

# Analysis of the Index of Host Specificity in Metazoan Parasites of Peruvian Fish

Arianne Germán-Gómez<sup>1,2</sup>; Héctor Aponte<sup>1,3</sup>; José Iannacone<sup>3,4,5</sup>

<sup>1</sup>Carrera de Biología Marina. Facultad de Ciencias Veterinarias y Biológicas. Universidad Científica del Sur. Av. Antigua Carretera Panamericana Sur km 19 Villa El Salvador, Lima, Perú; [ariannegerman@gmail.com](mailto:ariannegerman@gmail.com)

<sup>2</sup>Grupo de Investigación de Comunidades Acuáticas, Universidad Científica del Sur.

<sup>3</sup>Coastal Ecosystems of Peru Research Group (COE-PERU). Universidad Científica del Sur, [haponte@cientifica.edu.pe](mailto:haponte@cientifica.edu.pe)

<sup>4</sup>Laboratorio de Ecología y Biodiversidad Animal (LEBA), Facultad de Ciencias Naturales y Matemática (FCNNM), Grupo de Investigación en Sostenibilidad Ambiental (GISA), Escuela Universitaria de Posgrado (EUPG), Universidad Nacional Federico Villarreal (UNFV), Lima, Perú, [jiannacone@cientifica.edu.pe](mailto:jiannacone@cientifica.edu.pe)

<sup>5</sup>Laboratorio de Zoología, Facultad de Ciencias Biológicas, Grupo de Investigación “One Health”, Universidad Ricardo Palma, Lima, Perú.

**Abstract—**Host specificity, which reflects the number of hosts a parasite can infect, is a key concept in disease ecology due to its connection with zoonotic parasites. This study assessed the specificity of metazoan parasites in marine and freshwater fish from Peru using indices such as  $STD$ ,  $VarSTD$ ,  $STD^*$ , and  $\beta_{SPF}$ .

The results showed that parasites like *Lecithocladium cristatum* and *Helicometra fasciata* have low specificity ( $STD \approx 5$ ), whereas *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *pintoii*, *Proleptus carvajali*, and *Lernanthropus huamani* exhibit high specificity. The lack of correlation between the number of hosts and the indices indicates that specificity depends more on adaptation to the host than on the number of infected species.

This study, the first to apply IHS indices for aquatic parasites in Peru, lays the groundwork for future research and underscores their ecological importance.

**Keywords—**specificity, coevolution, adaptation, indices

# Análisis de los Índices de Especificidad de Hospedero en Parásitos Metazoos de Peces Peruanos

**Resumen—** La especificidad del hospedero, que refleja el número de hospederos que un parásito puede infectar, es clave en la ecología de enfermedades por su vínculo con parásitos zoonóticos. Este estudio evaluó la especificidad de metazoos parásitos en peces marinos y dulceacuícolas del Perú mediante índices como  $S_{TD}$ ,  $VarS_{TD}$ ,  $S_{TD}^*$  y  $\beta_{SPF}$ .

Los resultados mostraron que parásitos como *Lecithocladium cristatum* y *Helicometra fasciata* tienen baja especificidad ( $STD \approx 5$ ), mientras que *Procamallanus (Spirocamallanus) pinto*i, *Proleptus carvajali* y *Lernanthropus huamani* exhiben alta especificidad. La ausencia de correlación entre el número de hospederos y los índices indica que la especificidad depende más de la adaptación al hospedero que de la cantidad de especies infestadas.

Este trabajo, el primero en usar índices de especificidad de hospedero para parásitos acuáticos en Perú, establece bases para futuros estudios y resalta su relevancia ecológica.

**Palabras clave—**especificidad, coevolución, adaptación, índices

## I. INTRODUCCIÓN

La especificidad de hospedero, definida como el número de especies que un parásito puede infestar, es un indicador clave del cambio de hospedero [1, 2] y resulta de interés en la ecología de enfermedades parasitarias y el enfoque “One Health” [3], al identificar parásitos zoonóticos [4, 5]. Este valor se calcula mediante índices filogenéticos y datos ecológicos, conocidos como índices de especificidad de hospedero (IHS) [1, 6, 7, 8].

Entre estos, el índice de distinción taxonómica ( $S_{TD}$ ) mide la relación filogenética promedio entre los hospederos de un parásito; valores altos indican menor especificidad [6, 9, 10]. La variación de la distinción taxonómica ( $VarS_{TD}$ ) evalúa la uniformidad filogenética entre hospederos [6, 10]. El  $S_{TD}^*$  incorpora la prevalencia de infección como factor ecológico [1], mientras que la especificidad beta ( $\beta_{SPF}$ ), basada en el índice de similitud de Simpson ( $\beta_{SIM}$ ), mide el reemplazo de especies hospederas a escala geográfica, siendo valores bajos indicativos de alta especificidad [7, 10, 11].

