scale fisheries congress*. Bangkok, Thailandia.
- Halffter, G. y Moreno, C. E. (2005). Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gama. En G. Halffter., J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds), *M3m: Monografías Milenio Vol. 4*. 5–8 p. S.E.A., Zaragoza, España.
- Halffter, G. y Ros, M. (2013). A strategy for measuring biodiversity. *Acta zool. Mex.*, 29, 400–411.
- Herrera, J.P., Moody, J. y Nunn, C.L. (2021). Predictions of primate-parasite coextinction. *Philos. Trans. R. Soc. B.*, 376, 20200355.
- Farrell, M., Park, A.W., Cressler, C.E., Dallas, T., Huang, S., Mideo, Nmn Morales-Castilla, I., Davies, T.J. y Stephens, P. (2021). The ghost of hosts past: impacts of host extinction on parasite specificity. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 376, 20200351.
- Janovy., J., Clopton, R.E. y Percival, T.J. (1992). The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages, *J. Parasitol.* 74, 630–640.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113, 263-375.
- Jordano, P., Vázquez, D. y Bascompte, J. (2009). Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. En: Medel, R., Aizen, M. A, Zamora, R. (Eds) *Ecología y evolución de interacciones animal-planta*. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.

- Lafferty, K.D., Dobson, A.P. y Kuris, A.M. (2006). Parasites dominate food webs links. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103, 11211–11216.
- Lavín, M.F. y Marinone, S.G. (2003). An Overview of the Physical Oceanography of the Gulf of California. En: Velasco Fuentes, O.U., Sheinbaum, J., Ochoa, J. (eds) *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics: A tribute to the scientific work of Pedro Ripa*. Springer, Dordrecht. 173–204 p.
- Lercari-Bernier, D. (2006). Manejo de los recursos del ecosistema del Norte del Golfo de California: integrando explotación y conservación. Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, B.C.S., 198 p.
- Lluch-Cota, S.E., Aragón-Noriega, E.A., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Baustista-Romero, J.J., Brusca, R.C., Cervantes-Durarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M.E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M.F., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D.B., López-Martínez, J., Marinone, S.G., Nevárez-Martínez, M.O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C.A., Schwartzlose, R.A. y Sierra-Beltrán, A.P. (2007). The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.*, 73, 1–26. The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.*, 73, 1–26.
- Lluch-Cota, S.E., Parés-Sierra, A., Magaña-Rueda, V.O., Arreguín-Sánchez, F., Bazzino, G., Herrera-Cervantes, H. y Lluch-Belda, D. (2010). Changing climate in the Gulf of California. *Prog. Oceanogr.*, 57, 114–126.
- López-Osorio, E. (2020). Patrones de diversidad espacio-temporales de aves en un paisaje variegado en la sierra norte de Oaxaca. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el

Desarrollo Integral Regional Unidad Oaxaca, Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca. 76 p.

Luque, J.L., Mouillot, D. y Poulin, R. (2004). Parasite biodiversity and its determinants in coastal marine teleost fishes of Brazil. *Parasitology*, 128, 671–682.

Luque, J.L. y Poulin, R. (2008). Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. *J. Fish Biol.*, 72, 18.

MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. (1967) *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 9–204.

MacLaurin, J. y Sterelny, K. (2008). *What is biodiversity?*, Chicago: University of Chicago Press.

Marcogliese, D.J. (2004). Parasites: small players with crucial roles in the ecological theater. *EcoHealth*, 1, 151–164.

Marcogliese, D.J. (2005). Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health?. *Int. J. Parasitol*, 35, 705–716.

Martínez Delgado, J. Vaca Rodríguez y C. Valdés Casillas. (2005). “An analysis of critical areas for biodiversity conservation in the Gulf of California region”, *Ocean and Coastal Management*, vol. 48, 31–50.

Martínez-Falcón, A. P., Martínez-Adriano, C. A. y Dáttilo, W. (2019). Redes complejas como herramientas para estudiar la diversidad de las interacciones ecológicas. En: Moreno, C. E (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México, 265-283 pp.

Morand, S. y Poulin, R. (1998). Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evol. Ecol.*, 12, 717–727.

- Mori, A.S., Isbell, F. y Seidl, R. (2018). B-Diversity, Community Assembly, and Ecosystem Functioning. *Trends Ecol. Evol.*, 20, 1–16.
- Mussick, J.A., Harbin, M., Berkeley, S.A., Burgess, G.H., Eklund, A.M., Findley, L., Gilmore, R.G., Golden, J.T., Ha, D.S., Huntsman, G.R., McGovern, J.C., Sedberry, G.R., Parker, S.J., Poss, S.G, Sala, E., Schmidt, T.W., Weeks, H. y Wright, S.G. (2000). Marine, Estuarine, and Diadromous Fish Stocks at Risk of Extinction in North America (Exclusive of Pacific Salmonids). *Fisheries*, 25, 6–30.
- Nelson, J.S. (1994). *Fishes of the world*. New York, U.S.A., J. Wiley and Sons, Inc. 600 p.
- Nelson, J.S., Grande, T.C. y Wilson, M.V. (2016). *Fishes of the World*. John Wiley & Sons. 752 p.
- Ojeda-Ruiz, M.Á., Marín-Monroy, E.A., Hinojosa-Arango, G., Flores-Irigollen, A., Cota-Nieto, J.J., Cavieses-Núñez, R.A. y Aburto-Oropeza, R.A. (2018). Development of fisheries in Bahía Magdalena-Almejas: The need to explore new policies and management paradigms. *Ocean Coast. Manag.*, 161, 1–10.
- Pauly, D., Christensen, D., Dalsgaard, J., Froese, R. y Torres, F Jr. (1988). Fishing down marine food webs. *Science*, 279, 860–863.
- Pauly, D., Christensen, V., Guenette, S. y Pitcher, T.J. (2002). Towards sustainability in world fisheries. *Nature*, 418, 689–695.
- Pérez-Ponce de León. (2020). Los parásitos en el estudio de la biodiversidad: ¿héroes o villanos?. Sociedad Científica Mexicana de Ecología. Disponible en línea en: <https://scme.mx/los-parasitos-en-el-estudio-de-la-biodiversidad-heroes-o-villanos/>. Fecha de consulta: 11/05/2024.
- Porraz-Álvarez, O.L. (2006). Diversidad de helmintos (Platyhelminthes: Monogenea) de algunas especies de peces marinos de Veracruz y de agua dulce de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura en Biología. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería Área Académica de Biología. Hidalgo, Estado de México.

- Poulin, R. (1995)- Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecol. Monogr.* 65, 283–302
- Poulin, R. y Rohde, K. (1997). Comparing the richness of metazoan communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Ecology*, 110, 278–283.
- Poulin, R. y Morand, S. (2004). *Parasite biodiversity*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC
- Poulin, R., Guilhaumon, F., Randhawa, H.S., Luque, J.L. y Mouillot, D. (2011). Identifying hotspots of parasite diversity from species–area relationships: host phylogeny versus host ecology. *Oikos*, 120, 740–747
- Pulido-Flores, G. (1997). Estudio taxonómico de los platelmintos parásitos de algunos carángidos (Osteichthyes: Carangidae) de la bahía de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rohde, K. (Ed.). (2005). *Marine parasitology*. Csiro publishing.
- Round, F.E. (1967). The phytoplankton of the Gulf of California. Part I. Its composition, distribution and contribution to the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1, 76–97.
- Sanchez-Cabeza, J.A., Herrera-Becerril, C. A., Carballo, J.L. Yañez, B., Álvarez-Sánchez, L.F., Cardoso-Mohedano, J.G. y Ruiz-Fernández, A.C. (2022). Rapid surface water warming and impact of the recent (2013–2016) temperature anomaly in shallow coastal waters at the eastern entrance of the Gulf of California. *Prog. Oceanogr*, 202, 102746.
- Sasal, P., Morand, S. y Guegan, J. F. (1997). Determinants of species of parasite richness in Mediterranean marine fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 149, 61–71.
- Sieben, A.J., Mihaljevic, J.R. y Shoemaker, L.G. (2022). Quantifying mechanisms of coexistence in disease ecology. *Ecology*, 103, e3819.
- Strona, G. (2015). Past, present and future of host–parasite co-extinctions. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.*, 4, 431–441.
- Strona, G. y Veech, J.A. (2015). A new measure of ecological network structure based on node overlap and segregation. *Methods Ecol. Evol.*, 6, 907–915.

- Toumisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*. 164, 853–860.
- Tylianakis, J.M., Laliberté, E., Nielsen, A. y Bascompte, J. (2010). Conservation of species interaction networks. *Biol. Conserv.*, 143, 2270–2279.
- Ulanowicz, R.E. (2001). Information theory in ecology. *Comput. Chem.*, 25, 293–399.
- Violante-González, J., Gallegos-Navarro, Y., Monks, S., García-Ibáñez, S., Rojas-Herrera, A. A., Pulido-Flores, G., Villerías-Salinas, S. y Larume-Morán, E. (2016). Parasites of Green Jack *Caranx caballus* (Pisces: Carangidae) in three locations from Pacific coast of Mexico, and their utility as biological tags. *Rev. Mex. Biodivers*, 87, 1015-1022.
- Whittington I. D. (2005). Helminth parasites III: Monogenea Monopisthocotylea (ectoparasitic flukes). En: Rohde K. (Ed.). *Marine Parasitology*. Csiro Publishing, Oxford, Collingwood, Australia, 63–72.
- Yan, H.F., Kyne, P.M., Jabado, R.W., Leeney, R.H., Davidson, L.N.K., Derrick, D.H., Finucci, B., Freckleton, R.P., Fordham, S.V., y Dulvy, N.K. (2021). Overfishing and habitat loss drive the range of iconic marine fishes to near extinction. *Sci. Adv.*, 7, eabb6026.

CAPÍTULO 2

Similitud de las comunidades de parásitos de
diez especies de carángidos simpátricos

RESUMEN

La filogenia de los hospederos y la convergencia ecológica son dos factores que influyen en la estructura de las comunidades de parásitos. Los objetivos de este estudio fueron determinar la diversidad de parásitos metazoarios de 10 especies de peces simpátricos de la familia Carangidae del sureste del Golfo de California y analizar su similitud a nivel de infracomunidad y comunidad componente. Esto con el fin de determinar si las especies de hospederos, especialmente con características ecológicas similares, presentan ensamblajes similares de parásitos. En total, se examinaron 874 individuos de las 10 especies de peces y se identificaron 40 especies de parásitos. La comunidad de parásitos estaba compuesta por 21 especies de parásitos en *Caranx caninus*, 20 en *C. caballus*, 11 en *C. vinctus*, cinco en *Chloroscombrus orqueta*, cuatro en *Carangoides otrynter*, siete en *Hemicaranx leucurus*, ocho en *Selene brevoortii*, 14 en *S. peruviana* y 11 en *Trachinotus rhodopus*. Las comunidades de parásitos metazoarios en *C. vinctus*, *Ch. orqueta*, *H. leucurus* y *S. brevoortii* se registran en este estudio por primera vez. Las comunidades de parásitos de las otras seis especies de carángidos han sido registradas previamente en otras regiones distintas al Golfo de California. Todas las especies de peces fueron significativamente diferentes en cuanto a la diversidad de sus infracomunidades de parásitos. Esto posiblemente se debe a diferentes patrones de uso de hábitat entre las especies de peces y a la diferencia de especificidad de hospedero de los parásitos. Sin embargo, cuando el análisis se restringió a especies de parásitos comunes, algunos peces presentaron infracomunidades de parásitos similares, particularmente los del género *Selene*, así como *C. caballus* y *C. vinctus*. Las comunidades componentes de las especies del género *Selene* fueron altamente similares (>65%), pero las tres especies del género *Caranx* no lo fueron. Este resultado apoya la hipótesis de que las especies de peces congéneres con filtros ecológicos similares albergan comunidades de parásitos muy parecidas. Sin embargo, la diferencia observada entre *C. caninus* y *C. caballus* sugiere que estas especies, a pesar de estar evolutiva y ecológicamente relacionadas, poseen características fisiológicas o inmunológicas diferentes (filtros de compatibilidad) que pueden resultar en comunidades de parásitos diferentes.

Palabras clave: Carangidae, Diversidad, Pacífico, Golfo de California, Parásitos metazoarios.

ABSTRACT

Host phylogeny and ecological convergence are two factors thought to influence the structure of parasite communities. The aims of this study were to determine the diversity of metazoan parasites of 10 sympatric fish species of the family Carangidae from the southeastern Gulf of California, and to analyze their similarity at infracommunity and component community levels, in order to determine if the host species, particularly those congeneric with similar ecological characteristics, exhibit similar assemblages of parasites. In total, 874 fish specimens were examined and 40 parasite species were identified. The component community was composed by 21 parasite species in *Caranx caninus*, 20 in *C. caballus*, 11 in *C. vinctus*, five in *Chloroscombrus orqueta*, four in *Carangoides otrynter*, seven in *Hemicaranx leucurus*, eight in *Selene brevoortii*, 14 in *S. peruviana*, and 11 in *Trachinotus rhodopus*. The metazoan parasite communities of *C. vinctus*, *Ch. orqueta*, *H. leucurus*, and *S. brevoortii* are reported here for the first time. The parasite communities of the remaining six carangid species have been reported from regions other than the Gulf of California. All fish species differed significantly regarding the diversity of their parasite infracommunities. This possibly is due to different patterns of habitat use among fish species, and because of the differential host specificity among parasite taxa. Nonetheless, when the analysis was restricted to common parasite species, some fish showed similar parasite infracommunities, particularly congeners of the genus *Selene* as well as *C. caballus* and *C. vinctus*. The component communities of species of *Selene* were highly similar (>65%), but the three species of *Caranx* were not. This result supports the hypothesis that congeneric fish species with similar ecological filters harbor similar parasite communities. However, the difference observed between *C. caninus* and *C. caballus* suggests that these species, despite being evolutionary and ecologically related, have different physiological or immunological characteristics (compatibility filters) that may result in different parasite communities.

Keywords: Carangidae, Diversity, Pacific, Gulf of California, Metazoan parasites.

INTRODUCCIÓN

Los parásitos son ubicuos en las comunidades biológicas y desempeñan roles importantes en el funcionamiento del ecosistema (Marcogliese, 2004; Dobson et al., 2008; Hoberg et al., 2013). La filogenia de los hospederos y la convergencia ecológica son dos factores que influyen en la estructuración de las comunidades de parásitos (Janovy et al., 1992). Los hospederos que están relacionados filogenéticamente podrían albergar ensamblajes similares de parásitos que adquirieron a través de eventos evolutivos como la co-especiación o el cambio de hospedero. Además, dicha similitud puede ser impulsada por especies de parásitos comunes o generalistas encontrados por hospederos que viven en simpatría. En peces marinos, se espera que los hospederos filogenéticamente cercanos, que viven en simpatría con potencial de acceder al mismo “pool” de parásitos locales, muestren una similitud alta en la estructura y composición de sus comunidades de parásitos (da Silva et al., 2022). A pesar de la evidencia de que la filogenia del hospedero tiene poca influencia en la diversidad y estructura de las comunidades de parásitos (Carrassón et al., 2019; Lablack et al., 2022), se pueden observar comunidades de parásitos homogéneas entre especies de peces con filtros ecológicos similares (por ejemplo, tamaño, hábitat, nivel trófico e intervalo de profundidad) (Alarcos y Timi, 2012).

Carangidae (jureles, pampanos y palometas) es una familia de peces ecológica y económicamente importante, distribuida principalmente en aguas marinas tropicales y subtropicales, pero también en regiones templadas y en aguas salobres. Esta familia de peces es altamente diversa en cuanto a especies, nicho ecológico, forma y tamaño corporal (Jaafar et al., 2012; Reed et al., 2002). La familia Carangidae se divide en cuatro tribus o subfamilias (Carangini, Naucrati, Trachinotini y Scomberoidini); sin embargo, sus relaciones filogenéticas no están completamente claras (Reed et al., 2002). Estos peces, se caracterizan por ser muy abundantes en aguas costeras formando cardúmenes y alimentándose principalmente de invertebrados bentónicos y de peces pequeños (Blader y Cyrus, 1983; Velasco-

Reyes et al., 2022). Estos hábitos favorecen la adquisición tanto de parásitos transmitidos tróficamente (endoparásitos) como de parásitos que no se transmiten por la vía trófica (ectoparásitos).

Algunos estudios han demostrado que los carángidos pueden albergar comunidades ricas en parásitos metazoarios (por ejemplo, Takemoto et al., 1996; Braicovich et al., 2012; Hermida et al., 2016; Montoya-Mendoza et al., 2017). De las 152 especies de carángidos actualmente conocidas, 34 se distribuyen en las costas del Pacífico mexicano (Robertson et al., 2023). De estas, nueve especies (*C. caballus*, *C. caninus*, *C. sexfaciatus*, *Decapterus muroadsi*, *Oligoplites altus*, *O. saurus*, *O. altus*, *O. refulgens*, *Selar crumenophthalmus* y *Trachinotus rhodopus*) de la costa sur del Pacífico mexicano han sido estudiadas en términos de la estructura y composición de sus comunidades de parásitos metazoarios y se ha documentado que en estas especies pueden haber de nueve hasta 35 especies de parásitos (Violante-González et al., 2016; Santos-Bustos et al., 2018; Gallegos-Navarro et al., 2019; Violante-González et al., 2019; Violante-González et al., 2020; Martínez-Flores et al., 2023). Así, desde una perspectiva parasitológica, los carángidos representan modelos de hospederos útiles para probar hipótesis ecológicas y evolutivas.

Actualmente, no se ha realizado ningún estudio sobre las comunidades de parásitos en peces carángidos en el norte del Pacífico mexicano, el cual incluye el Golfo de California. Este golfo presenta una gran variedad de hábitats y procesos oceanográficos que lo convierten en un ecosistema marino megadiverso y una importante área de endemismo (Lluch-Cota et al., 2007; Morzaria-Luna et al., 2018). Además, esta región es considerada una de las zonas más importante en términos pesqueros ya que contribuye aproximadamente con la mitad del total de la producción pesquera en México. En su región sureste, aunque los carángidos no se encuentran entre las especies objetivo para la pesca, son altamente abundantes y comunes en los desembarques de las flotas pesqueras artesanales (Ramírez-Rodríguez et al., 2014).

En este capítulo se describen las comunidades de parásitos de 10 especies de carángidos simpátricos del sureste del Golfo de California: *Carangoides otrynter*, *Caranx vinctus*, *C. caballus*, *C. caninus*, *Chloroscombrus orqueta*, *Hemicaranx leucurus*, *O. refulgens*, *Selene brevoortii*, *Selene peruviana*, y *T. rhodopus*. Estas especies habitan la zona pelágica costera y tienen niveles tróficos similares (son carnívoros y consumidores terciarios). Sin embargo, también se pueden observar algunas diferencias biológicas y ecológicas entre ellos, por ejemplo, *C. caballus* y *C. caninus* alcanzan longitudes corporales de hasta 100 cm y un intervalo de profundidad de hasta 100 m, mientras que *H. leucurus* alcanza 50 cm de longitud corporal y 30 m de profundidad. Por lo tanto, la hipótesis es que las especies de peces congéneres, con características ecológicas similares, muestran ensambles de parásitos similares. Para probar esa hipótesis se plantearon los siguientes objetivos: a) determinar la diversidad de parásitos metazoarios de las 10 especies de carángidos mencionados anteriormente y b) analizar la similitud de sus comunidades de parásitos a nivel infracomunidad y comunidad componente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de peces y parásitos

Se recolectaron un total de 874 peces pertenecientes a 10 especies de carángidos (Tabla 1) de la pesquería artesanal que opera frente a Mazatlán, en el sureste del Golfo de California (23°14'29" N; 106°24'35" O), entre febrero de 2021 y mayo de 2022. Los peces se obtuvieron en diferentes meses y estaciones a lo largo del año para representar la fauna parasitaria (Tabla 2).

Tabla 1. Tamaño de muestra (n) y características ecológicas y morfológicas de 10 especies de peces Carangidae recolectados en el sureste del Golfo de California.

.	<i>C. caninus</i>	<i>C. caballus</i>	<i>C. vinctus</i>	<i>Ca. Otrynther</i>	<i>Ch. orqueta</i>	<i>H. leucurus</i>	<i>O. refulgens</i>	<i>S. brevortii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>T. rhodopus</i>
n	244	129	79	64	40	32	31	57	111	87
Longitud total media observada (cm)	28.34±5.03	31.89±3.81	29.16±2.68	24.4±4.08	22.54±1.67	25.91±2.72	23.9±2.32	23.47±4.27	25.26±3.18	27.55±4.67
Nivel trófico	3.9	4.1	3.3	4.4	2.5	3.8	4.2	3.8	4.3	4
Intervalo de profundidad (m)	100	100	50	100	53	30	30	50	50	30
Longitud máxima registrada (cm)	100	100	37	60	30	49.5	28.2	42	85	61
Tipo de ambiente	Pelágico	Pelágico	Pelágico	Bento - pelágico	Bento - pelágico	Pelágico	Demersal	Pelágico	Pelágico	Bento - pelágico
Hábitat	Cost	Cost	Cost	Coste	Coste	Coste	Cost	Coste	Coste	Coste

	ero	ero-Oceánico	ero-Oceánico	ro-Oceánico	ro	ro	ero-Oceánico	ro	ro	ro-Oceánico
Salinidad del agua	Agua dulce, salobre, Marina	Agua dulce, salobre, Marina	Salobre, Marina	Salobre, Marina	Salobre, Marina	Marina	Salobre, Marina	Agua dulce, salobre, Marina	Agua dulce, salobre, Marina	Salobre, Marina
Forma del cuerpo	Moderada	Moderada	Moderada	Comprimida	Comprimida	Comprimida	Comprimida	Comprimida	Comprimida	Comprimida

Los hospederos recién capturados fueron transportados al Laboratorio de Parasitología Marina del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Mazatlán, para su examen parasitológico inmediato. Para la búsqueda de ectoparásitos se realizó un frotis de mucus de la piel y se disectaron las branquias de cada pez. El mucus y las branquias se observaron bajo el estereoscopio para aislar los ectoparásitos, los cuales se fijaron en formalina al 4% y conservaron en etanol al 70%. Posteriormente, los ectoparásitos se colocaron individualmente en portaobjetos para proceder con su identificación. Los monogéneos fueron procesados mediante la técnica de tinción tricrómica de Gomori siguiendo los métodos de Salgado-Maldonado (2009). Estos fueron gradualmente deshidratados en una serie de alcoholes, aclarados con salicilato de metilo y montados en bálsamo de Canadá. Los copépodos parásitos se aclararon con ácido láctico.

Tabla 2. *Tamaño de muestra (n), longitud total promedio (LT, cm) y desviación estándar (±) para cada especie de pez carángido en diferentes meses de muestreo.*

		C. cani nus	C. caba llus	C. vinct us	Ca. otryn ter	Ch. orqu eta	H. leucu rus	O. reful gens	S. brev oortii	S. peru vian a	T. rhod opus
Feb - mar	n	34	23								16
	L T	30.9± 3.99	31.78 ±3.99								35.31 ±1.77
May -jun	n	20	20	21	15	20		9	16	21	11
	L T	28.42 ±3.90	32.63 ±4.59	29±2. 88	23.8± 3.32	22±4. 69		27.61 ±1.89	26.06 ±2.04	25.24 ±4.09	25.68 ±4.97
Ago -sep	n	93	15	9			10	11	27	35	14
	L T	25.19 ±4.90	27.24 ±4.21	27.78 ±4.01			26.96 ±2.90 3	29.44 ±3.47	25.44 ±4.25	23.31 ±4.02	26.5± 2.65
Nov -dic	n	51	29	10	15		7		14	18	21
	L T	28.77 ±4.9	30.72 ±4.02	31.45 ±3.02	26.84 ±4.73		23.25 ±0.73		25.83 ±4.97	22.98 ±3.36	26.8± 2.70
Feb - mar 202 2	n	26	22	20	19		15	11		19	14
	L T	32.02 ±6.88	32.59 ±2.82	28.66 ±1.75	25.67 ±3.80		27.36 ±2.25	28.92 ±1.70		20±2. 43	28.57 ±2.57
May -jun 202 2	n	20	20	19	15	20				18	11
	L T	30.15 ±3.99	31.22 ±4.17	26.92 ±1.74	21.86 ±1.15	22.27 ±1.56				26.54 ±3.62	26.15 ±2.08

Para identificar a las especies de endoparásitos, se disectaron y separaron los órganos de cada pez, posteriormente se colocaron entre dos vidrios de 5 mm de grosor y se aplastaron utilizando la técnica de “Squash”, la muestra se observó bajo la luz del estereomicroscopio con el fin de encontrar a los endoparásitos. Los trematodos se aislaron colocándolos en un portaobjetos y agregando una gota de formalina 4% y comprimiéndolos por aplanamiento ligero con un cubreobjetos, una vez aplanados se fijaron en formalina al 4% y preservaron en etanol al 70%. Los nematodos se colocaron en microtubos con alcohol al 96% directamente. Los acantocéfalos se colocaron en microtubos con agua destilada con el fin de que

expulsaran su probóscide, se refrigeraron a una temperatura de 4°C por 24 horas y posteriormente se transfirieron a alcohol al 96% para su fijación.

Los trematodos y acantocéfalos fueron teñidos con la tinción tricrómica de Gomori según Salgado-Maldonado (2009), como se describió anteriormente. Los nemátodos se aclararon con ácido láctico para observar sus estructuras internas. Las observaciones se realizaron utilizando un microscopio compuesto. Todos los parásitos fueron cuantificados. La identificación de los parásitos se basó en literatura especializada, incluyendo descripciones morfológicas de especies.

Descriptores poblacionales y comunitarios

Se calcularon la prevalencia y la intensidad promedio de cada especie de parásito en cada especie de pez según Bush et al. (1997). La prevalencia es el porcentaje de peces de una especie en particular infectados con uno o más individuos de una especie de parásito y se expresa de la siguiente manera:

$$Prevalencia = \frac{No. \text{ de peces infectados}}{No. \text{ de peces analizados}} \times 100$$

La intensidad promedio es el número total de individuos de una especie de parásito dividido por el número de peces infectados con esa especie de parásito y se expresa de la siguiente manera:

$$Intensidad \text{ media} = \frac{No. \text{ total de parásitos de una especie}}{No. \text{ total de hospederos infectados}}$$

Se consideraron como especies de parásitos comunes a aquellas que se encontraron en al menos dos especies de peces, con prevalencia >10% en al menos una de ellas. Las comunidades de parásitos se analizaron a dos niveles: infracomunidad y componente. Se le considera como infracomunidad a todos los individuos de todas las especies de parásitos infectando a un solo individuo hospedero (Bush et al., 1997). Mientras que una comunidad componente se define como todos los individuos de todas las especies de parásitos encontradas en una población de hospederos en un tiempo determinado (Bush et al., 1997).

Las infracomunidades fueron descritas en términos de riqueza de especies (S) y el índice de diversidad de Brillouin (HB) (Magurran, 1988). La riqueza de especies es el número total de especies de parásitos en cada individuo de una especie de pez,

es un tipo de medida de la diversidad alfa y tiene únicamente en consideración el número de especies y no la abundancia de cada una. La diversidad de Brillouin mide la diversidad de una comunidad censada completamente y su fórmula se expresa de la siguiente manera:

$$H = \frac{1}{N} \log \left(\frac{N!}{n_1! n_2! \dots n_s!} \right)$$

Donde:

N: Número total de individuos

N₁, n₂ ..., n_s: Número de individuos de cada especie

N!: Factorial de N

Para detectar diferencias significativas en la diversidad entre especies de peces, se compararon los valores de *S* y *HB* mediante pruebas de Kruskal-Wallis y comparaciones pareadas de Dunn, con la corrección de P de Bonferroni. Estas comparaciones se hicieron en el software R (R Core Team, 2023) utilizando el paquete FSA (Ogle et al., 2023). Se consideró un valor de $p < 0.05$ como estadísticamente significativo.

A nivel de comunidad componente, se utilizó el estimador de cobertura de la muestra ($\hat{C}_m$), que varía entre 0% y 100%, para evaluar la completitud de la muestra para cada especie de pez (Chao et al., 2012). Este método calcula la proporción de cada especie en una muestra con relación al número total de individuos (López-Mejía et al., 2017).

Las comunidades componentes fueron descritas por los números de Hill qD del orden $q = 0$ y $q = 1$ (Jost, 2006; Chao et al., 2014). La diversidad del orden $q = 0$ se refiere a la riqueza de especies, la cual toma en cuenta el número total de especies en un determinado sitio, área o región. Es un tipo de medida de la diversidad alfa, considera únicamente el número de especies, no su abundancia. Este tipo de diversidad se expresa matemáticamente de esta manera:

$${}^0D = S$$

La diversidad del orden $q = 1$ estima el número efectivo de especies ponderando a cada especie por su frecuencia en la muestra sin favorecer ni a las especies raras ni a las comunes (Moreno et al., 2011), por medio de la obtención del exponencial del índice de entropía de Shannon-Wiener. Cuando se calcula el exponencial de este estimador, se obtiene una buena medida de diversidad estimada, recomendable porque no tiene sesgo cuando en la muestra se han registrado por lo menos la mitad de las especies de la comunidad (Beck y Schwanghart, 2010). Este estimador se expresa de la siguiente manera:

$$1D = \exp \left(- \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \right)$$

Dónde:

$1D$ = Es el orden de la diversidad (basado en el índice de Shannon)

S = es el número total de especies en la comunidad

P_i = es la proporción de individuos de la i -ésima especie en la comunidad

$\ln$ = es el logaritmo natural

Dada la ausencia de réplicas en las comunidades componentes, no fue posible realizar comparaciones a través de una prueba estadística. No obstante, los números de Hill fueron comparados por medio de curvas de rarefacción y extrapolación de especies utilizando intervalos de confianza del 95% entre especies de peces con al menos un 90% de completitud de la muestra. Estos intervalos de confianza se obtuvieron mediante el método de Bootstrap basado en 200 repeticiones. Las diferencias se consideraron significativas cuando los intervalos de confianza al 95% no se superponían (Chao et al., 2014). Estos análisis se realizaron en con el paquete iNext de R (Jost, 2006; Chao et al., 2014).

Análisis de similitud

Se realizó un modelado de distancias lineales (rutina DISTLM) utilizando las similitudes de Bray-Curtis como medidas de distancia para determinar que variable es la que explica mejor la variación entre las comunidades de parásitos de peces. Se utilizó el procedimiento BEST como principio de selección basado en el criterio de información de Akaike para muestras finitas (AICc). Se incluyeron ocho características de los peces como variables predictoras (Tabla 1): longitud total observada, nivel trófico, intervalo de profundidad, longitud máxima registrada para cada especie de pez, tipo de ambiente, tipo de hábitat, salinidad del agua y forma del cuerpo. También se realizaron pruebas marginales para cada variable utilizando la rutina DISTLM. La significancia estadística se probó con base a 9999 permutaciones y un nivel alfa de 0.05.

Todos los análisis multivariados se realizaron en PERMANOVA+ para PRIMER 7 (Anderson et al., 2008).

RESULTADOS

Resultados generales

En total se identificaron 40 especies/taxones de parásitos metazoarios de las 10 especies de peces carángidos: 10 monogéneos, 11 digéneos, un acantocéfalo, dos nemátodos, 14 copépodos y dos isópodos (Tabla 3). Observamos un total de 110 asociaciones entre los hospederos y los parásitos; en 93 casos se presentaron valores de prevalencia por debajo del 10% y en 80 casos la intensidad media estuvo por debajo de 5 parásitos por pez infectado (Tabla 3). Tres monogéneos (*Allopyrgraphorus caballeroi*, *Pseudomazocraes selene* y *Hargicola oligoplites*), un digéneo (*Bucephalus margaritae*) y cuatro copépodos (*Caligus confusus*, *Caligus isonyx*, *Lernanthropus giganteus* y *Lernaeenicus longiventris*) se consideraron comunes ya que se encontraron en al menos en dos especies de peces, con una prevalencia $\geq 10\%$ en al menos una de ellas. *Pseudomazocraes selene* fue el único parásito encontrado en todas las especies de peces, alcanzando una prevalencia del 74% en *S. brevoortii*, seguido por el copépodo *L. giganteus*, que se encontró en ocho especies de peces.

Tabla 3. Prevalencia (P) e intensidad media (MI) de los parásitos metazoarios en 10 especies de peces carángidos en el sureste del Golfo de California. El tamaño de muestra (n) y la longitud total (LT, promedio $\pm$ SD) se presenta para cada especie de pez.

		Especies de peces									
		Ccan	Ccab	Trho	Cotr	Oref	Corq	Cvin	Sbre	Sper	Hleu
	n	244	129	87	64	31	40	79	57	111	32
	LT (cm)	28.34 ± 5.03	31.89 ± 3.81	27.55 ± 4.67	24.4 ± 4.08	23.9 ± 2.32	22.54 ± 1.67	29.16 ± 2.68	23.47 ± 4.27	25.26 ± 3.18	25.91 ± 2.72
Especies de parásitos											
Monogenea											
<i>Allopyrgraphorus caballeroi</i>	P (%)	12.7	4.8	1.1				2.5			
	MI	6.7	3	1				5.5			

<i>Amphipolyco tyle chloroscomb rus</i>	P (%))						53.8				
	M I						6.3				
<i>Hargicola oligoplites</i>	P (%))					6.5					34.4
	M I					1					17.7
<i>Heteromicro cotyla carangis</i>	P (%))	4.1	4								
	M I	18.5	1.2								
<i>Neobeneden ia melleni</i>	P (%))	5.7									
	M I	11.4									
<i>Polymicrocot yle manteri</i>	P (%))	59.8									
	M I	27.4									
<i>Pseudaxine trachuri</i>	P (%))							49.4			
	M I							9.5			
<i>Pseudobicot ylophora lopezochoter enai</i>	P (%))			26.4							
	M I			11.8							
<i>Pseudomaz ocraes selene</i>	P (%))	11.1	16.1	19.8	56.2	22.6	28.2	41	74.5	43	34.4
	M I	5.5	2.9	8.2	6.8	3.2	14	9.4	10.7	7.2	6.9
<i>Pyragraphor us hollisae</i>	P (%))	41	0.8				5.1	3.8	1.8	2.8	
	M I	7.6	2				20	9.3	1	1.3	
Digenea											
<i>Bucephalus margaritae</i>	P (%))	4.1	4	3.4				3.8			6.2

	M I	127	89.2	2.3				1.6			1.5
<i>Dactylostomum winteri</i>	P (%)		1.6								
	M I		4								
<i>Didymozoid larvae</i>	P (%)	0.8	0.8							1.9	
	M I	1.5	1							1	
<i>Ectenurus carangis</i>	P (%)		1.6								
	M I		1.5								
<i>Ectenurus virgula</i>	P (%)	0.4		2.3				1.3			
	M I	1		4.5				1			
<i>Lecithochirium microstomum</i>	P (%)								1.8	1.9	
	M I								1	1	
<i>Manteria brachyderus</i>	P (%)					3.2					
	M I					1					
<i>Phyllodistomum carangis</i>	P (%)	0.4									
	M I	1									
<i>Pseudopecoeloides carangis</i>	P (%)	1.6	0.8					1.3	3.6	2.8	
	M I	2.2	1					1	1	2	
<i>Stephanostomum carangis</i>	P (%)	0.4	4								
	M I	1	1.2								
<i>Stephanostomum megacephal</i>	P (%)					3.2					

um	)										
	M I					1					
Nematoda											
<i>Anisakis</i> sp.	P (%)	2.9	7.9	1.1	1.6	3.2			1.8	1.9	3.1
	M I	1.2	1.6	1	1	5			1	2.8	1
<i>Procamallanus</i> sp.	P (%)	0.8	3.2			3.2				2.8	
	M I	1.5	1			3				1	
Acantocephala	P (%)										
<i>Radionorynchus</i> sp.	M I			32.2							
				12.2							
Copepoda											
<i>Acanthocolax exilipes</i>	P (%)		2.4	9.2						1.9	
	M I		1	1						1	
<i>Caligus asperimanus</i>	P (%)							15.2			
	M I							1.8			
<i>Caligus chorinemi</i>	P (%)	5.3									
	M I	3.8									
<i>Caligus confusus</i>	P (%)	35.7	1.6								3.1
	M I	26	1.5								1
<i>Caligus isonyx</i>	P (%)			8	23.4					2.8	
	M I			1.8	1.2					1	
<i>Caligus latigenitalis</i>	P (%)									8.4	

	M I									1.1	
<i>Caligus mutabilis</i>	P (%)		0.8								
	M I		1								
<i>Caligus robustus</i>	P (%)	4.5	9.5	1.1						2.8	
	M I	1.1	1.5	1						1	
<i>Caligus selenecola</i>	P (%)								20		
	M I								1.2		
<i>Lepeophtheirus bifurcatus</i>	P (%)					3.2					
	M I					5					
<i>Lepeophtheirus mondacola</i>	P (%)					16.1					
	M I					1.8					
<i>Lernaeenicus longiventris</i>	P (%)	16	1.6								
	M I	2.7	2								
<i>Lernanthropus giganteus</i>	P (%)	0.4	10.3	1.1	6.2	6.5	33.3	22.8			3.1
	M I	7	1.3	1	6	9	3	2.8			1
<i>Lernanthropus ilishae</i>	P (%)								3.6	8.4	
	M I								1	1.8	
Isopoda											
<i>Gnathia</i> sp.	P (%)	0.8	0.8					1.3	1.8	1.9	
	M I	1	1					3	25	4	
<i>Rocinela signata</i>	P (	7.4	3.2				3.8	7.6		2.8	3.1

	%)										
	M I	1.9	2.5				2	5		1.3	1

Nota: Ccan = *Caranx caninus*, Ccab = *Caranx caballus*, Trho = *Trachinotus rhodopus*, Cotr = *Carangoides otrynter*, Oref = *Oligoplites refulgens*, Corq = *Chloroscombrus orqueta*, Cvin = *Caranx vinctus*, Sbre = *Selene brevoortii*, Sper = *Selene peruviana*, Hleu = *Hemicaranx leucurus*.

En general, se observaron las infracomunidades con los valores más altos de S (3.3) y HB (0.88) en *O. refulgens*. Por el contrario, los valores más bajos de S (2.07) y HB (0.35) se observaron en *Ca. otrynter* (Tabla 4). Sin embargo, las pruebas de Kruskal-Wallis seguidas por las comparaciones pareadas de Dunn con corrección de Bonferroni indicaron que estas diferencias no fueron significativas ($p_{\text{Bonf.Corr}} > 0.005$).

Tabla 4. Valores promedio de la riqueza de especies (S) e índice de diversidad de Brillouin (HB) de las infracomunidades de parásitos metazoarios de 10 especies de carángidos.

Especie de pez	S	HB
<i>C. caninus</i>	2.86±1.12	0.50±0.25
<i>C. caballus</i>	2.5±0.62	0.44±0.19
<i>C. vinctus</i>	2.30±0.52	0.46±0.18
<i>Ca. Otrynter</i>	2.07±0.26	0.35±0.15
<i>Ch. orqueta</i>	2.16±0.51	0.44±0.25
<i>H. leucurus</i>	2.2±0.42	0.40±0.12
<i>O. refulgens</i>	3.33±0.57	0.88±0.03
<i>S. brevoortii</i>	2.25±0.62	0.35±0.13
<i>S. peruviana</i>	2.4±1.21	0.37±0.24
<i>T. rhodopus</i>	2.23±0.42	0.37±0.16

A nivel de comunidad componente la completitud del muestreo fue >90% para cada especie de pez, excepto para *O. refulgens* (76%) y *H. leucurus* (85%) (Tabla 5). Las comunidades componentes para cada especie de pez estuvieron compuestas por 21 especies de parásitos en *C. caninus*, 20 en *C. caballus*, 14 en *S. peruviana*, 11 en *C. vinctus*, 11 en *T. rhodopus*, ocho en *S. brevoortii*, siete en *H. leucurus*, cinco en *Ch. orqueta* y cuatro en *Ca. otrynter*. Según los números de Hill ($q = 0$ y $q = 1$),

la diversidad de parásitos fue significativamente mayor en *C. caninus* y *C. caballus* que en *S. brevoortii*, *Ch. orqueta* y *Ca. otrynter* (Figura 5, Tabla 5).

Tabla 5. Valores de diversidad de los números de Hill y porcentaje del estimador de la completitud del muestreo para cada especie de pez carángido.

	<i>C. caninus</i>	<i>C. caballus</i>	<i>C. vinctus</i>	<i>Ca. otrynter</i>	<i>Ch. orqueta</i>	<i>H. leucurus</i>	<i>O. refulgens</i>	<i>S. brevoortii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>T. rhodopus</i>
Complejidad de la muestra (%)	99	95	97	100	100	85	76	93	93	95
q0	21 (±4.3)	20 (±4.5)	11 (±8.23)	4 (±1)	5 (±1)	7 (±5.7)	9 (±9)	8 (±5.2)	14 (±5.2)	11 (±8.5)
q1	9 (±0.8)	12.5 (±2.3)	5.8 (±1.1)	2.4 (±0.4)	3.8 (±0.6)	4 (±2.5)	6.5(±3.7)	2.91 (±0.7)	5.8 (±1.5)	6.1 (±1.3)

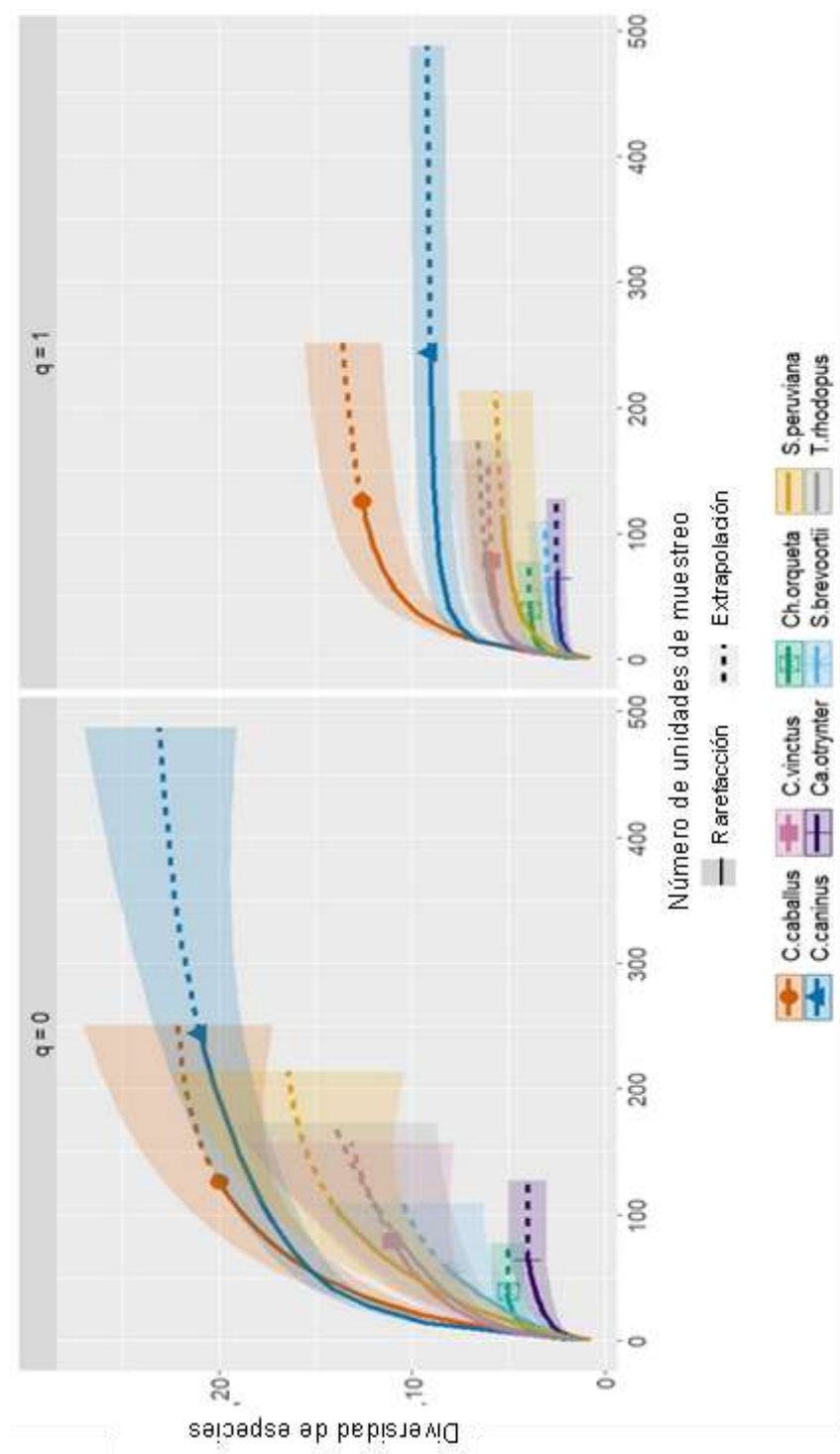


Figura 5. Curvas de diversidad de especies del orden $q=1$ y $q=2$. Los bordes sombreados indican los intervalos de confianza al 95% generados a partir de la abundancia de los parásitos.

Análisis de similitud

A nivel de infracomunidad, cuando se incluyeron todos los parásitos, excepto aquellos con prevalencia <5%, el nMDS bidimensional con un nivel de estrés de 0.17 mostró que las infracomunidades de parásitos se agruparon de acuerdo con su especie de pez hospedero (Figura 6), lo cual también se observó en el nMDS tridimensional (Figura 7).

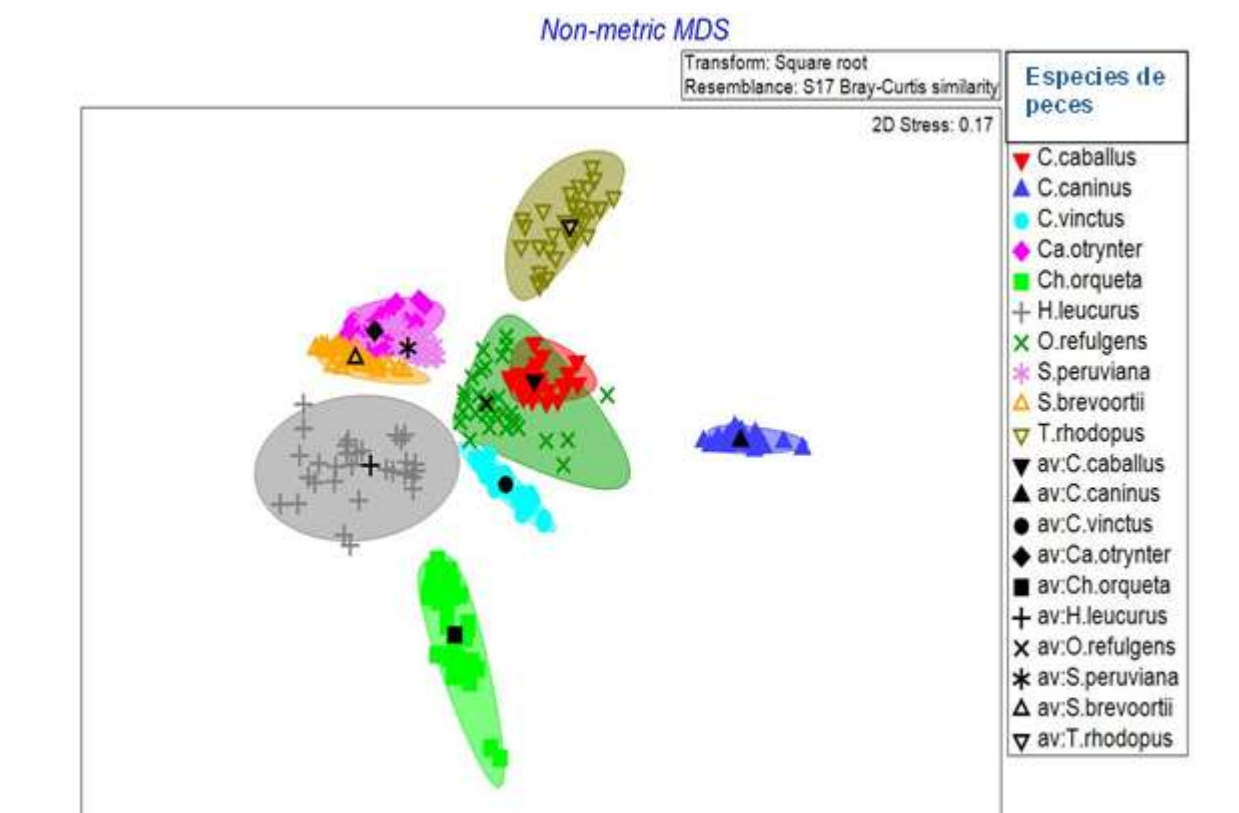


Figura 6. Gráfico nMDS bidimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de parásitos metazoos en 10 especies de peces carángidos, basado en la similitud de Bray-Curtis de datos transformados mediante raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en procesos aleatorios con reemplazo de muestras del conjunto de datos original. Av = promedio bootstrap de las infracomunidades.

Se observó una clara separación entre las tres especies del género *Caranx*, así como una aparente sobreposición entre las dos especies del género *Selene* y *Ca. otrynter*. Las pruebas PERMANOVA en todas las especies de parásitos mostraron un efecto significativo de la longitud total del pez en las variables de respuesta y una interacción entre la longitud del pez y la especie de carángido (Tabla 6).

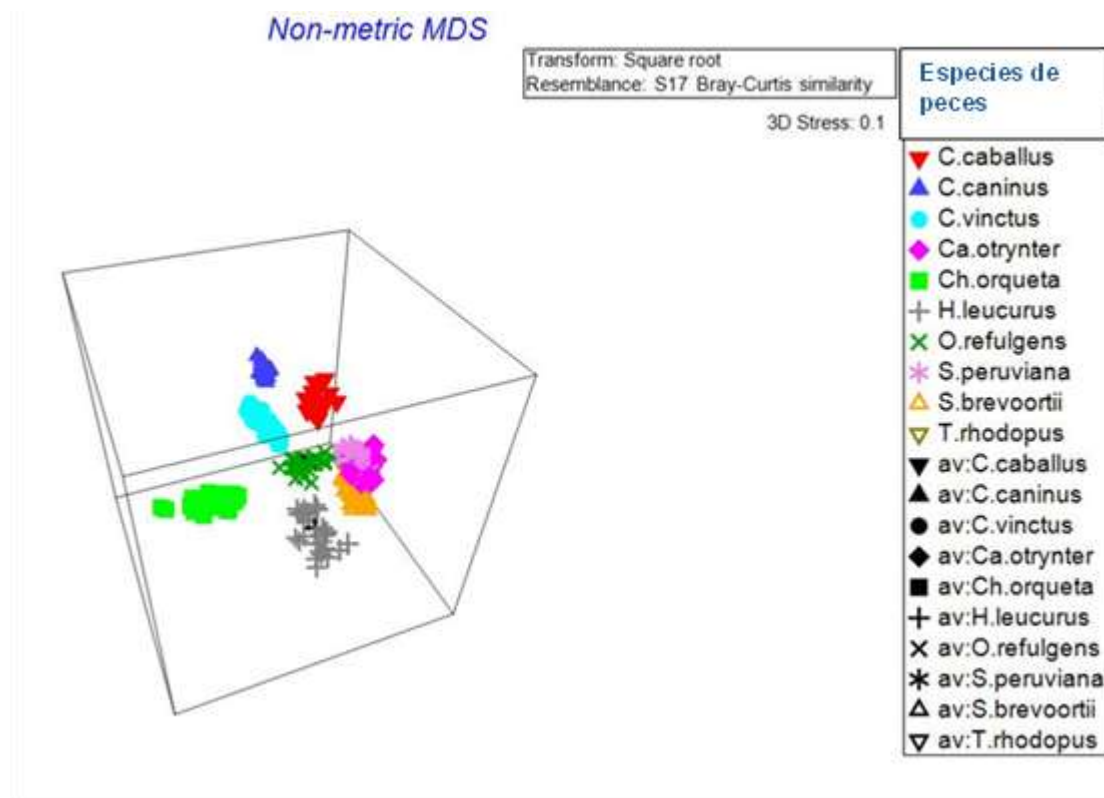


Figura 7. Gráfico nMDS tridimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de parásitos metazoos en 10 especies de peces carángidos, basado en la similitud de Bray-Curtis de datos transformados mediante raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en procesos aleatorios con reemplazo de muestras del conjunto de datos original. Av = promedio bootstrap de las infracomunidades.

Tabla 6. Resultados del PERMANOVA con datos de abundancia de las infracomunidades de parásitos de 10 especies de peses, transformados a raíz cuadrada, basados en la medida de similitud de Bray-Curtis

Datos	Referencia	d.f	SS	MS	Pseudo F	Pperm
Sin parásitos accidentales	Longitud total	1	50156	50156	18.027	0.001
	Especie de pez	9	7.13E+05	79174	28.457	0.001
	Longitud total x Especie de pez	9	37468	4163.1	1.4963	0.004
	Residuales	570	1.59E+06	2782.2		
	Total	589	2.39E+06			
Especies de parásitos comunes	Longitud total	1	86807	86807	38.622	0.001
	Especie de pez	9	3.74E+05	41557	18.489	0.001
	Especie de pez	9	24565	2729.5	1.2144	0.163
	Residuales	402	9.04E+05	2247.6		
	Total	421	1.39E+06			
Ectoparásitos	Longitud total	1	49662	49662	19.901	0.0001
	Especie de pez	9	7.18E+05	79760	31.963	0.0001

	Especie de pez	9	44183	4909.4	1.9673	0.0001
	Residuales	528	1.32E+06	2495.4		
	Total	547	2.1293E+06			

De acuerdo con el PERMANOVA, la composición de parásitos varió significativamente entre las especies de peces. Todas las comparaciones pareadas resultaron en diferencias significativas ($p < 0.05$, Tabla 7). Se obtuvieron resultados similares cuando se repitió el análisis para los ectoparásitos (Figura 8, Tabla 6), con todas las comparaciones pareadas siendo diferentes significativamente ($p < 0.05$). Cuando el análisis se restringió a las especies comunes de parásitos (Figura 9, Tabla 6) las infracomunidades de los peces se superpusieron más que en los análisis anteriores, pero *C. caninus* aún apareció segregado, como se muestra en las comparaciones pareadas (Tabla 7). En este último análisis, no hubo diferencias entre las dos especies del género *Selene*, ni entre *C. caballus* y *C. vinctus*.

Tabla 7. Valores de *t*-scores de las comparaciones post hoc del PERMANOVA de un factor, evaluando la abundancia de parásitos en 10 especies de peces, basados en la medida de similitud de Bray-Curtis con la longitud total del hospedero como covariable. Los valores se obtuvieron con 9999 permutaciones. Los resultados de los análisis basados en todos los parásitos excluyendo a los accidentales se encuentran arriba de la diagonal y de la especies de parásitos comunes debajo de la diagonal. Valores en negritas representan diferencias significativas.

	<i>C. caninus</i>	<i>C. caballus</i>	<i>C. vinctus</i>	<i>Ca. Otrynter</i>	<i>Ch. orqueta</i>	<i>H. leucurus</i>	<i>O. refulgens</i>	<i>S. brevoortii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>T. rhodopus</i>
<i>C. caninus</i>	—	5.95	7.93	7.48	6.16	4.74	3.69	7.79	7.75	6.89
<i>C. caballus</i>	5.57	—	3.6	2.39	2.51	2.09	1.49	2.39	2.24	3.71
<i>C. vinctus</i>	6.31	1.2	—	3.72	3.15	2.88	2.65	3.6	3.78	5.18
<i>Ca. Otrynter</i>	5.7	1.84	2.26	—	5.68	3.66	2	2.11	2.51	4.38
<i>Ch. orqueta</i>	3.9	1.59	1	3.97	—	4.16	2.23	6.11	5.15	4.02
<i>H. leucurus</i>	4.01	2.45	2.6	3.87	2.94	—	1.51	3.64	3.24	3.3
<i>O. refulgens</i>	3	0.96	1.83	1.61	1.5	1.61	—	1.58	1.58	2.72
<i>S. brevoortii</i>	6	2.37	2.62	2.68	4.86	4.4	2.14	—	1.57	4.39
<i>S. peruviana</i>	6.46	1.98	2.84	2.58	4.76	4.58	1.71	1.59	—	2.54
<i>T. rhodopus</i>	3.88	1.49	1.75	0.93	2.46	2.74	1.32	2.41	2.56	—

A nivel de comunidad componentes, el nMDS bidimensional mostró a cinco especies de peces con similitud de 50% en la composición de especies de parásitos; el único par de especies de peces con una similitud más alta (65%) fueron *S. brevoortii* y *S. peruviana* (Figura 10). Las tres especies de *Caranx* aparecieron separadas entre sí y de otras especies de peces.

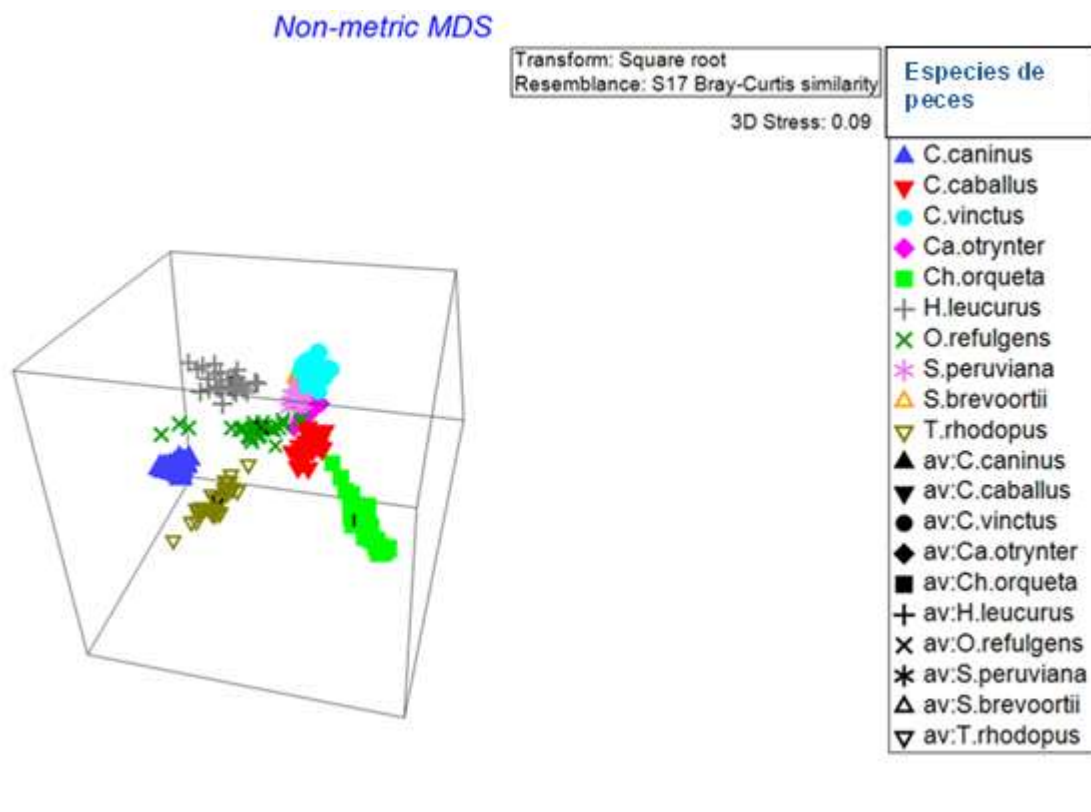


Figura 8. Gráfico nMDS tridimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de ectoparásitos metazoarios en 10 especies de peces carángidos basado en la similitud de Bray-Curtis de los datos transformados con la raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en la selección aleatoria y reemplazo de muestras del conjunto de datos originales. Av= promedio bootstrap de las infracomunidades.

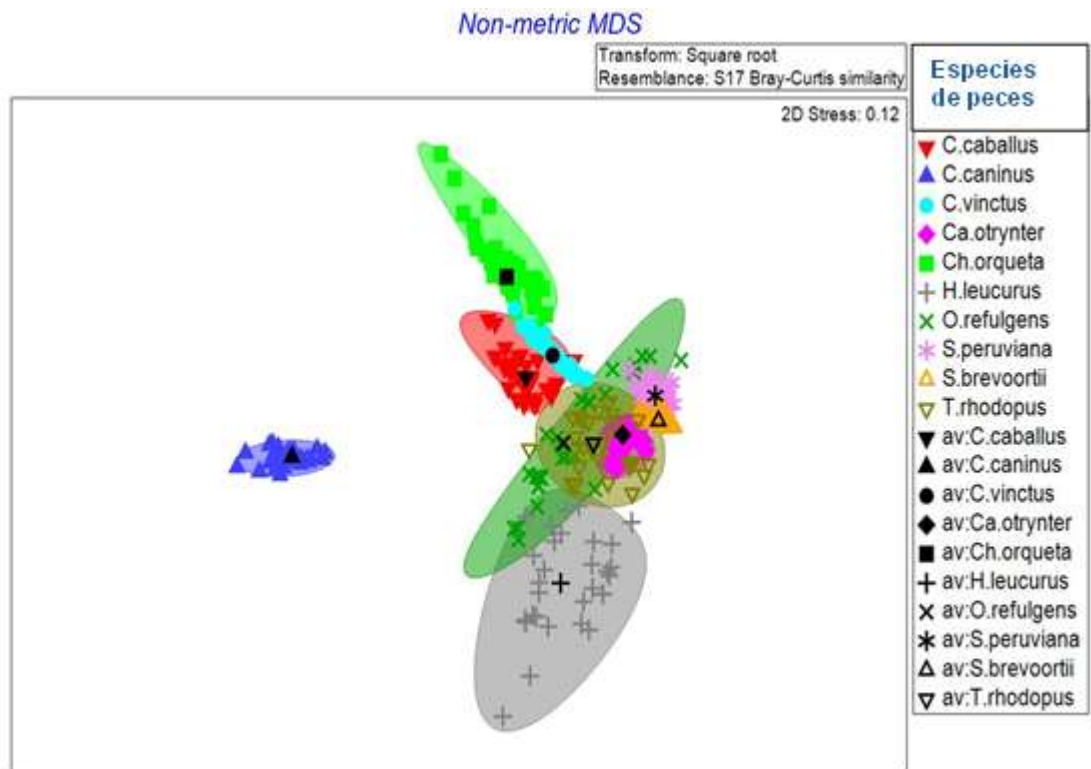


Figura 9. Gráfico nMDS bidimensional de los promedios bootstrap de todas las infracomunidades de parásitos metazoarios comunes en 10 especies de peces carángidos basado en la similitud de Bray-Curtis de los datos transformados con la raíz cuadrada. Las repeticiones individuales se basan en la selección aleatoria y reemplazo de muestras del conjunto de datos originales. Av= promedio bootstrap de las infracomunidades.

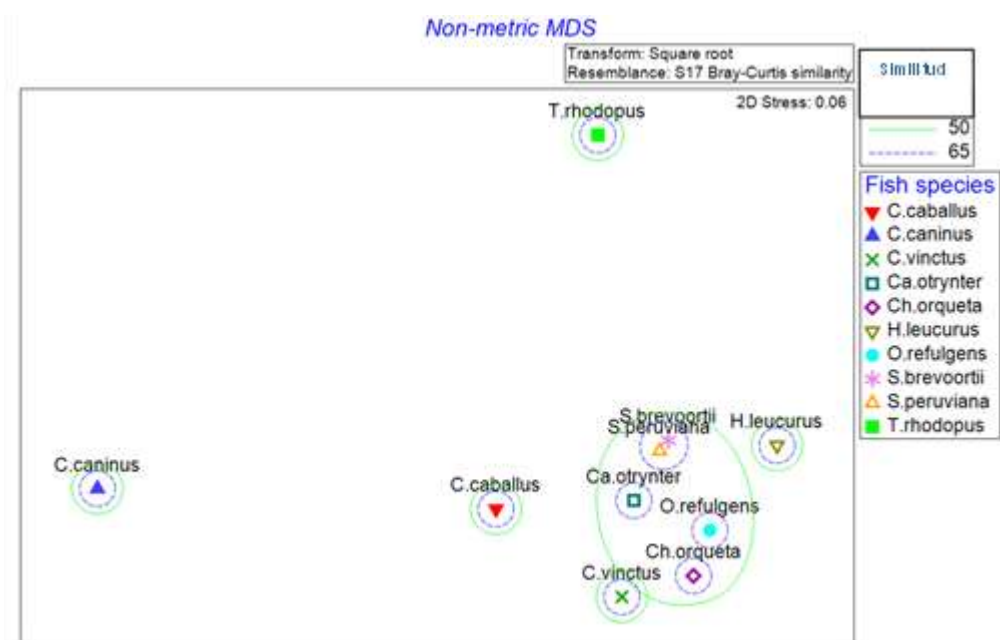


Figura 10. nMDS bidimensional de las comunidades componentes de las 10 especies de peces carángidos. Los niveles de similitud representan el 50% (línea continua) y el 65% (línea discontinua).

Factores determinantes en la variabilidad de las infracomunidades

Cuando se incluyeron todas las especies de parásitos, la prueba marginal DISTML reveló que todas las variables examinadas pueden explicar las diferencias en las infracomunidades de parásitos de las 10 especies de peces ($p < 0.01$). Sin embargo, la forma del cuerpo de los hospederos, su intervalo de profundidad y su longitud máxima, fueron los principales factores que contribuyeron a la variabilidad (24%) de la similitud de Bray-Curtis en la estructura de las infracomunidades de parásitos de los peces (Tabla 8). Se observaron resultados similares cuando el análisis se restringió a los datos de especies de parásitos más comunes.

Tabla 8. *Análisis marginal para las variables bióticas y abióticas incluidas en la rutina DISTML.*

Variable	Suma de cuadrados	Pseud o-F	P (Resultados del análisis de permutación)	Proporción de la variabilidad explicada
Longitud total observada	50156	12.625	0.0001	0.02102
Nivel trófico	69480	17.635	0.0001	0.029119
Intervalo de profundidad	190420	50.995	0.0001	0.079805
Longitud máxima registrada	179970	47.968	0.0001	0.075425
Tipo de ambiente	82668	21.103	0.0001	0.034646
Hábitat	75365	19.178	0.0001	0.031586
Salinidad del agua	140040	36.663	0.0001	0.058692
Forma del cuerpo	219730	59.641	0.0001	0.092089

DISCUSIÓN

Actualmente, no existe registro de los parásitos que infectan a *C. vinctus* y *H. leucurus*, mientras que para *Ch. orqueta* y *S. brevoortii* solo se han registrado algunos ectoparásitos y no toda la comunidad de parásitos metazoarios existentes en esos peces (Lamothe-Argumedo et al., 1997; Salgado-Maldonado et al., 2015; Mendoza-Garfias et al., 2017). En cuanto a las otras seis especies de carángidos, en el caso de *Ca. otrynter*, *C. caballus*, *C. caninus* y *O. refulgens*, el número de especies de parásitos registradas en este trabajo generalmente fue menor en comparación con estudios previos en el Pacífico Sur de México en los cuales, también se encontraron resultados contrastantes en la composición de especies de parásitos con los encontrados en este estudio (Vargas-Campos, 2015; Violante-González et al., 2016; Santos-Bustos et al., 2018; Violante-González et al., 2019). Violante-González et al. (2019) encontraron 35 especies de parásitos en *C. caninus* del Pacífico Sur de México, mientras que en el sureste del Golfo de California (presente estudio) se encontraron 21 especies de parásitos metazoarios en este hospedero, de las cuales solo 13 especies coincidieron con lo documentado previamente. Lo contrario se observó para *T. rhodopus* y *S. peruviana* ya que en esta investigación se encontraron más especies de parásitos que en otros estudios realizados en regiones más al sur (ej. García-Alcalde et al., 2022; Martínez-Flores et al., 2023). Esta diferencia en las comunidades de parásitos posiblemente sea consecuencia de la discontinuidad de las condiciones ambientales entre localidades geográficas distantes (Oliva y González, 2005). Dado que el sureste del Golfo de California está influenciado por la Corriente de California, la Corriente Ecuatorial del Norte y las Aguas del Golfo de California, las condiciones oceanográficas podrían ser diferentes en otras partes del Pacífico Tropical Oriental.