En Perú, se han registrado 2,231 especies de peces y 608 especies de metazoos parásitos. Entre estos, los monógenos y céstodos infestan a un mayor número de peces que los acantocéfalos e isópodos [12, 13]. Sin embargo, no se han aplicado los IHS en investigaciones nacionales, como se ha hecho en otros países y hospederos vertebrados [17].

En otros países, los IHS se han aplicado para analizar asociaciones parásito-hospedero en diferentes vertebrados.

Hinojosa-Sáez y colaboradores [14] reportaron alta especificidad en parásitos de peces marinos en Chile, Maia y su equipo [15] identificaron vínculos filogenéticos fuertes entre helmintos y reptiles en Brasil, y Nava y Guglielmone [16] documentaron variabilidad en la especificidad de garrapatas en mamíferos sudamericanos.

El uso de los IHS ayuda a entender la introducción de fauna parasitaria en nuevos hábitats [18] y permite analizar la relación parásito-hospedero desde una perspectiva evolutiva [1, 6, 19, 20]. Por ello, este estudio busca determinar la especificidad de metazoos parásitos en peces peruanos, identificando parásitos especialistas y generalistas, y evaluando la correlación entre los IHS ( $S_{TD}$ ,  $VarS_{TD}$ ,  $S_{TD}^*$  y  $\beta_{SPF}$ ) y el número de hospederos para analizar su complementariedad o redundancia.

## II. MATERIALES Y MÉTODOS

### Obtención de datos y selección de taxones

Los datos se obtuvieron mediante revisión de artículos científicos sobre metazoos parásitos de peces marinos y dulceacuícolas peruanos en bases como Google Académico, Scielo, Redalyc, Scopus y Web of Science, utilizando palabras clave como “parásitos”, “Perú”, “marinos”, “dulceacuícolas” y “prevalencia” en español e inglés, con operadores lógicos “or” y “and” (ej.: “peruvian marine or freshwater parasites”) hasta el 2020. Los nombres científicos de parásitos y hospederos fueron corroborados y actualizados con WoRMS [22] y FishBase [21] (Material Suplementario 1A, 1B). También se registraron autores, títulos y fuentes (Material Suplementario 1C).

Para aplicar los índices  $S_{TD}$ ,  $VarS_{TD}$  y  $S_{TD}^*$ , se consideraron parásitos que infestaban  $\geq 3$  hospederos identificados hasta nivel de especie y en estado adulto [1, 6]. Para  $\beta_{SPF}$ , además, los parásitos debían distribuirse en más de una localidad [23]. Se revisaron 48 artículos, recopilando 468 especies parásitas; de estas, 13 infestaban  $\geq 3$  hospederos y presentaban valores de prevalencia. Doce parásitos marinos cumplían criterios para analizar especificidad beta.

### Cálculo de los IHS

$S_{TD}$ ,  $VarS_{TD}$  y  $S_{TD}^*$ :

Se elaboraron 13 matrices (una por parásito) con hospederos clasificados según su jerarquía taxonómica (phylum a especie), incluyendo prevalencia por hospedero. Los índices se calcularon según Poulin y Mouillot [1, 6].

$S_{TD}$  determina la relación promedio entre especies hospederas. Valores entre 1 (hospederos congéneres) y 5 (relaciones taxonómicas lejanas). Donde  $s$  es el número de especies hospederas y es la distancia promedio entre dos especies  $i$  y  $j$ . Valores altos indican relaciones filogenéticas distantes entre hospederos; valores bajos indican relaciones cercanas (hospederos congéneres). Calculado usando (1).

$$S_{TD} = \frac{\sum_{i \neq j} \omega_{ij}}{s(s-1)} \quad (1)$$

$VarS_{TD}$  determina la variación en la distancia taxonómica entre especies hospederas, donde  $\omega$  es la distancia promedio entre especies hospederas y se calcula utilizando (2).

$$VarS_{TD} = \frac{\sum_{i \neq j} (\omega_{ij} - \omega)^2}{s(s-1)} \quad (2)$$

$S_{TD}^*$  incorpora la prevalencia de las especies hospederas ( $p_i$ ;  $p_j$ ) en el cálculo como factor ecológico en la distinción taxonómica. Se calcula usando (3).

$$S_{TD}^* = \frac{\sum_{i < j} \omega_{ij} (p_i p_j)}{\sum_{i < j} (p_i p_j)} \quad (3)$$