Basándose en la convergencia filogenética y ecológica, se espera que las especies de peces filogenéticamente cercanas, con características ecológicas similares y que

viven en simpatría, puedan albergar faunas parasitarias similares y que la similitud disminuya con la distancia filogenética de los hospederos (Valtonen et al., 2001; Poulin, 2010; Alarcos y Timi, 2012; da Silva et al., 2022). Sin embargo, en el presente estudio, la relación filogenética y la simpatría parecen no tener un efecto fuerte en la estructura y composición de las comunidades de parásitos metazoarios en estos carángidos. Según el análisis de similitud basado en todos los parásitos y también en solo los ectoparásitos, las infracomunidades de todas las especies de peces fueron significativamente diferentes. Estos resultados concuerdan con los de Poulin (2010), quién observó que, dentro de una misma familia de peces, la disminución en la similitud de parásitos entre peces no está influenciada por las relaciones filogenéticas. De acuerdo con lo observado en nuestros resultados, las diferencias observadas fueron causadas por los parásitos comunes, algunas especies de peces mostraron infracomunidades de parásitos homogéneas. Esto puede deberse a que los parásitos considerados como comunes y no específicos no se heredan de un ancestro común y potencialmente puede infectar a todas las especies de hospedero debido a su inespecificidad (Timi et al., 2011). Sin embargo, también se encontró una separación de las infracomunidades de *C. caninus* de todas las demás especies de carángidos, lo cual se discute a continuación.

Existen otros estudios donde también han observado disimilitud entre especies de peces marinos que viven en simpatría y que pertenecen a la misma familia. Por ejemplo, Tavares y Luque (2008) encontraron diferentes infracomunidades de parásitos en dos especies de peces de la familia Ariidae que habitan en la misma zona costera en Brasil. Otro ejemplo claro es el de Lablack et al. (2022), quienes analizaron a dos especies de peces de la familia Sparidae del Mediterráneo y observaron que cada especie de pez alberga comunidades de parásitos distintas. Resultados similares fueron los reportados por Reverter et al. (2016), quienes examinaron a 34 especies simpátricas de peces mariposa (familia Chaetontidae) en el Pacífico Indo-Oeste y encontraron que estos peces están parasitados por diferentes combinaciones de especies de monogéneos. Los resultados de todos

estos estudios podrían reflejar la diferencia en el uso del hábitat por parte de las especies de peces y la posible influencia de la especificidad que tienen los parásitos hacia sus hospederos (Locke et al., 2013; Lablack et al., 2022).

Las diferencias en el uso de hábitat contribuyen a la estabilidad de las especies de peces simpátricas (Crow et al., 2010) y pueden explicar la heterogeneidad observada en las comunidades de parásitos presentes entre las especies de carángidos. Las 10 especies de carángidos analizados en el presente estudio habitan en la misma área geográfica, pero presentan algunas diferencias en cuanto a su morfología, distribución batimétrica y nivel trófico. Estas características posiblemente fueron las responsables en determinar las diferencias observadas en las comunidades de parásitos de cada especie de hospedero, como lo indica la prueba marginal del DISTLM. Según los resultados obtenidos en esta prueba, la forma del cuerpo, el intervalo de profundidad y la longitud máxima registrada para estas especies, fueron las variables más explicativas para las comunidades de parásitos. En ese sentido, los peces más grandes y aquellos que exploran intervalos de profundidad más amplios tienen una mayor capacidad de dispersión, lo que puede exponerlos a una mayor diversidad de parásitos, lo cual se puede traducir en comunidades de parásitos más ricas; por otro lado, los peces que son más pequeños y que están restringidos a intervalos de profundidad más cortos están menos expuestos a los parásitos y posiblemente presenten comunidades de parásitos más pobres (Guégan et al., 1992; Sasal et al., 1997; Luque y Poulin, 2008). Además, la variabilidad en la forma del cuerpo de los peces sugiere diferentes nichos ecológicos (Nelson, 2006) y, por consecuencia, exposición a diferentes parasitofaunas.

Además de las diferencias en el uso del hábitat por parte de los hospederos, la poca similitud entre las comunidades de parásitos encontrada en este estudio también puede ser causada por la diferente especificidad que tienen los parásitos en los hospederos. Es conocido que algunas especies de parásitos son altamente específicas, esto significa que infectan únicamente a una especie o pocas especies

de hospederos estrechamente relacionadas (Poulin, 2007). Por su parte las especies de parásitos con baja especificidad infectan a una cantidad mayor de hospederos relacionados o no relacionados filogenéticamente (Poulin, 2007). Además, los parásitos con baja especificidad pueden presentar altos niveles de infección debido a que pueden tener preferencia a ciertos hospederos (Lane et al., 2015). La especificidad que tienen los parásitos hacia sus hospederos está determinada por filtros de encuentro y filtros de compatibilidad (Combes, 1971). La compatibilidad se refiere a los procesos morfológicos, fisiológicos e inmunológicos del hospedero, los cuales pueden o no permitir el éxito de las infecciones parasitarias (Poulin, 2007). En el presente estudio, algunas especies de carángidos tuvieron acceso al mismo “pool” de parásitos, pero la compatibilidad para tener éxito de infección fue variable. Por ejemplo, el monogéneo *P. seline* se encontró en todas las especies de peces analizadas, pero fue más prevalente y por lo tanto más compatible con *S. brevoortii* y *Ca. otrynter*. Así mismo, el copépodo *L. giganteus* fue más compatible con *Ch. orqueta*. Este patrón influyó en las diferencias en la similitud entre la mayoría de las especies basadas en datos de parásitos comunes. Tal y como se ha observado en otras familias de peces (ej. Fast et al., 2002; Timalata et al., 2015; Reverter et al., 2020), los mecanismos de defensa contra los parásitos posiblemente varían entre las especies de carángidos a pesar de que estos están filogenéticamente relacionados, es decir, las estrategias moleculares que permiten a un parásito infectar a una especie de pez quizás no funcionen para infectar a otra. Se cree que estas asociaciones coevolutivas entre los hospederos y los parásitos que conducen a la compatibilidad son uno de los principales factores que limitan a la distribución de los parásitos entre las especies de hospederos (Krasnovyd et al., 2020).

Además, Alarcos y Timi (2012) señalaron que la filogenia de los peces tiene una influencia débil en la estructuración de las comunidades de parásitos, mientras que las especies de peces congéneres con filtros ecológicos similares pueden albergar comunidades de parásitos homogéneas. Tal patrón podría verse observado en este

trabajo, ya que las dos especies de peces pertenecientes al género *Selene* mostraron comunidades de parásitos similares. Sin embargo, la parasitofauna de *C. caninus* fue notablemente diferente de las otras dos especies del género *Caranx*. Este resultado fue interesante e inesperado ya que, desde una perspectiva filogenética, *C. caninus* está más cerca de *C. vinctus* que de *C. caballus* (Reed et al., 2002), y desde una perspectiva ecológica, *C. caninus* es más similar a *C. caballus* que a *C. vinctus*. Por lo tanto, es posible que la diferencia en las comunidades de parásitos entre *C. caballus* y *C. caninus* pueda deberse por su distancia filogenética, mientras que las diferencias entre *C. caninus* y *C. vinctus* estén influenciadas por diferentes filtros de compatibilidad a los parásitos.

CONCLUSIÓN

Los análisis utilizados para analizar las infracomunidades y comunidades componentes de los parásitos revelaron diferencias significativas entre los hospederos. Estos hallazgos sugieren que la relación filogenética y la simpatría de las diferentes especies de peces no necesariamente resultan en comunidades de parásitos similares, o al menos, en proporciones similares de ellas. Las diferencias observadas en estas comunidades de parásitos muy probablemente están relacionadas con el uso del hábitat por parte de las especies de peces y/o diferentes grados de especificidad de los parásitos hacia los hospederos, los cuales pueden depender de la compatibilidad (por ejemplo, fisiología e inmunología del hospedero).

REFERENCIAS

- Alarcos, A.J. y Timi, J.T. (2012). Parasite communities in three sympatric flounder species (Pleuronectiformes: Paralichthyidae). *Parasitol. Res.*, 110, 2155–2166.
- Anderson, M.J., Gorley, R.N. y Clarke, K.R. (2008). PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, Plymouth.
- Beck, J. y Schwanghart, W. (2010). Comparing measures of species diversity from incomplete inventories: an update. *Methods Ecol. Evol.*, 1, 38-44.
- Blader, S.J.M. y Cyrus, D.P. (1983). The biology of Carangidae (Teleostei) in Natal estuaries. *J. Fish Biol.*, 22, 173–188.
- Braicovich, P.E., Luque, J.L. y Timi, J.T. (2012). Geographical patterns of parasite infracommunities in the rough scad, *Trachurus lathami* Nichols, in the southwestern Atlantic Ocean. *J. Parasitol.*, 98, 768–777.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. y Shostak, A.W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J. Parasitol.*, 83, 575–583.
- Carrasson, M., Dallarés, S., Cartes, J.E., Constenla, M., Pérez-del-Olmo, A., Zucca, L. y Konstadinova. (2019). Drivers of parasite community structure in fishes of the continental shelf of the Western Mediterranean: the importance of host phylogeny and autecological traits. *Int. J. Parasitol.*, 49, 669–683.
- Chao, A. y Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547.

- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., Colwell, R.K. y Ellison, A.M. (2014). Rarefaction and extrapolation with hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecol. Monogr.*, 84, 45–67.
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. (2015). *Getting Started with PRIMER v7*. PRIMER-E. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.
- Combes, C. (1991). Evolution of parasite life-cycle. En: C.A. Toft., A. Aeschlimann. y A.L. Bolis (Eds.), *Parasite–Host Associations: Coexistence or Conflict?*, (pp. 62–82). Oxford University Press, Oxford, UK.
- Crow, S.K., Closs, G.P., Waters, J.M., Booker, D.J. y Wallis, G.P. (2010). Niche partitioning and the effect of interspecific competition on microhabitat use by two sympatric galaxiid stream fishes. *Freshw. Biol.*, 55, 967–982.
- Da Silva, R.D., Benicio, L., Moreira, J., Paschoal, F. y Pereira, F.B. (2002). Parasite communities and their ecological implications: comparative approach on three sympatric clupeiform fish populations (Actinopterygii: Clupeiformes), off Rio de Janeiro, Brazil, *Parasitol. Res.*, 121, 1937–1949.
- Dobson, A., Lafferty, K.D., Kuris, A.M., Hechinger, R.F. y Jetz, W. (2008). Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts?. *Proc. Natl. Acad. Sc USA*, 105, 11482–11489.
- Fast, M.D., Sims, D.E., Burka, J.F., Mustafa, A. y Ross, N.W. (2002). Skin morphology and humoral non-specific defence parameters of mucus and plasma in rainbow trout, coho and Atlantic salmon. *Comp. Biochem. Physiol.*, 132, 645–657.
- Froese, R. y Pauly, D. (Eds). (2023). *FishBase*, World Wide Web Electronic Publication. Fecha de consulta: 32/10/2023.
- Gallegos-Navarro, Y., Violante-González, J., Monks, S., García-Ibáñez, S., Rojas-Herrera, A.A. y Rosas-Acevedo, J.L. (2019). Metazoan parasite

- communities of *Selar crumenophthalmus* and *Decapterus muroadsi* (Pisces: Carangidae) from Mexican Pacific coasts. N. Z. J. Mar. Freshw. Res., 53, 377–396.
- García-Alcalde, M., Minaya, D., Albariño, L. y Iannaccone J. (2022). Parasitic fauna of the Peruvian moonfish *Selene peruviana* (Perciformes: Carangidae) from the north coast of Peru. Rev. Biol. Mar. Oceanogr., 57, 80–88.
- Guégan, J.F., Lambert, A., Lévêque, C., Combes, C. y Euzet, L. (1992). Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes?. Oecologia, 90, 197–204.
- Herminda, M., Pereira, A., Correia, A., Cruz, C. y Saraiva. (2016). Metazoan parasites of blue jack mackerel *Trachurus picturatus* (Perciformes: Carangidae) from Portuguese mainland waters. J. Helminthol., 90, 410–416.
- Hoberg, E.P., Kutz, S., Cook, J., Galaktionov, K., Haukisalmi, V., Henttonen, H. y Laaksonen, S. (2013). Parasites in terrestrial, freshwater and marine systems. En H. Meltofte (Ed), Arctic Biodiversity Assessment Status and Trends in Arctic Biodiversity (pp. 476–505). Akuyaki, Iceland: Conservation of Arctic Flora and Fauna.
- Hsieh, T.C., Ma, K.H. y Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (hill numbers). Methods Ecol. Evol., 7, 1451–1456.
- Janovy., J., Clopton, R.E., Percival, T.J. (1992). The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages, J. Parasitol. 74, 630–640.
- Jost L. (2006). Entropy and diversity. Oikos, 113, 263–375.
- Krasnovyd, V., Vetešník, L., Šimková, A. (2020). Distribution of host-specific parasites in hybrids of phylogenetically related fish: the effects of genotype frequency and maternal ancestry?. Parasit. Vectors, 13, 402.

- Lablack, L., Marzoun, D., Bounderhala, M. y Salgado-Maldonado, G. (2022). Diversity, consistency, and seasonality in parasite assemblages of two sympatric marine fish *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758) and *Pagellus bogaraveo* (Brünnich, 1768) (Perciformes: Sparidae) off the coast of Algeria in the western Mediterranean Sea. *Parasitol. Int.*, 86, 102486.
- Lamothe-Argumedo, R., García-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. y Pérez-Ponce de León G. (1997). Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y CONABIO, Ciudad de México, México, 211.
- Lane, B., Spier, T., Wiederholt, J. y Meagher, S. (2015). Host specificity of a parasitic fluke: is *Posthodiplostomum minimum* a centrarchid-infecting generalist or specialist?. *J. Parasitol.*, 101, 6–17.
- Lluch-Cota, S.E., Aragón-Noriega, E.A., Arreguín-Sánchez, F., Auriol-Gamboa, D., Baustista-Romero, J.J., Brusca, R.C., Cervantes-Durarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M.E., Hernández-Vázquez, S., Herrerra-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M.F., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D.B., López-Martínez, J., Marinone, S.G., Nevárez-Martínez, M.O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C.A., Schwartzlose, R.A. y Sierra-Beltrán, A.P. (2007). The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.*, 73, 1–26. The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Prog. Oceanogr.*, 73, 1–26.
- Locke, S.A., McLaughlin, J.D. y Marcogliese, D.J. (2013). Predicting the similarity of parasite communities in freshwater fishes using the phylogeny, ecology and proximity of hosts, *Oikos*, 122, 73–83.

- López-Mejía, M., Moreno, C.E., Zuria, I., Sánchez-Rojas, G. y Rojas-Martínez, A. (2017). Comparación de dos métodos para analizar la proporción de riqueza de especies entre comunidades: un ejemplo con murciélagos de selva y hábitats modificados. *Rev. Mex. Biodivers.*, 88, 183–191.
- Luque, J.L. y Poulin, R. (2008). Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. *J. Fish Biol.*, 72, 189–204.
- Magurran, A.E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, 256.
- Marcogliese, D. (2004). Parasites: small players with crucial roles in the ecological theater. *EcoHealth*, 1, 151–164.
- Martínez-Flores, G., García-Prieto, L., Bastida-Zavala, J.R. y Ocegüera-Figueroa, A. (2023). Temporal variation in helminth infracommunities of the Gafftopsail pompano, *Trachinotus rhodopus* (Pisces: Carangidae) off the Pacific coast of Mexico. *Parasitol. Int.*, 95, 102755.
- Mat Kaafar, T.N.A., Taylor, M.I., Mohd Nor, S.A., de Bruyn, M. y Carvalho, G.R. (2012). DNA barcoding reveals cryptic diversity within commercially exploited Indo-Malay Carangidae (Teleostei: Perciformes). *PLoS One*, 7, e49623.
- Mendoza-Garfias, B., García-Prieto, L. y Pérez-Ponce De León, G. (2017). Checklist of the Monogenea (Platyhelminthes) parasitic in Mexican aquatic vertebrates. *Zoosystema*, 39, 501–598.
- Montoya-Mendoza, J., Salgado-Maldonado, G., Favila-Castillo, M.E., Vázquez-Hurtado, M.R. y Castañeda-Chávez, M.R. (2017). Communities of helminth parasites in five Carangidae species from the coast of Veracruz, Mexico, southern Gulf of Mexico. *Glob. J. Sci. Front. Res.*, 17, 7–18.

- Moreno, C. E., Barragán-Pavón, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Rev. Mex. Biodivers.*, 82, 1249–1261.
- Morzaria-Luna, H., Cruz-Piñón, G., Brusca, R.C., López-Ortiz, A.M., Moreno-Báez, M., Reyes-Bonilla, H. y Turk-Boyer, P. (2018). Biodiversity hotspots are not congruent with conservation areas in the Gulf of California. *Biodivers. Conserv.*, 27, 3819–3842.
- Nelson, J.S. (2006). *Fishes of the World*. (4th edn), John Wiley & Sons Inc., Hoboken, NJ.
- Ogle, D.H., Doll, J.C., Wheeler, A.P. y Dinno, A. (2023). FSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods. R Package Version 0.9.4. <https://CRAN.R-project.org/package=FSA>.
- Oliva, M.E. y González, M.T. (2005). The decay of similarity over geographical distance in parasite communities of marine fishes. *J. Biogeogr.*, 32, 1327–1332.
- Poulin, R. (2007). *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press, New York.
- Poulin, R. (2010). Decay of similarity with host phylogenetic distance in parasite faunas. *Parasitology*, 137, 733–741.
- R Core Team. (2021). R: A Language and Environment for Statistical Computing R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>.
- Ramírez-Rodríguez, M., Amezcua, F. y Aguiar-Moreno, A. (2014). Managing artisanal fisheries in estuarine systems through the use of fishing zones in the south eastern gulf of California. En: F. Amezcua. y B. Bellgraph (Eds), *Estuaries of the World* (pp. 113–121). Springer, Dordrecht.

- Reed, D.L., Carpenter, K.E. y deGravelle, M.J. (2002). Molecular systematics of the jacks (Perciformes: Carangidae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 23, 513–524.
- Reverter, M., Cutmore, S.C., Bray, R., Cribb, T.H. y Sasal, P. (2016). Gill monogeneans communities (Platyhelminthes, Monogenea, Dactylogyridae) of butterflyfishes from tropical indo-West Pacific Islands. *Parasitology*, 143, 1580–1591.
- Reverter, M., Sasal, P., Suzuki, M., Raviglione, D., Inguibert, N., Pare, A., Banaigs, B., Voisin, S.N., Bulet, P. y Tapissier-Bontemps, N. (2020). Insights into the natural defenses of a coral reef fish against gill ectoparasites: integrated metabolome and microbiome approach. *Metabolites*, 10, 227.
- Robertson, D.R. y Allen, G.R. (2015). Shorefishes of the tropical eastern Pacific: online information system. Version 2.0 Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa Panamá. <https://biogeodb.stri.si.edu/sftep/en/pages>. Fecha de consulta: 10/10/2023.
- Salgado-Maldonado, A.I., Mérida, J.E. y Cruz, G.A. (2015). Los isópodos *Cymothoa exigua* y *Nerocila acuminata* (Isopoda: Cymothoidae), ectoparásitos de *Parapsettus panamensis* (Ehippidae), *Chloroscombrus orqueta* (Carangidae) y *Stellifer ericymba* (Sciaenidae) del Pacífico de Honduras. *Cuadern. Investig. UNED.*, 7, 301–304.
- Santos-Bustos, N.G., Violante-González, J., Monks, S., Rojas-Herrera, A.A., García-Ibáñez, S., Flores-Rodriguez, P., Almazán-Núñez, R.C. y Moreno-Díaz, G. (2018). Species richness and similarity of metazoan parasite communities in three species of leatherjacket (*Oligoplites*: Pisces: Carangidae) from the Pacific coast of Mexico. *Invertebr. Biol.*, 137, 205–220.
- Sasal, P., Morand, S. y Guégan, J.F. (1997). Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fishes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 149, 61–71.

- Takemoto, R.M., Amato, H.F. y Luque, J.L. (1996). Comparative analysis of the metazoan parasite communities of leatherjackets, *Oligoplites palometa*, *O. saurus*, and *O. saliens* (Osteichthyes:Carangidae) from Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Rev. Bras. Biol.*, 56, 639–650.
- Timalata, K., Marimuthu, K., Vengkades, R., Xavier, R., Rahman, M.A., Sreeramanan, S., Arasu, M.V., Al-Dhabi, N.A. y Arockiaraj, J. (2015). Elucidation of innate immune components in the epidermal mucus of different freshwater fish species. *Acta Ichthyol. Piscat.*, 45, 221–230.
- Tavares, L.E.R. y Luque, J.L. (2008). Similarity between metazoan parasite communities of two sympatric brackish fish from Brazil. *J. Parasitol.*, 94, 985–989.
- Timi, J.T., Rossin, M.A., Alarcos, A.J., Braicovich, P.E. y Cantatore, D.M.P., Lanfranchi, A.L. (2011). Fish trophic level and the similarity of non-specific larval parasite assemblages. *Int. J. Parasitol.*, 41, 309–316.
- Valtonen, E.T., Pulkkinen, K., Poulin, R. y Julkunen, M. (2001). The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Parasitology*, 122, 471–481.
- Vargas-Campos, L.E. (2015). Parásitos de la palometa *Carangoides otrynter* (Jordan y Gilbert, 1883), en la bahía de Acapulco, Guerrero. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina, Acapulco de Juárez, Guerrero, 2011 p.
- Velasco-Reyes, L.E., Aguilar-Betancourt, C.M., González-Sansón, G., Flores-Ortega, J.R. y Ambriz-Casillas, M.F. (2022). Feeding and diet overlap of six estuarine fishes (family Carangidae) from the Mexican Pacific region Estuaries Coast, 45, 302–313.
- Violante-González, J., Gallegos-Navarro, Y., Monks, S., García-Ibáñez, Rojas-Herrera, A.A., Pulido-Flores, G, Villerías-Salinas, S. y Larumbe-Morán, E.

(2016). Parasites of the green jack *Caranx caballus* (Pisces: Carangidae) in three locations from Pacific coasts of Mexico, and their utility as biological tags. Rev. Mex. Biodivers., 87, 1015–1022.

Violante-González, J., Monks, S., Gallegos-Navarro, Y., Santos-Bustos, N.G., Villalba-Vasquez, P.J., Miranda-Delgado, J.E. y Carpio-Hernández, D.I. (2019). Metazoan parasite communities of the Pacific jack *Caranx caninus* (Pisces: Carangidae): exploring the variability of their parasite communities J. Nat. Hist., 53, 19–20.

Violante-González, J., Monks, S., Gallegos-Navarro, Y., Santos-Bustos, N.G., Villalba-Vasquez, P.J., Padilla-Serrato, J.G. y Pulido-Flores, G. (2020). Interannual variation in the metazoan parasite communities of bigeye trevally *Caranx sexfasciatus* (Pisces, Carangidae). Parasite, 27, 6.

CAPÍTULO 3

Efecto de las coextinciones en las redes de interacción de peces carángidos y sus parásitos en el sureste del Golfo de California

RESUMEN

La biodiversidad marina está disminuyendo aceleradamente debido a la sobrepesca llevando a las especies al borde de su extinción. Debido a esto, la estructura de las redes pez-parásito se ve afectada negativamente, sin embargo, aún no se ha evaluado el impacto de la coextinción de especies núcleo de parásitos y peces en dichas redes. En este capítulo se analiza el impacto de las coextinciones en la red formada por 10 especies de peces carángidos y 39 especies de parásitos metazoarios en el sureste del Golfo de California. Se midió el anidamiento, modularidad, robustez y conectividad de la red antes y después de diferentes escenarios de extinción. La red de interacción entre carángidos y sus parásitos mostró un patrón anidado significativo ($p < 0.05$) en todos los escenarios de eliminación. La modularidad y conectividad fueron bajas en todas las redes. Se encontró una robustez alta en todos los escenarios de coextinción (arriba de 0.7). Se observó una disminución significativa en las métricas de las redes después de la eliminación de las especies núcleo con respecto a lo esperado por el azar. Dos especies de peces y cinco de parásitos aparecieron en el núcleo de la red completa. La eliminación de estas especies resultó en una reorganización, desplazando especies de la periferia hacia el núcleo de la red. La tasa de coextinción más alta fue en el escenario de eliminación de la más a la menos conectada. Este estudio contribuye al entendimiento de la importancia de los parásitos y sus extinciones, así como su impacto en las redes ecológicas. Además, sugiere que considerar a los parásitos como componentes esenciales puede influir positivamente en el desarrollo de estrategias de conservación más equitativas.

Palabras clave: Conservación, pérdida de biodiversidad, robustez, redes ecológicas, presión pesquera.

ABSTRACT

Marine biodiversity is rapidly declining due to overfishing, pushing many species to the brink of extinction. This negatively impacts the structure of fish-parasite networks; however, the effect of coextinction of core fish and parasite species within these networks remains unexamined. This chapter analyzes the impact of coextinctions in the network composed of 10 species of carangid fish and 39 species of metazoan parasites in the southeastern Gulf of California. Nesting, modularity, robustness, and connectivity of the network were assessed before and after different extinction scenarios. The interaction network between carangid fish and parasites showed a significant nested pattern ($p < 0.05$) across all elimination scenarios, while modularity and connectivity were low in all networks. In all coextinction scenarios, the network exhibited high robustness (above 0.7) and a significant decline in metrics after the removal of core species compared to random expectations. Two fish species and five parasite species formed the core of the complete network, and their removal caused a reorganization, shifting peripheral species into the core. The highest coextinction rate was observed in the scenario of eliminating species from most to least connected. This study contributes to understanding the role of parasites and their extinctions in ecological networks, suggesting that recognizing parasites as essential components could support more equitable conservation strategies.

Keywords: Conservation, diversity loss, nestedness, network stability, fishing pressures.

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad del planeta está disminuyendo 100 veces más rápido que la tasa de extinción natural (Campiao et al., 2015; Farrell et al., 2021). Entre los principales factores que contribuyen a esta pérdida acelerada están el cambio de uso del suelo y del mar, la explotación directa de los recursos naturales y la contaminación (Jaureguiberry et al., 2022). En el océano, la sobreexplotación pesquera es la principal impulsora de la extinción de especies, no solo las de mayor interés pesquero, sino también las de poco o ningún valor comercial, ya sea porque son capturadas incidentalmente o por la destrucción de su hábitat (Cheung et al., 2005; Polidoro et al., 2012; Kaplan et al., 2014; Jaureguiberry et al., 2022).

La extinción de una especie de pez o la reducción de su población podría provocar la coextinción de sus parásitos y afectar negativamente la estructura de sus redes de interacción (Dallas y Cornelius, 2015; Bellay et al., 2020). Estas redes típicamente tienen una estructura modular, aunque también se han observado redes anidadas (Poulin, 2010; Fortuna et al., 2010). Se ha sugerido que las redes anidadas son más robustas ante la pérdida de especies, esto debido al soporte conferido por un núcleo de especies generalistas que interactúan entre sí y especialistas que interactúan sólo con generalistas (Poulin, 2010). Entonces, la extinción de hospederos con más especies parásitas podría provocar el colapso de la red (Herrera et al., 2021; Dunne et al., 2002). Esto puede ser desfavorable para el buen funcionamiento de los ecosistemas, ya que los parásitos son reguladores naturales de las poblaciones de organismos de vida libre, lo cual influye en el flujo de energía en las redes tróficas (Dobson et al., 2008; Lafferty et al., 2008).

En el Golfo de California, tanto la sobrepesca como la pesca incidental han causado el declive de algunas poblaciones de organismos marinos, lo cual indica que

muchas de las prácticas pesqueras en esta región son insostenibles (Sala et al., 2004; Ezcurra et al., 2009). Entre los peces que más se capturan incidentalmente en la pesca ribereña están los de la familia Carangidae (Moran-Angulo, 2009). Particularmente, se ha documentado una disminución significativa en las capturas de *Caranx caninus*, *C. sexfaciatus*, *Selene peruviana*, entre otros (Sala et al., 2004). De las cuales, *C. caninus* presenta alta vulnerabilidad a la extinción por pesca (Froese y Pauly, 2024). También se ha observado un declive en las poblaciones de *Caranx caballus* en algunas partes del océano Pacífico causado por la sobrepesca (Froese, 2004; Mair et al., 2012). Como se vio en el capítulo previo, *C. caballus* y *C. caninus* son las que tienen más especies de parásitos. Por lo tanto, la disminución de sus poblaciones podría volver más vulnerable a las redes de interacción.

Para predecir el impacto de las coextinciones en las redes de interacción es necesario conocer los atributos estructurales de esas redes previo a la simulación de las coextinciones (Dallas y Cornelius et al., 2015; Herrera et al., 2021). También es importante detectar si existen especies núcleo en una red y analizar qué pasaría si en un escenario catastrófico estas fueran eliminadas, ya que son las que mantienen la estabilidad de las redes frente a perturbaciones. Los estudios que han evaluado el efecto de las coextinciones en las redes se han centrado en la eliminación de los hospederos con la consecuente pérdida de sus parásitos. Sin embargo, no han simulado solamente la eliminación directa de los parásitos (sin eliminar a sus hospederos). Este sería un escenario posible porque la extinción o disminución de las poblaciones de parásitos no sucede únicamente por la extinción de sus hospederos, sino también por efecto directo de los contaminantes u otros estresores que afectan la calidad del agua (Sures et al., 2023).

El objetivo de este estudio fue analizar el impacto de las coextinciones en la estructura de red de interacción entre 10 especies de peces carángidos y 39 especies de parásitos metazoarios del sureste del Golfo de California. La mayoría son especies de parásitos generalistas ya que parasitan a más de dos especies hospederas. Por lo tanto, se planteó la hipótesis de que la estructura de la red es

anidada y que este anidamiento se mantiene a pesar de las coextinciones debido al recambio en la posición de las especies en la red. Además, se espera que la eliminación de las especies más conectadas tendría un impacto negativo mayor en el anidamiento y la robustez de la red en comparación con la eliminación aleatoria de especies. Asimismo, se espera una tasa de coextinción mayor en un escenario donde se eliminan a las especies de mayor a menor conectadas en comparación con la eliminación de las especies en orden de menor a mayor conectado y con la eliminación al azar.

Los objetivos específicos de investigación fueron a) analizar la estructura de la red de interacción pez-parásito, b) detectar si existen especies que formen un núcleo ó núcleo generalista en la red, c) calcular la tasa de coextinción en la red en diferentes escenarios de eliminación y d) evaluar el efecto de las coextinciones en el anidamiento, robustez y conectividad de la red. Los resultados de este estudio ayudarán a comprender el impacto de la eliminación de especies en la estabilidad y estructura de las redes de interacción entre los peces y sus parásitos, ampliando así la comprensión sobre la importancia de los parásitos en el equilibrio de los ecosistemas. Además, este conocimiento podría influir positivamente en el desarrollo de medidas de conservación que otorguen una mayor relevancia a las especies de parásitos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Métricas de la red

Con los datos de las muestras obtenidas entre mayo 2021 y julio 2022 (ver Capítulo 2) se construyó una red completa usando el paquete “bipartite” (Dorman et al., 2008), en el software R (R Core Team, 2024). Esta red incluye las interacciones de 10 especies de peces Carangidae y 39 especies de parásitos. La estructura de las redes se midió a través del anidamiento cuantitativo, modularidad, conectancia y robustez.

El anidamiento se define como el patrón estructural donde las especies especialistas (las que tienen pocas interacciones), tienden a relacionarse con subconjuntos de las especies que interactúan con los generalistas (que tienen muchas interacciones) (Bascompte et al., 2003; Fortuna et al., 2010). El grado de anidamiento se calculó a través del valor de WNODF, que va de 0 (no anidada) a 100 (perfectamente anidada) (Almeida-Neto et al., 2008), en el software WNODF (Guimarães y Guimarães, 2006).

La modularidad es un patrón caracterizado por la formación de subconjuntos de especies, de tal forma que hay mucho más conexiones dentro que entre los subconjuntos. La modularidad se calculó con el índice M, cuyos valores van de 0 (sin subconjuntos) a 1 (subconjuntos totalmente separados), basado en el enfoque optimizado de Newman (2006), con 1,000 aleatorizaciones, en el software MODULAR (Marquitti et al., 2014).

La significancia del anidamiento y la modularidad se determinó mediante un procedimiento de Monte Carlo, con 1,000 matrices generadas aleatoriamente a partir de la red completa, utilizando un Modelo Nulo II (Bascompte et al., 2003; Benítez-Malvido et al., 2014). En este modelo nulo, la probabilidad de que ocurra una interacción es proporcional al número de interacciones tanto de los peces como

de los parásitos en la red observada (Bascompte et al., 2003; Benítez-Malvido et al., 2014). El valor de P se estimó mediante la comparación de los valores observados en nuestra red frente a los valores de sus distribuciones nulas (Benítez-Malvido et al., 2014). Esta rutina se realizó en WNODF y MODULAR para el anidamiento y la modularidad, respectivamente.