Para  $\beta_{SPF}$  se construyeron 12 matrices con hospederos y localidades. Este índice, basado en  $\beta_{SIM}$  [11, 23], evalúa el recambio de especies en diferentes localidades. Valores cercanos a 0 indican alta especificidad, y cercanos a 1, baja especificidad. Donde  $S_i$  es el número total de especies en el sitio  $i$ ,  $S_T$  el número total de especies en todas las localidades,  $b_{ij}$  y  $b_{ji}$  representan las especies exclusivas en los sitios  $i$  y  $j$ ; y  $\min$  toma el valor más bajo entre  $b_{ij}$  y  $b_{ji}$ . Se calcula usando (4).

$$\beta_{SIM} = \frac{[\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})]}{[\sum_i S_i - S_T] + [\sum_{i < j} \min(b_{ij}, b_{ji})]} \quad (4)$$

#### Análisis de datos

Los índices  $S_{TD}$ ,  $VarS_{TD}$  y  $S_{TD}^*$  se calcularon con el paquete Philon-agu de TaxoBioDiv2 [1], mientras que  $\beta_{SPF}$  se estimó con “beta-multi.R” en RStudio [23]. Las gráficas y análisis de correlación entre IHS y el número de hospederos se realizaron en PAST v.3.12, aplicando la prueba de Spearman debido a la no normalidad de los datos ( $p < 0.05$ , Shapiro-Wilk) [24].

### III. RESULTADOS

Los valores promedio de  $S_{TD}$  de los cinco taxones de metazoos parásitos evaluados (nemátodos, monogeneos, tremátodos, isópodos y copépodos) fueron  $\geq 3$ , indicando una baja especificidad debido a hospederos de diferentes niveles taxonómicos (Fig1-3).  $VarS_{TD}$  fue cercano a cero, mientras que  $S_{TD}^*$  fue similar a  $S_{TD}$ , sugiriendo que los hospederos más utilizados no están estrechamente relacionados. Los índices

$S_{TD}$ ,  $VarS_{TD}$  y  $S_{TD}^*$  fueron independientes del número de hospederos (Spearman,  $p > 0.05$ ).

Parásitos marinos como *Lecithocladium cristatum* (tremátodo), *Helicometra fasciata* (tremátodo) y *Acanthochondria sicyasis* (copépodo) mostraron valores de  $S_{TD}$  cercanos a 5, indicando baja especificidad (Fig 1 y 3). En contraste, especies como *Procamallanus (Spirocamallanus) pintoii* (nemátodo dulceacuícola), *Proleptus carvajali* (nemátodo marino) y *Cynoscionicola americanus* (monogeneo marino), junto con otros copépodos marinos como *Lernanthropus huamani*, *Caligus callaoensis* y *Bomolochus constrictus*, presentaron valores de  $S_{TD}$  cercanos a 1, reflejando alta especificidad (Fig 1 y 3). En total, se identificaron siete parásitos generalistas y seis especialistas (Tabla 1).

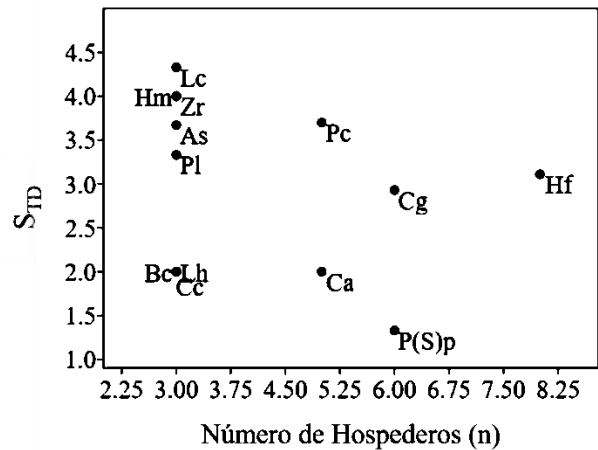


Figura 1. Valores de distinción taxonómica ( $S_{TD}$ ) para cada especie parásita (Pc = *Proleptus carvajali*, P(S)p = *Procamallanus (Spirocamallanus) pintoii*, Hn = *Helicometrina nimia*, Pl = *Proctoeces lintoni*, Lc = *Lecithocladium cristatum*, Zr = *Zoogonus rubellus*, Hf = *Helicometra fasciata*, Ca = *Cynoscionicola americanus*, Cg = *Ceratothoa gaudichaudii*, Lh = *Lernanthropus huamani*, Ca = *Caligus callaoensis*, As = *Acanthochondria sicyasis*, Bc = *Bomolochus constrictus*) con 3 o más hospederos. **Parásito dulceacuícola.**