La conectividad es la proporción de enlaces observados con respecto al total esperado en la red. Esta métrica se obtuvo con la suma de todos los enlaces dividida por el número de celdas en la matriz. La robustez es el área bajo la curva del número de hospederos y parásitos perdidos tras la eliminación de especies, por lo cual mide la sensibilidad de la red a la pérdida de nodos y oscila de 0 a 1, donde valores cerca de 1 indican que la eliminación de especies tiene poco efecto en las extinciones secundarias, mientras que valores cercanos a 0 indican que la eliminación de especies incrementa el número de coextinciones secundarias. La conectividad y la robustez se midió con *bipartite* en R.

Especies núcleo

Se detectaron las especies núcleo y periféricas en la red completa siguiendo los métodos de Dáttilo et al. (2013). Las especies núcleo generalistas (G_c) están representadas como nodos componentes de la red definidos en función de su centralidad, la posición de las especies se calculan con la fórmula:

$$G_c = (K_i - K_{mean})/\sigma_k$$

Donde:

K_i es el número de enlaces dados por un pez/parásito, K_{mean} es el número de enlaces para todas las especies de pez/parásito en la red, y σ_k es la desviación estándar del número de enlaces para las especies de pez/parásito.

Las especies con $G_c > 1$ son aquellas con el mayor número de interacciones en relación con otras especies y por lo tanto son consideradas como especies núcleo. Por otro lado, las especies con $G_c < 1$ son aquellas con menor número de interacciones en relación con otras especies y por lo tanto son consideradas como especies periféricas (Dáttilo et al., 2013; Lange et al., 2013).

Escenarios de extinción

Se simularon cuatro escenarios de extinción: 1) red sin *Caranx caninus* (SCC), 2) red sin peces núcleo (SPN), 3) red sin parásitos núcleo (SParN) (eliminando solo a las especies de parásitos y dejando a sus hospederos en la red) y 4) red sin peces núcleo ni parásitos núcleo (SPPN). De las 10 especies de peces incluidas, *C. caninus* es la única catalogada como vulnerable a la extinción por pesca, por eso en la red SCC se eliminaron *C. caninus* y sus parásitos.

Los análisis realizados para calcular las métricas y detectar especies núcleo en la red completa se repitieron para cada una de las redes bajo cualquier escenario de extinción.

Efecto de las coextinciones en las métricas de la red

Para determinar si las coextinciones alteran significativamente la estructura de la redes se hicieron comparaciones usando modelos nulos, como se explica a continuación. Primero, para cada escenario de coextinción (SCC, SPN, SParN y SPPN) se creó un modelo nulo, en el cual se eliminó aleatoriamente el mismo porcentaje de especies que se eliminó intencionalmente en el respectivo escenario de coextinción. Por ejemplo, en el modelo nulo de la red SCC se eliminó aleatoriamente al 10% de las especies de peces, porque este porcentaje corresponde a *C. caninus* en la red completa. En cada modelo nulo se realizó un remuestreo de 100 repeticiones, a partir de las cuales se calculó el anidamiento, la modularidad, la conectividad y la robustez esperadas por el azar. Después, para cada escenario, tanto las métricas observadas pre-extinción (red completa) como las métricas observadas post-extinción se compararon contra las métricas esperadas por el azar generadas mediante los modelos nulos. Esta comparación se hizo con una prueba *t* de una muestra, la cual compara la dispersión de los datos esperados contra el valor fijo observado denominado μ (Mishra et al., 2019). Se probó una hipótesis con una distribución de dos colas (bilateral) con un alfa de 0.05 dividido entre dos. La hipótesis nula en este análisis es que las métricas observadas y las esperadas por el azar son iguales. Se rechaza la hipótesis nula cuando el valor de *P* es menor a 0.05 ó cuando el intervalo de confianza de la distribución no contiene el valor del valor fijo (μ).

Patrones de coextinción

Los análisis de la robustez intrínseca de la red frente a la pérdida de especies mediante secuencias de extinción teórica permiten obtener proyecciones de trayectorias de coextinción que son útiles para hacer comparaciones. Este método permite generar una curva de coextinción que representa el porcentaje de parásitos eliminados tras la extinción hipotética de los hospederos. A mayor área bajo esta curva, mayor es la robustez de la red ante la pérdida de especies (Strona, 2022). Para calcular el porcentaje de extinciones secundarias se utilizó la función “second.extinct” del paquete bipartite. Este enfoque elimina especies iterativamente y calcula el número de extinciones secundarias. Las especies se eliminaron aleatoriamente de la red bajo dos escenarios: 1) eliminando a las especies de hospederos iterativamente desde la menos hasta la más conectada, 2) eliminando a las especies de hospederos iterativamente desde la más hasta la menos conectada. Adicionalmente, se planteó el escenario de eliminación de especies de hospederos al azar, el cual representa un “modelo nulo” contra el cual se pueden comparar los otros dos escenarios.

RESULTADOS

Estructura de las redes

El valor de anidamiento inicial en la red completa fue de 21.32 y fue disminuyendo conforme se eliminaban a las especies de la red, obteniendo un valor de 6.2 en la red SPPN. Todas las redes presentaron un patrón anidado estadísticamente significativo ($P < 0.05$) (Figuras 11, 12 y 13, Tabla 9). Ninguna red presentó un patrón significativamente modular. Las cinco redes analizadas tuvieron una conectancia de 0.2 y robustez de 0.8, excepto por la red SPaRn y la red SPPN que tuvieron una robustez de 0.7.

Tabla 9. Valores de anidamiento cuantitativo, modularidad, conectancia y robustez en redes con diferentes escenarios de eliminación de especies. El asterisco (*) indica valores estadísticamente significativos ($P < 0.05$).

Descriptores de la red	Tipos de red				
	Red completa	SCC	SPN	SPaRn	SPPN
Anidamiento cuantitativo (WNODF)	21.32*	20.1*	17.1*	11.6*	6.2*
Modularidad	0.3	0.3	0.3	0.5	0.4
Conectividad	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Robustez	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7

Especies núcleo

En la red completa se detectaron dos especies de peces núcleo, *C. caninus* y *C. caballus*, y cinco especies de parásitos núcleo, *Pseudomazocraes selene* (Monogenea), *Lernanthropus giganteus* (Copepoda), *Anisakis* sp. (Nematoda), *Pyragraphorus hollisae* (Monogenea) y *Rocinela signata* (Isopoda) (Figura 11, Tabla 10).

Al eliminar a *C. caninus* (red SCC), el núcleo se mantuvo con *C. caballus* y las mismas cinco especies de parásitos mencionadas previamente, pero en la periferia se perdieron dos especies de parásitos, *Caligus chorinemi* y *Polymicrocotyle manteri* (Figura 12a, Tabla 10).

La eliminación de las dos especies de peces núcleo (*C. caninus* y *C. caballus*) provocó la pérdida de nueve especies de parásitos ubicadas en la periferia de la red: *Dactylostomum winteri*, *C. chorinemi*, *C. mutabilis*, *Ectenurus carangis*, *Heteromicrocotyla carangis*, *Lernaeenicys longiventris*, *Stephanostomum carangis*, *Phyllosditomum carangis* y *P. manteri*. En esta red (SPN), el núcleo estuvo conformado por la especie de pez *Selene peruviana* y tres especies de parásitos, *Anisakis* sp., *L. giganteus* y *P. selene* (Figura 12b, Tabla 11).

Al eliminar solamente a las cinco especies de parásitos núcleo detectadas en la red completa, se produjo una reorganización en las especies de parásitos. En esta red (SParN), las especies de parásitos núcleo fueron *Gnathia* sp., *B. margaritae*, *A. caballeroi*, *Procamallanus* sp., *Ph. carangis* y *C. robustus*. Los peces *Caranx caninus* y *C. caballus* se mantuvieron como especies núcleo (Figura 13a, Tabla 11).

Finalmente, al eliminar tanto peces como parásitos núcleo de la red completa (SPPN), *S. peruviana* adoptó un rol de especie núcleo, al igual que los parásitos *C. aexonyx*, *Gnathia* sp., *Ph. carangis* y *Bucephalus margaritae* (Figura 13b, Tabla 11).

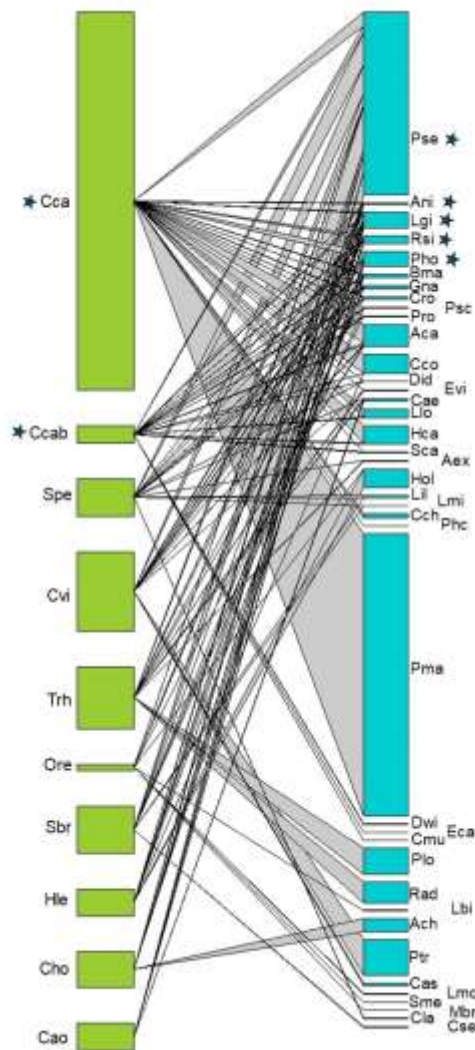


Figura 11. Estructura completa de la red. Los rectángulos verdes representan 10 especies de peces: (Cca = *Caranx caninus*, Ccab = *Caranx caballus*, Spe = *Selene peruviana*, Trh = *Trachinotus rhodopus*, Ore = *Oligoplites refulgens*, Sbr = *Selene brevoortii*, Hle = *Hemicaranx leucurus*, Cho = *Chloroscombrus orqueta* y Cao = *Carangoides otrynter*), y los rectángulos azules representan 39 especies de parásitos: 9 monogéneos (Aca = *Allopyragraphorus caballeroi*, Ach = *Amphipolycotyle chloroscombrus*, Hol = *Hargicola oligoplites*, Hca = *Heteromicrocotyla carangis*, Pma = *Polymicrocotyle manteri*, Ptr = *Pseudaxine trachuri*, Plo = *Pseudobicotylophora lopezochoterenai*, Pse = *Pseudomazocraes selene* y Pho = *Pyragraphorus hollisae*), 11 digéneos (Bma = *Bucephalus margaritae*, Dwi = *Dactylostomum winteri*, Did = larvas de *Didymozoidae*, Eca = *Ectenurus carangis*, Evi = *Ectenurus virgula*, Lmi = *Lecithochirium microstomum*, Mbr = *Manteria brachyderus*, Phc = *Phyllodistomum carangis*, Psc = *Pseudopecoeloides carangis*, Sca = *Stephanostomum carangis* y Sme = *Stephanostomum megacephalum*), dos nemátodos (Ani = *Anisakis* sp. y Pro = *Procamallanus* sp.), un acantocéfalo (Rad = *Radinorhynchus* sp.), 14 copépodos (Aex = *Acanthocolax exilipes*, Cas = *Caligus asperimanus*, Cch = *Caligus chorinemi*, Cco = *Caligus confusus*, Cae = *Caligus isonyx*, Cla = *Caligus latigenitalis*, Cmu = *Caligus mutabilis*, Cro = *Caligus robustus*, Cse = *Caligus selenicola*, Lbi = *Lepeophtheirus bifurcatus*, Lmo = *Lepeophtheirus mondacola*, Llo = *Lernaenicus longiventris*, Lgi = *Lernanthropus giganteus* y Lil = *Lernanthropus ilishae*), y dos isópodos (Gna = *Gnathia* sp. y *Rocinela signata*). Las estrellas representan las especies núcleo, mientras que el tamaño de los rectángulos y el grosor de los enlaces indican la abundancia de las especies de peces y parásitos.

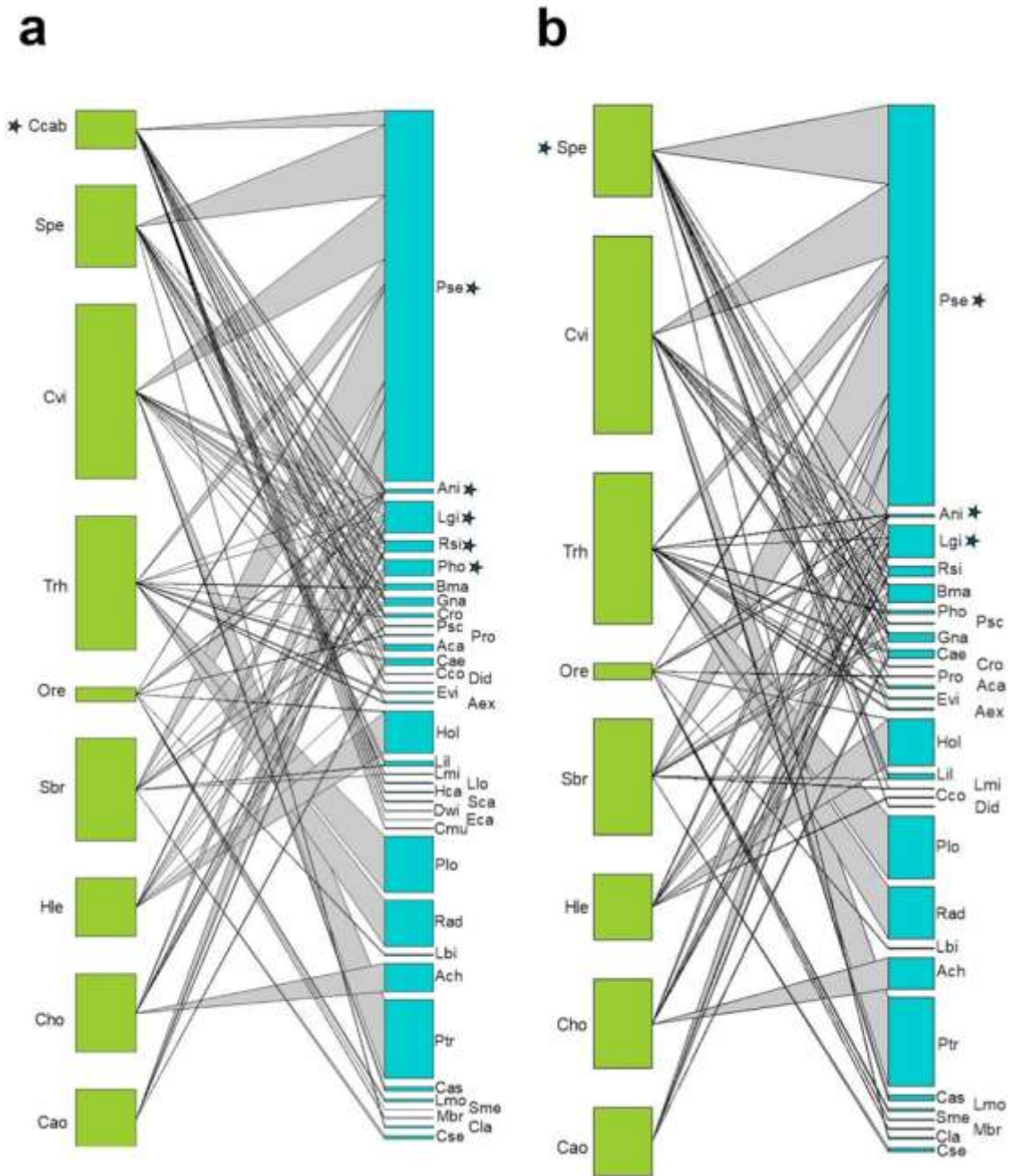


Figura 12. a) Estructura de la red después de eliminar *Caranx caninus* de la red completa (SCC). b) Estructura de la red después de eliminar las especies núcleo de peces de la red completa (SPN). Descripción de los rectángulos en la red y los nombres de las especies en la leyenda de la Figura 11.

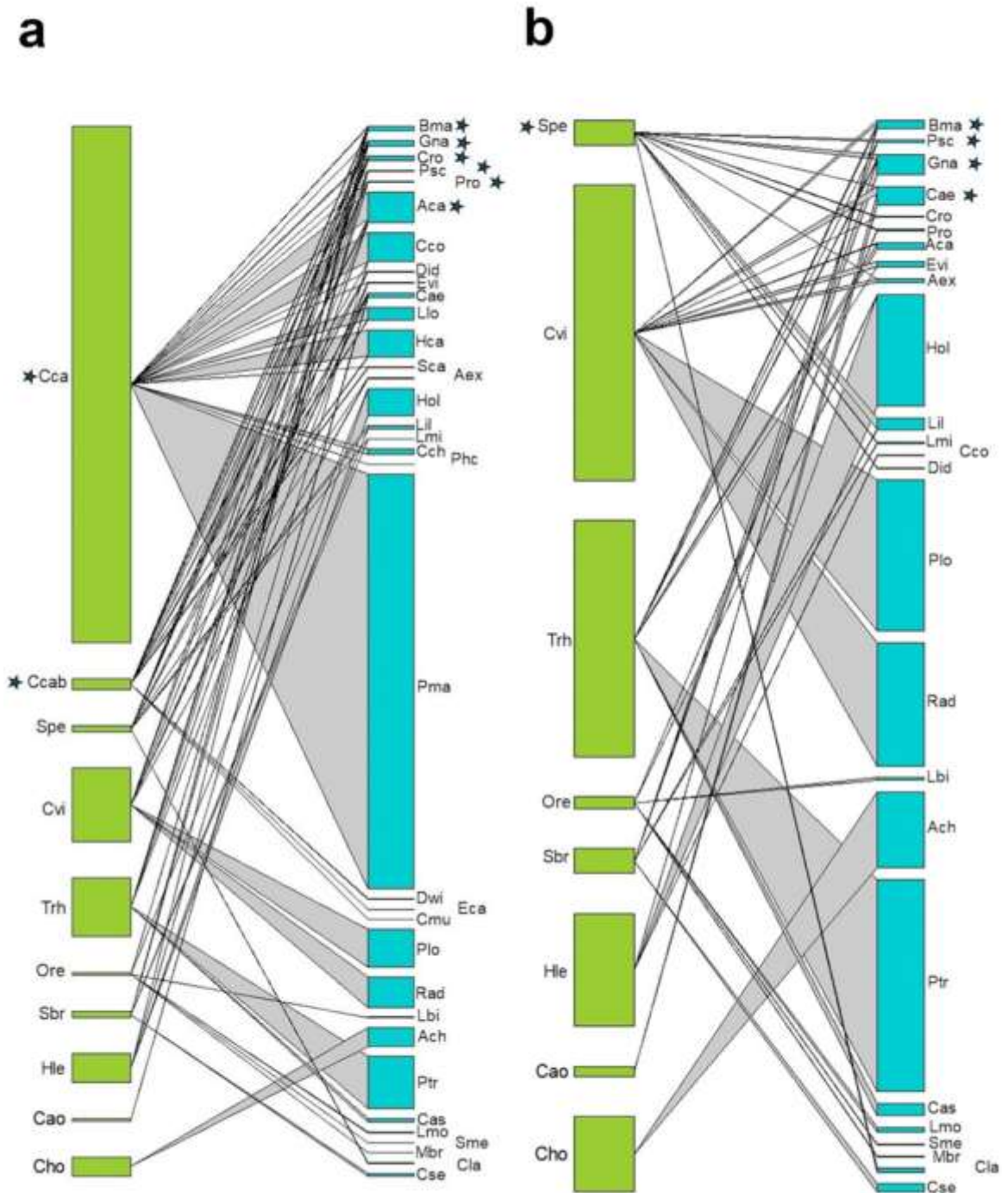


Figura 13. a) Estructura de la red después de eliminar el parásito núcleo de la red completa (SPaRN). b) Estructura de la red después de eliminar tanto las especies núcleo de peces como el parásito núcleo de la red completa (SPPN). Descripción de los rectángulos en la red y los nombres de las especies en la leyenda de la Figura 11.

Tabla 10. Valores de la posición de las especies núcleo en las redes bajo diferentes escenarios de extinción.

Tipo de red	Especies de peces	Valores	Especies de parásitos	Valores
Red completa	<i>C.caninus</i>	1.68	<i>P.selene</i>	3.11
	<i>C.caballus</i>	1.50	<i>L.giganteus</i>	2.25
			<i>Anisakis</i> sp.	2.25
			<i>P.hollisae</i>	1.39
			<i>R.signata</i>	1.39
SCC	<i>C.caballus</i>	1.97	<i>P.selene</i>	3.24
			<i>L.giganteus</i>	2.25
			<i>Anisakis</i> sp.	2.25
			<i>P.hollisae</i>	1.26
			<i>R.signata</i>	1.26
SPN	<i>S. peruviana</i>	1.61	<i>P.selene</i>	3.23
			<i>L.giganteus</i>	2.09
			<i>Anisakis</i> sp.	2.09
SParN	<i>C.caninus</i>	1.63	<i>Ps.carangis</i>	2.18
	<i>C.caballus</i>	1.42	<i>Gnathia</i> sp.	2.18
			<i>B.margaritae</i>	2.18
			<i>A.caballeroi</i>	1.44
			<i>Procamallanus</i> sp.	1.44
			<i>C.robustus</i>	1.44
SPPN	<i>S.peruviana</i>	1.49	<i>C.aesonyx</i>	1.79
			<i>Gnathia</i> sp.	1.79
			<i>Ps.carangis</i>	1.79
			<i>B.margaritae</i>	1.79

Efecto de las extinciones en las métricas de la red

El anidamiento en todas las redes antes de la extinción no mostró diferencias significativas con respecto a lo esperado por las extinciones al azar. Sin embargo, se observó un cambio negativo significativo en la modularidad y positivo significativo en la robustez en todas las redes antes de la extinción. En contraste, después de la extinción, todas las redes presentaron métricas significativamente menores (Tabla 12).

Tabla 11. Métricas pre-extinción (Red completa) y post-extinción (diferentes escenarios de eliminación) en una red en diferentes escenarios de eliminación. Asterisco (*indica) valores significativamente diferentes de lo observado con lo esperado por los modelos nulos.

Escenario	Métrica	Métricas pre-extinción	métrica post-extinción	Intervalo de los valores nulos (mediana)
SCC	WNODF	21.3	20.17*	20.9 - 21.9 (21.9)
	Conectancia	0.27	0.26*	0.27 - 0.27 (0.27)
	Modularidad	0.33*	0.36*	0.46 - 0.52(0.51)
	Robustez	0.88*	0.86*	0.85 - 0.88 (0.87)
SPN	WNODF	21.3	17.14*	14.7 - 24.9 (20.4)
	Conectancia	0.27	0.28*	0.23 - 0.30 (0.27)
	Modularidad	0.33*	0.36*	40 - 65 (50)
	Robustez	0.88*	0.86*	0.82 - 0.87 (0.85)
SParN	WNODF	21.3	11.71*	17.9 - 23.2 (21.2)
	Conectancia	0.27*	0.2*	0.24 - 0.30 (0.27)
	Modularidad	0.33*	50*	0.40 - 0.63 (0.50)
	Robustez	0.88*	0.77*	0.85 - 0.88 (0.87)
SPPN	WNODF	21.3	6.77*	16.8 - 23.1 (20.9)
	Conectancia	0.27*	0.2*	0.24 - 0.32 (0.28)
	Modularidad	0.33*	0.44*	0.35 - 0.67 (0.48)

	Robustez	0.88*	0.74*	0.82 - 0.77 (0.85)
--	----------	-------	-------	--------------------

Patrones de coextinción

Cuando las especies de peces se eliminaron de la más a la menos conectada, se generaron tasas de 50% y 80% de coextinción de parásitos al extinguirse 50% y 90% de los peces, respectivamente. Cuando se eliminaron las especies de peces de la menos a la más conectada, se generaron tasas de coextinción de parásitos de alrededor de 20% y 50% al extinguirse alrededor del 50% y 90% de los peces. Cuando las especies de peces se eliminaron al azar, la tasa de coextinción presentó resultados intermedios a los otros dos escenarios (Figura 10).

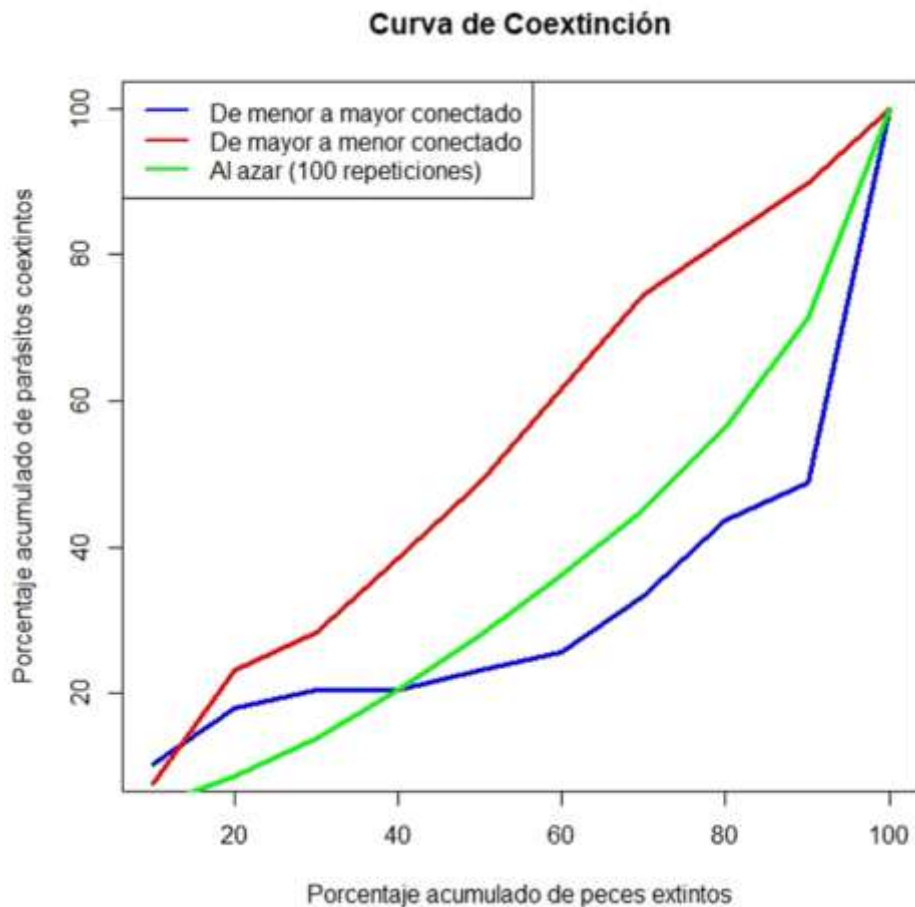


Figura 14. Curvas de coextinción de especies basado en datos de peces carángidos y sus parásitos.

DISCUSIÓN

Impacto de las coextinciones en la estructura de las redes de carángidos y sus parásitos

Este estudio sugiere que la extinción de las especies tanto de peces como de parásitos núcleo resulta en una disminución significativa de las propiedades estructurales de la red, lo cual las vuelve más vulnerables ante cualquier perturbación causando un posible desequilibrio en los ecosistemas (Lafferty et al., 2006; Herrera et al., 2021). Sobre todo, la sobrepesca puede reducir las poblaciones de peces y sus parásitos llevándolos al borde de su extinción (Wood et al., 2010) ya que se ha demostrado que este es el principal factor de la pérdida de biodiversidad aún por encima del cambio climático global (Jaureguiberry et al., 2022). Por ejemplo, en nuestras simulaciones de extinción, encontramos que si se extingue *Caranx caninus* se podría coextinguir el monogéneo *P. manteri* de nuestra red, casos como este, se han presentado de en la naturaleza ya que especies de parásitos como *Stichocotyle nephropis* se han extinto localmente debido a la sobrepesca de sus hospederos (Mackenzie et al., 2018). Aunque la disminución de los parásitos en la naturaleza podría parecer beneficiosa, autores como Wood et al. (2010) y Mackenzie y Pert et al. (2018) advierten sobre las graves implicaciones ecológicas que esto conlleva, ya que los parásitos juegan un papel muy importante como reguladores de las comunidades de organismos silvestres (Marcogliese, 2004).

Importancia del anidamiento como propiedad estructural en las redes de interacción

Sin embargo, a pesar de los efectos negativos en las métricas de la red, la red se mantuvo significativamente anidada y con una robustez relativamente alta en todos los escenarios de coextinción. Estos resultados son similares a los encontrados mediante simulaciones en otras redes de peces y parásitos, en las cuales se ha visto que el anidamiento les brinda cierta estabilidad ante las coextinciones (e.g. Dallas y Cornelius, 2015; Bellay et al., 2020). Esto se debe a que en las redes anidadas hay un núcleo de especies de parásitos conectadas con la mayoría de los

peces, lo cual hace más probable que esos parásitos persistan, aunque sus hospederos se extingan. En un escenario catastrófico, en el que se pierdan las especies núcleo actuales, podría haber una reorganización de la red, de tal forma que algunas especies de la periferia pasarían al núcleo. Esto se observó en la red SPaRN, ya que cuando se eliminaron a *P. selene*, *L. giganteus*, *P. hollisae* *R. signata* (ectoparásitos) y *Anisakis* sp. (endoparásito) de la red completa, las especies *C. robustus*, *Gnathia* sp. (ectoparásitos), *B. margaritae*, *Procamallanus* sp. y *Ps. Carangis* (endoparásitos) que pertenecían a la periferia de la red, adoptaron el rol de especies núcleo. Así, se esperaría que la funcionalidad de las especies núcleo extintas sea compensada por especies periféricas (Sheykhali et al., 2020). Por lo tanto, analizar el recambio de especies núcleo bajo escenarios de coextinción puede tener implicaciones positivas en los planes de conservación de las especies ya que, por lo regular, los esfuerzos de conservación se centran en las especies núcleo prestándole poca atención a las especies periféricas las cuales, como se observó en nuestros resultados, pueden tomar un papel como núcleo en la red cuando se extinguen otras especies.

Incluso, cuando se eliminan *C. caninus* y *C. caballus* se mantiene el anidamiento debido a que *S. peruviana* toma el papel de especie núcleo en la red. Sin embargo, esta capacidad amortiguadora que provoca el anidamiento puede irse agotando conforme se eliminan a las especies de la red, esto se observó en nuestros resultados ya que el anidamiento disminuyó de 21.3 en la red completa a 6.2 en la red SPPN.

El anidamiento observado en la red de este estudio es interesante ya que esta estructura es típica de las redes mutualistas y la modularidad de redes antagónicas. Por lo tanto, se puede sugerir que las redes de interacción no siguen un patrón estructural estricto se han encontrado en redes similares significativamente anidadas (Fortuna et al., 2010).

Influencia de la filogenia y la ecología de los hospederos como determinantes del anidamiento en redes ecológicas

El patrón anidado en una red donde las especies de peces pertenecen a la misma familia puede ser el reflejo de la coevolución de sus parásitos (Chen et al., 2017). Este resultado nos indica que esta red no está estructurada al azar, sino que el anidamiento está conferido por la cercanía filogenética de las especies de hospederos. Estudios previos han sugerido que la filogenia es un factor muy importante en la organización de las redes ecológicas ya que las especies estrechamente relacionadas tienden a compartir características ecológicas y rasgos similares lo que puede resultar en patrones de anidamiento en sus interacciones (Cattin et al., 2004; Rezende et al., 2007; Peralta, 2016).

En este contexto, nos fue interesante encontrar solo a *Caranx caninus* y a *C. caballus* en el núcleo de la red y no a *C. vinctus* ya que las tres especies son filogenéticamente cercanas y pudieran compartir el mismo grado de conectividad por ser del mismo género. Esto se debe a que *C. caninus* y *C. caballus* comparten características ecológicas similares, como la forma corporal, longitud máxima, intervalo de profundidad y tipo de hábitat, lo que podría facilitar que compartan un mayor número de parásitos, incluso, esto se vio reflejado cuando se eliminó a *Caranx caninus* de la red y las especies del núcleo permanecieron interactuando con *Caranx caballus*. En contraste, *C. vinctus* alcanza menor longitud, menor intervalo de profundidad y coloniza menos ambientes que *C. caninus* y *C. caballus*. Así, es relevante considerar la influencia de la filogenia junto con otros factores ecológicos determinantes en la formación de redes (Donatti et al., 2011). Estos hallazgos respaldan la idea de Thompson (2005) y Vázquez et al. (2009) de que la estructura de las redes ecológicas refleja tanto eventos ecológicos pasados preservados en las filogenias como factores ecológicos actuales, sugiriendo que la estructura de nuestra red resulta de una combinación de influencia filogenética y rasgos ecológicos compartidos.