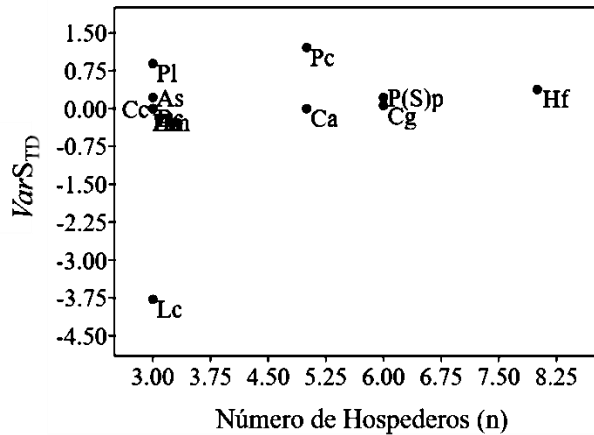


Figura 2. Valores de la variación de la distinción taxonómica ( $VarS_{TD}$ ) para cada especie parásita (Pc = *Proleptus carvajali*, P(S)p = *Procamallanus (Spirocamallanus) pintoii*, Hn= *Helicometrina nimia*, Pl= *Proctoeces lintoni*, Lc= *Lecithocladium cristatum*, Zr = *Zoogonus rubellus*, Hf = *Helicometra fasciata*, Ca = *Cynoscionicola americanus*, Cg = *Ceratothoa gaudichaudii*, Lh= *Lernanthropus huamani*, Ca = *Caligus callaoensis*, As = *Acanthochondria sicyasis*, Bc= *Bomolochus constrictus*) con 3 o más hospederos. **Parásito dulceacuícola**

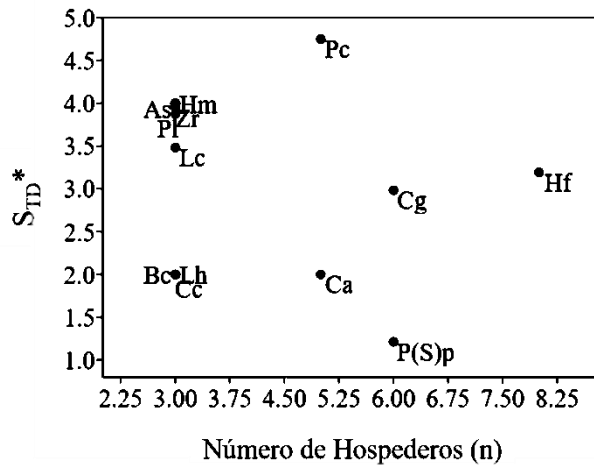


Figura 3. Valores de la distinción taxonómica incluyendo la prevalencia ( $S_{TD}^*$ ) para cada especie parásita (Pc = *Proleptus carvajali*, P(S)p = *Procamallanus (Spirocamallanus) pintoii*, Hn= *Helicometrina nimia*, Pl= *Proctoeces lintoni*, Lc= *Lecithocladium cristatum*, Zr = *Zoogonus rubellus*, Hf = *Helicometra fasciata*, Ca = *Cynoscionicola americanus*, Cg = *Ceratothoa gaudichaudii*, Lh= *Lernanthropus huamani*, Ca = *Caligus callaoensis*, As = *Acanthochondria sicyasis*, Bc=

*Bomolochus constrictus*) con 3 o más hospederos. **Parásito dulceacuícola**

Los valores de  $\beta_{SPF}$  ( $= \beta_{SIM}$ ) oscilaron entre 0 y 0.50, indicando una alta especificidad geográfica, especialmente en parásitos marinos (Tabla 1). Al igual que los índices de diversidad taxonómica,  $\beta_{SPF}$  fue independiente del número de hospederos (Spearman,  $p > 0.05$ ).

Tabla 1. Clasificación de los parásitos marinos y dulceacuícolas del Perú según  $S_{TD}$ .

| Especies parásitas               | Especialista | Generalista |
|----------------------------------|--------------|-------------|
| <b>Nematoda</b>                  |              |             |
| <i>Proleptus carvajali</i>       |              | x           |
| <i>Procamallanus</i>             | x            |             |
| <i>(Spirocamallanus) pintoii</i> |              |             |
| <b>Monogenea</b>                 |              |             |
| <i>Cynoscionicola americanus</i> | x            |             |
| <b>Trematoda</b>                 |              |             |
| <i>Helicometrina nimia</i>       |              | x           |
| <i>Proctoeces lintoni</i>        |              | x           |
| <i>Lecithocladium cristatum</i>  |              | x           |
| <i>Zoogonus rubellus</i>         |              | x           |
| <i>Helicometra fasciata</i>      |              | x           |
| <b>Isopoda</b>                   |              |             |
| <i>Ceratothoa gaudichaudii</i>   | x            |             |
| <b>Copepoda</b>                  |              |             |
| <i>Caligus callaoensis</i>       | x            |             |
| <i>Acanthochondria sicyasis</i>  |              | x           |
| <i>Lernanthropus huamani</i>     | x            |             |
| <i>Bomolochus constrictus</i>    | x            |             |
| • parásito dulceacuícola         |              |             |