Efectos de las coextinciones de las especies en función de su grado de conectividad

En el escenario de extinción de especies de la más conectada hasta las menos conectada, se produjo una alta tasa de coextinción de los parásitos. Este patrón es consistente con estudios que han documentado que la eliminación de especies altamente conectadas puede desencadenar cascadas de extinción, donde los efectos negativos se propagan rápidamente a través de la red en comparación con la extinción de las especies al azar (Herrera et al., 2021). En este sentido, la eliminación de especies altamente conectadas amplifica el impacto sobre la estabilidad de la red, ya que los nodos más conectados tienden a ser esenciales para la persistencia global. En este contexto es importante señalar que, al menos en esta red, las especies más conectadas, *C. caballus* y *C. caninus*, son también las de mayor tamaño (100 cm de longitud total). Esto se debe a que el número de especies de parásitos suele estar directamente relacionado con el tamaño de sus hospederos (Poulin, 1999). Conocer esto, es fundamental ya que, en términos pesqueros, las especies de mayor tamaño corporal son las más vulnerables a la extinción debido a la pesca (Dulvy et al., 2004; Cheung et al., 2005; Olden et al., 2007). Así, la relación entre la vulnerabilidad a la extinción, el papel de las especies clave en la red y algunas características ecológicas de los peces resaltan la complejidad de las dinámicas ecológicas y los riesgos que conlleva la pérdida de la biodiversidad. Este fenómeno refleja lo observado en otros estudios de redes ecológicas de hospedero-parásito, redes mutualistas y redes depredador-presa (Solé y Montoya, 2001; Dunne et al., 2002; Sheykhalí et al., 2020), donde la vulnerabilidad aumenta significativamente cuando se eliminan a las especies centrales de manera selectiva incluso en redes significativamente anidadas y con especies potencialmente redundantes funcionalmente (Mommott et al., 2004). Por lo tanto, identificar a las especies que, al ser eliminadas, tendrían un mayor impacto en la persistencia de una red ecológica es un criterio claro para priorizar acciones de conservación de la biodiversidad. Por ejemplo, las especies *C. caninus* y *C. caballus* son las especies de peces más conectadas en nuestra red. Asimismo, son

de las más abundantes en la pesca ribereña y están bajo constante presión pesquera. A pesar de ser consideradas especies de valor comercial secundario estos peces, como otros carángidos suelen ser de los más representativos en términos de diversidad y abundancia en la pesca de especies mayor importancia comercial (Morán-Angulo, 2009). Además, es importante destacar que nuestros resultados indican que si estas indican si estas dos especies de peces se extinguen, al menos nueve especies de parásitos podrían coextinguirse ya que estas especies infectan específicamente a *C. caninus* y *C. caballus*. Este tipo de parásitos especialistas por lo general tienden a ser más vulnerables a la pérdida de los hospederos debido al agotamiento de sus recursos en la red (Bellay et al., 2020; Herrera et al., 2021).

En contraste, en el escenario donde se eliminaron las especies de menor a mayor conectividad, no se generó una cascada de extinción en la misma proporción que cuando se eliminaron las especies de mayor a menor conectividad. Esto se debe a que las especies menos conectadas en la red brindan menor soporte estructural en comparación con las especies más conectadas. Como también lo señalan Herrera et al. (2021), el equilibrio entre la pérdida de especies más conectadas y las menos conectadas se refleja en la tasa de coextinción intermedia encontrada en el escenario de coextinción aleatoria (Dunne et al., 2002; Herrera et al., 2021). Sin embargo, algunos autores sugieren que las extinciones reales no ocurren de manera aleatoria, especialmente cuando son provocadas por actividades humanas como la sobrepesca (Jackson et al., 2001; Dunne et al., 2002). Esto sugiere que las extinciones reales provocan más extinciones secundarias de lo esperado en escenarios aleatorios. Por tanto, es esencial considerar las relaciones entre los peces y sus parásitos al evaluar la pérdida de especies, ya que las estimaciones actuales podrían subestimar la pérdida de biodiversidad (Solé y Montoya 2001; Dunne et al., 2002). Finalmente, es importante aclarar que eliminar a las especies más conectadas no necesariamente significa que una red vaya a colapsar por completo. No obstante, si se puede ver una fragmentación en una red la cual

resultará en la extinción de muchas especies al agotarse sus recursos (Strona, 2022).

Además de los patrones observados en la eliminación secuencial de especies de hospedero, tanto de menor a mayor conectado y viceversa, estudios como el de Bellay et al. (2020) han destacado la importancia de considerar los distintos grupos de parásitos en una red. En ese trabajo, se reportó que, independientemente de la secuencia de extinción, las redes basadas en ectoparásitos tienden a ser más vulnerables a la pérdida de hospedadores, dado que los ectoparásitos suelen ser más especialistas que los endoparásitos. Por ello, los autores sugieren que, aunque una red de ecto y endoparásitos presente alta robustez frente a coextinciones, la subred de ectoparásitos puede ser más frágil, especialmente en redes con alta dominancia de estos parásitos, como en este estudio. Por lo tanto, sugerimos seguir realizando más estudios tomando en cuenta diferentes rasgos de la historia de vida de los parásitos sobre todo en redes que tienen un impacto negativo directo con actividades humanas como la pesca, la cual ha sido de las principales que han provocado el declive de muchas poblaciones de distintas especies de peces (Jaureguiberry et al., 2022).

CONCLUSIÓN

Los resultados de este estudio revelaron que la eliminación de especies núcleo, tanto de peces como de parásitos, afecta negativamente las propiedades estructurales de la red, lo cual puede aumentar su vulnerabilidad y causar un desequilibrio en el ecosistema. Sin embargo, las redes pueden mantener cierto grado de estabilidad tras las coextinciones, gracias al recambio de las especies de la periferia que asumen los roles funcionales de las núcleo extintas. Este proceso de reorganización destaca la capacidad de resiliencia en redes anidadas, aunque se observa que esta estabilidad disminuye progresivamente con la pérdida de las especies. La extinción de peces núcleo, como *Caranx caninus* y *C. caballus*, desencadena la coextinción de múltiples especies de parásitos, lo cual podría llevar a una pérdida de biodiversidad significativa. Además, la eliminación selectiva de peces con más conectadas genera las tasas más altas de coextinción, lo que subraya el riesgo de la sobreexplotación de estas especies y su impacto en la red ecológica. Esa información podría contribuir a los planes de conservación de las especies destacando la importancia de los parásitos y especies de peces clave en los ecosistemas.

REFERENCIAS

- Almeida-Neto, P.R., Guimarães, P.R., Guimarães- Jr, R.D. y Loyola, W.U. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melian, C.J. y Olesen, J. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 100, 9383–9387.
- Bascompte, J. y Jordano, P. (2006). The structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecological networks: linking structure to dynamics in food webs*. Oxford University Press. Oxford, UK, 143–159.
- Bellay, S., Fontes de Oliveira, E., Almeida-Neto, M. y Massato-Takemoto, R. (2020). Ectoparasites are more vulnerable to host extinction than co-occurring endoparasites: evidence from metazoan parasites of freshwater and marine fishes. *Hydrobiologia*, 847, 2873–2882
- Benítez, Malvido, J., Martínez-Falcón, A.P., Dáttilo, W. y Del Val, E. (2014). Diversity and network structure of invertebrate communities associated to *Heliconia* species in natural and human disturbed tropical rain forests. *Glob. Ecol. Conserv.*, 2, 107–117.
- Campião, K.M., Ribas, A.C.A., Morais, D.H., da Silva, R.J. y Tavares, J.L.R. (2015) How many parasites species a frog might have? Determinants of parasite diversity in south American anurans. *PLoS One* 10, e0140577.
- Cattin, M.F., Bersier, L.F., Banasek-Richter, C., Baltensperger, R. y Gabriel, J.P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web structure. *Nature*, 427, 835–839.
- Chen, L., Zheng, U., Gao, C., Mi, X-C., Ma, K-P, Wubet, T. y Guo, L-D. (2017). Phylogenetic relatedness explains highly interconnected and nested

- symbiotic networks of woody plants and arbuscular mycorrhizal fungi in a Chinese subtropical forest. *Mol. Ecol.*, 26, 2563–2575.
- Cheung, W.W.L., Pitcher, T.J. y Pauly, D. (2005). A fuzzy logic expert system to estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing. *Biol. Conserv.*, 124, 97–111.
- Dallas, T. y Cornelius, E. (2015). Co-extinction in a host-parasite network: identifying key host for network stability. *Sci. Rep.*, 5, 13185.
- Dáttilo, W., Guimaraes, P.R. y Izzo, T.J. (2013). Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. *Oikos*, 122, 1643–1648.
- Dobson, A., Lafferty, K.D., Kuris, A.M., Hechinger, R.F. y Jetz, W. (2008). Homage to Linnaeus: How many parasites? How many host?. *PNAS*. 105, 11482–11489.
- Donatti, C.I., Guimarães, P.R., Galetti, M., Pizo, M.A., Marquitti, F.M.D. y Dirzo, R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecol. Lett.*, 14, 773–781.
- Dorman, C.F., Gruber, B. y Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *R. News* 8, 8–11.
- Dulvy, N.K., Ellis, J.R., Goodwin, N.B, Grant, A., Reynolds, J.D. y Jennings, S. (2004). Methods of assessing extinction risk in marine fishes. *Fish and Fisheries*, 5, 255–276.
- Dunne, J.A., Williams, R.R. y Martínez, N.D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.*, 5, 558–567.

- Ezcurra, E., Aburto-Oropeza, O., de los Angeles Carvajal, M., Cudney-Bueno, R. y Torre, J. (2009). Gulf of California, Mexico. En: McLeod, K, Leslie, K, editores. *Ecosystem-based management for the oceans*. London: Island Press. 227–252 p.
- Farrell, M., Park, A.W., Cressler, C.E., Dallas, T., Huang, S., Mideo, Nmn Morales-Castilla, I., Davies, T.J. y Stephens, P. (2021). The ghost of hosts past: impacts of host extinction on parasite specificity. *Phil. Trans. R. Soc. B.*, 376, 20200351
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., Poulin, R. y Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?. *J. Anim. Ecol.*, 79, 811–817.
- Froese, R. y Pauly, D. (Eds). (2024). FishBase, World Wide Web Electronic Publication. Fecha de consulta: 04/11/2024.
- Guimarães- Jr, P.R. y Guimarães, P.R. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environ. Model. Softw.*, 21, 1512–1513.
- Herrera, J.P., Moody, J. y Nunn, C.L. (2021). Predictions of primate-parasite coextinction. *Philos. Trans. R. Soc. B.*, 376, 20200355.
- Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemer, M., Bowler, D.E., Coscieme, L., Golden, A.S., Guerra, C.A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár, Zsolt. y Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Sci. Adv.*, 8, eabn9982.
- Jackson, J.B., Kirby, M.X., Berger, W.H., Bjorndal, K.A., Botsford, L.W., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J.A., Hughes, T.P., Kidwell, S., Lange, C.B., Lenihan, H.S., Pandolfi, J.M., Peterson, C.H., Steneck, R.S., Tegner, M.J. y Warner, R.R. (2001). Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293, 629–637.

- Kaplan, Z., Šumberová, K., Formanová, I. y Ducháček, M. (2014). Re-establishment of an extinct population of the endangered aquatic plant *Potamogeton coloratus*. *Aquatic Bot.*, 119, 91–99.
- Lafferty, K.D., Dobson, A.P. y Kuris, A.M. (2006). Parasites dominate food webs links. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103, 11211–11216.
- Lafferty, K.D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C.J., De Leo, G., Dobson, A.P., Dunne, J.A., Johnson, P.T.J., Kuris, A.M., Marcogliese, D.J., Martinez, N.D., Memmott, J., Marquet, P.A., McLaughlin, J.P., Mordecai, E.A., Pascual, M., Poulin, R. y Thielges, D.W. (2008). Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecol Lett.*, 533–546.
- Lange, D., Dáttilo, W. y Del-Claro, K. (2013). Influence of extrafloral nectary phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecol. Entomol.*, 35, 463–469.
- Mackenzie, K. y Pert, C. (2018). Evidence for the decline and possible extinction of a marine parasite species caused by intensive fishing. *Fisheries Research*, 198, 63–65.
- Mair, J.M., Cipriani, R., Guzman, H.M. y Usan, D. (2012). Fishery of the Green Jack *Caranx caballus* (Osteichytes: Carangidae) in Las Perlas Archipelago, Pacific Panama. *Rev. Biol. Trop.*, 60, 1271–1288.
- Marcogliese, D.J. (2004). Parasites: small players with crucial roles in the ecological theater. *EcoHealth*, 1, 151–164.
- Marquitti, F.M.D., Guimaraes, P.R., Pires, M.M. y Bittencourt, L.F. (2014). MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography*, 37, 221–224.
- Memmott, J., Waser, N.M. y Price, M.V. (2004). Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 271, 2605–2611.

- Mishra, P., Pandey, C.M., Mishra, P. y Pandey, G. (2019). Application of Student's t-test, analysis of variance, and covariance. *Ann. Card. Anaesth.*, 22, 407–411.
- Morán-Angulo, R.E. (2009). La Pesquería ribereña de Escama en Mazatlán, Sinaloa, México: una Visión Integral para el Manejo Sustentable. Tesis de Doctorado, Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Newman, M.E.J. (2006). Modularity and community structure in networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 103, 8577–8582.
- Olden, J.D., Hogan, Z.S. y Vander Zande, M.J. (2007). Small fish, big fish, blue fish: size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 16, 684–701.
- Peralta, G. (2016). Merging evolutionary history into species interaction networks. *Funct. Ecol.*, 30, 1917–1925.
- Polidoro, B.A., Brokks, T., Carpenter, K.E., Edgar, G.J., Henderson, S., Sanciangco, J. y Robertson, D.R. (2012). Patterns of extinction risk and threat for marine vertebrates and habitat-forming species in the Tropical Eastern Pacific. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 448, 93–104.
- Poulin, R. (1999). Body size vs abundance among parasite species: positive relationships?. *Ecography*, 22, 246–250.
- Poulin, R. (2010). Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends Parasitol.*, 26, 492–298.
- R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.

- Rezende, E.L., Jordano, P., Bascompte, J. (2007). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. *Oikos*. 116, 1919–1929.
- Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Paredes, G. López-Lemus, L. G. (2004). Fishing down coastal food webs in the Gulf of California. *Fisheries*. 29, 1–25.
- Sheykhal, S., Fernández-Gracia, J., Traveset, A., Ziegler, M., Voolstra, C.R., Duarte, C.M. y Eguíluz, V. (2020). Robustness to extinction and plasticity derived from mutualistic bipartite ecological networks. *Sci. Rep.*, 10, 9783.
- Solé, R. y Montoya, M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks. *Proc. R. Soc. Lond. B.*, 268, 2039–2045.
- Strona, G. (2022). Extinction Sequences. En: *Hidden Pathways to Extinction. Fascinating Life Sciences*. Springer, Cham.
- Sures, B., Nachev, M., Schwelm, J., Grabner, D. y Selbach, C. (2023). Environmental parasitology: stressor effects on aquatic parasites. *Trends. Parasitol*, 39, 461–474.
- Thompson, J.N. (2005). *The Geographic Mosaic of Coevolution*. University of Chicago Press, Chicago.
- Vázquez, D.P., Bluthgen, N., Cagnolo, L. y Chacoff, N.P. (2009) Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Ann. Bot*, 103, 1445–1457.
- Wood, C., Lafferty, K.D. y Micheli, F. (2010). Fishing out marine parasites? Impacts of fishing on rates of parasitism in the ocean. *Ecol. Lett.*, 13, 761–775.

CAPÍTULO 4

Consideraciones y conclusión general

CONSIDERACIONES FINALES

Los peces de la familia Carangidae demostraron ser útiles como herramientas para explorar hipótesis ecológicas y evolutivas sobre las comunidades de parásitos marinos. Este estudio evidenció una fuerte heterogeneidad entre la similitud de estas comunidades la cual puede estar influenciada principalmente por las características ecológicas y morfológicas de cada especie de pez, como el tamaño y forma corporal, uso del hábitat y el intervalo de profundidad donde se distribuyen, más que la filogenia o la simpatría. Estos factores fueron los que determinaron principalmente la exposición diferencial en los peces a diversos parásitos, lo que genera comunidades más ricas en especies grandes y de amplia distribución batimétrica, mientras que los peces más pequeños y de distribución restringida presentan comunidades más pobres.

Los resultados destacan la influencia de la especificidad de los parásitos hacia sus hospederos, modulada por filtros de encuentro y compatibilidad, los cuales pueden variar incluso entre especies filogenéticamente cercanas. Asimismo, las diferencias en la composición de parásitos registradas en distintas regiones del Pacífico mexicano refuerzan la idea de que la diversidad disminuye con la distancia geográfica, condicionada por factores locales como la batimetría, las corrientes marinas y las condiciones ambientales.

En síntesis, los hallazgos resaltan la importancia de integrar factores ambientales, ecológicos y evolutivos para comprender las interacciones entre hospederos y parásitos en sistemas marinos. Las variaciones observadas podrían reflejar adaptaciones coevolutivas y patrones de uso diferencial del hábitat, aspectos clave para entender la dinámica de comunidades en regiones biogeográficas complejas como el Golfo de California. Estos resultados sientan las bases para futuras investigaciones que profundicen en el papel de estas interacciones en la ecología y evolución de los organismos marinos.

Holísticamente, es necesario no considerar a las especies como componentes aislados de las comunidades, sino, tomarlos como interactuantes con otros organismos como los parásitos, con los cuales forman redes que pueden verse afectadas por perturbaciones como las extinciones. En estas redes Las especies núcleo, tanto de peces como de parásitos, desempeñan un papel clave en la estabilidad estructural de las redes; sin embargo, esta estabilidad puede verse comprometida si las perturbaciones eliminan especies conectadas críticamente. En este contexto, el anidamiento emerge como una propiedad estructural que brinda resiliencia ante las extinciones, permitiendo que las especies periféricas asuman roles núcleo bajo escenarios catastróficos. Este hallazgo sugiere que los planes de conservación no solo deben centrarse en proteger a las especies núcleo actuales, sino también considerar a las especies periféricas, que podrían desempeñar un papel estabilizador crucial en caso de desaparición de las primeras.

Por otro lado, los resultados resaltan que las interacciones en estas redes no son aleatorias, sino que responden a factores filogenéticos y ecológicos compartidos entre especies cercanas. Esta relación filogenética, combinada con patrones ecológicos, puede orientar estrategias de conservación más integrales al identificar especies clave cuya protección beneficie a toda la red. Finalmente, se destaca la importancia de los parásitos como componentes funcionales de los ecosistemas, resaltando la necesidad de incluirlos explícitamente en políticas de manejo pesquero y conservación. La sobrepesca, identificada como uno de los principales motores de pérdida de biodiversidad, no solo afecta a las especies objetivo, sino también a sus parásitos asociados, con posibles consecuencias negativas para el equilibrio de las redes tróficas. En este sentido, se hace imprescindible implementar prácticas pesqueras más sostenibles y proteger hábitats que promuevan la coexistencia de especies, asegurando la funcionalidad de las redes ecológicas y la salud de los ecosistemas marinos.

CONCLUSION GENERAL

En estudio se reafirma la importancia de las interacciones entre hospederos y parásitos como un componente esencial para comprender la dinámica y estabilidad de los ecosistemas marinos. Al abordar factores ecológicos y filogenéticos, se identifican patrones clave que contribuyen al entendimiento de la biodiversidad y la resiliencia de las redes ecológicas en el Golfo de California. Asimismo, se destaca que la sobrepesca representa una amenaza significativa no solo para las especies objetivo, sino también para sus parásitos, lo que podría alterar el equilibrio de la funcionalidad del ecosistema. En este contexto, resulta fundamental implementar prácticas pesqueras sostenibles y proteger hábitats críticos. Finalmente, consideramos importante continuar realizando estudios de este tipo, que no solo amplían el conocimiento sobre la biodiversidad parasitaria, sino que también ofrecen bases sólidas para el diseño de estrategias de manejo y conservación más integrales.



Contents lists available at ScienceDirect

Parasitology International

journal homepage: www.elsevier.com/locate/parint

Low similarity between parasite communities of ten sympatric carangid species

Juan M. Osuna-Cabanillas^a, Emigdio Marín-Enríquez^b, Ana P. Martínez-Falcón^c, Juan T. Timi^d,
Francisco N. Morales-Serna^{e,*}

^a Posgrado en Ciencias en Recursos Acuáticos, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán 82000, Mexico

^b CONAHCYT, Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán 82000, Mexico

^c Centro de Investigaciones Biológicas, Área Académica de Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma, 42184, Mexico

^d Laboratorio de Ictioparasitología, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Mar del Plata 7600, Argentina

^e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán 82040, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Carangidae
Diversity
Pacific
Gulf of California
Mexico
Metazoan parasites

ABSTRACT

Host phylogeny and ecological convergence are two factors thought to influence the structure of parasite communities. The aims of this study were to determine the diversity of metazoan parasites of 10 sympatric fish species of the family Carangidae from the southeastern Gulf of California, and to analyze their similarity at infracommunity and component community levels, in order to determine if the host species, particularly those congeneric with similar ecological characteristics, exhibit similar assemblages of parasites. In total, 874 fish specimens were examined and 40 parasite species were identified. The component community was composed by 21 parasite species in *Caranx caninus*, 20 in *C. caballus*, 11 in *C. vinctus*, five in *Chloroscombrus orqueta*, four in *Carangoides otrynter*, seven in *Hemicaranx leucurus*, eight in *Selene brevortii*, 14 in *S. peruviana*, and 11 in *Trachinotus rhodopus*. The metazoan parasite communities of *C. vinctus*, *Ch. orqueta*, *H. leucurus*, and *S. brevortii* are reported here for the first time. The parasite communities of the remaining six carangid species have been reported from regions other than the Gulf of California. All fish species differed significantly regarding the diversity of their parasite infracommunities. This possibly is due to different patterns of habitat use among fish species, and because of the differential host specificity among parasite taxa. Nonetheless, when the analysis was restricted to common parasite species, some fish showed similar parasite infracommunities, particularly congeners of the genus *Selene* as well as *C. caballus* and *C. vinctus*. The component communities of species of *Selene* were highly similar (>65%), but the three species of *Caranx* were not. This result supports the hypothesis that congeneric fish species with similar ecological filters harbor similar parasite communities. However, the difference observed between *C. caninus* and *C. caballus* suggests that these species, despite being evolutionary and ecologically related, have different physiological or immunological characteristics (compatibility filters) that may result in different parasite communities.

1. Introduction

Parasites are ubiquitous in biological communities, and play important roles in the functioning of ecosystems [1,2,3]. Host phylogeny and ecological convergence are two factors thought to influence the structure of parasite communities [4]. Indeed, phylogenetically related hosts might harbor similar parasite assemblages that were acquired through evolutionary events such as co-speciation or host-switching. In addition, such similarity can be promoted by common or generalist

parasite species encountered by hosts occurring in sympatry. In marine fish, it is expected that phylogenetically close hosts, living in sympatry with potential to access the same pool of local parasites, show high similarity in the structure and composition of their parasite communities [5]. Despite the evidence that host phylogeny has weak influence on parasite diversity and community structure [6,7], homogeneous parasite communities can be observed between fish species with similar ecological filters (e.g., size, habitat, trophic level, and depth distribution) [8].

* Corresponding author.

E-mail address: neptali@ola.icmyl.unam.mx (F.N. Morales-Serna).

<https://doi.org/10.1016/j.parint.2024.102885>

Received 6 January 2024; Received in revised form 28 February 2024; Accepted 7 March 2024

Available online 8 March 2024

1383-5769/© 2024 The Authors. Published by Elsevier B.V. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Carangidae (jacks and pompanos) is a family of ecologically and economically important fish, distributed mostly in marine tropical and subtropical waters, but also in temperate regions and in brackish waters. This family is highly diverse in terms of species, ecological niche, body shape, and size [9,10]. Carangidae is divided into four tribes or sub-families (Carangini, Naucratini, Trachinotini and Scomberoidini); however, their phylogenetic relationships are not fully understood [10]. They are abundant in coastal tropical waters forming shoals and feeding mostly on benthic invertebrates and small fish [11,12]. These habits favor the acquisition of both trophically and non-trophically transmitted parasites.

Studies on several carangid species have shown that they harbor rich communities of metazoan parasites (e.g., [13,14,15,16]). Of the 152 species of carangids currently known, 34 are distributed in the Mexican Pacific coast [17]. Of these, nine species (*Caranx caballus*, *C. caninus*, *C. sexfasciatus*, *Decapterus muroadsi*, *Oligoplites altus*, *O. saurus*, *O. refulgens*, *Selar crumenophthalmus*, and *Trachinotus rhodopus*) caught in the Mexican South Pacific coast have been investigated for the structure and composition of their metazoan parasite communities. These species can harbor from nine to 35 species of parasites [18,19,20,21–23]. Thus, from a parasitological perspective, carangids represent useful host models for testing ecological and evolutionary hypothesis.

Currently, no study has been conducted regarding the community of parasites of carangids from the Mexican North Pacific, which includes the Gulf of California. This gulf has a variety of habitats and oceanographic processes, which make it a megadiverse marine ecosystem and an important area for endemism [24,25]. Moreover, the Gulf of California supports about half of the Mexico fishery production. In its southeastern region, although carangids are not among the most valuable target species for fisheries, they are highly abundant and common in the landings of artisanal fishing fleets [26].

The present study was focused on parasites of 10 sympatric carangid species, original from the southeastern Gulf of California: *Carangoides otrynter*, *Caranx vinctus*, *C. caballus*, *C. caninus*, *Chloroscombrus orqueta*, *Hemicaranx leucurus*, *O. refulgens*, *Selene brevoortii*, *Selene peruviana*, and *T. rhodopus*. These species inhabit the coastal pelagic zone and have similar trophic levels (carnivores, tertiary consumers). However, some species, such as *C. caninus* and *C. caballus* achieve body lengths up to 100 cm and a depth distribution up to 100 m, whereas *H. leucurus* reaches 50 cm of body length and 30 m of depth. The aims of the present study were to determine the diversity of metazoan parasites from these 10 carangid species; and to analyze their similarity at infracommunity and component community levels. It is expected that congeneric fish species, with similar ecological characteristics, display similar assemblages of parasites.

2. Materials and methods

2.1. Fish and parasite collection

A total of 874 fish belonging to 10 carangid species (Table 1) were collected between February 2021 and May 2022 from the artisanal fishery that operates at a fishing area off Mazatlán in the southeastern Gulf of California (23°14'29" N; 106°24'35" W). Fish were collected in different months/seasons throughout the year for representativeness of the parasite fauna. Monthly sample size for each fish species are provided in Supplementary Table S1. Freshly caught hosts were transported to the laboratory for immediate parasitological examination. The total length (TL, cm) of each fish was measured. The external surface, gills, cavities, internal organs, and musculature were examined for the presence of metazoan parasites using a stereomicroscope. Parasites were fixed in 4% formalin, and preserved in 70% ethanol for morphological identification. In order to examine their morphological characteristics, crustaceans and nematodes were cleared in lactic acid, whereas monogeneans, digeneans, cestodes, and acanthocephalans were stained with Gomori's trichrome reagent, dehydrated in a graded ethanol series,

Table 1
Sample size and morphological and ecological characteristics of 10 species of Carangidae collected in the southeastern Gulf of California.

	<i>C. caninus</i>	<i>C. caballus</i>	<i>C. vinctus</i>	<i>Ca. otrynter</i>	<i>Ch. orqueta</i>	<i>H. leucurus</i>	<i>O. refulgens</i>	<i>S. brevoortii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>T. rhodopus</i>
n	244	129	79	64	40	32	31	57	111	87
Observed mean total length (cm)	28.34 ± 5.03	31.89 ± 3.81	29.16 ± 2.68	24.4 ± 4.08	22.54 ± 1.67	25.91 ± 2.72	23.9 ± 2.32	23.47 ± 4.27	25.26 ± 3.18	27.55 ± 4.67
Trophic level	3.9	4.1	3.3	4.4	2.5	3.8	4.2	3.8	4.3	4
Depth range (m)	100	100	50	100	53	30	30	50	50	30
Maximum length recorded (cm)	100	100	37	60	30	49.5	28.2	42	85	61
Environment type	Pelagic	Pelagic	Pelagic	Benthic-pelagic	Benthic-pelagic	Pelagic	Demersal	Pelagic	Pelagic	Benthic-pelagic
Habitat	Coastal	Coastal-oceanic	Coastal-oceanic	Coastal-oceanic	Coastal	Coastal	Coastal-oceanic	Coastal	Coastal	Coastal-oceanic
Water salinity	Freshwater, brackish, marine	Freshwater, brackish, marine	Brackish, marine	Brackish, marine	Brackish, marine	Marine	Brackish, marine	Freshwater, brackish, marine	Freshwater, brackish, marine	Brackish, marine
Body shape	Moderate	Moderate	Moderate	Compressed	Compressed	Moderate	Compressed	Compressed	Compressed	Compressed

Fish characteristics were obtained from the literature ([17]; [27]).

cleared with methyl salicylate, and mounted in Canada balsam. Observations were made using a compound microscope. All parasites were counted. Identification of parasites was based on specialized literature, including morphological descriptions of species.

2.2. Population and community descriptors

Parasitological parameters were calculated for each fish species. The prevalence and mean intensity of each parasite species in each host species were calculated according to Bush et al. [28]. Prevalence is the percentage of fish of a particular species infected with one or more individuals of a given parasite species. Mean intensity is the total number of a parasite of a particular species found in a sample divided by the number of hosts infected with that parasite. A parasite species was considered common if it occurred in at least two fish species, with prevalence $\geq 10\%$ in at least one of them. Parasite communities were analyzed at both infracommunity (all the individuals of all parasite species in an individual fish) and component community (all the parasites in a sample of a given fish species) levels [28].

Infracommunities were described in terms of species richness (S), which takes presence of a species into account, and Brillouin's diversity index (HB), which takes into account the relative abundance of the species and it is recommended for fully censused communities [29]. While S was calculated for all individual fish, HB was calculated for each individual fish harboring two or more parasite species. At the infracommunity level, each fish is considered a sampling unit; it allows to compare statistically fish samples for determining whether there are differences in the central tendency. Thus, S and HB were compared between host species by Kruskal–Wallis testing and Dunn's pairwise comparisons with the Bonferroni correction to adjust the probability in the software R [30] using the package FSA [31]. P -value < 0.05 was considered statistically significant.

At the component community level, we evaluated the sample completeness for each fish species using the sample coverage estimator (Cm), which ranges from 0% to 100% [32]. Component communities were described by the Hill numbers qD of order $q = 0$ (species richness) and $q = 1$ (the exponential of the Shannon's entropy index) [33,34]. As we had no replicates for component communities, comparisons through a statistical test were not possible. Nonetheless, the Hill numbers were compared using 95% confidence intervals among fish species with at least 90% of sample completeness. These confidence intervals were obtained by a bootstrap method based on 200 replications. Differences were considered significant if the 95% confidence intervals did not overlap [33]. These analyses were performed in the R package iNEXT [33,35].

2.3. Similarity analyses

The similarity in parasite composition among host species was determined based on Bray–Curtis distance matrix. For infracommunities, the matrix was constructed based on parasite abundance (number of individuals of a given parasite species in an individual fish). For component communities, the matrix was constructed based on mean parasite abundance (total number of individuals of a given parasite species in a sample of a particular host species divided by the total number of hosts of that species examined). The data were square-root transformed in order to down-weight the importance of highly abundant species, so that the less dominant species play some role in determining similarity among samples [36]. This was visualized through nonmetric multidimensional scaling (nMDS), which provides a graphical representation of the similarities between parasite communities; a shorter distance between two points on the nMDS graph indicates a greater similarity between the communities. Stress in nMDS indicates the distortion of the graphical representation from the positions of real data points, with low stress indicative of a better representation of the similarities. Parasite species with prevalence $< 5\%$ (probably accidental)

were not included in the analysis.

In the case of infracommunities, for each fish species a centroid and its 95% confidence ellipse were generated by means of bootstrap averaging (50 interactions; rho coefficient = 0.99; $m = 4$ dimensions). That represents the generalized position of the infracommunities in the nMDS space. Differentiation of group centroids was tested using a PERMANOVA test [37], introducing fish length as a covariable. Infracommunity structures between samples (1×10 factorial design, "fish species" as a fixed factor) were compared, testing for main effects after 9999 permutations and subsequent post hoc pairwise comparisons. A permutation of residuals under a reduced model was used as a method of permutation [37]. A sequential sum of squares (type I SS) was applied because fish length was used as a covariable and fish sample sizes were unequal. At the component community level, hierarchical agglomerative clustering was applied using group-average linking, and resemblance levels were overlaid on the nMDS plot.

In studies focused to analyze the similarity in parasite composition among fish samples, it is recommended to consider different parasite guilds (e.g., ectoparasites and endoparasites) as they can respond differently to the either environmental or host related variability [8]. In the present study, for infracommunities, analyses were first performed for all parasite species and then repeated for ectoparasites. In addition, analyses were restricted to common parasite species in order to avoid the effect, if any, of host identity on parasite communities (sensu [8]). The infracommunities included in the analyses were those composed of at least one parasite species. Endoparasite infracommunities were not analyzed separately because their richness was too low for a proper analysis.

2.4. Linkage between parasitological data and host/abiotic variables

Distance linear modeling (DISTLM routine) was performed using Bray–Curtis similarities as distance measures to determine which variable best explained the variation between fish parasite communities. The BEST procedure was used as the selection criteria based on the Akaike information criterion for finite samples (AICc). Eight fish characteristics were included as predictor variables (Table 1): observed total length, trophic level, depth range, maximum length recorded for each fish species, environment type, habitat type, water salinity, and body shape. Marginal tests for each variable were also conducted using the DISTLM routine. Statistical significance was tested based on 9999 permutations and an alpha level of 0.05.

All multivariate analyses were performed in PERMANOVA+ for PRIMER 7 [37].

3. Results

3.1. General results

In total, 40 species/taxa of metazoan parasites were identified from the 10 species of Carangidae collected: 10 monogeneans, 11 digeneans, one acanthocephalan, two nematodes, 14 copepods, and two isopods (Table 2). We observed a total of 110 host species–parasite species associations; in 93 cases the prevalence values were below 10%, and in 80 cases the mean intensity was below 5 parasites per infected fish (Table 2). Three monogeneans (*Allopyragraphorus caballeri*, *Pseudomazocraes selene*, and *Hargicola oligoplites*), one digenean (*Bucephalus margaritae*) and four copepods (*Caligus confusus*, *Caligus isonyx*, *Lernanthropus giganteus*, and *Lernaeenicus longiventris*) were considered common as they occurred at least in two fish species, with prevalence $\geq 10\%$ in at least one of them. *Pseudomazocraes selene* was the only parasite found in all fish species, reaching a prevalence of 74% in *S. brevirostris*, followed by that of *L. giganteus*, which was found in eight fish species.

Overall, the infracommunities with the highest S (3.3) and HB (0.88) values were observed in *O. refulgens*. Conversely, the lowest S (2.07) and

Table 2

Prevalence (P) and mean intensity (MI) of infection of metazoan parasite species in 10 carangid species from the southeastern Gulf of California. For each fish species the sample size (n) and total body length (LT, mean $\pm$ SD) are provided.

		Fish species									
		Ccan	Ccab	Trbo	Cotr	Oref	Corq	Cvin	Sbre	Sper	Hlen
		n									
		LT									
		(cm)									
Parasite species											
Monogenea											
<i>Allopygraphorus caballeri</i>	P (%)	12.7	4.8	1.1				2.5			
	MI	6.7	3	1				5.5			
<i>Amphipolycoyle chloroscombrus</i>	P (%)						53.8				
	MI						6.3				
<i>Hargicola oligoplites</i>	P (%)					6.5					34.4
	MI					1					17.7
<i>Heteromicrocotyla carangis</i>	P (%)	4.1	4								
	MI	18.5	1.2								
<i>Neobenedenia melleni</i>	P (%)	5.7									
	MI	11.4									
<i>Polymicrocotyle manteri</i>	P (%)	59.8									
	MI	27.4									
<i>Pseudoxine trachuri</i>	P (%)							49.4			
	MI							9.5			
<i>Pseudobocotyliphora lopezchuterai</i>	P (%)			26.4							
	MI			11.8							
<i>Pseudomazocraes selene</i>	P (%)	11.1	16.1	19.8	56.2	22.6	28.2	41	74.5	43	34.4
	MI	5.5	2.9	8.2	6.8	3.2	14	9.4	10.7	7.2	6.9
<i>Pyragraphorus hollisae</i>	P (%)	41	0.8				5.1	3.8	1.8	2.8	
	MI	7.6	2				20	9.3	1	1.3	
Digenea											
<i>Bucephalus margaritae</i>	P (%)	4.1	4	3.4				3.8			6.2
	MI	127	89.2	2.3				1.6			1.5
<i>Dactylostomum winteri</i>	P (%)		1.6								
	MI		4								
<i>Didymozoid larvae</i>	P (%)	0.8	0.8							1.9	
	MI	1.5	1							1	
<i>Ectenurus carangis</i>	P (%)		1.6								
	MI		1.5								
<i>Ectenurus virgula</i>	P (%)	0.4		2.3				1.3			
	MI	1		4.5				1			
<i>Lecithochirium microstomum</i>	P (%)								1.8	1.9	
	MI								1	1	
<i>Manteria brachyderus</i>	P (%)					3.2					
	MI					1					
<i>Phyllodistomum carangis</i>	P (%)	0.4									
	MI	1									
<i>Pseudopoccoloides carangis</i>	P (%)	1.6	0.8					1.3	3.6	2.8	
	MI	2.2	1					1	1	2	
<i>Stephanostomum carangis</i>	P (%)	0.4	4								
	MI	1	1.2								
<i>Stephanostomum megacephalum</i>	P (%)					3.2					
	MI					1					
Nematoda											
<i>Anisakis</i> sp.	P (%)	2.9	7.9	1.1	1.6	3.2			1.8	1.9	3.1
	MI	1.2	1.6	1	1	5			1	2.8	1
<i>Procamallanus</i> sp.	P (%)	0.8	3.2			3.2				2.8	
	MI	1.5	1			3				1	
Acantocephala											
<i>Radinorynchus</i> sp.	P (%)										
	MI			32.2							
Copepoda											
<i>Acanthocolax exilipes</i>	P (%)		2.4	9.2						1.9	
	MI		1	1						1	
<i>Caligus asperimanus</i>	P (%)							15.2			
	MI							1.8			
<i>Caligus chortnemi</i>	P (%)	5.3									
	MI	3.8									
<i>Caligus confusus</i>	P (%)	35.7	1.6								3.1
	MI	26	1.5								1
<i>Caligus isonyx</i>	P (%)			8	23.4					2.8	
	MI			1.8	1.2					1	
<i>Caligus latigenitalis</i>	P (%)									8.4	

(continued on next page)

Table 2 (continued)

		Fish species									
		Ccan	Ccab	Trho	Cotr	Oref	Corq	Cvin	Sbre	Sper	Hleu
	n	244	129	87	64	31	40	79	57	111	32
	LT (cm)	28.34 ± 5.03	31.89 ± 3.81	27.55 ± 4.67	24.4 ± 4.08	23.9 ± 2.32	22.54 ± 1.67	29.16 ± 2.68	23.47 ± 4.27	25.26 ± 3.18	25.91 ± 2.72
<i>Caligus mutabilis</i>	MI									1.1	
	P (%)		0.8								
<i>Caligus robustus</i>	MI		1								
	P (%)	4.5	9.5	1.1						2.8	
<i>Caligus selenicola</i>	MI	1.1	1.5	1						1	
	P (%)								20		
<i>Lepeophtheirus bifurcatus</i>	MI								1.2		
	P (%)					3.2					
<i>Lepeophtheirus monacola</i>	MI					5					
	P (%)					16.1					
<i>Lernaeenicus longiventris</i>	MI					1.8					
	P (%)	16	1.6								
<i>Lernanthropus gigantus</i>	MI	2.7	2								
	P (%)	0.4	10.3	1.1	6.2	6.5	33.3	22.8			3.1
<i>Lernanthropus ilishae</i>	MI	7	1.3	1	6	9	3	2.8			1
	P (%)								3.6	8.4	
<i>Isopoda</i>	MI								1	1.8	
	P (%)										
<i>Gnathia</i> sp.	MI	0.8	0.8					1.3	1.8	1.9	
	P (%)							3	25	4	
<i>Rocinela signata</i>	MI	7.4	3.2				3.8	7.6		2.8	3.1
	P (%)	1.9	2.5				2	5		1.3	1

Ccan = *Caranx caninus*, Ccab = *Caranx caballus*, Trho = *Trachinotus rhodopus*, Cotr = *Carangoides otrynter*, Oref = *Oligoplites refulgens*, Corq = *Chloroscombrus orqueta*, Cvin = *Caranx vinctus*, Sbre = *Selene brevoortii*, Sper = *Selene peruviana*, Hleu = *Hemicaranx leucurus*.

HB (0.35) values were observed in *Ca. otrynter* (Table 3). However, the Kruskal–Wallis tests followed by the Dunn's pairwise comparisons with Bonferroni correction indicated that these differences were not significant ($p_{\text{Bonf.Corr}} > 0.005$). At the component community level, sampling coverage was $>90\%$ for each fish species, except for *O. refulgens* (76%) and *H. leucurus* (85%). The component community was composed of 21 parasite species in *C. caninus*, 20 in *C. caballus*, 14 in *S. peruviana*, 11 in *C. vinctus*, 11 in *T. rhodopus*, eight in *S. brevoortii*, seven in *H. leucurus*, five in *Ch. orqueta*, and four in *Ca. otrynter*. According to the Hill numbers ($q = 0$ and $q = 1$), the diversity of parasites was significantly higher in *C. caninus* and *C. caballus* than in *S. brevoortii*, *Ch. orqueta*, and *Ca. otrynter* (Fig. 1). The values of sampling coverage and Hill numbers for each fish species are provided in Supplementary Table S2.

3.2. Similarity analyses

At the infracommunity level, if all parasites were included, except for those with prevalence $<5\%$, the two-dimensional nMDS with a 0.17 level of stress showed close relatedness of all parasite infracommunities according to fish species (Fig. 2), which was also observed in the three-dimensional nMDS (Supplementary Fig. S1). A clear separation among the three species of *Caranx* was observed, whereas the two species of *Selene* and *Ca. otrynter* were apparently overlapped. PERMANOVA

testing on all parasite species showed a significant effect of fish total length on the response variables, and an interaction between fish length and fish species (Table 4). According to this analysis, the parasite composition varied significantly among fish species. In agreement with the nMDS, all pairwise comparisons resulted in significant differences ($P < 0.05$; Table 5).

Similar results were obtained when analysis was repeated for ectoparasites (Supplementary Fig. S2; Table S3), with all pairwise comparisons being significantly different ($P < 0.05$). When analysis was restricted to common parasite species (Fig. 3, Table 4), fish species overlapped more than previous analyses, but *C. caninus* appeared still segregated, as shown by the pairwise comparisons (Table 5). In this latter analysis, there were no differences between the two species of *Selene*, nor between *C. caballus* and *C. vinctus*.

At the component community level, the two-dimensional nMDS showed that at the 50% threshold, five fish species had similar compositions of parasite species; the only pair of fish species with a higher similarity (65%) were *S. brevoortii* and *S. peruviana* (Fig. 4). The three species of *Caranx* were clearly separated from each other and from other fish species.

3.3. Links between parasitological data and host/abiotic variables

When all parasite species were included, the DISTLM marginal test showed that all the variables tested could explain differences in the infracommunities (all $P < 0.01$). However, body shape, followed by depth range and maximum length were the variables that explained the main variability (24%) to Bray–Curtis similarity patterns among fish species infracommunity structure (Table 6). Similar results were obtained if the analysis was restricted to common parasite species.

4. Discussion

Currently, there is no record of parasites in *C. vinctus* and *H. leucurus*, whereas for *Ch. orqueta* and *S. brevoortii*, only a few ectoparasites have been reported and not the entire community of metazoan parasites [30,39,40]. Regarding the other six carangid species, in the case of *Ca.*

Table 3
Mean values of species richness (S) and Brillouin's diversity index (HB) of metazoan parasite infracommunities of 10 carangid species.

Fish species	S	HB
<i>C. caninus</i>	2.86 ± 1.12	0.50 ± 0.25
<i>C. caballus</i>	2.5 ± 0.62	0.44 ± 0.19
<i>C. vinctus</i>	2.30 ± 0.52	0.46 ± 0.18
<i>Ca. otrynter</i>	2.07 ± 0.26	0.35 ± 0.15
<i>Ch. orqueta</i>	2.16 ± 0.51	0.44 ± 0.25
<i>H. leucurus</i>	2.2 ± 0.42	0.40 ± 0.12
<i>O. refulgens</i>	3.33 ± 0.57	0.88 ± 0.03
<i>S. brevoortii</i>	2.25 ± 0.62	0.35 ± 0.13
<i>S. peruviana</i>	2.4 ± 1.21	0.37 ± 0.24
<i>T. rhodopus</i>	2.23 ± 0.42	0.37 ± 0.16

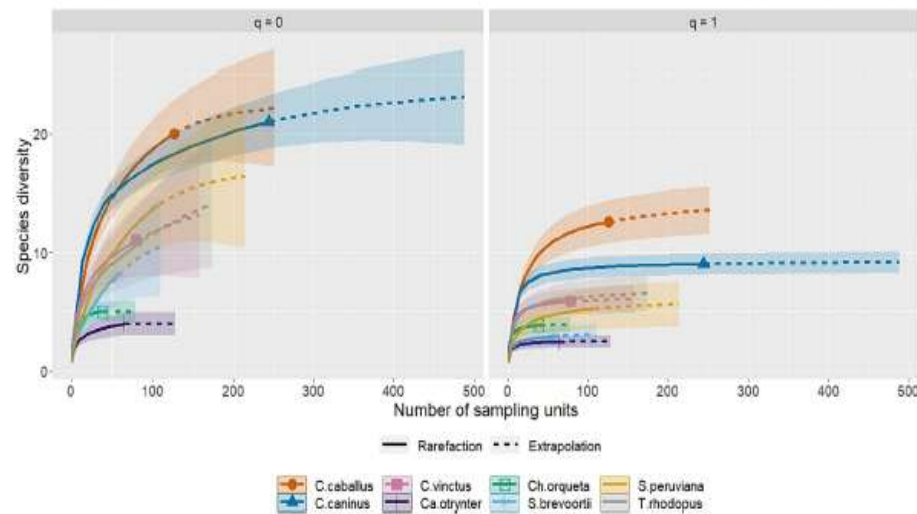


Fig. 1. Comparisons of the diversity values ($q = 0$ and 1) among the component communities of metazoan parasites of carangid species. Shaded areas represent $\pm 95\%$ confidence intervals.

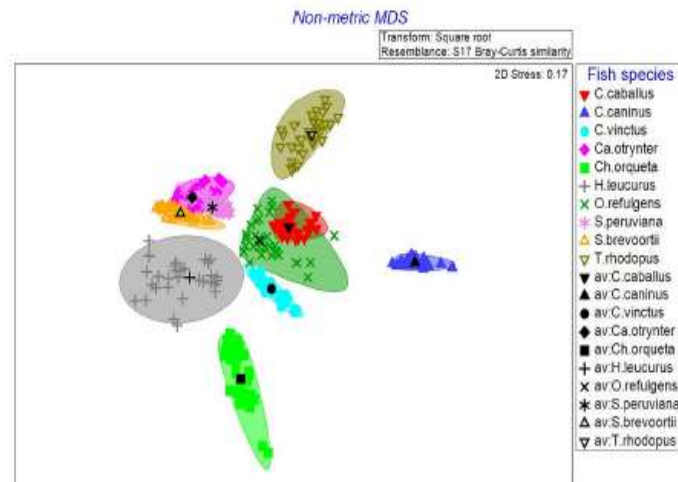


Fig. 2. Two-dimensional nMDS plot of bootstrap averages of all metazoan parasite infracommunities in 10 carangid fish species based on Bray-Curtis similarity of square-root-transformed data. Individual repetitions are based on random draw and replacement of samples from the original dataset. Av = bootstrap average of infracommunities.

otrynter, *C. caballus*, *C. caninus*, and *O. refulgens*, the number of parasite species reported here was generally lower and the species composition somewhat different compared to previous studies in the Mexican South Pacific [20,41,21,22]. Violante-González et al. [22] reported 35 parasite species in *C. caninus* from the Mexican South Pacific, whereas in the Gulf of California (present study), 21 parasite species were found in this host, with only 13 matches with those reported by the previous authors. However, the contrary was observed for *T. rhodopus* and *S. peruviana*; that is, we recorded more parasite species than in other studies carried out in southern regions [42,19]. This difference on parasite communities possibly is consequence of environmental conditions discontinuity among localities geographically distant [43]. Since the southeastern Gulf of California is influenced by the California Current, the North Equatorial Current, and the Gulf of California Waters, the oceanographic

conditions might be different from other parts of the Eastern Tropical Pacific.

Based on phylogenetic and ecological convergence, it is expected that closely related host species, with similar ecological characteristics and living in sympatry, may harbor similar parasite faunas, and that the similarity decays with host phylogenetic distance [8,44,5,45]. However, in the present study, the phylogenetic relatedness and sympatry seem to be weak determinants of the structure and composition of parasite communities in these carangids. According to the similarity analysis based on all parasites or only on ectoparasites, infracommunities were significantly different among all the species of carangids studied. Such results agree with those by Poulin [44], who observed that, within a single fish family, the decay in similarity of parasite communities between fish species is not explained by phylogenetic relationships. The

Table 4
PERMANOVA results of square-root-transformed infracommunity abundance data of parasites of 10 fish species, based on measured Bray-Curtis similarity.

Data	Source	d.f.	SS	MS	Pseudo F	Pperm
All parasite species ^a	Total length	1	50,156	50,156	18.027	0.001
	Fish species	9	7.13E+05	79,174	28.457	0.001
	Total length x fish species	9	37,468	4163.1	1.4963	0.004
	Residual	570	1.59E+06	2782.2		
	Total	589	2.39E+06			
Common parasite species	Total length	1	86,807	86,807	38.622	0.001
	Fish species	9	3.74E+05	41,557	18.489	0.001
	Total length x fish species	9	24,565	2729.5	1.2144	0.163
	Residual	402	9.04E+05	2247.6		
	Total	421	1.39E+06			

^a Excluding parasite species with prevalence < 5%.

observed differences were influenced by non-common parasites, because when the analysis was restricted to common parasites some fish species showed homogeneous parasite infracommunities. This may

happen because common, non-specific parasites are not inherited from a common ancestor and they are potentially available for all host species [46]. Yet, *C. caninus* was separated from all other carangid species, which is discussed below.

Some studies have also observed lack of similarity between sympatric marine fish species belonging to a particular family. For instance, Tavares and Luque [47] observed two distinct parasite infracommunities from two fish species of the family Ariidae inhabiting the coastal zone of Brazil. In other example, Lablack et al. [7], who examined two fish species of the family Sparidae from the Mediterranean, observed that each fish species harbored distinct parasite communities. Reverter et al. [48] found that 34 sympatric butterflyfish species (family Chaetodontidae) in the Indo-West Pacific were typically parasitized by different combinations of monogenean species. These results might reflect different use of the habitat by fish species and possible influence of different host specificity of parasites [7,49].

Differences on habitat use contributes to the stability of sympatric fish species [50], and may explain the observed heterogeneity in the present parasite communities among carangid species. Indeed, the 10 carangids examined in the present study inhabit the same geographical area, and they have some differences regarding morphology, bathymetric distribution, and trophic level. These characteristics possibly determined the differences observed in the parasite communities of each host species as indicated by DISTLM marginal test. According to this test, body shape, depth range, and maximum length recorded were the most

Table 5

Values of t-scores of one-factor PERMANOVA post hoc pair-wise comparisons of square-root-transformed abundance of parasites of 10 fish species, based on the Bray-Curtis similarity measure with host length as covariable. P-values obtained after 9999 permutations. Results of analyses based on all non-accidental parasites and common parasite species above and below the diagonal, respectively. Nonsignificant differences in bold.

	<i>C. caninus</i>	<i>C. caballus</i>	<i>C. vinctus</i>	<i>Ca. otrynter</i>	<i>Ch. orqueta</i>	<i>H. leucurus</i>	<i>O. refulgens</i>	<i>S. brevoortii</i>	<i>S. peruviana</i>	<i>T. rhodopus</i>
<i>C. caninus</i>	–	5.95	7.93	7.48	6.16	4.74	3.69	7.79	7.75	6.89
<i>C. caballus</i>	5.57	–	3.6	2.39	2.51	2.09	1.49	2.39	2.24	3.71
<i>C. vinctus</i>	6.31	1.2	–	3.72	3.15	2.88	2.65	3.6	3.78	5.18
<i>Ca. otrynter</i>	5.7	1.84	2.26	–	5.68	3.66	2	2.11	2.51	4.38
<i>Ch. orqueta</i>	3.9	1.59	1	3.97	–	4.16	2.23	6.11	5.15	4.02
<i>H. leucurus</i>	4.01	2.45	2.6	3.87	2.94	–	1.51	3.64	3.24	3.3
<i>O. refulgens</i>	3	0.96	1.83	1.61	1.5	1.61	–	1.58	1.58	2.72
<i>S. brevoortii</i>	6	2.37	2.62	2.68	4.86	4.4	2.14	–	1.57	4.39
<i>S. peruviana</i>	6.46	1.98	2.84	2.58	4.76	4.58	1.71	1.59	–	2.54
<i>T. rhodopus</i>	3.88	1.49	1.75	0.93	2.46	2.74	1.32	2.41	2.56	–

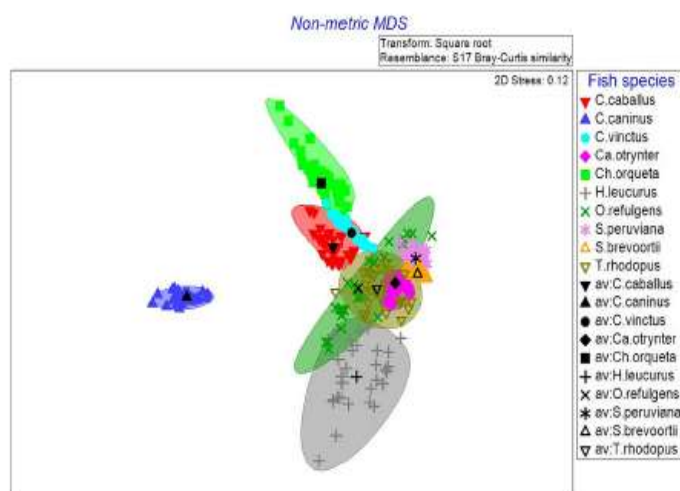


Fig. 3. Two-dimensional nMDS plot of bootstrap averages of common metazoan parasite infracommunities in 10 carangid fish species based on Bray-Curtis similarity of square-root-transformed data. Individual repetitions are based on random draw and replacement of samples from the original dataset. Av = bootstrap average of infracommunities.

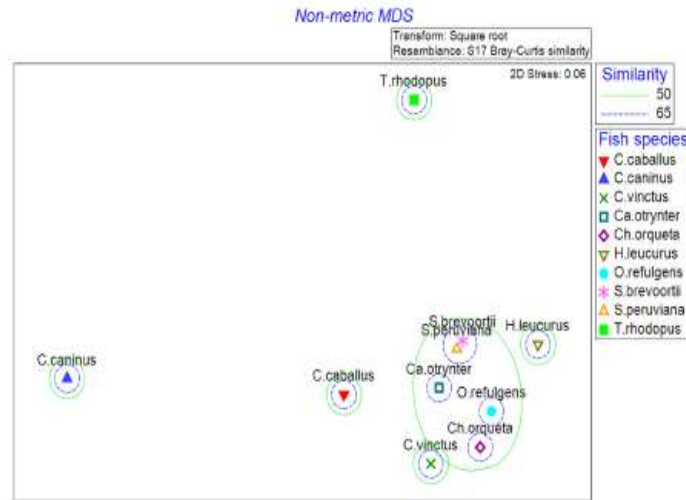


Fig. 4. Two-dimensional nMDS plots of the component communities with superimposed clusters from group-average clustering. Similarity levels represent 50% (continuous line) and 65% (dashed line).

Table 6
Marginal test for biotic and biotic variables included in the DISTLM routine.

Variable	Sum of squares (trace)	Pseudo-F	P (permutation significance test)	Proportion of variation explained
Observed total length	50,156	12.625	0.0001	0.02102
Trophic level	69,480	17.635	0.0001	0.029119
Depth range	190,420	50.995	0.0001	0.079805
Maximum length recorded	179,970	47.968	0.0001	0.075425
Environment type	82,668	21.103	0.0001	0.034646
Habitat	75,365	19.178	0.0001	0.031586
Water salinity	140,040	36.663	0.0001	0.058692
Body shape	219,730	59.641	0.0001	0.092089

explicative variables for the structure of parasite communities. In this sense, larger fish and those exploring wider depth ranges have higher dispersion capacity, which may expose them to a diversity of parasite forms, possibly resulting in a richer parasite community; on the other hand, smaller fish restricted to narrow depth ranges, will be less exposed to parasites and possibly more depauperate parasite communities [51,52,53]. Moreover, the variability in fish body shape suggests different ecological niche [54] and, consequently, exposition to different parasite faunas.

In addition to differences in habitat use by hosts, the low values of similarity among the present parasite communities may be also explained by different host specificity among the parasite species. It is known that some parasite species are highly host-specific, infecting a single or a few closely related host species [55]. Others, with low specificity, are able to infect phylogenetically distant hosts [55]. Furthermore, a parasite with low host specificity may have preference for a particular one, which can be indicated by higher infection levels [56]. Specificity is determined by both encounter and compatibility filters [57]. Compatibility refers to the morphological, physiological, and immunological processes of the host that allow the success of parasite infection [55]. In the present study, some carangid species encountered the same parasites, but the compatibility was variable. Such as the monogenean *P. selene*, found in all the fish species studied

but more prevalent and, therefore, more compatible with *S. brevoortii* and *Ca. otrynter*. Likewise, the copepod *L. giganteus* was more compatible with *Ch. orqueta*. This pattern influenced the differences in similarity between most fish species based on common parasite data. As observed in other fish families ([58]; [59,60]), the defense mechanisms against parasites possibly vary between carangid species despite being closely related, that is, the molecular strategies that enable a parasite to infect one fish species perhaps do not work for another. These host-parasite co-evolutionary associations that lead to compatibility are thought to be one of the major factors limiting the parasite distribution among host species [61].

Also, Alarcos and Timi [8] pointed out that fish phylogeny have weak influence on parasite diversity, whereas congeneric fish species with similar ecological filters can harbor homogeneous parasite communities. Such patterns could be observed in the present study, since both species belonging to *Scelene* showed homogeneous parasite communities. However, the parasite fauna of *C. caninus* was markedly different from that of the other two *Caranx* species. This was unexpected because from a phylogenetic perspective *C. caninus* is closer to *C. vinctus* than to *C. caballus* [10], and from an ecological perspective, *C. caninus* appears more similar to *C. caballus* than to *C. vinctus*. Therefore, it is possible that the difference between *C. caballus* and *C. caninus* could be explained by their phylogenetic distance, whereas *C. caninus* and *C. vinctus* impose different compatibility filters to parasites.

The present analyses of parasite infracommunities and component communities revealed significant differences among the fish hosts. This result suggests that phylogenetic relatedness and sympatry of different fish species, not necessarily result in similar parasite communities, or at least, similar proportions of them. The differences observed in these parasite communities most likely are related to different habitat used by fish species, and/or different degrees of host specificity by parasites that may depend upon compatibility (e.g., host physiology and immunology).

CRedit authorship contribution statement

Juan M. Osuna-Cabanillas: Writing – original draft, Visualization, Investigation, Formal analysis. Emigdio Marin-Enriquez: Resources, Methodology. Ana P. Martínez-Falcón: Supervision, Methodology. Juan T. Timi: Writing – original draft, Methodology. Francisco N. Morales-Serna: Writing – original draft, Supervision, Methodology,

Funding acquisition, Conceptualization.

Acknowledgments

Luis Eduardo Cabanillas Tapia, Saul Garcia Labrador, Sofia Pascual Amaral, and Arianne Oliva Morales for their help during the field and laboratory work. The Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, provided funding for samplings and materials. This research did not receive any specific grant from funding agencies in the public, commercial, or not-for-profit sectors. The National Council of Humanities Science and Technology of Mexico (CONAHCYT) provided a post-graduate student scholarship to JM Osuna-Cabanillas.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.parint.2024.102885>.

References

- A. Dobson, K.D. Lafferty, A.M. Kuris, R.F. Hechinger, W. Jetz, Homage to Linnaeus: how many parasites? How many hosts? *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 105 (2008) 11482–11489, <https://doi.org/10.1073/pnas.0803232105>.
- E.P. Hoberg, S. Kutz, J. Cook, K. Galaktionov, V. Hantakalmi, H. Henttonen, S. Laaksonen, Parasites in terrestrial, freshwater and marine systems, in: H. Meltzer (Ed.), *Arctic Biodiversity Assessment Status and Trends in Arctic Biodiversity*, Conservation of Arctic Flora and Fauna, Akureyri, Iceland, 2013, pp. 476–505.
- D. Marcogliese, Parasites: small players with crucial roles in the ecological theater, *EcolHealth* 1 (2004) 151–164, <https://doi.org/10.1007/s10393-004-0028-3>.
- J. Janovy, R.E. Clifton, T.J. Percival, The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages, *J. Parasitol.* 74 (1992) 630–640, <https://doi.org/10.2307/3283537>.
- R.D. da Silva, L. Benicio, J. Moreira, F. Paschoal, F.B. Pereira, Parasite communities and their ecological implications: comparative approach on three sympatric clupeiform fish populations (Actinopterygii: Clupeiformes), off Rio de Janeiro, Brazil, *Parasitol. Res.* 121 (2022) 1937–1949, <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07550-3>.
- M. Carrasón, S. Dallarés, J.E. Cartes, M. Constenla, A. Pérez-del-Olmo, L. Zucca, A. Kostadinova, Drivers of parasite community structure in fishes of the continental shelf of the Western Mediterranean: the importance of host phylogeny and autecological traits, *Int. J. Parasitol.* 49 (2019) 669–683, <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2019.04.004>.
- L. Lablack, D. Marzoug, M. Bouderbala, G. Salgado-Maldonado, Diversity, consistency, and seasonality in parasite assemblages of two sympatric marine fish *Pagrus pagrus* (Linnaeus, 1758) and *Pagrus bogaraveo* (Brimmich, 1768) (Perciformes: Sparidae) off the coast of Algeria in the western Mediterranean Sea, *Parasitol. Int.* 86 (2022) 102486, <https://doi.org/10.1016/j.parint.2021.102486>.
- A.J. Alarcos, J.T. Timi, Parasite communities in three sympatric flounder species (Pleuronectiformes: Paralichthyidae), *Parasitol. Res.* 110 (2012) 2155–2166, <https://doi.org/10.1007/s00436-011-2741-5>.
- T.N.A. Mat Jaafar, M.I. Taylor, S.A. Mohd Nor, M. de Bruyn, G.R. Carvalho, DNA barcoding reveals cryptic diversity within commercially exploited Indo-Malay Carangidae (Teleostei: Perciformes), *PLoS One* 7 (2012) e49623, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0049623>.
- D.L. Reed, K.E. Carpenter, M.J. deGravelle, Molecular systematics of the jacks (Perciformes: Carangidae) based on mitochondrial cytochrome *b* sequences using parsimony, likelihood, and Bayesian approaches, *Mol. Phylogenet. Evol.* 23 (2002) 513–524, [https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(02\)00036-2](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00036-2).
- S.J.M. Blader, D.P. Cyrus, The biology of Carangidae (Teleostei) in Natal estuaries, *J. Fish Biol.* 22 (1983) 173–188.
- L.E. Velasco-Reyes, C.M. Aguilar-Betancourt, G. González-Sanson, J.R. Flores-Ortega, M.F. Ambríz-Casillas, Feeding and diet overlap of six estuarine fishes (family Carangidae) from the Mexican Pacific region, *Estuaries Coast* 45 (2022) 302–313, <https://doi.org/10.1007/s12237-021-00950-1>.
- P.E. Braicovich, J.L. Luque, J.T. Timi, Geographical patterns of parasite infracommunities in the rough scad, *Trachurus lathami* Nichols, in the southwestern Atlantic Ocean, *J. Parasitol.* 98 (2012) 768–777.
- M. Hermida, A. Pereira, A. Correia, C. Cruz, A. Saraiva, Metazoan parasites of blue jack mackerel *Trachurus picturatus* (Perciformes: Carangidae) from Portuguese mainland waters, *J. Helminthol.* 90 (2016) 410–416, <https://doi.org/10.1017/S0022149X15000504>.
- J. Montoya-Mendoza, G. Salgado-Maldonado, M.E. Favila-Castillo, G. Vázquez-Hurtado, M.R. Castañeda-Chávez, Communities of helminth parasites in five Carangidae species from the coast of Veracruz, Mexico, southern Gulf of Mexico, *Glob. J. Sci. Front. Res.* 17 (2017) 7–18.
- R.M. Takemoto, J.F. Amato, J.L. Luque, Comparative analysis of the metazoan parasite communities of leatherjackets, *Oligoplites palometa*, *O. saurus*, and *O. sullen* (Osteichthyes: Carangidae) from Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil, *Rev. Bras. Biol.* 56 (1996) 639–650.
- D.R. Robertson, G.R. Allen, Shorefishes of the tropical eastern Pacific: online information system. Version 2.0 Smithsonian, Tropical Research Institute, Balboa Panamá, 2015. <https://biogeodis.stri.si.edu/strep/en/pages> (Accessed 10 October 10, 2023).
- Y. Gallegos-Navarro, J. Violante-González, S. Monks, S. García-Boñez, A.A. Rojas-Herrera, J.L. Rosas-Acevedo, Metazoan parasite communities of *Selar crumenophthalmus* and *Dicapterus murasdi* (Pisces: Carangidae) from Mexican Pacific coasts, *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 53 (2019) 377–396, <https://doi.org/10.1080/00288330.2019.1580204>.
- G. Martínez-Flores, L. García-Prieto, J.R. Bastida-Zavala, A. Oreguera-Figueroa, Temporal variation in helminth infracommunities of the Gafftopsail pompano, *Trachinotus rhodopus* (Pisces: Carangidae) off the Pacific coast of Mexico, *Parasitol. Int.* 95 (2023) 102755, <https://doi.org/10.1016/j.parint.2023.102755>.
- N.G. Santos-Bustos, J. Violante-González, S. Monks, A.A. Rojas-Herrera, S. García-Boñez, P. Flores-Rodríguez, R.C. Almazán-Núñez, G. Moreno-Díaz, Species richness and similarity of metazoan parasite communities in three species of leatherjacket (*Oligoplites*: Pisces: Carangidae) from the Pacific coast of Mexico, *Invertebr. Biol.* 137 (2018) 205–220, <https://doi.org/10.1111/ivb.12220>.
- J. Violante-González, Y. Gallegos-Navarro, S. Monks, S. García-Boñez, A.A. Rojas-Herrera, G. Pulido-Flores, S. Villert-Salinas, E. Larumbe-Morán, Parasites of the green jack *Caranx cabrilla* (Pisces: Carangidae) in three locations from Pacific coasts of Mexico, and their utility as biological tags, *Rev. Mex. Biodivers.* 87 (2016) 1015–1022, <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.07.010>.
- J. Violante-González, S. Monks, Y. Gallegos-Navarro, N.G. Santos-Bustos, P. J. Villalba-Vasquez, J.E. Miranda-Delgado, D.I. Carpio-Hernández, Metazoan parasite communities of the Pacific jack *Caranx caninus* (Pisces: Carangidae): exploring the variability of their parasite communities, *J. Nat. Hist.* 53 (2019) 19–20, <https://doi.org/10.1080/00222933.2019.1634773>.
- J. Violante-González, S. Monks, Y. Gallegos-Navarro, N.G. Santos-Bustos, P. J. Villalba-Vasquez, J.G. Padilla-Serrato, G. Pulido-Flores, Interannual variation in the metazoan parasite communities of bigeye trevally *Caranx sexfasciatus* (Pisces, Carangidae), *Parasite* 27 (2020) 6, <https://doi.org/10.1051/parasite/2020001>.
- S.E. Lynch-Cota, E.A. Aragón-Noriega, F. Arreguín-Sánchez, D. Auriol-Gamboa, J. J. Baustista-Romero, R.C. Brusca, R. Cervantes-Durante, R. Cortés-Altamirano, P. Del-Monte-Luna, A. Esquivel-Herrera, G. Fernández, M.E. Hendrickx, S. Hernández-Vázquez, H. Herrera-Cervantes, M. Kahru, M.F. Lavín, D. Lluch-Belda, D.B. Lluch-Cota, J. López-Martínez, S.G. Marinone, M.O. Nevárez-Martínez, S. Ortega-García, E. Palacios-Castro, A. Parés-Sierra, G. Ponce-Díaz, M. Ramírez-Rodríguez, C.A. Salinas-Zavala, R.A. Schwartzlose, A.P. Sierra-Beltrán, The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges, *Prog. Oceanogr.* 73 (2007) 1–26, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.013>.
- H. Morzaria-Luna, G. Cruz-Piñón, R.C. Brusca, A.M. López-Ortiz, M. Moreno-Báez, H. Reyes-Bonilla, P. Turk-Boyer, Biodiversity hotspots are not congruent with conservation areas in the Gulf of California, *Biodivers. Conserv.* 27 (2018) 3819–3842, <https://doi.org/10.1007/s10531-018-1631-x>.
- M. Ramírez-Rodríguez, F. Amezcua, A. Aguilar-Moreno, Managing artisanal fisheries in estuarine systems through the use of fishing zones in the south eastern gulf of California, in: F. Amezcua, B. Bellgrah (Eds.), *Fisheries Management of Mexican and Central American Estuaries*, Estuaries of the World, Springer, Dordrecht, 2014, https://doi.org/10.1007/978-94-017-8917-2_8.
- R. Froese, D. Pauly (Eds.), *FishBase, World Wide Web Electronic Publication*, 2023 (Accessed 31/10/2023).
- A.O. Bush, K.D. Lafferty, J.M. Lotz, A.W. Shostak, Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited, *J. Parasitol.* 83 (1997) 575–583, <https://doi.org/10.2307/3284227>.
- A.E. Magurran, *Measuring Biological Diversity*, Blackwell Publishing, Oxford, 2004, p. 256.
- R. Core Team, *R: A Language and Environment for Statistical Computing*, R Foundation for Statistical Computing, 2021. <https://www.R-project.org/>.
- D.H. Ogle, J.C. Doll, A.P. Wheeler, A. Dinno, *PSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods*, R Package Version 0.9.4. <https://CRAN.R-project.org/package=PSA>, 2023.
- A. Chao, L. Jost, Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size, *Ecology* 93 (2012) 2533–2547, <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>.
- A. Chao, N.J. Gotelli, T.C. Hsieh, E.I. Sander, K.H. Ma, R.K. Colwell, A.M. Ellison, Rarefaction and extrapolation with hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies, *Ecol. Monogr.* 84 (2014) 45–67, <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- L. Jost, Entropy and diversity, *Oikos* 113 (2006) 263–275, <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1259.14714.x>.
- T.C. Hsieh, K.H. Ma, A. Chao, iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (hill numbers), *Methods Ecol. Evol.* 7 (2016) 1451–1456, <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.
- K.R. Clarke, R.N. Gorley, *Getting Started with PRIMER v7*, PRIMER-E, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, 2015.
- M.J. Anderson, R.N. Gorley, K.R. Clarke, *PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods*, PRIMER-E, Plymouth, 2008.
- R. Lamothe-Argumedo, L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, G. Pérez-Ponce de León, Catálogo de la Colección Nacional de Helminthos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y CONABIO, Ciudad de México, México, 1997, p. 211.
- B. Mendoza-Garfias, L. García-Prieto, G. Pérez-Ponce De León, Checklist of the Monogenea (Platyhelminthes) parasitic in Mexican aquatic vertebrates, *Zoosystema* 39 (2017) 501–598, <https://doi.org/10.5252/z2017n4a5>.