Parásitos como *H. fasciata* (tremátodo), *Lacistorhynchus tenuis* (céstodo) y *Lernanthropus pacificus* (copépodo) fueron las únicas especies con valores de  $\beta_{SPF}$  mayores a 0 (*H. fasciata* = 0.29, *L. tenuis* = 0.09, *L. pacificus* = 0.50). Aunque *L. tenuis* infestó más hospederos (n = 17), su  $\beta_{SPF}$  fue bajo (0.09); en cambio, *L. pacificus* infestó menos hospederos (n = 3) pero presentó un valor alto de  $\beta_{SPF}$  (Tabla 2).

Tabla 2. Componente de recambio especial ( $\beta_{SIM}=\beta_{SPF}$ ) de las 12 especies de parásitos marinos y dulceacuícolas y su número de hospederos (n).

| Especies parásitas                | Hospedero (n) | $\beta_{SIM}$ |
|-----------------------------------|---------------|---------------|
| <b>Nematoda</b>                   |               |               |
| <i>Acanthocheilus rotundatus</i>  | 3             | 0.00          |
| <i>Proleptus obtusus</i>          | 3             | 0.00          |
| <b>Monogenea</b>                  |               |               |
| <i>Cynoscionicola americanus</i>  | 4             | 0.00          |
| <b>Cestoda</b>                    |               |               |
| <i>Lacistorhynchus tenuis</i>     | 17            | <b>0.09</b>   |
| <i>Rhodobothrium mesodesmatum</i> | 3             | 0.00          |
| <b>Trematoda</b>                  |               |               |
| <i>Helicometra fasciata</i>       | 8             | <b>0.29</b>   |
| <b>Isopoda</b>                    |               |               |
| <i>Ceratothoa gaudichaudii</i>    | 6             | 0.00          |
| <b>Copepoda</b>                   |               |               |
| <i>Caligus callaoensis</i>        | 3             | 0.00          |
| <i>Caligus quadratus</i>          | 3             | 0.00          |
| <i>Clavellotis dilatata</i>       | 3             | 0.00          |
| <i>Lernanthropus huamani</i>      | 3             | 0.00          |
| <i>Lernanthropus pacificus</i>    | 3             | <b>0.50</b>   |

#### IV. DISCUSIÓN

Los resultados destacan que especies como *Helicometrina nimia*, *Zoogonus rubellus* y *Lecithocladium cristatum* tienen baja especificidad de hospedero (Fig 1), atribuible a estrategias de colonización que les permiten infestaciones en peces de distintos órdenes y áreas, ampliando su rango de distribución y plasticidad ecológica [2, 25]. Cada cambio de hospedero genera nuevas interacciones, donde el parásito conserva su capacidad de utilizar hospederos previos y se adapta a nuevos debido a características similares [26, 27]. Aunque estas especies no son consideradas zoonóticas, factores como el cambio climático podrían aumentar su capacidad de infestación en el futuro [28]. Ante esto, resulta crucial continuar con el monitoreo epidemiológico, especialmente de parásitos con alta plasticidad ecológica [29].

La ausencia de correlación entre el número de hospederos y los IHS resalta que la especificidad depende no solo del número de especies infestadas, sino de la capacidad de los hospederos para proporcionar un ambiente adecuado para el desarrollo del parásito [30]. Por ejemplo, aunque *H. fasciata* y *H. nimia* tienen valores similares de IHS, *H. nimia* infesta un menor número de especies, incluyendo sebástidos, gobiesócidos y serránidos (Fig 1, 2 y 3). Esto posiciona a *H. fasciata* como generalista local, con preferencia por hospederos de la familia Sciaenidae [31]. Los índices  $S_{TD}$  y  $\beta_{SPF}$  indican que la mayoría de los parásitos marinos estudiados son especialistas, con bajo recambio de hospederos en las áreas costeras del Perú, aunque *H. fasciata* destaca como generalista a nivel local y específica a nivel global [32, 33].

En ambientes dulceacuícolas, *Procamallanus (Spirocamallanus) pintoii* mostró alta especificidad hacia la familia Callichthyidae (Fig 1 y 3), compartiendo su distribución geográfica en la cuenca amazónica [34]. Su especificidad incrementa las probabilidades de encuentro sexual en sus hospederos, a diferencia del generalista *P. carvajali*, cuyas bajas tasas de éxito reproductivo se atribuyen a la infestación de múltiples hospederos no relacionados taxonómicamente [35]. Estos patrones en parásitos dulceacuícolas están condicionados por barreras biogeográficas como cadenas montañosas y cuencas [36, 37], lo cual debe ser evaluado en futuros estudios. En cambio, la amplia distribución de los peces de la costa peruana facilita la infestación de nuevos hospederos [38], aunque procesos migratorios pueden reducir la transmisión parasitaria mediante mecanismos como “migratory escape” y “migratory culling” [39, 40].

El monogeneo *C. americanus* destacó por su alta especificidad, infestando peces de la familia Sciaenidae y el orden Perciformes en zonas costeras peruanas (Tabla 2). Esto coincide con estudios que relacionan su especificidad con ciclos monoxenos y una distribución influida por la coevolución hospedero-parásito [18, 41]. Este fenómeno sugiere que el

aislamiento geográfico favorece adaptaciones rápidas en estas interacciones [42].

Este estudio aporta, por primera vez, una evaluación de la especificidad de hospedero de parásitos acuáticos en Perú, integrando índices de diversidad taxonómica y recambio espacial. Los resultados obtenidos revelan que los índices son independientes del número de hospederos conocidos, lo que respalda su robustez como herramientas analíticas. Estos resultados son fundamentales para entender la dinámica ecológica y evolutiva de los parásitos acuáticos. Sientan las bases para explorar patrones zoogeográficos y la plasticidad ecológica de estas especies. Se recomienda priorizar el estudio de parásitos marinos debido a su menor restricción geográfica y su mayor potencial para identificar relaciones ecológicas y evolutivas complejas. Finalmente, enfatizamos la importancia de estudiar la relación hospedero-parásito debido a su influencia en las redes tróficas y la salud de los ecosistemas acuáticos [43].

## CONCLUSIONES

La especificidad de hospedero no depende únicamente de la cantidad de especies de hospederas que un parásito puede infestar, sino de su capacidad para adaptarse a un hospedero adecuado y completar su ciclo biológico. Este hallazgo resalta la relevancia de considerar la especificidad como un factor clave en la ecología de las enfermedades, ya que influye en la dinámica de las interacciones parásito-hospedero y, por ende, en la estabilidad y salud de los ecosistemas. Comprender estos procesos es esencial para desarrollar enfoques más integrales en el estudio de las redes tróficas y en la gestión de las enfermedades asociadas a los ambientes acuáticos.

## AGRADECIMIENTO

Agradecemos a la Universidad Científica del Sur por su apoyo logístico en el desarrollo inicial de esta investigación. Asimismo, agradecemos a los colegas del Laboratorio de Parasitología General y Especializada de la Universidad Nacional Federico Villareal que nos brindaron comentarios y sugerencias durante la redacción del presente trabajo.

## REFERENCIAS

- [1] R. Poulin and D. Mouillot, "Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity," *J. Parasitol.*, vol. 91, no. 3, pp. 511–514, 2005. doi: 10.1645/GE-398R
- [2] R. Poulin, B. R. Krasnov, and D. Mouillot, "Host specificity in phylogenetic and geographic space," *Trends Parasitol.*, vol. 27, no. 8, pp. 355–361, 2011. doi: 10.1016/j.pt.2011.05.003
- [3] K. Wells and N. J. Clark, "Host specificity in variable environments," *Trends Parasitol.*, vol. 35, no. 6, pp. 452–465, 2019. doi: 10.1016/j.pt.2019.04.001
- [4] B. A. Han, J. P. Schmidt, S. E. Bowden, and J. M. Drake, "Rodent reservoirs of future zoonotic diseases," *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, vol. 112, no. 22, pp. 7039–7044, 2015. doi: 10.1073/pnas.1501598112
- [5] K. Wells, D. I. Gibson, N. J. Clark, A. Ribas, S. Morand, and H. I. McCallum, "Global spread of helminth parasites at the human–domestic animal–wildlife interface," *Glob. Change Biol.*, vol. 24, no. 7, pp. 3254–3265, 2018. doi: 10.1111/gcb.14064
- [6] R. Poulin and D. Mouillot, "Parasite specialization from a phylogenetic perspective: A new index of host specificity," *Parasitology*, vol. 126, no. 5, p. 473, 2003. doi: 10.1017/s0031182003002993
- [7] B. R. Krasnov, D. Mouillot, G. I. Shenbrot, I. S. Khokhlova, and R. Poulin, "Beta-specificity: The turnover of host species in space and another way to measure host specificity," *Int. J. Parasitol.*, vol. 41, no. 1, pp. 33–41, 2011.
- [8] B. R. Krasnov, R. Poulin, G. I. Shenbrot, D. Mouillot, and I. S. Khokhlova, "Ectoparasitic 'Jacks-of-All-Trades': Relationship between abundance and host specificity in fleas (Siphonaptera) parasitic on small mammals," *Am. Nat.*, vol. 164, no. 4, pp. 506–516, 2004. doi: 10.1086/423716
- [9] K. R. Clarke and R. M. Warwick, "A taxonomic distinctness index and its statistical properties," *J. Appl. Ecol.*, vol. 35, no. 4, pp. 523–531, 1998.
- [10] K. R. Clarke and R. M. Warwick, "A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness," *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, vol. 216, pp. 265–278, 2001.
- [11] G. G. Simpson, "Mammals and the nature of continents," *Am. J. Sci.*, vol. 241, no. 1, pp. 1–31, 1943. doi: 10.2475/ajs.241.1.1
- [12] [MINAM Ministerio del Ambiente, Sexto Informe Nacional sobre Diversidad Biológica: La Biodiversidad en cifras, pp. 28–19, 2019.
- [13] J. L. Luque et al., "Checklist of metazoan parasites of fishes from Peru," *Neotrop. Helminthol.*, vol. 10, no. 1, pp. 301–375, 2016.
- [14] A. Hinojosa-Sáez, D. González-Acuña, and M. George-Nascimento, "Parásitos metazoos de Anas georgica Gmelin, 1789 (Aves: Anseriformes) en Chile central: Especificidad, prevalencia y variaciones entre localidades," *Rev. Chil. Hist. Nat.*, vol. 82, no. 3, pp. 337–345, 2009.
- [15] J. P. Maia, D. J. Harris, S. Carranza, and E. Gómez-Díaz, "Assessing the diversity, host-specificity and infection patterns of apicomplexan parasites in reptiles from Oman, Arabia," *Parasitology*, vol. 143, no. 13, pp. 1730–1747, 2016.
- [16] S. Nava and A. A. Guglielmo, "A meta-analysis of host specificity in Neotropical hard ticks (Acari: Ixodidae)," *Bull. Entomol. Res.*, vol. 103, no. 2, pp. 216–224, 2013.
- [17] M. del R. Robles, "La importancia de los nematodos *Syphaciini* (Syphaciinae-Oxyuridae) como marcadores específicos de sus hospedadores," 2010. [Online]. Available: <https://ri.conicet.gov.ar/handle/11336/106699>
- [18] R. Poulin, "Determinants of host-specificity in parasites of freshwater fishes," *Int. J. Parasitol.*, vol. 22, no. 6, pp. 753–758, 1992. doi: 10.1016/0020-7519(92)90124-4
- [19] G. M. Denegri, "The concept of the potentiality of phenomenon of parasitism and its application to study parasite-host relationships: An epistemological analysis," *Natura Neotropicalis*, vol. 33, no. 1–2, pp. 65–69, 2002.
- [20] H. W. Palm and J. N. Caira, "Host specificity of adult versus larval cestodes of the elasmobranch tapeworm order Trypanorhyncha," *Int. J. Parasitol.*, vol. 38, no. 3–4, pp. 381–388, 2008.
- [21] R. Froese and D. Pauly, Eds., *FishBase*. [Online]. Available: [www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (02/2022).
- [22] World Register of Marine Species: WoRMS. [Online]. Available: <http://www.marinespecies.org/>. [Accessed: 09-Jul-2021].
- [23] A. Baselga, "Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity," *Glob. Ecol. Biogeogr.*, vol. 19, no. 1, pp. 134–143, 2010.
- [24] O. Hammer, D. A. Harper, and P. D. Ryan, "PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis," *Paleontol. Electron.*, vol. 4, no. 1, p. 9, 2001.
- [25] K. Rohde, "Ecology and Biogeography, Future Perspectives: Example Marine Parasites," *Geoinfor. Geostat.: An Overview*, vol. 4, no. 2, 2016. [Online]. Available: <https://rune.uned.edu.au/web/handle/1959.11/19043>
- [26] R. M. Thompson, R. Poulin, K. N. Mouritsen, and D. W. Thielges, "Seguimiento de recursos en parásitos marinos: ¿seguir la corriente?," *Oikos*, vol. 122, no. 8, pp. 1187–1194, 2013.
- [27] N. Janz, L. Söderlind, and S. Nylin, "No effect of larval experience on adult host preferences in *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae): on the persistence of Hopkins' host selection principle," *Ecol. Entomol.*, vol. 34, no. 1, pp. 50–57, 2009. doi: 10.1111/j.1365-2311.2008.01041.x

- [28] J. E. Byers, "Marine Parasites and Disease in the Era of Global Climate Change," *Ann. Rev. Mar. Sci.*, vol. 13, no. 1, pp. 397–420, 2021. doi: 10.1146/annurev-marine-031920-100429
- [29] F. Essl et al., "A Conceptual Framework for Range-Expanding Species that Track Human-Induced Environmental Change," *BioScience*, vol. 69, no. 11, pp. 908–919, 2019. doi: 10.1093/biosci/biz101
- [30] J. T. Timi and R. Poulin, "Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake," *Int. J. Parasitol.*, vol. 50, no. 10, pp. 755–761, 2020. doi: 10.1016/j.ijpara.2020.04.007
- [31] J. Iannaccone, L. Morón, and S. Guizado, "Variación entre años de la fauna de parásitos metazoos de *Sciaena deliciosa* (Tschudi, 1846) (Perciformes: Sciaenidae) en Lima, Perú," *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, vol. 38, no. 2, pp. 218–226, 2010.
- [32] L. R. Fox and P. A. Morrow, "Specialization: species property or local phenomenon?," *Science*, vol. 211, no. 4485, pp. 887–893, 1981. doi: 10.1126/science.211.4485.887
- [33] K. J. Gaston, *The Structure and Dynamics of Geographic Ranges*. Oxford, U.K.: Oxford Univ. Press, 2003.
- [34] G. A. M. Morey and F. M. M. Florindez, "*Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *pinto*i (Kohn and Fernandes, 1988) (Nematoda: Camallanidae) infecting species of Callichthyidae from the Peruvian Amazon," *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.*, vol. 38, no. 6, pp. 249–253, 2018.
- [35] G. Salgado-Maldonado, M. T. Novelo-Turcotte, J. M. Caspeta-Mandujano, G. Vazquez-Hurtado, B. Quiroz-Martínez, N. Mercado-Silva, and M. Favila, "Host specificity and the structure of helminth parasite communities of fishes in a Neotropical river in Mexico," *Parasite*, vol. 23, p. 61, 2016. doi: 10.1051/parasite/2016073
- [36] J. D. Olden, "Biotic homogenization: A new research agenda for conservation biogeography," *J. Biogeogr.*, vol. 33, no. 12, pp. 2027–2039, 2006. doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01572.x
- [37] W. Bouzid, J. Štefka, V. Hypša, S. Lek, T. Scholz, L. Legal, O. K. B. Hassine, and G. Loot, "Geography and host specificity: Two forces behind the genetic structure of the freshwater fish parasite *Ligula intestinalis* (Cestoda: Diphyllbothriidae)," *Int. J. Parasitol.*, vol. 38, no. 12, pp. 1465–1479, 2008. doi: 10.1016/j.ijpara.2008.03.008
- [38] D. Marcogliese, "Food webs and the transmission of parasites to marine fish," *Parasitology*, vol. 124, Suppl., pp. S83–S99, 2002. doi: 10.1017/S003118200200149X
- [39] S. Altizer, R. Bartel, and B. A. Han, "Animal Migration and Infectious Disease Risk," *Science*, vol. 331, no. 6015, pp. 296–302, 2011. doi: 10.1126/science.1194694
- [40] J. Koprivnikar and T. L. F. Leung, "Flying with diverse passengers: Greater richness of parasitic nematodes in migratory birds," *Oikos*, vol. 124, no. 4, pp. 399–405, 2015. doi: 10.1111/oik.01799
- [41] J. D. Chero, C. L. Cruces, G. Saez, and J. L. Luque, "Three monogeneans parasitic on marine sciaenid fish from Peru including description of *Cynoscionicola veranoi* n. sp. (Microcotylidae), and redescription of *C. americanus* Tantaleán, Martínez and Escalante, 1987 and *Hargicotyle sciaenae* Oliva and Luque, 1989 (Diclidophoridae)," *Acta Parasitol.*, vol. 62, no. 3, pp. 675–687, 2017. doi: 10.1515/ap-2017-0081
- [42] S. Mattiucci, P. Cipriani, A. Levsen, M. Paoletti, and G. Nascetti, "Molecular Epidemiology of *Anisakis* and Anisakiasis: An Ecological and Evolutionary Road Map," in *Adv. Parasitol.*, vol. 99, D. Rollinson and J. R. Stothard, Eds. Academic Press, 2018, pp. 93–263. doi: 10.1016/bs.apar.2017.12.001
- [43] C. Selbach, K. N. Mouritsen, R. Poulin, B. Sures, and N. J. Smit, "Bridging the gap: Aquatic parasites in the One Health concept," *Trends Parasitol.*, 2021. doi: 10.1016/j.pt.2021.10.007