- [40] A.I. Salgado-Maldonado, J.E. Mérida, G.A. Cruz, Los isópodos *Cymothoa exigua* y *Nerocila acuminata* (Isopoda: Cymothoidae), ectoparasitos de *Parupeneus panamensis* (Ephippidae), *Chloroscombrus orqueta* (Carangidae) y *Stellifer ericymba* (Sciaenidae) del Pacífico de Honduras, Cuadern. Investig. UNED, 7 (2015) 301–304, <https://doi.org/10.22458/urj.v7i2.1157>.
- [41] L.E. Vargas-Campos, Parasitos de la palometa *Carangoides oryztis* (Jordan y Gilbert, 1883), en la bahía de Acapulco, Guerrero, Degree thesis, Universidad Autónoma de Guerrero, Unidad Académica de Ecología Marina, Acapulco de Juárez, Guerrero, 2015, p. 111.
- [42] M. García-Alcalde, D. Minaya, L. Albariño, J. Iannaccone, Parasitic fauna of the Peruvian moonfish *Selene peruviana* (Perciformes: Carangidae) from the north coast of Peru, *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 57 (2022) 80–88, [10.22370/rbmo.2022.57.2.3526](https://doi.org/10.22370/rbmo.2022.57.2.3526).
- [43] M.E. Oliva, M.T. González, The decay of similarity over geographical distance in parasite communities of marine fishes, *J. Biogeogr.* 32 (2005) 1327–1332, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01288.x>.
- [44] R. Poulin, Decay of similarity with host phylogenetic distance in parasite faunas, *Parasitology* 137 (2010) 733–741, <https://doi.org/10.1017/S0031182009991491>.
- [45] E.T. Valtonen, K. Polkkinen, R. Poulin, M. Julkunen, The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea, *Parasitology* 122 (2001) 471–481, <https://doi.org/10.1017/S0031182001007491>.
- [46] J.T. Timi, M.A. Rossin, A.J. Alarcos, P.E. Braicovich, D.M.P. Cantatore, A. I. Lanfranchi, Fish trophic level and the similarity of non-specific larval parasite assemblages, *Int. J. Parasitol.* 41 (2011) 309–316, <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.10.002>.
- [47] L.E.R. Tavares, J.L. Luque, Similarity between metazoan parasite communities of two sympatric brackish fish from Brazil, *J. Parasitol.* 94 (2008) 985–989, <https://doi.org/10.1645/GE-1460.1>.
- [48] M. Reverter, S.C. Cutmore, R. Bray, T.H. Cribb, P. Sasal, Gill monogeneans communities (Platyhelminthes, Monogenea, Dactylogyridae) of butterflyfishes from tropical Indo-West Pacific Islands, *Parasitology* 143 (2016) 1580–1591, <https://doi.org/10.1017/S0031182016001463>.
- [49] S.A. Locke, J.D. McLaughlin, D.J. Marcogliese, Predicting the similarity of parasite communities in freshwater fishes using the phylogeny, ecology and proximity of hosts, *Oikos* 122 (2013) 73–83, <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20211.x>.
- [50] S.K. Crow, G.P. Closs, J.M. Waters, D.J. Booker, G.P. Wallis, Niche partitioning and the effect of interspecific competition on microhabitat use by two sympatric galaxiid stream fishes, *Freshw. Biol.* 55 (2010) 967–982, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02330.x>.
- [51] J.F. Guégan, A. Lambert, C. Lévêque, C. Combes, L. Euzet, Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia* 90 (1992) 197–204, <https://doi.org/10.1007/BF00317176>.
- [52] J.L. Luque, R. Poulin, Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes, *J. Fish Biol.* 72 (2008) 189–204, <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01695.x>.
- [53] P. Sasal, S. Morand, J.F. Guégan, Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fishes, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 149 (1997) 61–71, <https://doi.org/10.3354/meps149061>.
- [54] J.S. Nelson, *Fishes of the World*, 4th edn, John Wiley & Sons Inc., Hoboken, NJ, 2006.
- [55] R. Poulin, *Evolutionary Ecology of Parasites*, Princeton University Press, New York, 2007.
- [56] B. Lane, T. Spier, J. Wiederholt, S. Meagher, Host specificity of a parasitic fluke: is *Posthodiplostomum minimum* a centrarchid-infecting generalist or specialist? *J. Parasitol.* 101 (2015) 6–17, <https://doi.org/10.1645/14-584.1>.
- [57] C. Combes, *Evolution of parasite life-cycle*, in: C.A. Toft, A. Aeschlimann, A.L. Bolis (Eds.), *Parasite-Host Associations: Coexistence or Conflict?*, Oxford University Press, Oxford, UK, 1991, pp. 62–82.
- [58] M.D. Fast, D.E. Sims, J.F. Burka, A. Mustafa, N.W. Ross, Skin morphology and humoral non-specific defence parameters of mucus and plasma in rainbow trout, coho and Atlantic salmon, *Comp. Biochem. Physiol.* 132 (2002) 645–657, [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(02\)00109-5](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(02)00109-5).
- [59] M. Reverter, P. Sasal, M. Suzuki, D. Ravigione, N. Inguibert, A. Pare, B. Banaigs, S.N. Voisin, P. Bulet, N. Tapissier-Bontemps, Insights into the natural defenses of a coral reef fish against gill ectoparasites: integrated metabolome and microbiome approach, *Metabolites* 10 (2020) 227, <https://doi.org/10.3390/metabo10060227>.
- [60] K. Timalata, K. Marimuthu, R. Vengklades, R. Xavier, M.A. Rahman, S. Sreeramanan, M.V. Arasu, N.A. Al-Dhabi, J. Arockiaraj, Elucidation of innate immune components in the epidermal mucus of different freshwater fish species, *Acta Ichthyol. Piscat.* 45 (2015) 221–230, <https://doi.org/10.3750/AIP2015.45.3.01>.
- [61] V. Krasnovy, I. Vetešník, A. Šimková, Distribution of host-specific parasites in hybrids of phylogenetically related fish: the effects of genotype frequency and maternal ancestry? *Parasit. Vectors* 13 (2020) 402, <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04271-3>.

**1 Nestedness in a fish-parasite ecological network: a potential buffer against
2 extinction**

3 Juan M. Osuna-Cabanillas^a, Emigdio Marín-Enríquez^{b,c}, Ana P. Martínez-Falcón^c,
4 Mercedes M. Manzano-Sarabia^d, Martín I. Borrego^d, Francisco N. Morales-Serna^{e*}.

5
6 ^aPosgrado en Ciencias en Recursos Acuáticos, Facultad de Ciencias del Mar,
7 Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán 82000, Mexico.

8 ^bConsejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnología (CONAHCYT), Ciudad
9 de México 03940, Mexico.

10 ^cCentro de Investigaciones Biológicas, Área Académica de Biología, Universidad
11 Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma, 42184, Mexico.

12 ^dFacultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Mazatlán
13 82000, Mexico.

14 ^eInstituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de
15 México, Mazatlán 82040, Mexico.

16
17 Corresponding autor*: Francisco N. Morales-Serna. E-mail:
18 neptali@ola.icmyl.unam.mx

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

21 **Abstract**

22 Marine biodiversity is declining due to overfishing, pushing many species to the
23 brink of extinction. This decline negatively impacts the structure of fish-parasite
24 networks; however, the effect of coextinction of core fish and parasite species
25 within these networks remains unexplored. This study analyzes the impact of
26 coextinctions in the network composed of 10 species of carangid fish and 39
27 metazoan parasites species in the southeastern Gulf of California. Nesting,
28 modularity, robustness, and connectivity of the network were assessed before and
29 after different extinction scenarios. The analysis revealed that the carangid fish-
30 parasite network showed a significantly nested pattern across all elimination
31 scenarios, while modularity and connectivity were consistently low. In all
32 coextinction scenarios, the network exhibited high robustness and a significant
33 decline in metrics after the removal of core species compared to random
34 expectations. Two fish species and five parasite species formed the core of the
35 complete network, and their removal caused a reorganization, shifting peripheral
36 species into the core. The highest coextinction rate was observed in the scenario
37 of eliminating species from most to least connected. These findings enhance our
38 understanding of the ecological roles of parasites and their vulnerability to
39 extinctions. Recognizing parasites as essential components of ecosystems may
40 inform more inclusive and effective conservation strategies.

41 **Keywords:** Conservation, diversity loss, nestedness, network stability, fishing
42 pressures.

43

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

44 **1. Introduction**

45 The planet's biodiversity is declining 100 times faster than the natural extinction

46 rate (Campaño et al., 2015; Farrell et al., 2021). Among the main factors

47 contributing to this accelerated loss are changes in land and sea use,

48 overexploitation of natural resources, and pollution (Jaureguiberry et al., 2022). In

49 oceans, overfishing is the primary driver of species extinction, affecting not only

50 commercially valuable species but also those with little or no commercial value,

51 either because they are incidentally caught or due to habitat destruction (Cheung

52 et al., 2005; Polidoro et al., 2012; Kaplan et al., 2014; Jaureguiberry et al., 2022).

53 The extinction of a fish species or the reduction of its population can trigger the

54 coextinction of its parasites and disrupt the structure of its ecological interaction

55 networks (Dallas and Cornelius, 2015; Bellay et al., 2020). These networks

56 typically exhibit a modular structure, although nested patterns have also been

57 observed (Fortuna et al., 2010; Poulin, 2010). Nested networks are thought to be

58 more robust to species loss because they are supported by a core of generalist

59 species that interact with each other and by specialists that interact only with

60 generalists (Poulin, 2010). Thus, the extinction of host species with a higher

61 diversity of associated parasites could lead to the collapse of the entire network

62 (Dunne et al., 2002; Herrera et al., 2021). This can be detrimental to the proper

63 functioning of ecosystems, as parasites act as natural regulators of free-living

64 populations and play a key role in shaping energy flow within food webs (Dobson

65 et al., 2008; Lafferty et al., 2008).

1
 2
 3
 4
 5 66 To predict the impact of coextinctions on ecological networks, it is necessary to first
 6
 7 67 understand the structural attributes of these systems prior to simulating
 8
 9 68 coextinctions (Dallas and Cornelius, 2015; Herrera et al., 2021). Identifying core
 10
 11 69 species is also important, as analyzing the effects of their removal in a catastrophic
 12
 13 70 scenario can reveal how stability is maintained during disturbances. While studies
 14
 15 71 on coextinctions have generally focused on the removal of hosts and the
 16
 17 72 consequent loss of their parasites, they have not simulated the direct removal of
 18
 19 73 parasites without eliminating their hosts. This scenario is plausible, as parasite
 20
 21 74 populations can decline or go extinct not only due to the loss of their hosts, but also
 22
 23 75 because of direct effects of pollutants or other stressors that degrade water quality
 24
 25 76 (Sures et al., 2023).
 26
 27
 28
 29
 30
 31 77 The Gulf of California, one of the world's most productive and biodiverse seas, has
 32
 33 78 experienced population declines in some marine species due to overfishing and
 34
 35 79 bycatch, highlighting the unsustainability of many fishing practices in this region
 36
 37 80 (Sala et al., 2004; Ezcurra et al., 2009). Fish from the Carangidae family are among
 38
 39 81 the most commonly caught as bycatches in coastal fisheries (Moran-Angulo,
 40
 41 82 2009). A notable decline in the catches of species such as *Caranx caninus*, *C.*
 42
 43 83 *sexfasciatus*, and *Selene peruviana* has been documented (Sala et al., 2004).
 44
 45 84 Among these, *C. caninus* exhibits high vulnerability to fishing-induced extinction
 46
 47 85 (Froese and Pauly, 2024). A decline in populations of *Caranx caballus* has also
 48
 49 86 been reported in certain areas of the Pacific Ocean, attributed to overfishing
 50
 51 87 (Froese, 2004; Mair et al., 2012). A previous study of 10 carangid species from the
 52
 53 88 Gulf of California found that *C. caballus* and *C. caninus* host the highest diversity of
 54
 55
 56
 57
 58
 59
 60
 61
 62
 63
 64
 65

1
2
3
4
5 89 parasites (Osuna-Cabanillas et al., 2024). Therefore, the decline of these fish
6
7 90 populations could potentially make interaction networks more vulnerable.
8
9
10 91 The objective of this study was to analyze the impact of coextinctions on the
11
12 92 network structure between 10 carangid species and 39 parasite species previously
13
14 93 documented by Osuna-Cabanillas et al. (2024). Most of these parasite species can
15
16
17 94 be classified as generalist, as they parasitize more than two host species.
18
19 95 Therefore, it was hypothesized that the network structure is nested and that this
20
21
22 96 nestedness is maintained despite coextinctions due to the repositioning of species
23
24
25 97 within the network. Additionally, the removal of the most connected species is
26
27 98 expected to have a greater negative impact on the network's nestedness and
28
29 99 robustness compared to random species removal. Likewise, a higher coextinction
30
31
32 100 rate is expected in a scenario where species are removed from most to least
33
34
35 101 connected compared to removal in ascending order of connectivity and to random
36
37 102 removal. The results of this study will help to understand the impact of species
38
39 103 removal on the stability and structure of interaction networks between fish and their
40
41
42 104 parasites, thereby enhancing knowledge of the importance of parasites in
43
44 105 ecosystem balance. Furthermore, this understanding could positively influence the
45
46 106 development of conservation measures that give greater importance to parasite
47
48
49 107 species.
50
51
52 108
53
54
55 109 **2. Materials and methods**
56
57
58 110 **2.1. Network metrics**
59
60
61
62
63
64
65

1
 2
 3
 4
 5 111 Using data from samples collected through artisanal fishing, between May 2021
 6
 7 112 and July 2022 (see Osuna-Cabanillas et al., 2024), a complete network was
 8
 9 113 constructed using the "bipartite" package (Dorman et al., 2008) in the R environment
 10
 11 114 (R Core Team, 2024). This network includes the interactions of 10 fish species of
 12
 13 115 the Carangidae family and 39 metazoan parasite species (Figure 1). The network
 14
 15 116 structure was assessed through quantitative nestedness, modularity, connectance,
 16
 17 117 and robustness.
 18
 19
 20
 21
 22 118 Nestedness is defined as a structural pattern in which specialist species (those
 23
 24 119 with few interactions) tend to interact with subsets of the species that interact with
 25
 26 120 generalists (those with many interactions) (Bascompte et al., 2003; Fortuna et al.,
 27
 28 121 2010). The degree of nestedness was calculated using the WNODF value, which
 29
 30 122 ranges from 0 (non-nested) to 100 (perfectly nested) (Almeida-Neto et al., 2008), in
 31
 32 123 the WNODF software (Guimarães & Guimarães, 2006).
 33
 34
 35
 36
 37 124 Modularity is a pattern characterized by the formation of subsets of species, where
 38
 39 125 there are far more connections within than between these subsets. Modularity was
 40
 41 126 calculated using the M index, with values ranging from 0 (no subsets) to 1
 42
 43 127 (separate subsets), based on Newman's optimized approach (Newman, 2006),
 44
 45 128 with 1000 randomizations, in the MODULAR software (Marquitti et al., 2014).
 46
 47
 48
 49
 50 129 The significance of nestedness and modularity was determined using a Monte
 51
 52 130 Carlo procedure, with 1000 randomly generated matrices based on the complete
 53
 54 131 network, following a Null Model II approach (Bascompte et al., 2003; Benítez-
 55
 56 132 Malvido et al., 2014). In this null model, the probability of an interaction occurring is
 57
 58 133 proportional to the number of interactions of both the fish and parasite species in
 59
 60
 61
 62
 63
 64
 65

1
2
3
4 134 the observed network (Bascompte et al., 2003; Benítez-Malvido et al., 2014). The
5
6 135 P-value was computed by comparing observed values in our network against the
7
8
9 136 values from their null distributions (Benítez-Malvido et al., 2014). This routine was
10
11 137 performed in WNODF and MODULAR for nestedness and modularity, respectively.
12
13
14 138 **2.2. Core and peripheral species**
15
16
17 139 Core and peripheral species in the complete network were identified following the
18
19 140 methods of Dáttilo et al. (2013), through the "bipartite" package in R software
20
21 141 (Dorman et al., 2009). Species with values > 1 are those with the highest number
22
23 142 of interactions relative to other species and are therefore considered core species.
24
25 143 On the other hand, species with values < 1 are those with the fewest interactions
26
27 144 relative to other species and are considered peripheral species (Dáttilo et al., 2013;
28
29 145 Lange et al., 2013).
30
31
32
33
34
35 146 **2.3. Extinction scenarios**
36
37
38 147 Four extinction scenarios were simulated: 1) a network without *Caranx caninus*
39
40 148 (SCC), 2) a network without core fish species (SPN), 3) a network without core
41
42 149 parasite species (SParN) (removing only parasite species while leaving their hosts
43
44 150 in the network), and 4) a network without both core fish and core parasite species
45
46 151 (SPPN). Among the 10 fish species included, *C. caninus* is the only species
47
48 152 classified as vulnerable to extinction due to fishing (Froese and Pauly, 2024),
49
50 153 which is why *C. caninus* and its parasites were removed in the SCC network.
51
52
53
54
55
56 154 All analyses of the complete network described above were repeated for each
57
58 155 extinction scenario.
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 156 **2.4. Effect of coextinctions on network metrics**
5
6
7
8 157 To determine whether coextinctions significantly disrupt the network structure,
9
10 158 comparisons were conducted using null models, as explained below. First, for each
11
12 159 coextinction scenario (SCC, SPN, SParN, and SPPN), a null model was created in
13
14 160 which the same percentage of species was randomly removed as was intentionally
15
16 161 removed in the respective coextinction scenario. For example, in the null model of
17
18 162 the SCC network, 10% of the fish species were randomly removed, as this
19
20
21 163 percentage corresponds to *C. caninus* in the complete network. In each null model
22
23 164 100 resampling repetitions were performed, from which the expected nestedness,
24
25 165 modularity, connectance, and robustness were randomly computed. Then, for each
26
27 166 scenario, both the pre-extinction (complete network) and post-extinction observed
28
29 167 metrics were compared against the expected metrics generated by the null models.
30
31
32 168 This comparison was performed using a one-sample t-test, which compared the
33
34 169 dispersion of the expected data against the fixed observed value, expressed as μ
35
36 170 (Mishra et al., 2019). A two-tailed hypothesis test was performed with an alpha
37
38 171 level of 0.05, divided by two. The null hypothesis in this analysis is that the mean
39
40 172 observed and expected metrics are statically similar. The null hypothesis is
41
42 173 rejected when the P-value is less than 0.05 or when the confidence interval of the
43
44 174 distribution did not contain the fixed value (μ).
45
46
47
48
49
50
51
52 175 **2.5. Coextinction patterns**
53
54
55 176 Analyzing the intrinsic robustness of the network through theoretical extinction
56
57 177 sequences allows for projections of coextinction trajectories, which is useful for
58
59 178 performing comparisons among coextinction scenarios. This method generates a
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 179 coextinction curve, representing the percentage of parasites lost after the
5
6
7 180 hypothetical extinction of their hosts. A larger area under this curve indicates
8
9 181 higher network robustness to species loss (Strona, 2022). To calculate the
10
11 182 percentage of secondary extinctions, the "second.extinct" function from the
12
13 183 "bipartite" package was used. This approach iteratively removes species and
14
15 184 calculates the number of secondary extinctions. Species were randomly removed
16
17 185 from the network under three scenarios: 1) iteratively removing host species from
18
19 186 the least to the most connected, 2) iteratively removing host species from the most
20
21 187 to the least and, 3) a random host species removal scenario which was considered
22
23 188 as a "null model," against which the other two scenarios could be compared.
24
25
26
27
28
29
30
31

189

190 3. Results

191 3.1. Network structure

192 The initial nestedness value in the complete network was 21.32, which decreased
193 as species were removed, reaching a value of 6.22 in the SPPN network. All
194 networks exhibited a statistically significant nested pattern ($P < 0.05$). (Figures 1–
195 3; Table 1). None of the networks exhibited a statistically significant modular
196 pattern. The five networks analyzed had a connectance of 0.2 and robustness of
197 0.8, except for the SParN and SPPN networks, which exhibited a robustness of
198 0.7.

199 3.2. Core and peripheral species

1
2
3
4 200 In the complete network, two core fish species were detected: *C. caninus* and *C.*
5
6 201 *caballus*, along with five core parasite species: *Pseudomazocraes selene*,
7
8 202 *Pyragraphorus hollisae*, *Lernanthropus giganteus*, *Anisakis* sp., and *Rocinela*
9
10 203 *signata* (Figure 1, Table 2). Upon the removal of *C. caninus* (SCC network), the
11
12 204 core remained composed of *C. caballus*, and the same five parasite species
13
14 205 previously mentioned, but two parasite species were lost from the periphery:
15
16 206 *Caligus chorinemi* and *Polymicrocotyle manteri* (Figure 2a, Table 2).
17
18
19
20
21
22 207 The removal of both core fish species (*C. caninus* and *C. caballus*) resulted in the
23
24 208 loss of nine parasite species located at the periphery of the network:
25
26 209 *Dactylostomum winteri*, *C. chorinemi*, *Caligus mutabilis*, *Ectenurus carangis*,
27
28 210 *Heteromicrocotyla carangis*, *Lernaeenicus longiventris*, *Stephanostomum carangis*,
29
30 211 *Phyllosditomum carangis*, and *P. manteri*. In this network (SPN), the core was
31
32 212 composed of the fish species *Selene peruviana* and three parasite species:
33
34 213 *Anisakis* sp., *L. giganteus*, and *P. selene* (Figure 2b, Table 2).
35
36
37
38
39
40 214 The removal of the five core parasite species detected in the complete network
41
42 215 caused a reorganization in the parasite species. In this network (SParN), the core
43
44 216 parasite species were *Gnathia* sp., *Bucephalus margaritae*, *Allopyragraphorus*
45
46 217 *caballeroi*, *Procamallanus* sp., *Phyllosditomum* carangis, and *Caligus robustus*.
47
48
49 218 The fish species *C. caninus* and *C. caballus* remained as core species (Figure 3a,
50
51 219 Table 2). Finally, upon the removal of both core fish and core parasites from the
52
53 220 complete network (SPPN), *S. peruviana* adopted a core species role, along with
54
55 221 the parasites *C. aexonyx*, *Gnathia* sp., *Ph. carangis*, and *B. margaritae* (Figure 3b,
56
57 222 Table 2).
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 223 **3.3. Impact of extinctions on network metrics**
5
6
7 224 Nestedness in all networks before extinction showed no significant differences
8
9 225 compared to the values expected under random extinctions. However, a significant
10
11 226 negative change in modularity and a significant positive change in robustness were
12
13 227 observed in all networks before extinction. In contrast, after extinction, all networks
14
15 228 showed significantly lower metrics (Table 3).
16
17
18
19 229 **3.4. Coextinction patterns**
20
21
22
23 230 When fish species were removed from the most to the least connected, parasite
24
25 231 coextinction rates of 50% and 80% were observed when 50% and 90% of the fish
26
27 232 were removed, respectively. When fish species were removed from the least to the
28
29 233 most connected, parasite coextinction rates of approximately 20% and 50% were
30
31 234 observed when around 50% and 90% of the fish were eliminated. When fish
32
33 235 species were removed randomly, the coextinction rate showed intermediate results
34
35 236 between the other two scenarios (Figure 4).
36
37
38
39
40
41 237
42
43
44 238 **4. Discussion**
45
46
47 239 **4.1. Impact of coextinctions on the structure of carangid fishes and their**
48
49 240 **parasite networks**
50
51
52
53 241 This study suggests that the extinction of core fish and parasite species lead to a
54
55 242 significant decline in the structural properties of the network, increasing its
56
57 243 vulnerability to disturbances and potentially causing imbalances within ecosystems,
58
59 244 as supported by similar studies (Lafferty et al., 2006; Herrera et al., 2021). These
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5 245 extinctions can result primarily from overfishing, which has been identified as the
6
7 246 leading cause of biodiversity loss, surpassing even the effects of global climate
8
9 247 change (Jaureguiberry et al., 2022). Overfishing has been observed to reduce fish
10
11 248 populations and their parasites, driving them to the brink of extinction (Wood et al.,
12
13 249 2010). An example of this is the trematode *Stichocotyle nephropis*, which is likely
14
15
16 250 extinct due to overfishing of its final host species (Mackenzie and Pert., 2018). It
17
18
19 251 may be thought that the decline of parasite populations in nature is beneficial;
20
21 252 however, some authors, such as Wood et al. (2010) and Mackenzie and Pert et al.
22
23
24 253 (2018), have warned about the serious ecological implications this may have, as
25
26 254 parasites play a critical role in regulating wildlife communities (Marcogliese, 2004).
27
28
29 255 **4.2. Importance of nestedness as a structural property in interaction**
30
31 256 **networks**
32
33
34
35 257 Despite the decline in the structural properties of the network, it remained
36
37 258 significantly nested and with relatively high robustness in all coextinction scenarios.
38
39 259 These results are consistent with those observed in simulations of the another fish
40
41
42 260 and parasite network, where nestedness has been shown to provide some stability
43
44 261 against coextinctions (Dallas and Cornelius, 2015). This is because nested
45
46
47 262 networks have a core of parasite species that are connected to most fish species,
48
49 263 increasing the likelihood that these parasites will persist even if their hosts go
50
51
52 264 extinct.
53
54
55 265 Nestedness observed in this study is intriguing, as this pattern is typical of
56
57 266 mutualistic networks, while modularity is usually characteristic of antagonistic
58
59
60 267 networks. Thus, it can be suggested that interaction networks do not adhere to a
61
62
63
64
65

1
 2
 3
 4 268 strict structural pattern, as similar other antagonistic networks have been found to
 5
 6 269 be significantly nested (Fortuna et al., 2010).
 7
 8
 9
 10 270 Based on these observations, we can assert that nestedness in host-parasite
 11
 12 271 interaction networks is a structural property that helps buffer disturbances, such as
 13
 14 272 extinctions (Dallas and Cornelius, 2015; Herrera et al., 2021). For example, when
 15
 16 273 *C. caninus* is removed, there are virtually no structural changes in the network
 17
 18 274 because most of its parasites also infect *C. caballus*. Moreover, even when both *C.*
 19
 20 275 *caninus* and *C. caballus* are removed, nestedness is maintained because *S.*
 21
 22 276 *peruviana* assumes the role of a core species in the network. However, this
 23
 24 277 buffering capacity provided by nestedness diminishes as species are progressively
 25
 26 278 removed from the network. This was observed in our results, as nestedness
 27
 28 279 decreased from 21.3 in the complete network to 6.2 in the SPPN network.
 29
 30
 31
 32
 33
 34 280 It is also important to highlight the ability of networks to reorganize in response to
 35
 36 281 species loss. In a catastrophic scenario in which the current core species are lost,
 37
 38 282 there could be a reorganization of the network, such that some peripheral species
 39
 40 283 would shift to the core. This was observed in the SPaN network, as when *P.*
 41
 42 284 *selene*, *L. giganteus*, *P. hollisae*, *R. signata*, and *Anisakis* sp. were removed from
 43
 44 285 the complete network, species such as *C. robustus*, *Gnathia* sp., *B. margaritae*,
 45
 46 286 *Procamallanus* sp., and *Pseudopecoeloides carangis*, which were previously part
 47
 48 287 of the peripheral network, assumed the role of core species. Thus, it would be
 49
 50 288 expected that the functionality of extinct core species might be compensated for by
 51
 52 289 peripheral species (Sheykhal et al., 2020). Therefore, analyzing the turnover of
 53
 54 290 core species under coextinction scenarios could be valuable for species
 55
 56
 57
 58
 59
 60
 61
 62
 63
 64
 65

1
2
3
4
5 291 conservation, enabling the inclusion of current peripheral species in management
6
7 292 plans.
8
9
10 293 **4.3. Influence of host phylogeny and ecology as determinants of nestedness**
11
12 294 **in ecological networks**
13
14
15 295 The nested pattern observed in this study may be influenced by the phylogenetic
16
17 296 proximity of host species rather than occurring randomly. This aligns with findings
18
19 297 by Chen et al. (2017), who suggested that nestedness in networks where fish
20
21 298 species belong to the same family may reflect the coevolution of their parasites.
22
23 299 Additionally, other studies have suggested that phylogeny is a crucial factor in
24
25 300 shaping ecological networks, as closely related species often share ecological
26
27 301 characteristics and similar traits, which may result in nested patterns in their
28
29 302 interactions (Cattin et al., 2004; Rezende et al., 2007; Peralta, 2016).
30
31
32
33
34
35 303 In this context, it was noteworthy to find only *C. caninus* and *C. caballus* in the
36
37 304 network core, while *C. vinctus* was absent, even though all three species are
38
39 305 phylogenetically close and might be expected to share similar connectivity due to
40
41 306 their shared genus. This finding can be attributed to *C. caninus* and *C. caballus*
42
43 307 sharing similar ecological traits, such as body shape, maximum length, depth
44
45 308 range, and habitat type, which may facilitate a greater number of shared parasites.
46
47
48 309 This was reflected when *C. caninus* was removed from the network, and core
49
50 310 species continued interacting with *C. caballus*. In contrast, *C. vinctus* has a smaller
51
52 311 body length, narrower depth range, and inhabits fewer environments than *C.*
53
54 312 *caninus* and *C. caballus*. Thus, it is essential to consider the influence of phylogeny
55
56 313 along with other key ecological factors in network structure (Donatti et al., 2011).
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 314 These findings support the ideas of Thompson (2005) and Vázquez et al. (2009)
5
6 315 that ecological network structure reflects both past ecological events preserved in
7
8 316 phylogenies and current ecological factors, suggesting that our network structure
9
10 317 results from a combination of phylogenetic influence and shared ecological traits.
11
12
13
14 318 **4.4. Effects of species coextinctions based on their degree of connectivity**
15
16
17 319 In the scenario where species are removed from most to least connected, a high
18
19 320 coextinction rate of parasites was observed. This pattern aligns with studies
20
21 321 showing that the loss of highly connected species can trigger extinction cascades,
22
23 322 with negative effects spreading more rapidly across the network than with random
24
25 323 extinctions (Herrera et al., 2021). Removing highly connected species thus
26
27 324 amplifies impacts on network stability, as the most connected nodes tend to be
28
29 325 crucial for overall persistence. Notably, in this network, the most connected
30
31 326 species, *C. caballus* and *C. caninus*, are also the largest (100 cm total length),
32
33 327 likely because host size often correlates directly with parasite diversity (Poulin,
34
35 328 1999). Understanding this relationship is critical, as larger-bodied species are
36
37 329 typically more vulnerable to fishing-induced extinction (Dulvy et al., 2004; Cheung
38
39 330 et al., 2005; Olden et al., 2007). The connection between extinction vulnerability,
40
41 331 key network roles, and ecological traits highlights the complexity of ecological
42
43 332 dynamics, and the risks associated with biodiversity loss. This phenomenon
44
45 333 mirrors findings in other host-parasite, mutualistic, and predator-prey networks
46
47 334 (Solé & Montoya, 2001; Dunne et al., 2002; Sheykhalil et al., 2020), where
48
49 335 vulnerability rises significantly with selective removal of central species, even in
50
51 336 highly nested and functionally redundant networks (Mommott et al., 2004).
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 337 Therefore, identifying species whose removal would significantly impact the
5
6 338 persistence of ecological networks is an important criterion for prioritizing
7
8 339 biodiversity conservation actions. For instance, *C. caninus* and *C. caballus* are the
9
10 340 most connected fish species in our network and among the most abundant in
11
12 341 coastal fisheries, where they face constant fishing pressure. Although considered
13
14 342 secondary commercial species, these carangids are highly representative in terms
15
16 343 of diversity and abundance (Morán-Angulo, 2009). Additionally, our results indicate
17
18 344 that the extinction of these two fish species could lead to the coextinction of at least
19
20 345 nine parasite species that specifically infect *C. caninus* and *C. caballus*. Such
21
22 346 specialist parasites are generally more vulnerable to host loss due to resource
23
24 347 depletion within the network (Bellay et al., 2020; Herrera et al., 2021).
25
26
27
28
29
30
31 348 In the scenario where species were removed from least to most connected, no
32
33 349 extinction cascade was observed as strongly as when the most connected species
34
35 350 were removed. This is because less connected species provides less structural
36
37 351 support to the network (Herrera et al., 2021). The balance between the loss of
38
39 352 most connected and least connected species is reflected in the intermediate
40
41 353 coextinction rate found in the random coextinction scenario (Dunne et al., 2002;
42
43 354 Herrera et al., 2021). However, some studies suggest that real extinctions,
44
45 355 particularly those caused by human activities such as overfishing, are not random
46
47 356 and result in more secondary extinctions than would be expected in a random
48
49 357 scenario (Jackson et al., 2001; Dunne et al., 2002). This highlights the importance
50
51 358 of considering the relationships between fish and parasites when assessing
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 359 biodiversity loss, as current estimates may underestimate the true loss (Solé and
5
6 360 Montoya, 2001; Dunne et al., 2002).
7
8
9
10 361 Furthermore, although removing the most connected species does not necessarily
11
12 362 lead to the complete collapse of the network, it can fragment it and lead to the
13
14 363 extinction of many species as their resources are depleted (Strona, 2022).
15
16
17 364 Regarding the patterns observed in the sequential removal of species, Bellay et al.
18
19 365 (2020) emphasize the need to analyze different parasite groups. In their study, they
20
21 366 found that networks based on ectoparasites are more vulnerable to host loss, as
22
23
24 367 they tend to be more specialized than endoparasites. Thus, while a network of
25
26 368 ecto- and endoparasites may show robustness, the ectoparasite subnet may be
27
28
29 369 more fragile, especially in networks dominated by them. Therefore, it is important
30
31 370 to continue investigating different life-history traits of parasites, particularly in
32
33 371 networks negatively impacted by human activities such as fishing, which has led to
34
35 372 the decline of many fish species (Jaureguiberry et al., 2022).
36
37
38
39 373
40
41
42
43 374 **5. Conclusion**
44
45
46 375 The results of this study revealed that the removal of core fish and parasite species
47
48 376 negatively affects the structural properties of the network, which may increase its
49
50 377 vulnerability and cause an imbalance in the ecosystem. However, networks can
51
52 378 maintain some degree of stability after coextinctions, due to the turnover of
53
54 379 peripheral species that take on the functional roles of the extinct core species. This
55
56 380 process of reorganization highlights the resilience capacity of nested networks,
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 381 although it is observed that this stability progressively decreases with the loss of
5
6 382 species. The extinction of core fish species, such as *C. caninus* and *C. caballus*,
7
8 383 triggers the coextinction of multiple parasite species, which could lead to significant
9
10 384 biodiversity loss. Additionally, the selective removal of more connected fish
11
12 385 generates the highest coextinction rates, emphasizing the risk of overexploiting
13
14 386 these species and their impact on the ecological network. This information could
15
16 387 contribute to species conservation plans by highlighting the importance of parasites
17
18 388 and key fish species in ecosystems.
19
20
21
22
23
24 389
25
26
27 390 **Acknowledgments**
28
29
30 391 The Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, provided funding for
31
32 392 samplings and materials. The National Council of Humanities Science and
33
34 393 Technology of Mexico (CONAHCYT) provided a postgraduate student scholarship
35
36 394 number 931456 to Juan M. Osuna-Cabanillas.
37
38
39
40
41 395
42
43
44 396 **CRedit authorship contribution statement**
45
46
47 397 Juan M. Osuna-Cabanillas: Writing – original draft, Visualization, Investigation,
48
49 398 Conceptualization, Formal analysis. Emigdio Marín-Enríquez: Supervision,
50
51 399 Methodology. Ana P. Martínez-Falcón: Supervision, Methodology. Mercedes M.
52
53 400 Manzano-Sarabia – Supervision. Martín I. Borrego: Supervision. Francisco N.
54
55 401 Morales-Serna: Writing – original draft, Supervision, Methodology, Funding
56
57 402 acquisition, Conceptualization.
58
59
60
61
62
63
64
65

References

- Almeida-Neto, P. R., Guimarães, P. R., Guimarães- Jr., & Loyola, W. U. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117, 1227–1239.
<https://10.1111/j.2008.0030-1299.16644.x>.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. (2003). The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 9383–9387.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1633576100>.
- Bellay, S., Fontes de Oliveira, E., Almeida-Neto, M., & Massato-Takemoto, R. (2020). Ectoparasites are more vulnerable to host extinction than co-occurring endoparasites: evidence from metazoan parasites of freshwater and marine fishes. *Hydrobiologia*, 847, 2873–2882.
<https://doi.org/10.1007/s10750-020-04279-x>.
- Benítez, Malvido, J., Martínez-Falcón, A. P., Dáttilo, W., & Del Val, E. (2014). Diversity and network structure of invertebrate communities associated to *Heliconia* species in natural and human disturbed tropical rain forests. *Global Ecology and Conservation*, 2, 107–117.
<https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.08.007>.
- Campião, K. M., Ribas, A. C. A., Morais, D. H., da Silva, R. J., & Tavares, J. L. R. (2015). How many parasites species a frog might have? Determinants of

1
2
3
4 424 parasite diversity in south American anurans. PLoS One, 10, e0140577.
5
6 425 <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140577>.
7
8
9
10 426 Cattin, M. F., Bersier, L. F., Banasek-Richter, C., Baltensperger, R., & Gabriel, J.
11
12 427 P. (2004). Phylogenetic constraints and adaptation explain food-web
13
14 428 structure. Nature, 427, 835–839. <https://doi.org/10.1038/nature02327>.
15
16
17
18 429 Chen, L., Zheng, Y., Gao, C., Mi, X. C., Ma, K. P., Wubet, T., & Guo, L. D. (2017).
19
20 430 Phylogenetic relatedness explains highly interconnected and nested
21
22 431 symbiotic networks of woody plants and arbuscular mycorrhizal fungi in a
23
24 432 Chinese subtropical forest. Molecular Ecology, 26, 2563–2575.
25
26 433 <https://doi.org/10.1111/mec.14061>.
27
28
29
30 434 Cheung, W. W. L., Pitcher, T. J., & Pauly, D. (2005). A fuzzy logic expert system to
31
32 435 estimate intrinsic extinction vulnerabilities of marine fishes to fishing.
33
34 436 Biological Conservation, 124, 97–111.
35
36 437 <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.017>.
37
38
39
40
41 438 Dallas, T., & Cornelius, E. (2015). Co-extinction in a host-parasite network:
42
43 439 identifying key host for network stability. Scientific Reports, 5, 13185.
44
45 440 <https://doi.org/10.1038/srep13185>.
46
47
48
49 441 Dáttilo, W., Guimaraes, P. R., & Izzo, T. J. (2013). Spatial structure of ant-plant
50
51 442 mutualistic networks. Oikos, 122, 1643–1648. [https://doi.org/10.1111/j.1600-](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x)
52
53 443 [0706.2013.00562.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00562.x)
54
55
56
57 444 Dobson, A., Lafferty, K. D., Kuris, A. M., Hechinger, R. F., & Jetz, W. (2008).
58
59 445 Homage to Linnaeus: How many parasites? How many host?. Proceedings
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 446 of the National Academy of Sciences of the United States of America, 105,
5
6 447 11482–11489. <https://doi.org/10.1073/pnas.0803232105>.
7
8
9
10 448 Donatti, C. I., Guimarães, P. R., Galetti, M., Pizo, M. A., Marquitti, F. M. D., &
11
12 449 Dirzo, R. (2011). Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network:
13
14 450 modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 14, 773–781.
15
16 451 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01639.x>.
17
18
19
20 452 Dorman, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2008). Introducing the bipartite package:
21
22 453 analyzing ecological networks. *Interaction*, 8, 8–11.
23
24
25
26 454 Dulvy, N. K., Ellis, J. R., Goodwin, N. B., Grant, A., Reynolds, J. D., & Jennings, S.
27
28 455 (2004). Methods of assessing extinction risk in marine fishes. *Fish and*
29
30 456 *Fisheries*. 5, 255–276. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2679.2004.00158.x>.
31
32
33
34 457 Dunne, J. A., Williams, R. R., & Martínez, N. D. (2002). Network structure and
35
36 458 biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance.
37
38 459 *Ecology Letters*, 5, 558–567. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00354.x>.
39
40
41
42 460 Ezcurra, E., Aburto-Oropeza, O., de los Angeles Carvajal, M., Cudney-Bueno, R.,
43
44 461 & Torre, J. (2009). Gulf of California, Mexico. in McLeod, & K., Leslie, K.
45
46 462 (Eds). *Ecosystem-based management for the oceans* (pp. 227–252).
47
48 463 London: Island Press.
49
50
51
52 464 Farrell, M., Park, A. W., Cressler, C. E., Dallas, T., Huang, S., Mideo, Morales-
53
54 465 Castilla, I., Davies, T. J., & Stephens, P. (2021). The ghost of hosts past:
55
56 466 impacts of host extinction on parasite specificity. *Philosophical Transactions*
57
58 467 *of the Royal Society*, 376, 20200351. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0351>.
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 468 Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B.
5
6
7 469 R., Poulin, R., & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in
8
9 470 ecological networks: two sides of the same coin?. *Journal of Animal*
10
11 471 *Ecology*, 79, 811–817. <http://doi.org/10.1890/0013-7717.2010.01688.x>.
12
13
14 472 Froese, R. (2004). Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish*
15
16 473 *and Fisheries*, 5, 88–91. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00144.x>.
17
18
19 474 Froese, R., & Pauly, D., Editors. (2024). FishBase, World Wide Web Electronic
20
21 475 Publication. <https://www.fishbase.se>. (accessed 04 November 2024).
22
23
24
25 476 Guimarães-Jr, P. R., & Guimarães, P. R. (2006). Improving the analyses of
26
27 477 nestedness for large sets of matrices. *eEnvironmental Modelling & Software*,
28
29 478 21, 1512–1513. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2006.04.002>.
30
31
32
33 479 Herrera, J. P., Moody, J., & Nunn, C. L. (2021). Predictions of primate-parasite
34
35 480 coextinction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 376,
36
37 481 20200355. <https://doi.org/10.1098/rstb.2020.0355>.
38
39
40
41 482 Jaureguiberry, P., Titeux, N., Wiemer, M., Bowler, D. E., Coscieme, L., Golden, A.
42
43 483 S., Guerra, C. A., Jacob, U., Takahashi, Y., Settele, J., Díaz, S., Molnár,
44
45 484 Zsolt., & Purvis, A. (2022). The direct drivers of recent global anthropogenic
46
47 485 biodiversity loss. *Science Advances*, 8, eabn9982.
48
49 486 <http://doi.org/10.1126/sciadv.abm9982>.
50
51
52
53 487 Jackson, J. B., Kirby, M. X., Berger, W. H., Bjorndal, K. A., Botsford, L. W.,
54
55 488 Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R., Erlandson, J., Estes, J. A.,
56
57 489 Hughes, T. P., Kidwell, S., Lange, C. B., Lenihan, H. S., Pandolfi, J. M.,
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5 490 Peterson, C. H., Steneck, R. S., Tegner, M. J., & Warner, R. R. (2001).
6
7 491 Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems.
8
9 492 Science, 293, 629–637. <http://doi.org/10.1126/science.1059199>.
10
11
12 493 Kaplan, Z., Šumberová, K., Formanová, I., & Ducháček, M. (2014). Re-
13
14 494 establishment of an extinct population of the endangered aquatic plant
15
16 495 *Potamogeton coloratus*. Aquatic Botany, 119, 91–99.
17
18 496 <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2014.08.005>.
19
20
21
22 497 Lafferty, K. D., Dobson, A. P., & Kuris, A. M. (2006). Parasites dominate food
23
24 498 webs links. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United
25
26 499 States of America, 103, 11211–11216.
27
28 500 <https://doi.org/10.1073/pnas.060475510>.
29
30
31
32 501 Lafferty, K. D., Allesina, S., Arim, M., Briggs, C. J., De Leo, G., Dobson, A. P.,
33
34 502 Dunne, J. A., Johnson, P. T. J., Kuris, A. M., Marcogliese, D.J., Martinez, N.
35
36 503 D., Memmott, J., Marquet, P. A., McLaughlin, J. P., Mordecai, E. A.,
37
38 504 Pascual, M., Poulin, R., & Thielges, D. W. (2008). Parasites in food webs:
39
40 505 the ultimate missing links. Ecology Letters, 11, 533–546.
41
42 506 <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x>.
43
44
45
46
47 507 Lange, D., Dáttilo, W., & Del-Claro, K. (2013). Influence of extrafloral nectary
48
49 508 phenology on ant-plant mutualistic networks in a neotropical savanna.
50
51 509 Ecological Entomology, 35, 463–469. <https://doi.org/10.1111/een.12036>.
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

510 Mackenzie, K., & Pert, C. (2018). Evidence for the decline and possible extinction
511 of a marine parasite species caused by intensive fishing. *Fisheries*
512 *Research*, 198, 63–65. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.10.014>.

513 Mair, J. M., Cipriani, R., Guzman, H. M., & Usan, D. (2012). Fishery of the Green
514 Jack *Caranx caballus* (Osteichytes: Carangidae) in Las Perlas Archipelago,
515 Pacific Panama. *Revista de Biología Tropical*, 60, 1271–1288.

516 Marcogliese, D. J. (2004). Parasites: small players with crucial roles in the
517 ecological theater. *EcoHealth*, 1, 151–164. [https://doi.org/10.1007/s10393-](https://doi.org/10.1007/s10393-004-0028-3)
518 [004-0028-3](https://doi.org/10.1007/s10393-004-0028-3).

519 Marquitti, F. M. D., Guimaraes, P. R., Pires, M. M., & Bittencourt, L. F. (2014).
520 MODULAR: Software for the autonomous computation of modularity in large
521 network sets. *Ecography*, 37, 221–224. [https://doi.org/10.1111/j.1600-](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x)
522 [0587.2013.00506.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00506.x).

523 Memmott, J., Waser, N. M., & Price, M. V. (2004). Tolerance of pollination
524 networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London*
525 *B*, 271, 2605–2611. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2909>.

526 Mishra, P., Pandey, C. M., Mishra, P., & Pandey, G. (2019). Application of
527 Student's t-test, analysis of variance, and covariance. *Annals of Cardiac*
528 *Anaesthesia*, 22, 407–411. http://doi.org/10.4103/aca.ACA_94_19.

529 Morán-Angulo, R. E. (2009). La Pesquería ribereña de Escama en Mazatlán,
530 Sinaloa, México: una Visión Integral para el Manejo Sustentable. Doctoral

1
2
3
4 531 dissertation, Centro Universitario de la Costa, Universidad de Guadalajara,
5
6
7 532 Guadalajara.
8
9
10 533 Newman, M. E. J. (2006). Modularity and community structure in networks.
11
12 534 Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of
13
14 535 America, 103, 8577–8582. <https://doi.org/10.1073/pnas.0601602103>.
16
17
18 536 Olden, J. D., Hogan, Z. S., & Vander Zande, M. J. (2007). Small fish, big fish, blue
19
20 537 fish: size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes.
21
22 538 Global Ecology and Biogeography, 16, 684–701.
23
24
25 539 <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00337.x>.
26
27
28 540 Osuna-Cabanillas, J. M., Marín-Enríquez, E., Martínez-Falcón, A. P., Timi, J. T., &
29
30 541 Morales-Serna, F. N. (2024). Low similarity between parasite communities
31
32 542 of ten sympatric carangid species. Parasitology International, 101, 102885.
33
34
35 543 <https://doi.org/10.1016/j.parint.2024.102885>.
36
37
38 544 Peralta, G. (2016). Merging evolutionary history into species interaction networks.
39
40 545 Functional Ecology, 30, 1917–1925. [https://doi.org/10.1111/1365-](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12669)
41
42 546 [2435.12669](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12669).
43
44
45
46 547 Polidoro, B. A., Brokks, T., Carpenter, K. E., Edgar, G. J., Henderson, S.,
48
49 548 Sanciangco, J., & Robertson, D. R. (2012). Patterns of extinction risk and
50
51 549 threat for marine vertebrates and habitat-forming species in the Tropical
52
53 550 Eastern Pacific. Marine Ecology Progress Series, 448, 93–104.
54
55
56 551 <https://doi.org/10.3354/meps09545>.
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4 552 Poulin, R. (1999). Body size vs abundance among parasite species: positive
5
6 553 relationships?. *Ecography*, 22, 246–250. [https://doi.org/10.1111/j.1600-](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00499.x)
7
8 554 [0587.1999.tb00499.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00499.x).
9
10
11 555 Poulin, R. (2010). Network analysis shining light on parasite ecology and diversity.
12
13 556 *Trends in Parasitology*, 26, 492–298. <http://doi.org/10.1016/j.pt.2010.05.008>.
14
15
16
17 557 R Core Team. (2024). R: A language and environment for statistical computing. R
18
19 558 Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [https://www.R-](https://www.R-project.org/)
20
21 559 [project.org/](https://www.R-project.org/).
22
23
24
25 560 Rezende, E. L., Jordano, P., & Bascompte, J. (2007). Effects of phenotypic
26
27 561 complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic
28
29 562 networks. *Oikos*, 116, 1919–1929.
30
31 563 <http://doi.org/10.1111/j.2007.00301299.16029.x>.
32
33
34
35 564 Sala, E., Aburto-Oropeza, O., Paredes, G., & López-Lemus, L. G. (2004). Fishing
36
37 565 down coastal food webs in the Gulf of California. *Fisheries*, 29, 1–25.
38
39 566 [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2004\)29\[19:FDCFWI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2004)29[19:FDCFWI]2.0.CO;2).
40
41
42
43 567 Sheykhal, S., Fernández-Gracia, J., Traveset, A., Ziegler, M., Voolstra, C. R.,
44
45 568 Duarte, C. M., Eguíluz, V. (2020). Robustness to extinction and plasticity
46
47 569 derived from mutualistic bipartite ecological networks. *Scientific Reports*, 10,
48
49 570 9783. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-66131-5>.
50
51
52
53 571 Solé, R., & Montoya, M. (2001). Complexity and fragility in ecological networks.
54
55 572 *Proceedings of the Royal Society of London B*, 268, 2039–2045.
56
57 573 <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1767>.
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
574 Strona, G. (2022). Extinction Sequences. in Hidden Pathways to Extinction.
6
7 Fascinating Life Sciences (pp. 101–112.). Cham: Springer International
8
9 Publishing.
10
11
12 577 Sures, B., Nachev, M., Schwelm, J., Grabner, D., & Selbach, C. (2023).
13
14 Environmental parasitology: stressor effects on aquatic parasites. Trends in
15
16 Parasitology, 39, 461–474. <http://doi.org/10.1016/j.pt.2023.03.005>.
17
18
19
20 580 Thompson, J. N. (2005). The Geographic Mosaic of Coevolution. University of
21
22 Chicago Press, Chicago. <https://doi.org/10.7208/9780226118697>.
23
24
25 582 Vázquez, D. P., Bluthgen, N., Cagnolo, L., & Chacoff, N. P. (2009). Uniting pattern
26
27 and process in plant-animal mutualistic networks: a review. Annals of
28
29 Botany, 103, 1445–1457. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp057>.
30
31
32 584
33
34 585 Wood, C., Lafferty, K. D., & Micheli, F. (2010). Fishing out marine parasites?
35
36 Impacts of fishing on rates of parasitism in the ocean. Ecology Letters, 13,
37
38 761–775. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01467.x>.
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

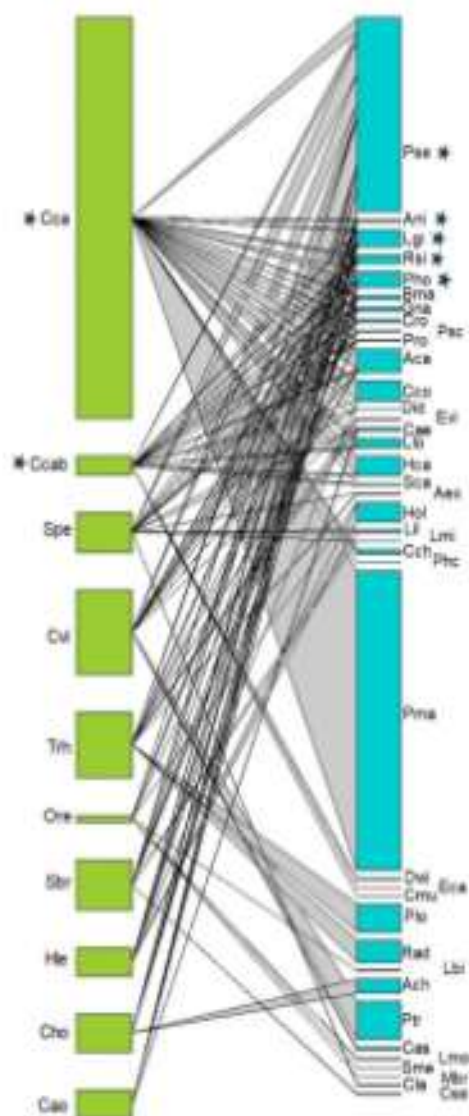
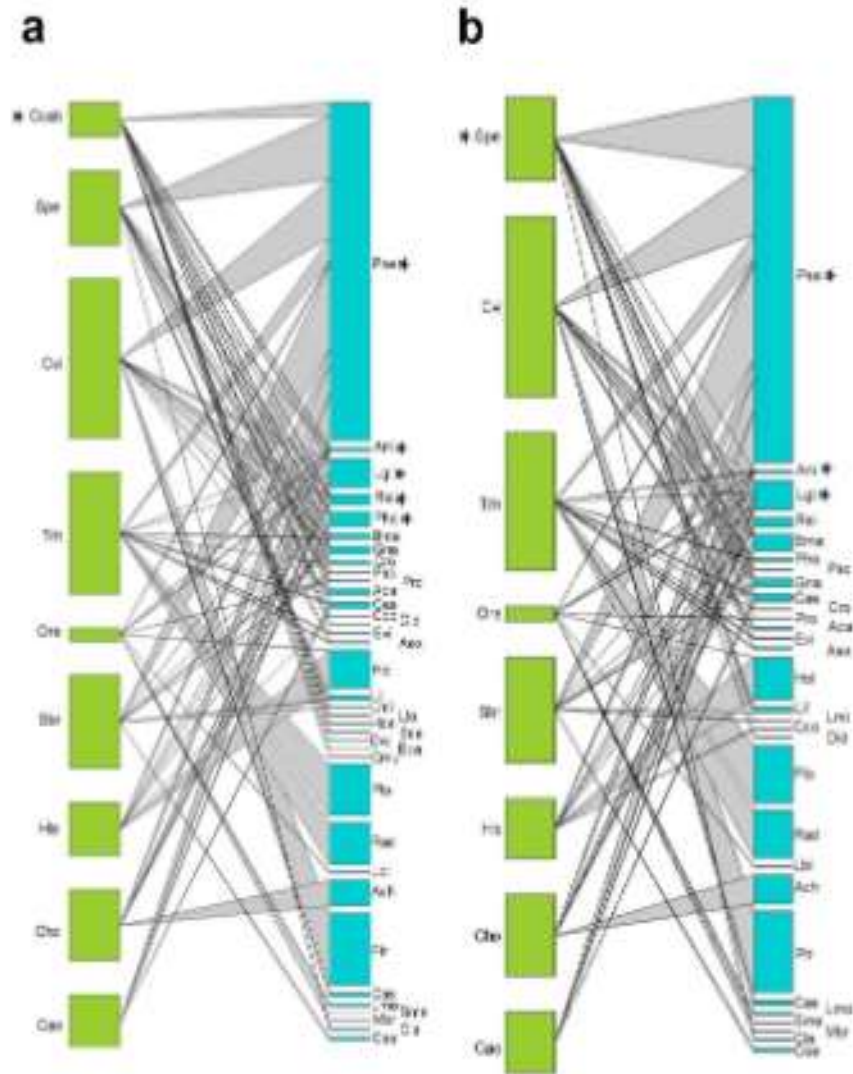
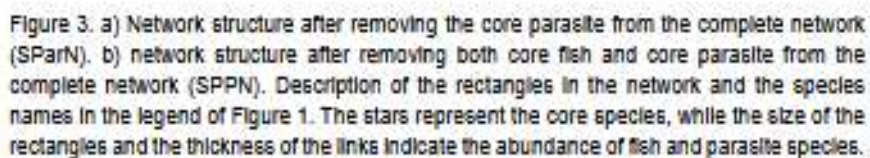


Figure 1. Complete network structure. Green rectangles represent 10 fish species: (Cca= *Caranx caninus*, Ccab= *Caranx caballus*, Spe= *Selene peruviana*, Trh= *Trachinotus rhodopus*, Ore= *Oligoplites refulgens*, Sbr= *Selene brevoortii*, Hle= *Hemicaranx leucurus*, Cho= *Chloroscombrus orqueta*, and Cao= *Carangoides otrynter*) and blue rectangles represent 39 parasite species, 9 monogeneans (Aca= *Allopyragraphorus caballeri*, Ach= *Amphipolycotyle chloroscombrus*, Hol= *Hargicola oligoplites*, Hca= *Heteromicrocotyle*

carangis, Pma= *Polymicrocotyle mantel*, Ptr= *Pseudaxine trachuri*, Plo= *Pseudobicotyllophora lopezochoterenai*, Pse= *Pseudomazocraes selenae* and, Pho= *Pyragraphorus hollisae*), 11 digeneans (Bma= *Bucephalus margaritae*, Dwi= *Dactylostomum winteri*, Did= *Didymozoidae* larvae, Eca= *Ectenurus carangis*, Evi= *Ectenurus virgula*, Lmi= *Lecithochirium microstomum*, Mbr= *Manteria brachyderus*, Phc= *Phyllodistomum carangis*, Psc= *Pseudopecoeloides*, Sca= *Stephanostomum carangis*, and Sme= *Stephanostomum megacephalum*) two nematodes (Ani= *Anisakis* sp., and Pro= *Procamallanus* sp.), one acanthocephalan (Rad= *Radiorhynchus trachinoti*), 14 copepods (Aex= *Acanthocolax exilipes*, Cas= *Caligus asperimanus*, Cch= *Caligus chorteml*, Cco= *Caligus confusus*, Cae= *Caligus isonyx*, Cia= *Caligus latigenitalis*, Cmu= *Caligus mutabilis*, Cro= *Caligus robustus*, Cse= *Caligus selenicola*, Lbi= *Lepeophtherius bifurcatus*, Lmo= *Lepeophtherius mondacola*, Llo= *Lernaeenicus longiventris*, Lgl= *Lernanthropus giganteus*, and Lli= *Lernanthropus ilishae*) and two isopods (Gna= *Gnathia* sp., and *Rocinela signata*). The stars represent the core species, while the size of the rectangles and the thickness of the links indicate the abundance of fish and parasite species.





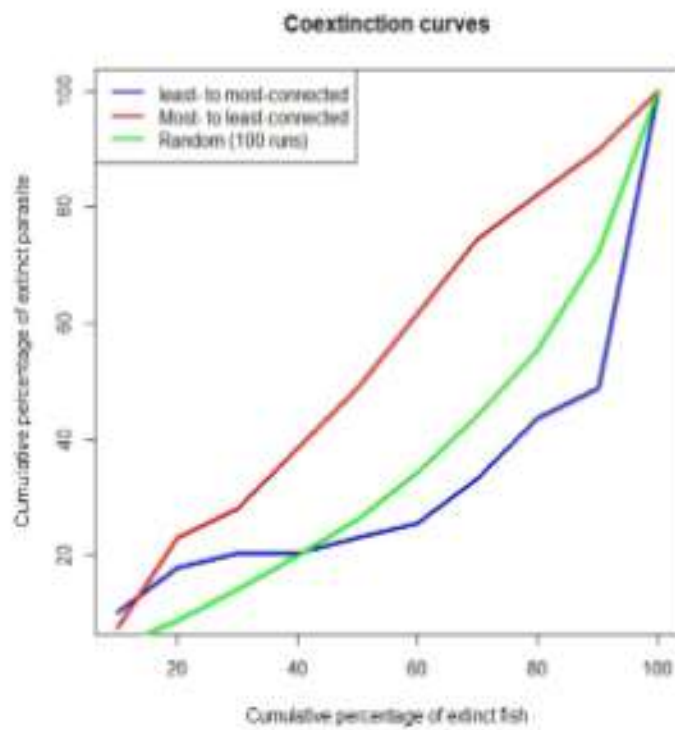


Figure 4. Coextinction curves of species based on data from carangid fish and their parasites.

Table 1. Metrics of the complete network and after the removal of species from complete network under different scenarios. (SCC= after the removal of *C. caninus*, SPN= after the removal of core fish species, SPaRN= after the removal of core parasite species, and SPPN= after the removal of both core fish and parasite species. The asterisk (*) indicates statistically significant values ($P < 0.05$).

	Species removal scenarios				
Network metrics	Complete network	SCC	SPN	SPaRN	SPPN
Nestedness (WNODF)	21.32*	20.1*	17.1*	11.6*	6.2*
Modularity	0.3	0.3	0.3	0.5	0.4
Connectance	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2
Robustness	0.8	0.8	0.8	0.7	0.7

Table 2. Core species identified in the complete network and after species removal under different extinction scenarios of 10 carangid species and 39 parasite species. Values correspond to the core generalist position (GC).

Species removal scenarios	Fish species	Values	Parasite species	Values
Complete network	<i>C. caninus</i>	1.68	<i>P. selene</i>	3.11
	<i>C. caballus</i>	1.5	<i>L. giganteus</i>	2.25
			<i>Anisakis</i> sp.	2.25
			<i>P. hollisae</i>	1.39
			<i>R. signata</i>	1.39
SCC	<i>C. caballus</i>	1.97	<i>P. selene</i>	3.24
			<i>L. giganteus</i>	2.25
			<i>Anisakis</i> sp.	2.25
			<i>P. hollisae</i>	1.26
			<i>R. signata</i>	1.26
SPN	<i>S. peruviana</i>	1.61	<i>P. selene</i>	3.23
			<i>L. giganteus</i>	2.09
			<i>Anisakis</i> sp.	2.09
SParN	<i>C. caninus</i>	1.63	<i>Ps. carangis</i>	2.18
	<i>C. caballus</i>	1.42	<i>Gnathia</i> sp.	2.18
			<i>B. margaritae</i>	2.18
			<i>A. caballeroi</i>	1.44
			<i>Procamlanus</i> sp.	1.44
			<i>C. robustus</i>	1.44
SPPN	<i>S. peruviana</i>	1.49	<i>C. aesonyx</i>	1.79
			<i>Gnathia</i> sp.	1.79
			<i>Ps. carangis</i>	1.79

		<i>B. margaritae</i>	1.79
--	--	----------------------	------

Table 3. Network metrics before and after the removal of both core fish and parasite species in networks under different scenarios.

Asterisk (*) indicates values significantly differently from those expected by null models.

Species removal scenarios	Network metrics	Values of complete network (before species removal)	Network values in different scenarios (after species removal)	Range of null values (median)
SCC	WNODF	21.3	20.17*	20.9 - 21.9 (21.9)
	Connectance	0.27	0.26*	0.27 - 0.27 (0.27)
	Modularity	0.33*	0.36*	0.46 - 0.52(0.51)
	Robustness	0.88*	0.86*	0.85 - 0.88 (0.87)
SPN	WNODF	21.3	17.14*	14.7 - 24.9 (20.4)
	Connectance	0.27	0.28*	0.23 - 0.30 (0.27)
	Modularity	0.33*	0.36*	40 - 65 (50)
	Robustness	0.88*	0.86*	0.82 - 0.87 (0.85)
SPaNN	WNODF	21.3	11.71*	17.9 - 23.2 (21.2)
	Connectance	0.27*	0.2*	0.24 - 0.30 (0.27)
	Modularity	0.33*	50*	0.40 - 0.63 (0.50)
	Robustness	0.88*	0.77*	0.85 - 0.88 (0.87)
SPPN	WNODF	21.3	6.77*	16.8 - 23.1 (20.9)

	Connectance	0.27*	0.2*	0.24 - 0.32 (0.28)
	Modularity	0.33*	0.44*	0.35 - 0.67 (0.48)
	Robustness	0.88*	0.74*	0.82 - 0.77 (0.85)

Declaration of Interest Statement

Declaration of interests

☒The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

☐The authors declare the following financial interests/personal relationships which may be considered as potential competing interests: