



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES
ZARAGOZA

Análisis de las comunidades de helmintos en *Incillius marmoreus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) en el Cerro del Tepezcuintle en Tuxtepec, Oaxaca, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

VÍCTOR JOSÉ TREJO MELÉNDEZ



DIRECTOR DE TESIS:
M.en C. LUIS GARCÍA PRIETO

Ciudad de México, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

DEDICATORIAS	3
AGRADECIMIENTOS	4
INTRODUCCIÓN	5
GENERALIDADES DE POBLACIONES Y COMUNIDADES PARÁSITAS	6
JERARQUÍA DE POBLACIONES Y COMUNIDADES PARÁSITAS.....	7
COMUNIDADES DE HELMINTOS EN ANFIBIOS.....	9
ANTECEDENTES EN MÉXICO	9
JUSTIFICACIÓN	12
HIPÓTESIS	12
OBJETIVOS	13
MATERIALES Y MÉTODO	14
RESULTADOS	19
REGISTRO DE HOSPEDEROS	19
REGISTRO HELMINTOLÓGICO	19
DETERMINACIÓN TAXONÓMICA DE HELMINTOS	21
Phylum Platyhelminthes Gegenbaur, 1859.....	21
Phylum Acanthocephala Koelreuther, 1771	36
Phylum Nematoda Cobb, 1932.....	37
CARACTERIZACIÓN DE LAS INFECCIONES	62
CURVA DE ACUMULACIÓN Y RAREFACCIÓN (MAO TAU) Y ESTIMADOR DE RIQUEZA NO PARAMÉTRICO BOOTSTRAP.	63
DESCRIPCIÓN DEL COMPONENTE DE COMUNIDAD E INFRACOMUNIDADES DE HELMINTOS	64
ANÁLISIS DE PERMANOVA.....	65
DISCUSIÓN	66
CONCLUSIONES	75
PERSPECTIVAS	77
LITERATURA CITADA:	78
ANEXO 1. TÉCNICAS DE TINCIÓN DE HELMINTOS	95

DEDICATORIAS

A mi madre, que me brindó su amor incondicional desde el principio y ser la luz primordial de mi existencia; que me enseñó a valorar lo que hoy en día se menosprecia de la vida; por mostrarme la esencia de los lazos humanos y el mundo en el que coexistimos; por eso y todo aquello que no cabe en estas líneas, te agradezco y amaré infinitamente...

A mi padre, que ha procurado mi bienestar y mantuvo su apoyo durante mi camino; por compartir tus conocimientos, tu tiempo y dedicación, eres y seguirás siendo pilar importante en mi vida, pues junto con mi madre, me dejas la mejor herencia: mi educación.

A mi hermano, con quien he atravesado experiencias y momentos que han fortalecido nuestra estadía en este mundo; por compartir la admiración a la vida misma y otros pensamientos que exaltan la esencia de ésta; disfrutaré siempre de tu personalidad mordaz, agradeceré todo tu apoyo y ayuda en la edición de los dibujos de las especies.

A mi abuela Paula, por todo su amor, apoyo y aprecio desde la distancia; por todos estos años de vivencias, tu bella esencia y luz afable permanen y permanecerán vivas en mi camino por este mundo.

A mis abuelos que ya no están, les dedico este fruto de mi trabajo nacido de un interés que me encantaría haberles compartido.

A los familiares que me brindaron su cariño y atención a lo largo de mi vida y que enriquecieron mi vida con momentos prósperos e imborrables.

A Saúl, cuyas virtudes y pasión por la vida fueron un incentivo en mis desiciones de los últimos años; agradezco eternamente a la fortuna de haberme encontrado a tan espléndido ser en mi camino, que insufló júbilo y sabiduría a mi vida, pues comparto su admiración por la existencia y las maravillas del cosmos.

A mi hermana Alejandra, por ser la primera persona en conocerme tal cual soy y ser cómplice íntimo en una de mis mejores etapas de la vida; seguirás formando parte esencial de mi vida por los momentos vividos y sufridos.

A mi tutor de tesis Luis, que con su maravillosa esencia, avivó mi interés y afecto por este pequeño pero magnífico universo.

AGRADECIMIENTOS

A la máxima casa de estudios del país, la Universidad Nacional Autónoma de México, por ofrecerme la constante formación y lucro de mi persona, además del apoyo en el desarrollo de mi carrera.

A los maestros de la Facultad de Estudios Superiores-Zaragoza que brindaron su tiempo y dedicación al crecimiento de mi persona durante la carrera.

Al Instituto de Biología y la Colección Nacional de Helminths, por abrirme sus puertas y facilitarme las herramientas necesarias para culminar esta etapa de mi vida.

Al M. en C. Luis García Prieto, por aceptar ser el tutor de este proyecto y apoyarme con los recursos necesarios para la realización del mismo, además de auxiliar con su conocimiento, consejos y tiempo en mi formación.

Al financiamiento otorgado por el proyecto PAPIIT IN220113 "Biodiversidad de metazoarios parásitos de mamíferos silvestres pequeños y medianos en regiones prioritarias terrestres del sur de la República Mexicana".

Al M. en C. David Osorio Sarabia, por su espíritu vehemente y su colaboración sustancial desde el inicio de este proyecto, además de su asesoría en la determinación taxonómica de los nematodos.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias, por su ayuda en la obtención del material fotográfico con la técnica de Microscopía Electrónica de Barrido.

Al Dr. Alejandro Ocegüera Figueroa por su apoyo y facilitarme el material necesario para terminar esta tesis.

Al personal del Laboratorio de Fotografía y Microscopía de la Biodiversidad del Instituto de Biología, UNAM por permitirme hacer uso de sus equipos para la obtención de las fotografías de mi material.

A la M. en C. Sara Angélica Ramírez Cañas por su asesoría en los análisis estadísticos empleados en el proyecto y también por su confianza y amistad en los últimos meses.

Al Dr. David Nahum Espinosa Organista por aceptar ser mi Asesor Interno de la Facultad, así como por sus comentarios, sugerencias y la confianza de poder acudir a él.

A la M. en C. Fabiola Juárez Barrera, por ser una gran amiga y aceptar formar parte de mi jurado en la culminación de esta etapa, además de la amistad conservada después de muchos años.

A los compañeros del laboratorio que me ayudaron en la colecta e inspección de mi material de trabajo, en especial a Nallely por sus consejos, amistad y compartir sus conocimientos y experiencias; a aquellos que me brindaron su amistad y su disposición para llevar una convivencia agradable y enriquecedora en el laboratorio.

A los amigos que conocí en mi estancia en el IB, UNAM y los que vienen y van; a todos ellos por enriquecer mi esencia a cada encuentro, siendo espejos con lecciones y luces que armonizan mi existencia; el recuerdo de algunos será perenne, pero a todos les deseo siempre lo mejor, donde quiera que estén.

INTRODUCCIÓN

El parasitismo se describe como una relación simbiótica y ecológica entre dos organismos heteroespecíficos (parásito-hospedero), caracterizada por: a) la dependencia metabólica del parásito hacia su hospedero; b) una distribución sobredispersa de las poblaciones parásitas en la población de hospederos; c) la capacidad de poder causarle la muerte a su hospedero en infecciones masivas, y d) un potencial reproductivo mayor del parásito que el del hospedero (Crofton, 1971); la relación íntima de parásito-hospedero implica que los parásitos deben invadir necesariamente el organismo que explotan para satisfacer sus demandas metabólicas (Wisnivesky. 2003). El parasitismo, como estrategia de vida, es una de las formas más exitosas, abundantes y diversas en la naturaleza, una porción sustancial de la biodiversidad global está representada por estos organismos (Windsor, 1998). Se considera que al menos un 50% de las especies animales que existen en el planeta son parásitas; además de los virus y bacterias, especies de organismos eucariontes son agentes de enfermedades no sólo de humanos, sino también de ganados, cultivos, y de fauna silvestre, por lo que comúnmente son vinculados a la parasitología (Brooks & Hoberg, 2006). No obstante, una pequeña porción de estas especies son de importancia médica y veterinaria (Price, 1980; Poulin & Morand, 2004).

Entre los parásitos eucariontes se encuentran los helmintos (del griego *ἐλμινθος* *hélminthos*: gusano) un grupo de organismos caracterizados por su notable apariencia vermiforme (de gusano) y su modo de vida parásita; como los parásitos en general, los linajes evolutivos de los miembros que lo conforman son independientes, en otras palabras, son un grupo polifilético, i.e., Platyhelminthes (“gusanos planos”), Nematoda (“gusanos redondos”), Acanthocephala (“gusanos de cabeza espinosa”), e Annelida (“sanguijuelas”) (Roberts & Janovy, 2005). El término ‘helminto’ originalmente se utilizó para llamar a los gusanos que habitan el tubo digestivo de humanos y demás animales (Hugot *et al.*, 2001), de ahí la idea general de su asociación con el parasitismo y por muchos años, se consideró eliminar a estos “agentes patógenos”; no obstante, los helmintos son de gran valor ecológico y su estudio aporta información sobre los hábitos alimenticios, la biogeografía, el comportamiento, la evolución y rutas de migración de ellos, sus hospederos y otras especies del mismo ecosistema (Bautista-Hernández *et al.*, 2013); son considerados piezas clave en la biodiversidad de distintos ecosistemas al desempeñar un papel regulador sobre las poblaciones de sus hospederos y en la estructuración de sus comunidades (Luque, 2008); su inclusión en estudios de calidad ambiental como bioindicadores permite revelar información intrínseca acerca del estado de los ecosistemas (Monk *et al.*, 2003; Pullido-Flores & Monks, 2008).

Particularmente, los helmintos con ciclos de vida complejos (heteroxeno) poseen un importante valor en las interpretaciones ecológicas sobre sus hospederos, ya que utilizan las cadenas alimenticias para alcanzar a los mismos (Campbell *et al.*, 1980; Marcogliese & Cone, 1997). En este sentido, algunos endoparásitos dependen de interacciones tróficas para su persistencia, y el hallazgo de un parásito en un hospedero determinado indica que otros hospederos requeridos para la transmisión se

hallan presentes en esa comunidad (Marcogliese & Cone, 1997); los cambios que alteren las poblaciones de ambos organismos se verá reflejada sobre la otra, dicho de otro modo, la pérdida de hospederos dentro de un ecosistema afectará la composición y abundancia de los helmintos presentes. En este contexto ecológico, los parásitos pueden indicar la posición del hospedero dentro de la red trófica, el uso que realizan de diferentes microhábitats y el tiempo que transcurren en ellos, así como los posibles cambios en la dieta durante su ciclo de vida (Brooks & Hoberg, 2000).

De esta manera, la helmintofauna es un componente importante en la historia natural de los hospederos, por lo que representa una herramienta poderosa y predecible que podría avalar los estudios e iniciativas en la conservación de la biodiversidad (Brooks *et al.*, 2001; Hoberg, 1997); las condiciones de las poblaciones de hospederos pueden establecerse a partir de la presencia de parásitos utilizados como especies “centinela” (Brooks, 2003); de manera que, si alguna población de hospederos determinados (p. ej. anfibios) no se encontrara infectada por parásitos específicos, se consideraría la idea de que el ecosistema se encuentra en condiciones deplorables y que dicha población está amenazada, pues las condiciones mínimas para completar los ciclos de vida de los parásitos (calidad de agua o poblaciones de hospederos intermediarios) están ausentes (Paredes-León *et al.*, 2008).

Generalidades de poblaciones y comunidades parásitas

Las poblaciones y comunidades de parásitos son esencialmente similares a otros sistemas de grupos biológicos; sin embargo, dichas comunidades poseen atributos que influyen de manera sustancial en la organización de las mismas y dado que existen diferentes tipos de interacciones entre parásito y huésped, ciclos de vida, riqueza de especies por comunidad y el uso del hábitat, los procesos que estructuran las comunidades parásitas están diferenciados unos de otros (Kikkawa & Anderson, 1986; Bush *et al.* 1997).

Resulta difícil identificar con exactitud el tipo y la cantidad de recursos que están utilizando los parásitos; no obstante, una porción relevante de estos recursos se encuentra estrechamente relacionada con la especie de hospedero, o una parte en específico del mismo que está siendo aprovechada. La identificación precisa de los recursos ayuda en gran manera al esclarecimiento de los procesos que definen las comunidades. El hospedero representa el hábitat para sus parásitos. Las especies de hospederos dentro del mismo taxón son estructuralmente similares, con sistemas orgánicos equivalentes entre sí, disponibles para su colonización. Aunque existe diversidad genética y fisiológica entre las poblaciones de hospederos, estos proveen un hábitat homólogo, por lo que se las ha considerado como hábitats replicados (Bush *et al.*, 1997).

Muchas especies parásitas son relativamente específicas a determinados hospederos, en comparación con fases larvarias generalistas de vida libre (Price, 1980). En algunos, el grado de especialización es mayor (Kennedy, 1974; Theodor & Costa, 1967), mientras que otros no son tan específicos (Holmes & Price, 1986). Los parásitos presentes en comunidades de hospederos similares exhiben las siguientes generalidades de acuerdo

con Freeland (1983): 1) la mayoría de las especies parásitas son competentes en pocos hospederos, 2) especies de parásitos comunes en un hospedero usualmente no se presentan en otros, 3) hospederos que pertenecen a la misma comunidad no poseen los mismos parásitos, y 4) parásitos compartidos por diferentes especies de hospederos usualmente se presentan con diferentes frecuencias estadísticas.

Jerarquía de poblaciones y comunidades parásitas

Las poblaciones de parásitos se definen como el conjunto de individuos de una misma especie que convergen en un mismo espacio y tiempo determinado, compartiendo un solo acervo génico; sin embargo, es necesario resaltar que los parásitos poseen ciclos de vida complejos y los miembros de una población parásita se encuentran ocupando hábitats completamente distintos, así como los diferentes hospederos que pueden infectar. Por ejemplo, los estadios larvales pueden ser de vida libre, los estadios inmaduros encontrarse en hospederos intermediarios y los adultos en hospederos definitivos (Wisnivesky, 2003).

Por tanto, se consideran porciones o estratos dentro de las poblaciones de parásitos definidos en tres niveles jerárquicos, lo cual, facilita los análisis epidemiológicos de acuerdo con Bush *et al.* (1997):

Infrapoblación: incluye todos los individuos de una especie presentes en un hospedero.

Componente de población: se refiere al conjunto de individuos parásitos de la misma especie en un lugar (hospedero o ambiente) y tiempo específico.

Suprapoblación: incluye todas las fases de vida de una especie parásita existentes dentro de todo un ecosistema, en un tiempo determinado.

Existen distintas maneras de cuantificar puntualmente las poblaciones de parásitos de una población de hospederos en particular; el valor estimado se determina de manera precisa e inequívocamente (Bush *et al.* 1997). Algunos de los parámetros más frecuentemente utilizados para caracterizar las poblaciones de parásitos son:

- *Prevalencia*. Es el número de hospederos infectados con uno o más individuos de una especie parásita en particular, dividido entre el número de hospederos estudiados; este número se expresa comúnmente en porcentaje. La prevalencia es uno de los atributos más utilizados en ecología de parásitos debido a la obtención de datos estadísticos descriptivos de la presencia o ausencia de parásitos en los hospederos estudiados, así el hospedero se categoriza de dos formas: infectado ó no infectado.
- *Abundancia promedio*. Es el valor resultante del total de parásitos presentes en una muestra de hospederos dividido entre el número total de hospederos examinados (se incluyen los hospederos infectados y los no infectados). La abundancia promedio indica la presencia de una especie parásita en particular entre toda la población de hospederos estudiada.

- *Intensidad promedio.* Se refiere al número total de parásitos de una especie en particular, encontrados en una muestra, dividido entre el número de hospederos infectados por dicha especie. Como este valor se obtiene a partir de los hospederos infectados, se debe reportar en conjunto con la prevalencia.
- *Intervalo de intensidad.* Indica los valores mínimos y máximos de individuos de una misma especie encontrados en una muestra de hospederos.

Por su parte, las comunidades de parásitos se conforman por diferentes poblaciones de especies convergiendo en una misma unidad tiempo-espacio (Palmer & White, 1994). De la misma manera en que las poblaciones de parásitos están clasificadas, las comunidades de parásitos se encuentran jerárquicamente divididas en tres niveles de acuerdo con Bush *et al.* (1997):

- *Infracomunidad.* Conformada por todas las infrapoblaciones de parásitos presentes en un solo huésped. Todos los datos de la comunidad se adquieren a este nivel.
- *Componente de comunidad.* Término que representa a todas las infracomunidades dentro de un conjunto o población de hospederos (este conjunto se expresa como un valor absoluto).
- *Comunidad compuesta.* Engloba a todos los parásitos en todas sus etapas de vida y en todos sus hospederos, intermediarios y definitivos, así como las fases de vida libre que coexisten en un ecosistema.

Al igual que a nivel poblacional, las comunidades pueden ser cuantificadas para determinar cómo se encuentran estructuradas y a su vez obtener valores significativos de su comportamiento (Hatcher, 2011). Algunos de los atributos utilizados a nivel de comunidades son:

- *Riqueza.* Es el valor total de especies en una comunidad.
- *Abundancia.* Se refiere al número total de individuos parásitos de todas las especies encontradas en una muestra.
- *Diversidad.* Este concepto describe la composición de una comunidad en términos del número de especies presentes así como la regulación en la distribución de las abundancias de las mismas; en conjunto todas contribuyen al valor de la diversidad estudiada.
- *Equidad.* Medida de la homogeneidad o heterogeneidad del número de individuos con el que contribuyen las distintas especies a la abundancia total de una comunidad.
- *Dominancia.* Término que se le asigna a una especie de parásito cuyo valor numérico (abundancia de individuos) es mayor que el de otras especies presentes en la comunidad.

Comunidades de helmintos en anfibios

Los anfibios son considerados excelentes modelos para el estudio de los procesos y patrones que intervienen en la organización de las comunidades de helmintos. La mayoría se encuentran en diversos hábitats, además, exhiben distintos patrones en sus ciclos de vida, modos de reproducción, modos de forrajeo, relaciones tróficas y diferentes tamaños corporales. Así, los sistemas parásito-hospedero en estos grupos de vertebrados, pueden proveer análisis comparativos de gran valor para entender mejor las relaciones ecológicas y evolutivas que determinan la distribución y abundancia de helmintos (Aho, 1990).

No obstante, los estudios de las comunidades de helmintos en anfibios son escasos en comparación con otras clases de vertebrados y muchos de los trabajos existentes sobre ecología de parásitos se han enfocado principalmente a grupos de peces y/o aves.

Aho (1990) estimó la abundancia y diversidad de las infracomunidades de helmintos presentes en miembros de 14 familias de anfibios (7 anuros y 7 urodelos), con base en datos obtenidos de especies con distribución neártica, se encontraron comunidades con gran variabilidad, pero a su vez pobres y de carácter aislacionista. Así, las comunidades de helmintos de anfibios son consideradas como las más depauperadas, en términos de riqueza y tamaño de la comunidad, entre todos los grupos de vertebrados; adicionalmente, mencionó los posibles factores determinantes de este comportamiento: a) *Ectotermia*. Los hábitos alimenticios y de forrajeo dependen de las condiciones ambientales en las que se encuentre el hospedero, de esta forma, se limita el reclutamiento potencial de helmintos, así como el desarrollo de la misma comunidad; los hábitos de organismos endotérmicos (aves y mamíferos) son significativamente distintos, pues al requerir grandes cantidades de alimento (Kaasov & Diamond, 1985), el grado de riesgo y exposición a infecciones es mayor, y por ende es probable encontrar una gran abundancia y diversidad de helmintos. b) *Vagilidad*. La poca capacidad de dispersión o vagilidad de los hospederos limita la exposición de los mismos a una amplia gama de parásitos que dependen de las redes tróficas y el contacto directo del hospedero. Las aves y mamíferos, generalmente, poseen alta capacidad de dispersión por diversos hábitats o también a través de pequeñas áreas donde pueden existir diferentes hábitats, así se incrementa la probabilidad de alimentarse de una gran variedad de presas que son hospederos intermediarios potenciales de varios grupos de helmintos, además de exponerse a especies de helmintos con ciclos de vida directo y a diversos estadios latentes encontrados en la vegetación (Kennedy, 1981; Price & Clancy, 1983).

Antecedentes en México

México ocupa el quinto lugar en riqueza de anfibios (376 especies) a nivel mundial (Parra-Olea *et al.*, 2014); el estudio helmintológico de este grupo reporta un total de 106 taxa de parásitos, asociados a 68 especies de anfibios. Entre los grupos encontrados destacan los nematodos (49 especies, 46.22%) y los trematodos (46 especies, 43.39%), mientras que los cestodos (7, 6.60%) y acantocéfalos (4, 3.77%) son los menos comunes (Paredes-León *et al.*, 2008).

De acuerdo con lo anterior, menos del 20% de las especies conocidas de anfibios distribuidos en México han sido estudiadas bajo un enfoque helmintológico, siendo escaso el conocimiento sobre las especies parásitas asociadas a este grupo de vertebrados (Paredes-León *et al.*, 2008); dichos trabajos son en su mayoría taxonómicos, limitándose a la descripción, clasificación y registro de las especies encontradas en los hospederos (Paredes-León *et al.*, 2008); en contraste, son pocas las investigaciones que reportan datos de los parámetros ecológicos a nivel de infracomunidad en especies de anfibios mexicanos, entre los que encontramos a: García-Altamirano *et al.* (1993); Mata-López *et al.* (2002); Paredes-Calderón *et al.* (2004); Mata-López *et al.* (2013) (Tabla 1).

Con base en los estudios citados anteriormente, los valores de las infracomunidades encontradas en anfibios mexicanos muestran una riqueza promedio de 1 a 3.49 especies de helmintos por hospedero, la diversidad encontrada es reducida (de 0.21 a 1) y la abundancia oscila de 10.17 hasta 878.4 individuos, (García-Altamirano *et al.*, 1993; Mata-López *et al.*, 2002; Paredes-Calderón *et al.*, 2004; Mata-López *et al.*, 2013); dichos valores confirman el carácter aislacionista y depauperado de las infracomunidades en anfibios descrito por Aho (1990) para anfibios de latitudes templadas, quien señaló que la riqueza y abundancia promedio en este grupo de hospederos iba de 0.13 a 3.04 y 1.19 a 7.83, respectivamente. De igual manera, la condición simple del tubo digestivo, el metabolismo ectotérmico y los hábitos de los anfibios (vagilidad reducida y dieta oportunista generalizada) se establecen como los principales determinantes en la composición y el comportamiento de las comunidades de helmintos (ver Aho, 1990; Muzzall, 1991; Muzzall & Peebles, 1991; Yoder & Coggin, 1996; McAlpine, 1997; Bolek & Coggin, 2001, 2003; Muzzall *et al.*, 2001, entre otros).

Tabla 1. Valores de los atributos de las infracomunidades de helmintos en algunos anfibios de México.

	<i>Rana dunni</i>	<i>Ambystoma dumerilii</i>	<i>Rana vaillanti</i>	<i>Ambystoma lermaensis</i>	<i>Leptodactylus melanonotus</i>
Riqueza	3.3 ± 1.5	1.0 ± 0.987	3.49 ± 0.22 (1-7)	2.46 ± 1.80 (0-0.98)	1.96
Abundancia	878.4 ± 2010 (0-12528)	17.8 ± 40.5 (0-208)	16.1 ± 16.3 (1-102)	29.50 ± 42.30 (1-204)	10.17
Diversidad (Brillouin)	0.539 ± 0.434 (0-1.458)	0.155 ± 0.259 (0-1.133)	1 ± 0.55 (0.37-2.04)	0.64 ± 0.58 (0-0.98)	0.21
Equidad	0.376 ± 0.327 (0-1)	0.116 ± 0.257 (0-1)	0.70 ± 0.31 (0.47-1)	0.44 ± 0.37 (0-1)	0.54
Especie dominante (grupo)	<i>Ochetosoma</i> sp. (Trematoda)	<i>Cephalogonimus americanus</i> (Trematoda)	<i>Langeronia macrocirra</i> (Trematoda)	<i>Spiroxys</i> sp. (Nematoda)	<i>Cosmocerca podicipinus</i> (Nematoda)
Referencia	García-Altamirano <i>et al.</i> , 1993	García-Altamirano <i>et al.</i> , 1993	Paredes-Calderón <i>et al.</i> , 2004	Mata-López <i>et al.</i> , 2002	Mata-López <i>et al.</i> , 2013

Entre los anfibios más estudiados bajo un enfoque helmintológico se encuentran los “sapos” o “bufónidos” incluidos en la familia Bufonidae; actualmente, son muchos los estudios helmintológicos en bufónidos con distribución Neártica (Goldberg & Bursey, 1992; Goldberg, 1996; Goldberg *et al.*, 1999; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000) y Neotropical (Goldberg & Bursey, 2003; Pinhão *et al.*, 2009; Santos & Amato, 2010; Santos *et al.*, 2013). Conjuntamente, dichos estudios reportan una naturaleza depauperada y altamente variable en sus comunidades, semejante a la descrita en anfibios neárticos; no obstante, la riqueza de especies registrada en bufónidos de regiones Neotropicales no es mayor que las Neárticas; un estudio en *Rhinella marina* de Jalisco, México exhibe una riqueza media de 0.98 por hospedero (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000), mientras que en Brazil, *Rhinella ictericus* tiene una riqueza media de 3.1 (Luque *et al.*, 2005). Un comportamiento similar se observó en sapos de distribución Neártica, con valores que oscilan entre 0.38 y 3.2 en dos especies de sapos del género *Anaxyrus* (Muzzall & Andrews, 2014; Bolek & Coggins, 2003). En conjunto, estos datos sugieren que la influencia de factores locales tales como: diferencias en el microhábitat, la aglomeración de hospederos, así como la disponibilidad de helmintos y sus hospederos intermediarios, ejercen una mayor influencia estructuradora en las comunidades que la distribución de los hospederos dentro de un determinado reino biogeográfico.

La predominancia de helmintos parásitos generalistas en anfibios es igualmente una característica observada en las helmintofaunas de bufónidos; la presencia de helmintos adultos que parasitan otros grupos de vertebrados es nula entre los sapos (McAllister *et al.*, 1989); frecuentemente, se registran larvas generalistas de cestodos (*Mesocestoides* sp.) (McAllister *et al.*, 1989; Hamann *et al.*, 2014), nematodos (*Spiroxys* sp.) (Bolek & Coggins, 2003; Hamann *et al.*, 2014), (*Physocephalus* sp.) (Drake *et al.*, 2014; Goldberg & Bursey, 2003) y cistacantos (*Centrorhynchus* sp.) (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Hamann *et al.*, 2014). Los bufónidos presentan comunidades dominadas principalmente por nematodos, al igual que aquellos anuros Neárticos (Aho, 1990); los hábitos terrestres de algunos sapos los exponen a infecciones de nematodos con ciclos de vida directos, esto determina afinidades entre los grupos de helmintos encontrados en los diversos miembros de la familia Bufonidae.

Tabla 2. Valores comparativos de infracomunidades en bufónidos

Hospedero	Referencia	Riqueza	Abundancia	Diversidad	Equidad	Especie dominante
<i>Melanophryniscus klappenbachi</i>	Hamann <i>et al.</i> , 2014	3.16 ± 1.66	-	0.25 ± 0.16	0.52 ± 0.32	<i>Centrorhynchus</i> sp. (Acanthocephala)
<i>Amietophrynus regularis</i>	Ibrahim, 2008	2.13 ± 0.13	81.34 ± 13.60	0.3	0.44	<i>Aplectana macintoshii</i> (Nematoda)
<i>Bufo ictericus</i>	Luque <i>et al.</i> , 2005	3.1 ± 1.4 (1-6)	176.5 ± 651.6	0.379 ± 0.499	0.713 ± 0.228	<i>Mesocoelium monas</i> (Trematoda)

El estudio de las infracomunidades en bufónidos nos ayudaría a resolver cuestiones acerca de los parámetros de infección entre hospederos, la disponibilidad de nichos o la probabilidad en la composición de helmintofaunas entre individuos; esta información no se obtiene a nivel de componente de comunidad (Aho, 1990) y en este caso, son pocas las investigaciones que reportan datos a nivel de infracomunidad en bufónidos (Luque *et al.*, 2005; Ibrahim, 2008; Hamann *et al.*, 2014; Tabla 2). El “sapo del monte” *Incillius marmoreus* es una especie endémica de México, encontrada en la región Neotropical del país; al igual que la mayoría de los anfibios mexicanos, sus comunidades parásitas no han sido evaluadas a nivel de infracomunidad y de componente de comunidad; existe un solo trabajo del listado helmintológico de este anuro en la región de Chamela, en el estado de Jalisco (Galicía-Guerrero *et al.*, 2000), la cual está conformada por acantocéfalos (*Centrorhynchus* sp.) y nematodos (*Aplectana incerta*, *Rhabdias füelleborni*, *Physocephalus* sp.).

JUSTIFICACIÓN

El presente estudio es el primero en su tipo al describir y analizar el componente de comunidad y las infracomunidades de helmintos presentes en un bufónido mexicano (*Incillius marmoreus*); este hospedero representa un modelo adecuado para el estudio de las comunidades de helmintos por los atributos de su biología (hábitos de forrajeo y conductuales, así como su ciclo de vida) y su distribución dentro del reino Neotropical de México, lo que permitirá inferir acerca de los mecanismos de infección de los helmintos que lo parasitan, al igual que los factores que determinen la estructura de las infracomunidades que conforman, así como describir las posibles afinidades regionales y ecológicas entre éste y otros anfibios de distribuciones Neártica y Neotropical.

HIPÓTESIS

Las infracomunidades de helmintos en anfibios estudiadas en la región Neártica han sido caracterizadas como depauperadas, con base en su reducida riqueza específica y en el poco número de individuos que alojan. La ectotermia, vagilidad reducida y simplicidad del tubo digestivo, han sido señalados como los principales factores que promueven dicha estructura. Al presentar el hospedero que estudiamos (*Incillius marmoreus*) estas características, es de esperarse encontrar el mismo patrón en sus infracomunidades. Sin embargo, su distribución en la región Neotropical del país sugiere que los atributos que caracterizan a su helmintofauna (especialmente riqueza y abundancia) se incrementen como resultado de la mayor diversidad de hospederos intermediarios y ambientes en los que pueden distribuirse.

OBJETIVO GENERAL

- Describir y analizar la riqueza, abundancia y diversidad del componente de comunidad y las infracomunidades de helmintos encontradas en el sapo del monte *Incillius marmoreus*.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Establecer los posibles atributos biológicos de hospederos y parásitos que determinen la organización y los mecanismos que estructuran ambos niveles jerárquicos.
- Señalar los posibles factores ecológicos y evolutivos involucrados en la estructuración de las comunidades estudiadas.
- Definir las características o atributos en sus comunidades que las diferencien o asemejen a las encontradas en otros bufonidos.

MATERIALES Y MÉTODOS

A) Colecta, registro e inspección de los hospederos

A.1) Área de Estudio.

El Cerro Tepezcuintle se ubica en el municipio de San Miguel Soyaltepec, Distrito de Tuxtepec, en el noreste del estado de Oaxaca (18°08'51" N, 96°20'28" O); abarca una superficie de 66, 900 ha. La temperatura media anual va de 20° C a 28° C, la precipitación oscila entre 1000 y 1700 mm. El clima predominante es de tipo cálido húmedo con abundantes lluvias en verano (Rzedowski, 1994; Flores–Martínez & Manzanero–Medina, 1999). La temporada de lluvias comprende los meses de mayo a octubre y la seca de noviembre a abril. El tipo de vegetación es de selva mediana con presencia de acahuales, potreros y áreas de cultivo. En la región de Tuxtepec, destacan una extensión de selva alta y/o mediana subperennifolia, especies como *Sabal mauritiformis* y *Dioon spinulosum* son importantes en la fisonomía y estructura de la vegetación circundante a la localidad de la Presa Miguel Alemán (García-Mendoza *et al.*, 2004). La zona presenta una proporción alta de área dedicada a la agricultura y pastoreo (40%), en comparación con la selva (11%) y de vegetación secundaria (13%).

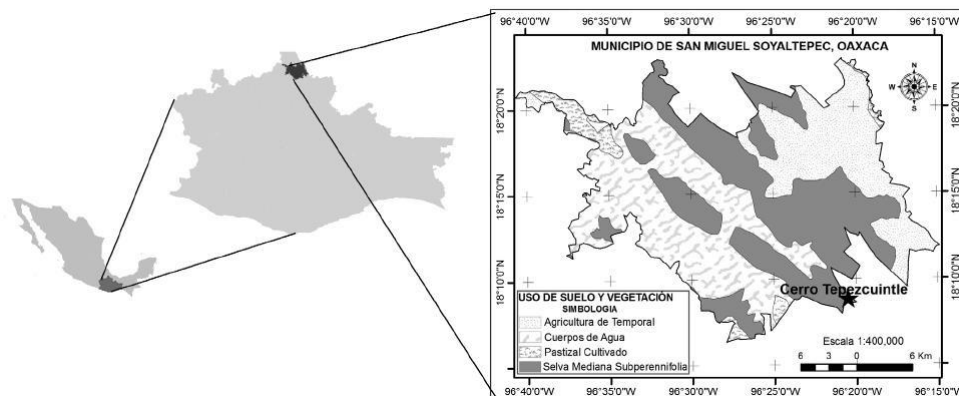


Figura 1. Ubicación geográfica del Cerro del Tepezcuintle, Tux., Oax., Méx.

A.2) Biología del hospedero

Reino: Animalia

Filo: Chordata

Clase: Amphibia

Orden: Anura

Familia: Bufonidae



Hospedero: *Incillius marmoreus* Wiegmann, 1833. "Sapo del monte" ó "Sapo marmoleado"

Morfología

Sapos de tamaño mediano (57-76 mm); los machos son de talla más pequeña (57-64 mm) que las hembras (65-76 mm); generalmente las parótidas son pequeñas y angostas, más pequeñas que sus párpados y tan largas como anchas (forma triangular); crestas craneales bajas, inconspicuas (ausentes en ejemplares jóvenes); en los organismos adultos las crestas supraorbitales y postorbitales forman una curva; el espacio entre las crestas supraorbitales es menor que la longitud del párpado; además presentan una cresta pequeña supratimpánica. Se distingue de *Bufo mazatlensis*, por tener las crestas craneales más altas y bien definidas (Smith & Taylor, 1948). La coloración de esta especie puede variar ligeramente de acuerdo con el sexo, los machos son de color pardo oscuro y presentan una línea vertebral clara y más ancha que las hembras.

Distribución, hábitat y hábitos.

Especie endémica de México, se distribuye ampliamente en la región Neotropical del país, en los estados de la costa del Pacífico: Sinaloa, Colima, Nayarit, Jalisco, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas (Smith & Smith, 1976); se encuentra también en Hidalgo y en el sureste de Veracruz (Ramírez-Bautista *et al.* 2014). Habitan en ambientes cálidos y húmedos de México; viven en bosque tropical perennifolio, subperennifolio, selva baja caducifolia y selva mediana, dentro y fuera de la selva, especialmente entre la hojarasca y en bosques espinosos (Webb, 1984); son organismos de hábitos terrestres, riparios (que vive cerca de arroyos y lagos) y nocturnos (Ramírez-Bautista *et al.* 2014); tienen actividad durante la mayor parte del año, pero la población más abundante aparece al inicio de las lluvias. Se alimentan de insectos, hormigas y escarabajos principalmente (Suazo-Ortuño *et al.*, 2007); su reproducción ocurre en temporada de lluvias, que es cuando se forman grandes y pequeños charcos de agua, recurso que usan en su reproducción (Ramírez-Bautista, 1994).

A.3) Registro de hospederos

Los hospederos se obtuvieron por captura manual en la localidad del Cerro del Tepezcuintle; se colocaron en bolsas de tela húmedas y fueron guardados en hieleras; posteriormente, en el Laboratorio de Helmintología del Instituto de Biología de la UNAM, fueron sacrificados con una sobredosis de pentobarbital sódico intraperitoneal para su análisis helmintológico.

Cada hospedero se registró en Hojas de Campo con información correspondiente a la colecta:

- Nombre y número de hospedero
- Longitudes total y patrón
- Peso
- Sexo

- Fecha de colecta
- Localidad
- Hábitat, grupo y número de los parásitos encontrados
- Notas adicionales

Se examinaron la superficie y cavidades externas, así como el celoma y los órganos internos (aparato digestivo, hígado, pulmones, vejiga urinaria, riñones, bazo y gónadas), todo bajo un microscopio estereoscópico. Las vísceras se colocaron en cajas de Petri con solución salina al 0.65% para su posterior observación.

A.4) Prueba de Kolmogorov-Smirnov

La prueba de Kolmogorov-Smirnov compara las distribuciones entre las hembras y machos colectados para verificar si el conjunto de datos proviene de una población (jóvenes y adultos o solo adultos) y determinar si los datos registrados son comparables estadísticamente. Esta prueba se calculó en el programa XLSTAT versión 2015.4.01 (Addinsoft, New York, USA), empleando el peso y sexo de los hospederos.

B) Procesamiento de material helmintológico

B.1) Fijación

Los parásitos fueron retirados de los órganos donde se encontraron por medio de agujas de disección y pinceles finos. La fijación de los parásitos dependió del grupo al que pertenecían:

- Platelmintos. Se fijaron con formol caliente al 4%; posteriormente fueron conservados en etanol al 70% hasta su procesamiento.
- Nematodos. Se fijaron en formol al 4% a una temperatura de 60°C, esto con el fin de extender al ejemplar lo más posible, después se preservaron en una solución de etanol 70% en viales.
- Acantocéfalos. Se colocaron en agua destilada a 4°C durante 5 a 8 horas en cajas de Petri, con el propósito de que evertieran su proboscis. Finalmente se colocaron en una solución de etanol al 70% donde se mantuvieron hasta su estudio.

B.2) Tinción, aclarado y montaje.

Las técnicas de tinción y/o aclarado del material helmintológico dependen del grupo de organismos con los que se esté trabajando (ver Anexo 1).

C) Identificación del material helmintológico

Para la identificación genérica de los helmintos, se utilizó literatura especializada (claves taxonómicas) para cada grupo: Trematodos (Gibson *et al.*, 2002; Jones *et al.*, 2005; Bray *et al.*, 2008); Cestodos (Khalil *et al.*, 1994); Acantocéfalos (Yamaguti, 1963, Petrochenko, 1971); Nematodos (Anderson *et al.*, 1973-1984; Gibbons, 2010). A nivel de especie, la identificación se llevó a cabo mediante la comparación del material con las descripciones originales de las especies de cada género. Adicionalmente, se utilizó material de la Colección Nacional de Helmintos (CNHE) del Instituto de Biología, UNAM para comparar las descripciones taxonómicas y corroborar la identidad de las especies. Todas las especies colectadas se depositaron en la CNHE.

C.1) Registro helmintológico

Se elaboró una base de datos con información perteneciente a los helmintos encontrados en cada hospedero, indicando su estadio, el sitio de infección (hábitat), hospedero definitivo, modo de dispersión y modo de infección, así como el número de acceso a la CNHE.

D) Caracterización de Infecciones

Para obtener los atributos de las poblaciones se construyó una base de datos donde se incluyó el número de helmintos por especie en todos los hospederos muestreados; la caracterización de las infecciones sigue los criterios de Bush *et al.* (1997):

- Prevalencia, Abundancia, Intensidad promedio, Intervalo de Intensidad.

D.1) Curvas de acumulación (observacional), de rarefacción (Mao Tau) y estimador de riqueza no paramétrico

Para la elaboración de la curva de acumulación se registraron las especies de helmintos que aparecieron conforme se examinaba la muestra en su totalidad; posteriormente estos datos se graficaron respetando el orden de aparición. La curva de rarefacción de especies se obtuvo con el algoritmo del programa PAST versión 3.01 (Hammer *et al.*, 2001) mediante el modelo Mao Tau. Adicionalmente; se empleó el estimador de riqueza no paramétrico Bootstrap, usado comúnmente en el estudio de comunidades parásitas para determinar un aproximado de las especies por encontrar; estos modelos manejan y evalúan eficazmente las comunidades cuando existen especies raras y extrapolan el número de especies faltantes en los datos observados (Poulin, 1998; Bautista-Hernández *et al.*, 2013).

E) Descripción de Infracomunidad y Componente de Comunidad

La descripción de estos dos niveles de comunidad incluye los siguientes atributos:

- Riqueza.
- Abundancia.
- Diversidad de Brillouin.
- Equidad.
- Dominancia.

Dichos parámetros se calcularon con el programa PAST versión 3.01 (Hammer et al., 2001) con excepción del índice de diversidad de Brillouin y su equidad que se calcularon con el algoritmo del programa GW-BASIC a nivel de infracomunidad y con el Programa Ecological Methodology a nivel de componente de comunidad (Zar, 1996; Krebs, 1989); por último, la dominancia fue calculada por medio del índice de Berger Parker en ambos niveles.

F) Análisis de PERMANOVA para abundancias

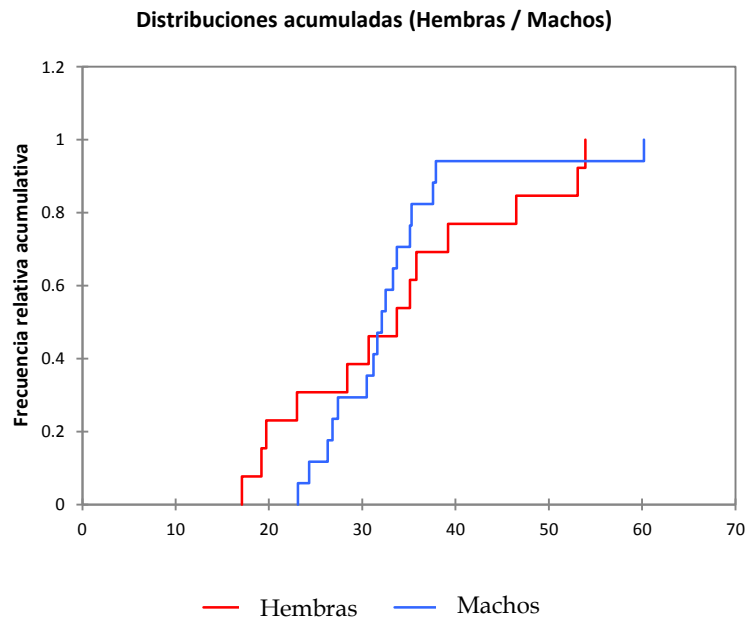
El análisis permutacional de varianzas (PERMANOVA) nos permitió analizar el grado de contribución que tienen las diferentes variables (p.e. sexo del hospedero) sobre la abundancia de los helmintos; el análisis se llevó a cabo en el programa estadístico PRIMER versión 7.0.9 (Clarke & Warwick, 1994), con un pretratamiento de la matriz de datos con las abundancias a la raíz cuarta y posteriormente aplicando el índice de similitud de Bray-Curtis, con 9999 permutaciones; aunado a esto, los resultados del PERMANOVA se graficaron mediante un análisis de coordenadas principales (PCO) con una correlación de Pearson de 0.5, para definir gráficamente si existe un patrón en la distribución de las abundancias, sintetizando toda la información de las abundancias en dos ejes que resumen toda la variación.

RESULTADOS

Registro de Hospederos

Se colectaron un total de 30 sapos *Incillius marmoreus* en la localidad del Cerro del Tepezcuintle, Tuxtepec, Oaxaca; la muestra estuvo constituida por 17 machos y 13 hembras, con un peso promedio de 33.14 g (19.7 g - 60.2 g). De acuerdo con la prueba de Kolmogorov-Smirnov, la muestra no presenta diferencias entre los estados de los hospederos, siendo el valor-p=0.488 mayor que el nivel de significación ($\alpha=0.05$); esta prueba verifica que la muestra poblacional estudiada está conformada por individuos adultos y por consiguiente los datos registrados son comparables estadísticamente (ver Fig. 2).

Figura 2: Prueba de Kolmogorov-Smirnov para muestra de *Incillius marmoreus*, de Tuxtepec, Oax., Méx.



Registro Helmintológico

El registro de los helmintos colectados en la muestra de *Incillius marmoreus* se compone de 13 taxones: cuatro trematodos, un cestodo, siete nematodos y un acantocéfalo. Diez de los 13 taxones son parásitos típicos de anfibios, encontrándose en etapa adulta (especies autogénicas); las tres especies restantes se encontraron en estado larvario (*Physocephalus* sp., *Clinostomum marginatum* y *Acanthocephala* gen. sp.) y concluyen su ciclo biológico en otros grupos de vertebrados (especies alogénicas). El hábitat con mayor riqueza específica fue el aparato digestivo con siete especies en el intestino, una en el estómago, otra en el hígado y una más en la vesícula biliar; los pulmones, la musculatura esquelética y la vejiga urinaria se encontraron parasitados por una especie, respectivamente. El registro nos mostró que seis de las especies fueron adquiridas vía ingestión, cinco ingresaron por penetración y dos que infectaron al hospedero por ambas vías (Tabla 1).

Tabla 3. Registro helmintológico de *Incillius marmoreus*

	Estadio	CNHE	Hospedero Definitivo	Modo de Dispersión	Modo de infección
Trematoda					
<i>Choledocystus hepaticus</i> ¹	Adulto	10, 073	Anfibios	Autogénico	Pasiva, ingestión
<i>Clinostomum marginatum</i> ²	Metacercaria	10, 074	Aves	Alogénico	Activa, penetración
<i>Gorgoderina attenuata</i> ³	Adulto	10, 075	Anfibios	Autogénico	Pasiva, ingestión
<i>Mesocoelium americanum</i> ⁴	Adulto	10, 076	Anfibios	Autogénico	Pasiva, ingestión
Cestoda					
Nematotaeniidae gen. sp. ⁴	Adulto	10, 077	Anfibios	Autogénico	Pasiva, ingestión
Acanthocephala					
Acanthocephala gen. sp. ⁵	Larva	10, 078	Aves y Mamíferos	Alogénica	Pasiva, ingestión
Nematoda					
<i>Aplectana</i> sp. ⁴	Adulto	10, 079	Anfibios	Autogénico	Pasiva, ingestión y Activa, penetración
Cosmocercinae gen. sp. ⁶	Adulto	10, 080	Anfibios	Autogénico	Activa, penetración
<i>Oswaldocruzia lescurei</i> ⁴	Adulto	10, 081	Reptiles y Anfibios	Autogénico	Activa, penetración
<i>Oswaldocruzia</i> cf. <i>subauricularis</i> ⁴	Adulto	10, 082	Anfibios	Autogénico	Activa, penetración
<i>Oswaldocruzia</i> sp. ⁴	Adulto	10, 083	Anfibios	Autogénico	Activa, penetración
<i>Physocephalus</i> sp. ⁷	Larva	10, 084	Mamíferos	Alogénico	Pasiva, ingestión
<i>Rhabdias pseudosphaerocephala</i> ⁸	Adulto	10, 085	Anfibios	Autogénico	Activa, penetración

¹= Hígado; ²= Vesícula Biliar; ³= Vejiga Urinaria; ⁴= Intestino delgado; ⁵= Músculo; ⁶= Intestino Grueso; ⁷= Estómago; ⁸= Pulmones

Determinación taxonómica de helmintos

Phylum Platyhelminthes Gegenbaur, 1859

Clase Trematoda Rudolphi, 1808

Orden Plagiorchiida La Rue, 1957

Familia Macroderoididae Mc Mullen

Género *Choledocystus* Pereira & Cuocolo, 1941.

Choledocystus hepaticus (Lutz, 1928) Sullivan, 1977.

Descripción (medidas basadas en 3 ejemplares): Cuerpo ovoide alargado, de 2.28 - 3.45 (2.76) mm de largo por 1.00 - 1.48 (1.19) mm de ancho al nivel de los testículos; con espinas distribuidas por toda la superficie del cuerpo. Ventosa oral subterminal, 0.175 - 0.247 (0.211) mm de largo por 0.230 - 0.284 (0.252) mm de ancho; acetábulo en el tercio anterior del cuerpo, de 0.247 - 0.284 (0.273) mm de largo por 0.288 - 0.332 (0.303) mm de ancho. Pre faringe presente. Faringe muscular, 0.147 - 0.160 (0.152) mm de largo por 0.203 - 0.225 (0.217) mm de ancho. Esófago corto. Ciegos intestinales alcanzando casi el final de la extremidad posterior. Testículos alargados transversalmente, situados diagonalmente en la región media del cuerpo, su contorno es regular; testículo anterior orientado hacia la izquierda del cuerpo 0.202 - 0.309 (0.239) mm de largo y 0.162 - 0.310 (0.227) mm de ancho; testículo posterior 0.273 - 0.358 (0.307) mm de largo y 0.195 - 0.227 (0.210) mm de ancho. Bolsa del cirro piriforme, de 0.10-0.22 (0.158) mm de longitud por 0.03-0.10 (0.074) mm de anchura; su borde posterior se sobrepone parcialmente al acetábulo. Dentro de la bolsa del cirro se encuentra la vesícula seminal, piriforme. El poro genital es postbifurcal y preacetabular. Ovario hacia el lado derecho del cuerpo, esférico, de bordes regulares, a la altura del testículo anterior, de 0.273 - 0.364 (0.318) mm de largo por 0.209 - 0.336 (0.272) mm de ancho. Útero parcialmente extracecal, enrollado transversalmente, llenando por completo el lado posterior del cuerpo, después de los testículos; se encuentran también llenando el espacio anterior del cuerpo, al nivel del poro genital. Glándulas vitelógenas distribuidas en campos laterales al cuerpo, sobrepuestas a los ciegos dorsal y ventralmente, desde al nivel de la bifurcación y extendiéndose ligeramente después de la región del testículo posterior. Huevos operculados, de 0.017-0.023 mm de largo por 0.010-0.017 mm de ancho. Poro excretor en forma de "Y".

Discusión taxonómica.

Choledocystus fue establecido por Pereira & Cuocolo (1941) para incluir a la especie *Choledocystus eucharis*, parásito de los conductos biliares de *Leptodactylus ocellatus* de Pinheiros, Brasil. Existen semejanzas entre este género y *Glypthelmins*, pero se distinguen entre sí por la ausencia de un receptáculo seminal, la extensión de los conductos uterinos a la región del acetábulo y la posición del poro genital al nivel de la

bifurcación de los ciegos en *Choledocystus* (Pereira & Cuocolo, 1941). La configuración de los conductos uterinos, la forma de la vesícula excretora, y la presencia de una estructura pequeña semejante a una ventosa, que rodea al atrio genital, fueron caracteres añadidos por Ruiz (1949) para distinguir a *Choledocystus* de *Glythelmins*, sin embargo el género fue considerado como un sinónimo del último (p.ej., Yamaguti, 1971).

Razo-Mendivil & Pérez-Ponce de León (2008), con base en estudios de microscopía óptica, electrónica de barrido y estudios genómicos, realizaron el análisis filogenético de las especies incluidas en el género *Glythelmins* y paralelamente determinaron la validez de *Choledocystus*, sugiriendo la transferencia de especies previamente asignadas a *Glythelmins*: *C. eucharis*, *C. hepaticus*, *C. elegans*, *C. simulans* y *C. vitellinophilum*, incluyendo además a *G. incurvatum* y *G. ramitesticularis*. En conjunto a los caracteres diagnósticos del género, demostraron que las especies de *Choledocystus* poseen una vesícula excretora en forma de "Y" a comparación de la forma de "I" presente en miembros de *Glythelmins*.

Los ejemplares estudiados presentan rasgos distintivos del género, como la extensión de los conductos uterinos desde la región del acetábulo, hasta la región posterior del cuerpo, ausencia de receptáculo seminal y la vesícula excretora en forma de "Y".

En México se tiene registrada la especie *Choledocystus hepaticus* del hígado y conductos biliares de bufónidos; no obstante, se comparó la diagnosis de cada una de las especies asignadas al género por Razo-Mendivil & Pérez-Ponce de León (2006) con el material colectado para lograr una determinación más exacta.

Nuestros ejemplares difieren de *Choledocystus eucharis* (Pereira & Cuocolo, 1941) por presentar un esófago corto, el acetábulo en posición post-ecuatorial, de menor tamaño que la ventosa oral, y un ovario con dimensiones similares a los testículos mientras que *C. eucharis* posee un esófago largo, un acetábulo pre-ecuatorial, de diámetro similar a la ventosa oral y el ovario es de menor tamaño que los testículos. La especie *C. vitellinophilum* (Dobbin, 1957) tiene una disposición muy particular de las glándulas vitelógenas, pues se extienden desde el nivel de la ventosa oral hasta el final de los ciegos; este arreglo contrasta con los campos vitelinos de nuestros ejemplares, que se encuentran desde el nivel de la bifurcación de los ciegos hasta el borde posterior del testículo posterior. Por otro lado, *C. incurvatum* (Nasir, 1966) se distingue, como lo sugiere el nombre, por presentar la región preacetabular curvada ventralmente, característica ausente en nuestro material; del mismo modo, *C. ramitesticularis* (Nasir, 1966) es la única especie de *Choledocystus* que presenta los testículos sumamente ramificados a diferencia de los testículos de forma esférica de nuestra muestra. La diagnosis de *C. simulans* (Teixeira de Freitas, 1941) difiere de la nuestra en el tamaño del cirro (0.36 mm x 0.10 mm vs. 0.49 mm x 0.25 mm, respectivamente) y en la forma de los testículos (subtriangulares vs. esféricos en nuestro material); además *C. simulans* se encuentra en el intestino de los hospederos, mientras que en el material colectado en

Oaxaca se encontraron en el hígado y conductos biliares. Finalmente, se asignó el material a la especie *C. hepaticus* (Lutz, 1928), pues exhibe un acomodo singular de las glándulas vitelógenas, limitadas a un área comprendida desde la zona esofágica hasta el nivel del testículo posterior; dicho carácter lo distingue de sus congéneres más relacionados morfológicamente (p.ej. *C. simulans*), los cuales tienen las vitelógenas que se extiende hasta el final de los ciegos (ver Fig. 3).

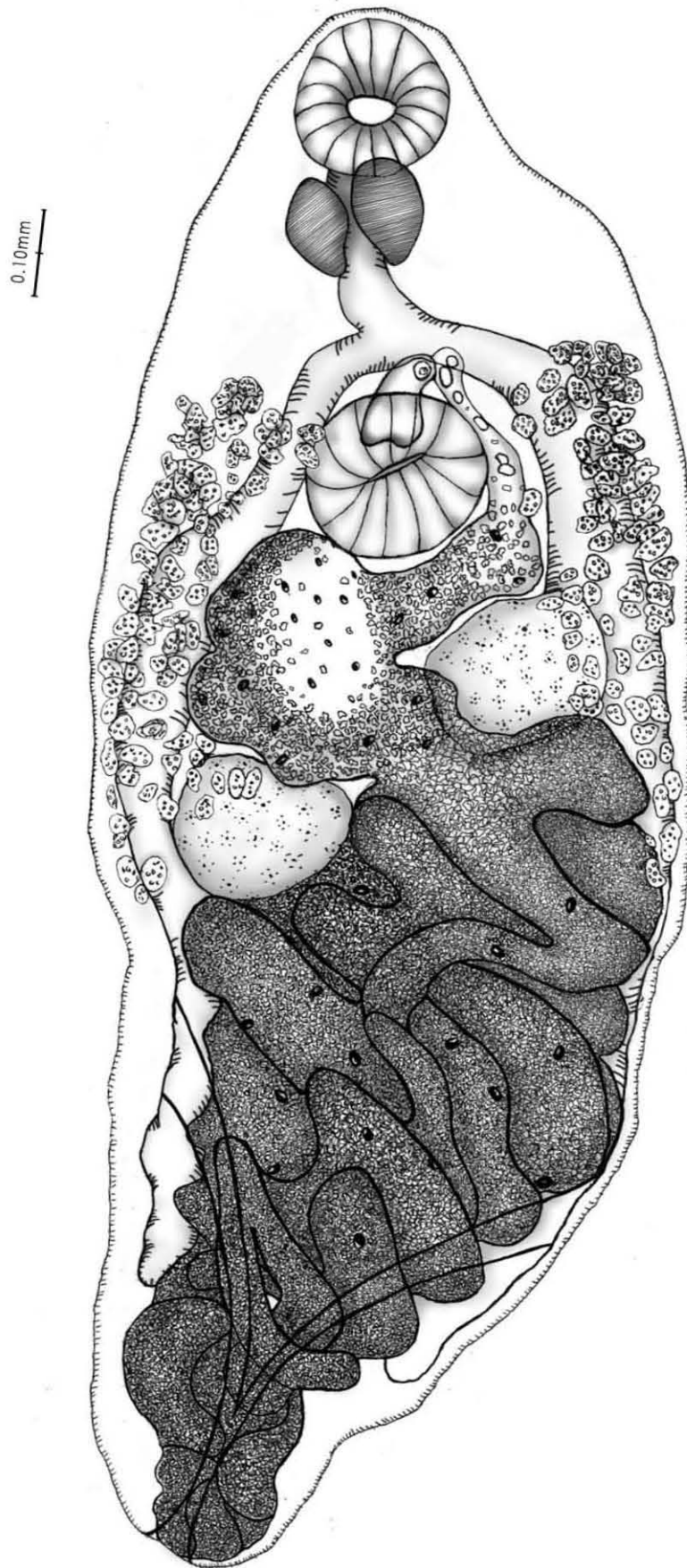


Figura 3. *Choledocystus hepaticus*. Vista ventral de la morfología general.

Orden Diplostomida Olson, Cribb, Tkach, Bray & Littlewood, 2003.

Familia Clinostomidae Lühe, 1901.

Género *Clinostomum* Leidy, 1856.

***Clinostomum marginatum* (Rudolphi, 1819)**

Descripción basada en un solo ejemplar. Cuerpo ovalado, alargado, la parte anterior del cuerpo truncado, amplio en la región gonadal, 4.135 mm de largo x 1.092 mm de ancho. Collar oral bien desarrollado (0.627 mm). Acetábulo (0.718 mm x 0.709 mm) más grande que la ventosa oral (0.236 mm x 0.254). Zona anterior a la ventosa ventral con estructura glandular. Ciegos laterales a la ventosa ventral y a los primordios genitales; se caracterizan por presentar bolsas intestinales visibles, especialmente en la región postacetabular. Testículos poco visibles, con protuberancias (TA 0.263 mm largo x 0.345 mm de ancho; TP 0.218 mm de largo x 0.327 mm de ancho). Saco del cirro bien desarrollado (0.345 mm de largo x 0.0109 mm de ancho), de forma creciente, poro genital lateral dirigido al margen derecho del testículo anterior. Ovario de forma irregular (0.100 mm de largo x 0.091 mm de ancho), más pequeño que el saco del cirro, localizado del lado derecho en el espacio intertesticular. Vitelógenas no evidentes. Superficie tegumentaria cubierta totalmente por pequeñas espinas.

Discusión taxonómica

Clinostomum Leidy, 1856 es uno de los tres géneros incluidos en la subfamilia Clinostomatinae Luhe, 1901. Presentan un cuerpo robusto, lingüiforme, de 5-30 mm aproximadamente y son parásitos, en su estado adulto, de aves piscívoras, encontrados usualmente en la cavidad oral y el esófago de garzas (Ardeidae) distribuidas en todo el mundo (Matthews & Cribb 1998; Kanev *et al.* 2002; Gustinelli *et al.* 2010; Bonett *et al.* 2011; Caffara *et al.* 2011); caracoles y peces (ocasionalmente ranas y sapos) actúan como primer y segundo hospederos intermediarios, respectivamente (Lo *et al.* 1982).

En México se han registrado cinco especies de *Clinostomum*: *C. attenuatum* Cort, 1913 (metacercarias en dos especies de anfibios); *C. heluans* Braun, 1899 (adulto en una especie de ave piscívora); *C. intermedialis* Lamont, 1920 (metacercaria en una especie de pez dulceacuícola de seis localidades; adulto en una especie de ave piscívora); *C. tataxumui* (adultos obtenidos de aves piscívoras y metacercarias en peces dulceacuícolas) y *C. marginatum* Rudolphi, 1819 (metacercaria en peces dulceacuícolas y una especie de reptil y adulto en aves); adicionalmente se ha registrado a *C. complanatum*, una especie ampliamente distribuida en la República Mexicana e infectando una variedad de aves y peces; no obstante, Sereno-Uribe *et al.* (2013) determinaron a partir de análisis filogenéticos con DNA y morfológicos que dicha especie no se encuentra en México, los registros pertenecen a *C. marginatum* y además a una nueva especie (*C. tataxumui*); por otra parte, analizaron los ejemplares depositados en la CNHE de la UNAM registrados bajo el nombre de *C. complanatum*, y a partir de los criterios diagnósticos establecidos por Caffara *et al.* (2011) descubrieron que el material pertenece igualmente a *C. marginatum* y *C. tataxumui*; a pesar de este hecho se

tomó como referencia la diagnosis de *C. complanatum* para la determinación de nuestro ejemplar ya que aún se usa este nombre en México (Méndez *et al.* 2010; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2013).

Las metacercarias y los estadios adultos de *Clinostomum attenuatum* se caracterizan particularmente por tener un cuerpo delgado y de anchura uniforme a lo largo del mismo, a diferencia del material de Oaxaca, donde se observa una división clara en la parte pre -acetabular y la post-acetabular; *C. heluans* presenta los testículos situados en la región posterior del cuerpo, casi al final del mismo, mientras que en nuestro ejemplar se encuentran en el tercio posterior; *C. intermedialis* típicamente exhibe el poro genital en la región inter-testicular (Price, 1938); esta característica resalta con la ubicación lateral al margen derecho del testículo anterior del ejemplar colectado.

Por último, *Clinostomum tataxumui*, *C. complanatum* y *C. marginatum* fueron las especies que se asemejaron más a la muestra; *C. tataxumui* exhibe un poro genital situado a la derecha del testículo anterior con el saco del cirro alcanzando el borde posterior de este testículo, sobrepasándolo ligeramente (Sereno-Uribe *et al.*, 2013), mientras que en nuestro material, aunque se observa el poro de lado derecho del testículo anterior, el saco no se extiende más allá del borde posterior.

En cuanto a *C. complanatum* y *C. marginatum*, es importante mencionar que Caffara *et al.* (2011) discutieron la validez taxonómica de ambas especies, pues por más de 200 años han sido objeto de debate; dichos autores proporcionaron evidencia molecular fuerte para determinar la validez de ambas especies, como también para establecer a *C. marginatum* como representante de la especie “Americana”, mientras que *C. complanatum* es la especie “Europea”, geográficamente restringida a la región Paleártica; aunque, se continúan utilizando ambos nombres en el continente Americano, y en México se ha registrado ampliamente *C. complanatum* en al menos 69 especies de peces (Pérez-Ponce de León *et al.* 2007, 2009, 2010, 2013; Méndez *et al.* 2010).

No obstante, ambas especies presentan diferencias morfológicas importantes; la revisión de las diagnosis de ambas arrojó los siguientes datos: el testículo anterior se encuentra completamente desplazado hacia la izquierda por la bolsa del cirro y el saco uterino (en *C. complanatum*) a diferencia de *C. marginatum* que presenta sólo el lóbulo anterior del testículo anterior comprimido hacia la izquierda por la bolsa del cirro, carácter que se observó en nuestro material. El poro genital de *C. marginatum* abre anterior al testículo anterior, cerca de la línea media del cuerpo, al igual que en nuestro ejemplar, entretanto en *C. complanatum* el poro genital abre al lado derecho del margen externo del testículo anterior (Caffara *et al.*, 2011). Con base en lo anterior, se asignó nuestro material a la especie *C. marginatum* (ver Fig. 4).

La metacercaria de las especies cosmopolitas de *Clinostomum* (comúnmente conocida como “larva amarilla”) provoca daños severos en peces dulceacuícolas, sus hospederos intermediarios (Shareef & Abidi 2013); en suma, los digeneos de este género pueden infectar humanos, es por esto que han recibido atención especial en investigaciones y muchas publicaciones.

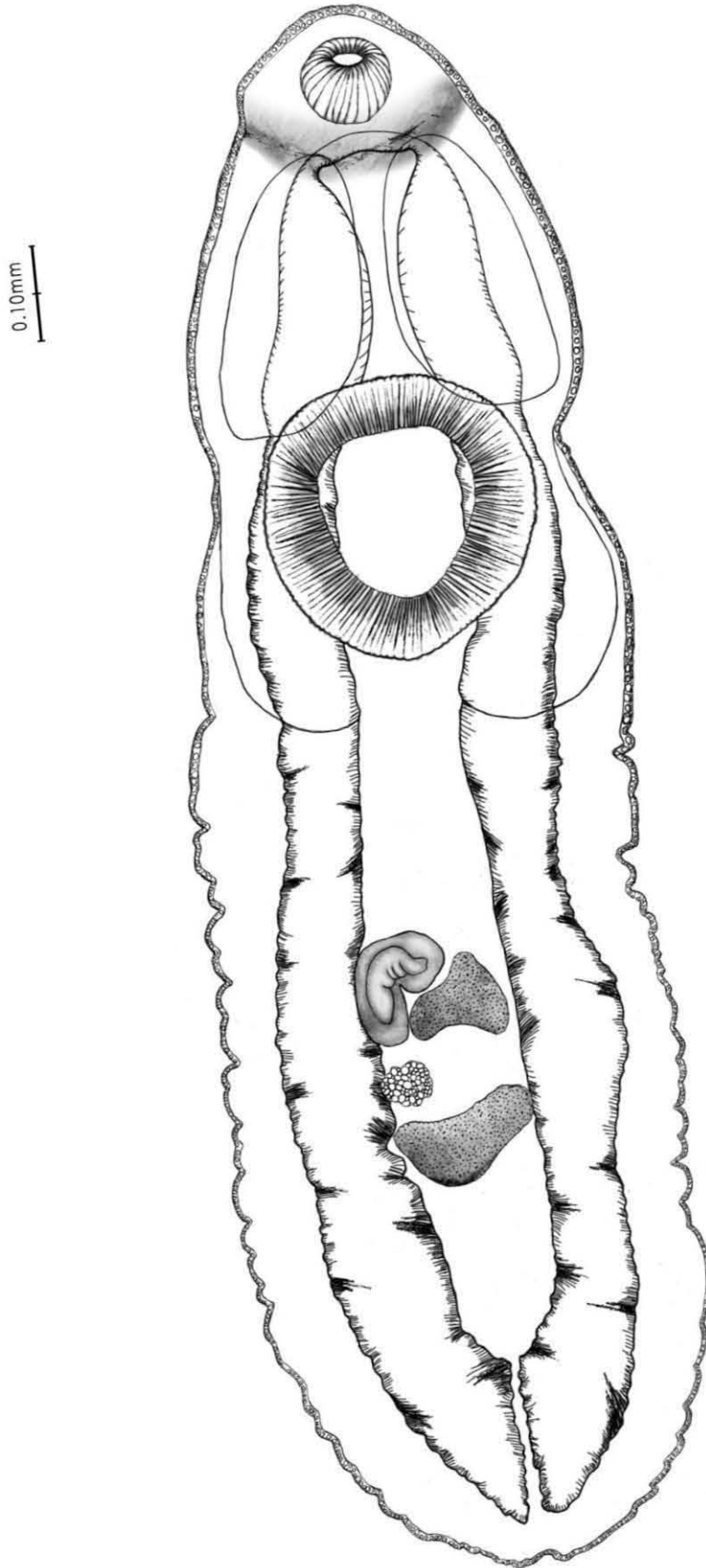


Figura 4. *Clinostomum marginatum*. Vista ventral de la morfología general.

Orden Plagiorchiida La Rue, 1957.

Familia Gorgoderidae (Looss, 1899) Looss, 1902.

Género *Gorgoderina* Looss, 1902.

***Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905.**

Descripción basada en un solo ejemplar. Cuerpo en forma de perno, extremo anterior despuntado, extremo posterior atenuado; longitud del cuerpo 2.84 mm. Ventosa oral subterminal, alargada, 290 μm de largo y 350 μm de ancho. Faringe ausente. Esófago curvado, con paredes gruesas, 108 μm de largo por 43 μm de ancho en su región más amplia. Ciegos simples, porción inicial lobulada. Acetábulo en la tercera parte anterior del cuerpo; 373 μm de largo y 420 μm de ancho. Solo se observó un testículo, ovalado, en tándem a la mitad del lado posterior del cuerpo, de 455 μm de largo por 218 μm de ancho. Vesícula seminal ovalada, dorsal al extremo anterior del acetábulo; 162 μm de largo por 80 μm de ancho. Poro genital anterior al acetábulo, localizado a la mitad de la región anterior del cuerpo. Ovario anterior a los testículos y posterior a las glándulas vitelógenas, ovalado, de lado derecho el cuerpo, 266 μm de largo y 171 μm de ancho. Dos glándulas vitelógenas, con forma de riñones y lisas, inmediatamente posteriores al acetábulo, sobre el eje del cuerpo. Útero llenando la región post acetabular, sobrepuesto dorsal, lateral y ventralmente al testículo observado. Huevos con cáscara delgada, sin opérculo, de 26 μm de largo por 15 μm de ancho.

Discusión taxonómica.

La familia Gorgoderidae (Looss, 1899) Looss, 1902 incluye digéneos plagiorquiformes que se caracterizan principalmente por presentar glándulas vitelógenas arregladas en dos cuerpos compactos; pueden ser de bordes lisos, lobulados o foliculares, situadas en el espacio comprendido entre el acetábulo y los testículos. Carecen de cirro, pueden presentar o no un receptáculo seminal y la faringe es rudimentaria o ausente.

El género *Gorgoderina* incluye a 53 especies (Yamaguti, 1971; Mata-López & León-Règagnon, 2005). Se caracterizan por ser parásitas de la vejiga urinaria y uréteres de anuros principalmente aunque también se han encontrado en caudatos (*Ambystoma*) y apodos (Apoda). En este género se agrupan los gorgodéridos que presentan solo dos testículos.

En el continente Americano se tienen 31 especies registradas para este género, 7 de ellas en México (Mata-López, 2006): *Gorgoderina attenuata* (Stafford, 1902) Stafford, 1905 (Mata-López *et al.* 2005), *G. parvicava* Travassos, 1922 (Guillén-Hernández *et al.*, 2000; Paredes-Calderón *et al.*, 2004), *G. megalorchis* Bravo, 1948 (Bravo-Hollis, 1948; Lamothe *et al.*, 1997), *G. rhyacosiredonis* (Bravo-Hollis, 1943) Prudhoe and Bray, 1982 (Bravo-Hollis, 1943), *G. festoni* Mata-López & León-Règagnon, 2005 (Mata-López & León-Règagnon, 2005) y *G. tarascae* Mata-López, 2006 (Mata-López, 2006). Adicionalmente, a partir del registro de *G. attenuata* realizado por Sokoloff & Caballero

(1933), Pigulevsky (1953) describió a *G. skarvilovitschi* Pigulevsky, 1953, la cual es considerada *species inquirendae* por Mata-López (2005).

Gorgoderina attenuata es la especie más ampliamente distribuida en México, encontrada en varios anuros de los géneros *Ambystoma*, *Leptodactylus*, *Rhinella*, etc. (Lamothe *et al.* 1997; Goldberg & Bursey, 2002). Los caracteres diagnósticos que permiten diferenciar a *G. attenuata* de las otras especies del género son el cuerpo delgado y el diámetro mayor del acetábulo respecto a la ventosa oral (Bolek *et al.* 2009). Las medidas presentadas y las características cualitativas (forma y posición de glándulas vitelógenas, testículos y ovario) enlistadas para *Gorgoderina attenuata* por Bolek *et al.* (2009), coincidieron con las del ejemplar revisado (ver Fig. 5).

Nuestro material difiere de *Gorgoderina parvicava* por ser de mayor tamaño y poseer un acetábulo más grande que la ventosa oral; *G. megalorchis*, además de poseer un radio del acetábulo-ventosa oral mayor que nuestro ejemplar, presenta las glándulas vitelógenas con un arreglo compacto de masas ovaladas lobuladas (Mata-López *et al.*, 2005). En comparación con *G. festoni*, nuestro ejemplar difiere principalmente en el radio de las ventosas, pues el acetábulo es dos veces mayor que la ventosa oral (1:2.1) contra un radio de 1:1.3-1.5 de *G. festoni* (Mata-López & León- Règagnon, 2005). La especie *G. tarascae* posee características que la hacen muy distinguible entre las especies de *Gorgoderina* presentes en México: las glándulas vitelógenas presentan un arreglo de dos racimos de 4-7 folículos, dorsales al ovario y alejados posteriormente del acetábulo, las gónadas son compactas y lisas, situadas lejos una de otra, las ventosas están cercanas, una forma muy delgada del cuerpo y un tamaño grande (Mata-López, 2006). El gorgodérido *G. rhyacosiredonis* tiene testículos con lobulaciones muy marcadas, además de tener un ovario casi esférico (Bravo-Hollis, 1943); dichas características contrastan con los testículos poco lobulados y ovalados, además de la forma ovalada del ovario en nuestro material. Por último, *G. skarvilovitschi* surgió a partir de dibujos de la redescipción de *G. attenuata* realizada por Sokoloff & Caballero (1933) donde se muestran variaciones pequeñas en la lobulación de los testículos en comparación a la descripción original; basándose en este hecho, Pigulevsky (1953) describió *G. skarvilovitschi* sin consultar el material de referencia estudiado por Sokoloff y Caballero (1933). A pesar de ser considerada válida por Yamaguti (1971) otros autores consideraron esta diferencia como variación intraespecífica (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2000; Goldberg & Bursey, 2002; Paredes *et al.*, 2004). Por esta razón, esta especie no es tomada en cuenta en registros posteriores de ejemplares de *Gorgoderina* que muestren semejanzas con la descripción de Sokoloff & Caballero (1933).

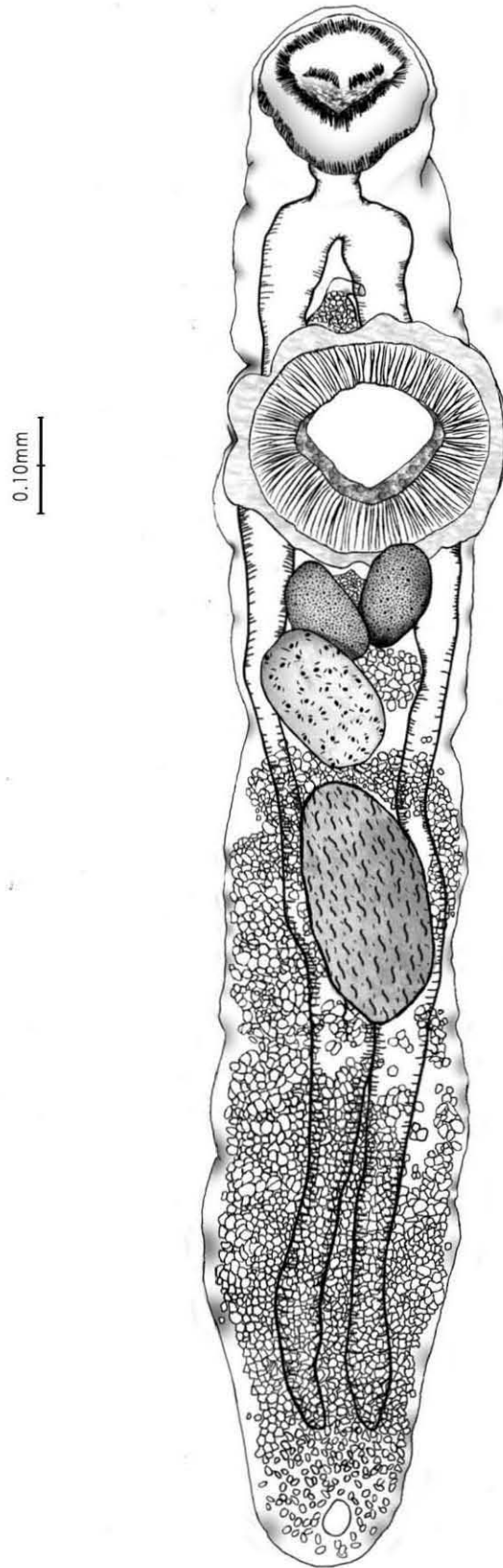


Figura 5. *Gorgoderina attenuata*. Vista ventral de la morfología general.

Familia Mesocoeliidae Dolfus, 1929

Género *Mesocoelium* Odhner, 1901

Mesocoelium americanum Hardwood, 1932.

Basado en un ejemplar adulto. Morfotipo “monas” (de acuerdo con Dronen *et al.*, 2012); cuerpo pequeño con extremo posterior ligeramente redondeado, de 0.631 mm de largo por 0.232 mm de ancho. Boca subterminal; ventosa oral esférica de 0.123 mm de diámetro; prefaringe corta, faringe más ancha que larga: 0.052 mm de largo y 0.056 mm de ancho; esófago más largo que prefaringe; bifurcación de los ciegos en las tres cuartas partes del *forebody*¹; final de ciegos posteriores al ovario, terminando aproximadamente a la mitad de la distancia debajo del espacio post-ovárico, ocupando 34-38% del espacio post-ovárico. Acetábulo localizado a un tercio del cuerpo, es más pequeño que la ventosa oral: 0.084 mm de largo por 0.093 mm de ancho. Testículos lisos, dispuestos en diagonal, traslapados con la ventosa ventral; testículo izquierdo 0.101 mm de largo por 0.073 mm de ancho; testículo derecho 0.088 mm de largo y 0.075 mm de ancho. Bolsa del cirro ubicada submedial a la línea media del cuerpo, entre la bifurcación de los ciegos y el acetábulo, con un pequeño cirro en su interior. Poro genital inmediatamente anterior a la bifurcación de ciegos, sub medio. Ovario liso, post testicular, situado inmediatamente posterior al testículo izquierdo, 0.082 mm de largo, 0.067 mm de ancho. Campos vitelinos distribuidos a lo largo de los ciegos desde el margen posterior de la ventosa oral hasta los extremos de los ciegos. Útero post acetabular, ocupando casi totalmente la región posterior del cuerpo. Huevos operculados. Vesícula excretora en forma de “Y”; poro excretor terminal.

Discusión taxonómica:

Odhner (1910) estableció *Mesocoelium* Odhner, 1910 en Dicrocoeliidae (Dicrocoeliinae Looss, 1899) para ubicar a *Mesocoelium sociale* (Lühe, 1901) Odhner, 1910 como la especie tipo del género. Desde su establecimiento, *Mesocoelium* ha tenido una historia taxonómica irresoluta.

El género *Mesocoelium* fue incorporado a la familia Mesocoeliidae por Pojmańska (2008), manteniendo la propuesta de Dollfus (1933); en esta familia se encuentran dos géneros: *Mesocoelium* (testículos simétricos a ligeramente diagonales) y *Pintneria* Poche, 1907 (donde los testículos asumen una posición en tándem) como los únicos dos géneros en la familia.

Dronen *et al.* (2012) publicaron una revisión de la familia Mesocoeliidae Dolfus, 1929, en la que definieron una clave para las especies de *Mesocoelium* a partir de nueve morfotipos y las características que determinan a cada uno. De acuerdo con dicha clave, nuestro ejemplar presenta un morfotipo “monas”, con el poro genital prebifurcal y submedio. La clave para las especies con dicho morfotipo nos permitió asignar a nuestro ejemplar a la especie *M. americanum* Hardwood, 1932; esta especie comparte la

¹ Terminología de acuerdo con Manter (1970).

orientación del poro genital prebifurcal y submedio con *M. brachyenteron* Dollfus, 1954; no obstante, los campos vitelinos parten de la región media del esófago y sus ciegos ocupan el 5-6% de la zona postovárica (Dronen *et al.*, 2012), mientras que *M. americanum* muestra campos vitelinos que alcanzan el nivel de la ventosa oral y los ciegos ocupan alrededor del 25-38% de la longitud de la región postovárica, carácter observado en el material (Hardwood, 1932); además, *M. brachyenteron* es parásita de serpientes y se encuentra en el continente Africano (Dronen *et al.*, 2012). Nuestra caracterización se basó en un solo ejemplar, debido a que los otros individuos obtenidos presentaron deformaciones y contracciones en sus estructuras, haciendo imposible la determinación. Esto se debe a la fijación impropia de los ejemplares, que resulta en un acortamiento del *forebody*, y con ello, la bifurcación de los ciegos, el poro genital y el acetábulo son desplazados anteriormente hacia la ventosa oral.

En México se tienen los registros de *M. americanum*, *M. meggitti*, *M. cf. danforthi* y *M. cf. gonocephali* (López-García, 2016); el morfotipo “monas” de nuestro material difiere del de *M. meggitti*, el cual es de tipo “mesembrinum”; *M. cf. gonocephali* presenta un poro genital en posición media postbifurcal, lo cual la asigna al morfotipo “leiperi”, y *M. cf. danforthi* es de morfotipo “monas” al igual que el material de Oaxaca; nuestro ejemplar muestra el poro genital inmediatamente prebifurcal, al contrario de *M. cf. danforthi* con un poro situado más anterior a la bifurcación (Dronen *et al.* 2012) (ver. Fig. 6).

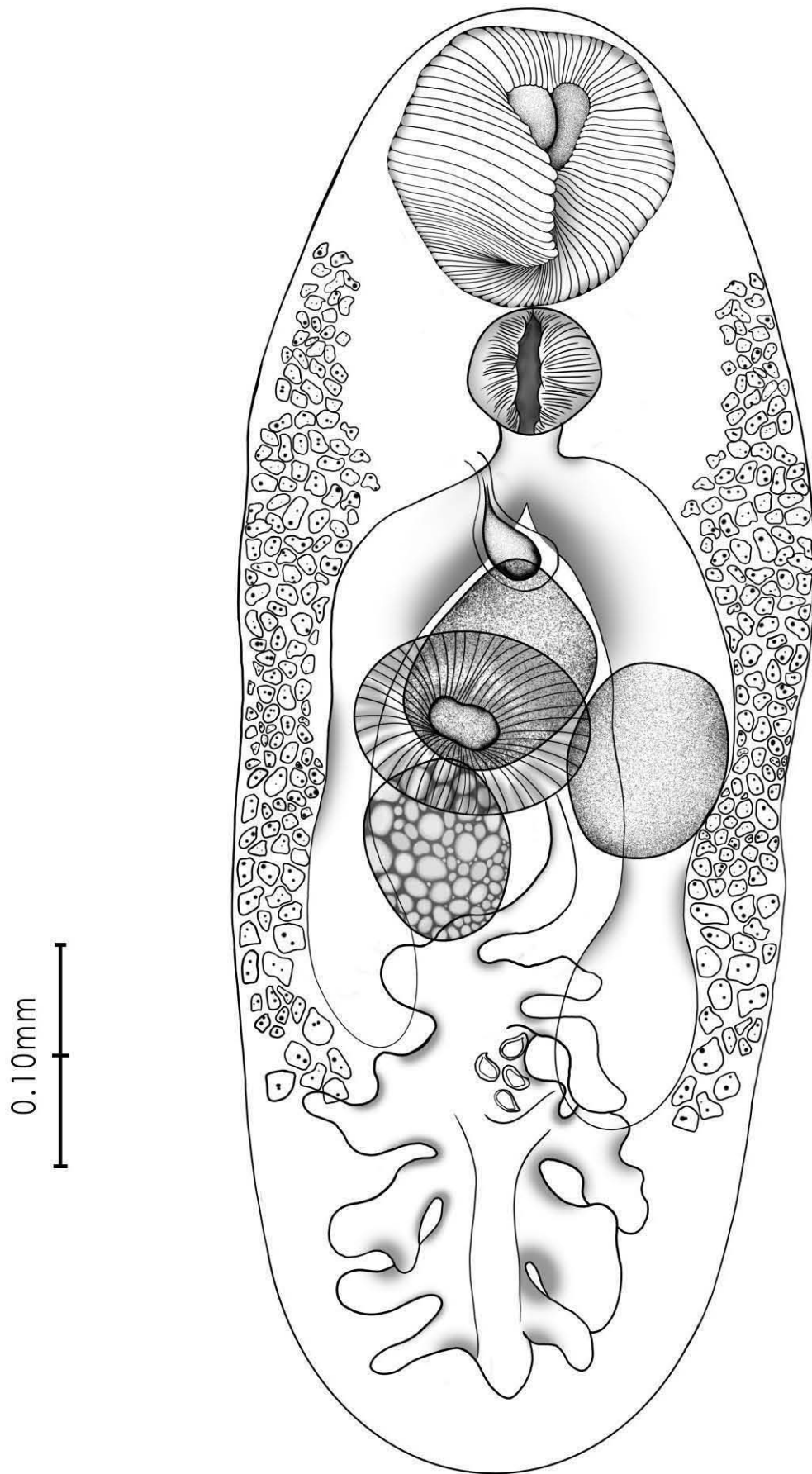


Figura 6. *Mesocoelium americanum*. Vista ventral de morfología general.

Clase Cestoda Rudolphi, 1808

Orden Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900.

Familia Nematotaeniidae Lühe, 1910.

Nematotaeniidae gen. sp.

Descripción basada en un ejemplar. Cestodo con estróbilo cilíndrico. Escólex de tamaño pequeño, mide 0.130 mm de largo desde el extremo anterior al borde inferior de las ventosas y 0.264 mm de diámetro. Posee cuatro ventosas sub-circulares de 0.088 mm por 0.086 mm. El mal estado del material no permitió reconocer los proglótidos inmaduros de los maduros y grávidos, por tanto, los órganos reproductores así como los órganos paruterinos no fueron visibles.

Discusión taxonómica

La familia Nematotaeniidae Lühe, 1910 agrupa 18 especies pertenecientes a cuatro géneros: *Bitegmen* Jones, 1987, *Cylindrotaenia* Jewell, 1916, *Distoichometra* Dickey, 1921, *Nematotaenia* Lüe, 1899 y *Nematotaenoides* Ulmer & James, 1976 (Jones, 1987); las especies de esta familia exhiben cuatro características distintivas: (1) órganos paruterinos que se desarrollan en la región anterior del útero, (2) un número pequeño y definido de testículos, (3) una complexión cilíndrica, y (4) son parásitas de anfibios y reptiles (Douglas, 1958).

Nuestro material fue asignado a Nematotaeniidae debido a que: (1) el hospedero donde fue encontrado pertenece a la familia Bufonidae, una de las familias de anuros comúnmente infectadas por nematotaenidos, además de las familias Ranidae, Hylidae y Leptodactylidae; (2) poseer el cuerpo cilíndrico y un escólex simple, sin rostelo, con ventosas simples, carácter que de acuerdo con Douglas (1958) comparte solamente con especies del género *Paradilepis* Hsü, 1935, de la familia Gryporhynchidae, el cual también presenta el estróbilo cilíndrico pero su escólex es armado con ganchos y además es parásito de peces y aves; (3) en México se tienen registradas las especies *Bitegmen gerrhonoti* (Telford), *Cylindrotaenia americana* Jewell, *Distoichometra bufonis* Dickey y *Nematotaenia dispar* (Goeze) parasitando a reptiles y principalmente a anfibios (bufónidos), de los estados de Baja California, Ciudad de México, Colima, Guerrero, Hidalgo, Nuevo León, Sonora, Veracruz (Paredes-León *et al.*, 2008).

La determinación a nivel de género y especie no fue posible debido al estadio del desarrollo del organismo, pues el carecer de segmentos grávidos no nos permitió observar la distribución y el número de órganos paruterinos dentro de los proglótidos, que es el carácter diagnóstico entre los géneros de la familia (Jones, 1987) (ver Fig. 7).

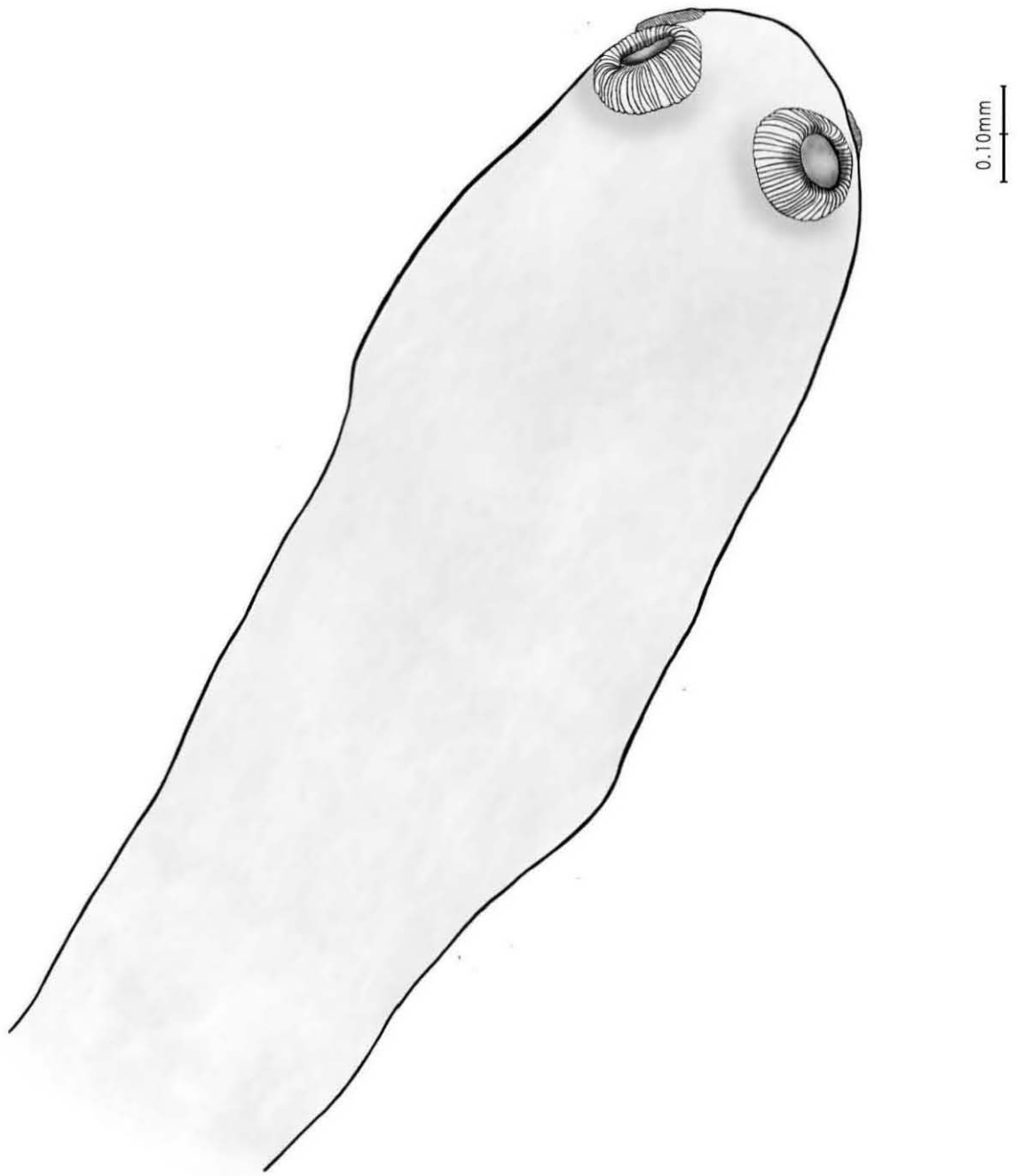


Figura 7. Nematotaeniidae gen. sp. Escólex con las cuatro ventosas.

Phylum Acanthocephala Koelreuther, 1771

Acanthocephala gen. sp.

Descripción del ejemplar

Basado en un solo ejemplar, enquistado. Larva, 6.597 mm de largo, 1.507 mm de ancho, el tronco es de color blanco; la probóscide no se encuentra evertida (ver Fig. 8).

Discusión taxonómica

El ejemplar revisado pertenece al grupo Acanthocephala (gusanos de cabeza espinosa) y se encontró en estado larvario (cistacanto); la descripción más detallada, así como la determinación a nivel genérico no fue posible debido a que la larva no evertió su probóscide, carácter de gran importancia taxonómica. En México, los acantocéfalos han sido el grupo menos estudiado (Pérez-Ponce de León & García-Prieto, 2001); hasta 2014 se habían registrado 60 especies nominales en 227 especies de vertebrados silvestres, destacando en actinopterigios; para el caso de los anfibios mexicanos, se han registrado 14 taxa de acantocéfalos asociados a 13 especies pertenecientes a cinco familias de anuros, entre las que se encuentra Bufonidae con las especies *Ollotis marmorea* (Wiegmann), *O. valliceps* (Wiegmann) y *Rhinella marina* (Linnaeus) (García-Prieto *et al.*, 2014).

Los registros de taxas indeterminados en los acantocéfalos se relacionan a la colecta de ejemplares en estados larvarios, lo que dificulta su determinación; los anfibios desempeñan el papel de hospederos definitivo [por ejemplo para *Lueheia inscripta* (Westrumb, 1821) recolectada en *R. marina* de Morelos, ver Salgado-Maldonado & Caspeta-Mandujano (2010)] y también de hospederos paraténicos para algunas especies (p.ej. *Centrorhynchus* sp.); la presencia de cistacantos en anuros resulta de la ingestión de artrópodos (hospederos intermediarios), isópodos terrestres y coleópteros (Amato *et al.*, 2003; Hamann *et al.*, 2006).



Figura 8. Fotografía de cistacanto de Acanthocephala gen. sp.

Phylum Nematoda Cobb, 1932

Orden Ascaridida Skrjabin & Shulz, 1940.

Familia Cosmocercidae Railliet, 1916.

Género *Aplectana* Railliet & Henry, 1916.

Aplectana sp.

Diagnosis general: nematodos pequeños, delgados; con dimorfismo sexual, hembras más grandes que los machos. Cutícula con estriaciones transversales. Presentan alas laterales. Región cefálica con tres labios pequeños. Cuatro papilas cefálicas grandes rodeando los labios y un par de anfidios laterales. Cavidad bucal con tres proyecciones despuntadas. Esófago largo, dividido en: porción anterior de la faringe, *corpus* estirado, un istmo corto y estrecho, y un bulbo. Parásitos de anfibios y reptiles.

Machos. Descripción basada en 15 ejemplares. Longitud total 2.10-2.87 mm. Longitud total del esófago 440-575 μm ; porción de faringe 28-45 μm , *corpus* 320-390 μm , istmo 26-41 μm , bulbo 69-80 μm , unido a un intestino recto, que abre al ano, el cual dista 151-194 μm . Anillo nervioso a 199-251 μm y poro excretor a 321-390 μm del extremo anterior. Las papilas caudales se distribuyen de la siguiente manera: 4 pares de papilas subventrales pre-anales, dispuestas en dos hileras; 7 papilas ad-anales, sobre el labio anterior de la cloaca, una grande central y tres pares de papilas adyacentes; 6 pares de papilas post-anales: un par sub-ventral inmediatamente después de la abertura cloacal; dos pares adyacentes sub-ventrales, cerca de la mitad de la cola; un par de papilas sub-laterales en la región posterior de la cola, y casi al llegar a la punta, un par sub-ventral y otro sub-dorsal. Espículas de igual tamaño, 164-188 μm de longitud, curvadas ventralmente, con un extremo puntiagudo, rodeado de una capa transparente, visible. Gubernáculo 52-69 μm de largo, esclerotizado.

Hembras. Descripción basada en 15 ejemplares. Longitud total 2.84-3.71 mm. Longitud del esófago de 380-630 μm ; porción de la faringe de 43-52 μm , *corpus* de 390-470 μm , istmo de 15-39 μm y bulbo de 84-99 μm . Anillo nervioso a 138-273 μm y poro excretor a 310-486 μm del extremo anterior. Cola de 184-243 μm desde el ano, cónica y delgada. Vagina de 130-273 μm de largo, orientada hacia el extremo anterior. Ovario monodelfo y prodélfico, anterior a la vulva. Útero grávido en algunos ejemplares, con numerosos huevos. Huevos ovalados, de 75-110 μm de largo, muchos contienen una larva.

Discusión taxonómica.

El género *Aplectana* pertenece a una de las tres subfamilias de la familia Cosmocercidae: Cosmocercinae, considerados parásitos principalmente de anfibios y reptiles. De acuerdo con Gibbons (2010), en esta subfamilia encontramos 13 géneros: *Cosmocerca* Diesing, 1861; *Aplectana* Railliet & Henry, 1916; *Neoxysomatium* Ballesteros-Márquez, 1945; *Neocosmocercella* Baker & Vaucher, 1983; *Paradollfusnema* Baker, 1982;

Neoraillietnema Ballesteros-Márquez, 1945; *Luzonema* De Oliveira Rodrigues, Carvalho Varela, Sodr e Rodrigues & Crist faro, 1973; *Neosomatiana* Islam, Farooq & Khanum, 1979; *Oxysomatium* Railliet & Henry, 1916; *Parasomatium* Islam, Farooq & Khanum, 1979; *Furconema* Gairola & Malhotra, 1988; *Stewartia* Rao, 1989 y *Dentinema* Moravec, Chara & Shinn, 2004.

Las especies de *Aplectana* carecen de plectanas o papilas en roseta y s lo presentan papilas mamiliformes; de igual manera, la posici n de los ovarios y del  tero son caracteres diagn sticos diferenciales entre los g neros citados anteriormente; el material revisado exhibe el  tero extendido y al igual que los ovarios es anterior a la vulva; adem s los machos presentan papilas mamiliformes caudales. Con base en lo anterior, asignamos a nuestro material al g nero *Aplectana* de acuerdo con Gibbons (2010).

Actualmente el g nero *Aplectana* comprende 48 especies (Bursey *et al.*, 2011), que se encuentran distribuidas en las cinco regiones biogeogr ficas: cuatro especies en la regi n Australo-Pap a, ocho en la regi n Eti pica, 26 en el Neotr pico, tres en la regi n Oriental, y siete en el Pale rtico. La mayor a de las especies son par sitas de anuros (39 especies), una de Gymnophiona y 8 de Squamata.

Bursey *et al.*, (2011) tabularon los valores de los caracteres diagn sticos de los machos y las hembras de cada especie del g nero, agrupados tambi n por la regi n biogeogr fica en la que se encuentran; por medio de descarte entre los caracteres del macho, principalmente, se determinaron dos posibles especies a las que puede pertenecer nuestro material: *Aplectana itzocanensis* Bravo-Hollis, 1943 y *A. incerta* Caballero, 1949.

Aplectana itzocanensis se distribuye desde el sur de Estados Unidos de Am rica hasta Puebla y Veracruz; fue descrita por Bravo-Hollis (1943) parasitando a *Scaphiopus multiplicatus* de Puebla, M xico; *A. incerta* se ha encontrado parasitando sapos mexicanos (*Rhinella marina*); fue descrita por Caballero (1949) a partir de material colectado en Chiapas y es muy parecida a *A. itzocanensis* (Baker, 1985). La muestra examinada en este estudio exhibe ligeras diferencias con ambas especies en rasgos del macho como la longitud total, dimensiones de las esp culas y del gubern culo (Tabla 4)

Tabla 4. Comparaci n de caracteres taxon micos del macho

Car�cter	<i>Aplectana</i> sp.	<i>Aplectana itzocanensis</i> Bravo-Hollis, 1943	<i>Aplectana incerta</i> Caballero, 1949
Longitud total (mm)	2.10-2.87	2.22-2.80	2.65-2.70
Longitud de esp�culas (mm)	0.164-0.188	0.176-0.188	0.133-0.137
Longitud de gubern�culo (mm)	0.052-0.069	0.57	0.053

Asimismo, el número de pares de papilas caudales de nuestro material (10) contrasta con el señalado por Bravo-Hollis (1943) para *A. itzocanensis* y Caballero (1949) para *A. incerta*: 11 y 9, respectivamente; no obstante, a pesar de que se ha reportado una variación en el número de pares de papilas para otras especies del género (p. ej., *A. albae* y *A. artigasi*, ver Bursey *et al.* 2011), la disposición de algunas de las papilas de nuestros ejemplares difiere marcadamente de lo referido para las especies mexicanas; particularmente, nuestro material exhibe 4 pares de papilas subventrales pre-anales, dispuestas en dos hileras, contra 6 en *A. itzocanensis* y 5 en *A. incerta*; por otro lado, los caracteres de las hembras, presentados en la Tabla 5, tampoco permiten asignar a los ejemplares en estudio a algunas de estas 2 especies, ya que se traslapan con los de una y otra (ver Fig. 9 y 10).

Tabla 5. Comparación de caracteres taxonómicos de la hembra

Carácter	<i>Aplectana</i> sp.	<i>Aplectana itzocanensis</i> Bravo-Hollis, 1943	<i>Aplectana incerta</i> Caballero, 1949
Longitud total (mm)	2.73-3.71	3.4-6.9	2.7-3.9
Distancia de la Vulva del extremo anterior (mm)	1.87-2.67	2.4-4.4	1.8-2.5
Forma de la Vulva	Poco saliente, sin papilas	No saliente, papilas presentes	No saliente. Papilas (?)
Longitud de Cola (mm)	0.180-0.243	0.254-0.359	0.188-0.250
Longitud de Huevos (mm)	0.075-0.110	0.065-0.078	0.092-0.123

Con base en lo anterior y considerando las similitudes y diferencias que presenta el material colectado en *I. marmoreus* con *A. incerta* y *A. itzocanensis*, preferimos no asignarlo a alguna de estas especies; la identificación del material solo podrá resolverse a través de un estudio molecular comparativo que incluya DNA de los tres organismos. Sin embargo, el material genético no está disponible para las especies de Bravo-Hollis y Caballero, por lo que la resolución de esta problemática requiere nuevas colectas de dichas especies.

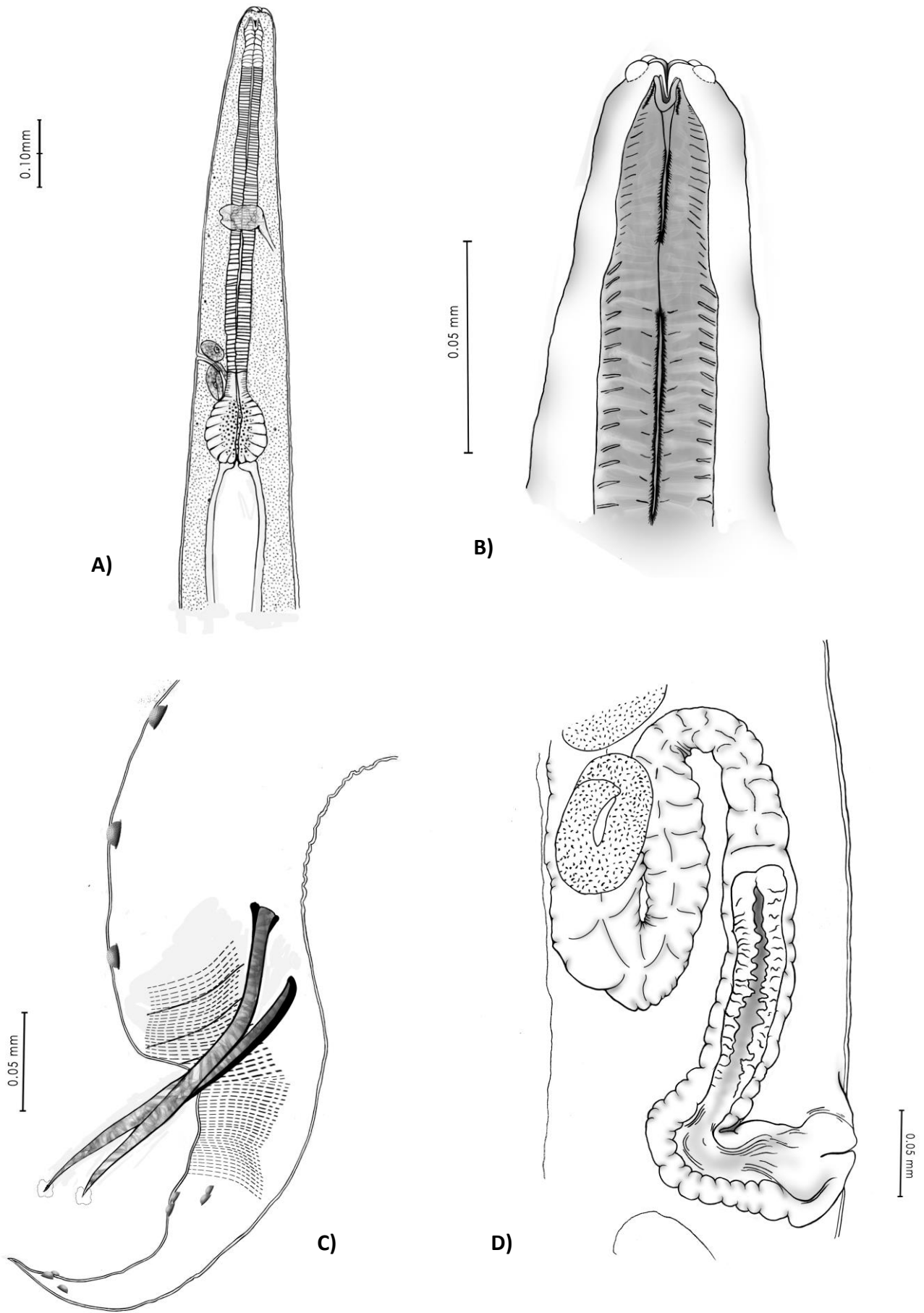


Figura 9. *Aplectana* sp. A) Región anterior. B) Region cefálica. C) Macho. Zona caudal. D) Hembra. Vagina y útero.

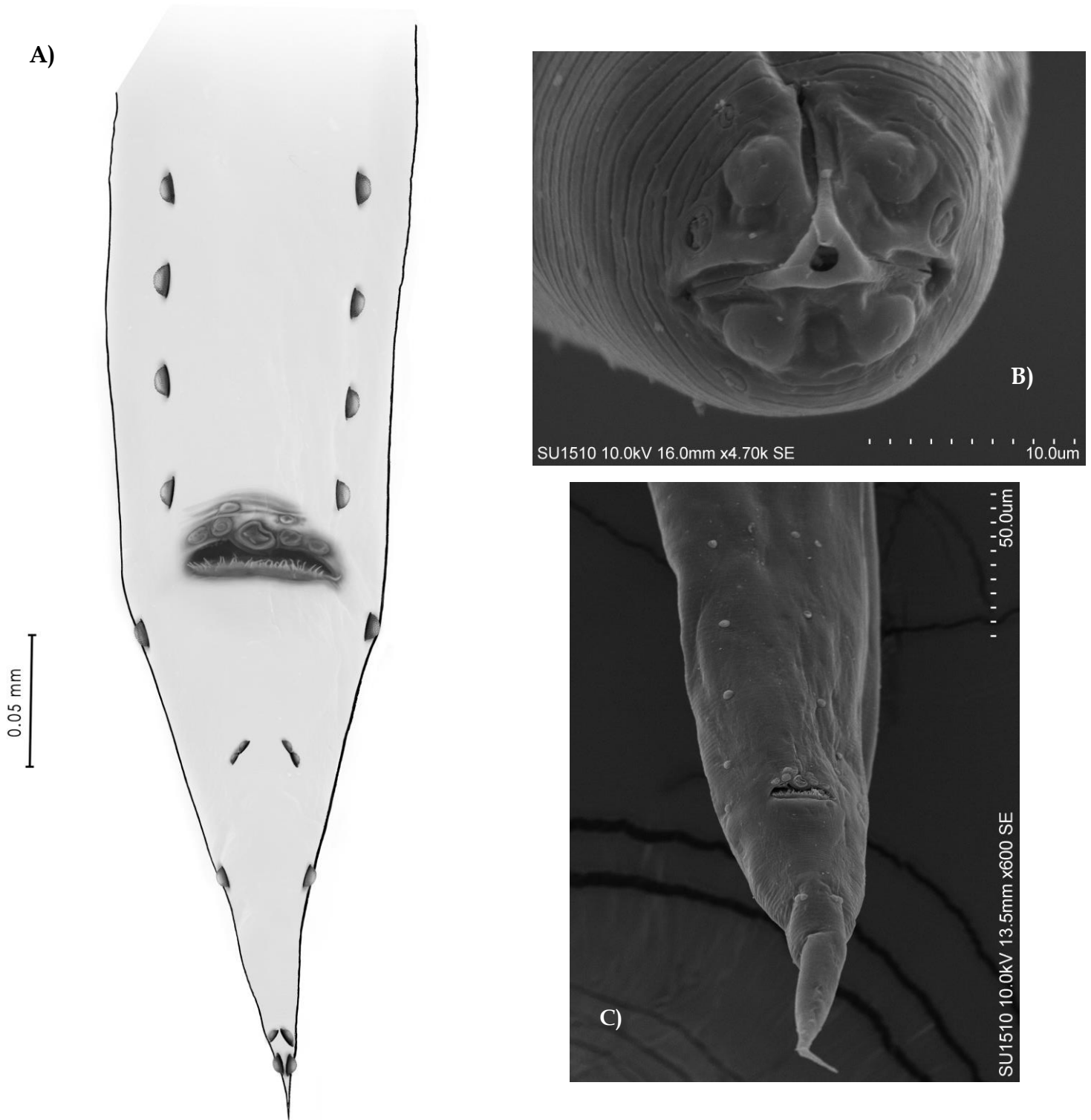


Figura 10. *Aplectana* sp. A) Macho. Región caudal con patrón papilar. Fotografías de microscopía de barrido B) Región cefálica. C) Región caudal con patrón papilar.

Orden Ascaridida Skrjabin & Shulz, 1940.

Superfamilia Cosmocercoidea Railliet, 1916.

Familia Cosmocercidae Railliet, 1916.

Subfamilia Cosmocercinae Railliet, 1916.

Cosmocercinae gen. sp.

Descripción basada en 15 ejemplares hembras.

Cuerpo robusto, fusiforme, con el extremo posterior más afilado y fino que el anterior. Longitud total 2.92-6.0 mm (3.94) y 0.3094-0.6188 mm (0.398) de ancho total a nivel de la vulva. Ala lateral, desde el nivel del esófago hasta el ano. Cutícula sin estriaciones. Boca con tres labios, triangular, sin lóbulos, con papilas cefálicas sobre pedúnculos, dos adyacentes al labio dorsal y una adyacente a cada labio restante. Dos poros anfidiales laterales, junto a las papilas de los labios ventrales. Esófago con una longitud de 0.39-0.62 mm (0.47), con una prefaringe muy corta; con *corpus* e istmo elongado pero muy pequeño; bulbo esofágico 0.067-0.12 (0.10) con aparato valvular quitinoso dentro, este último, unido al intestino, el cual finaliza en el ano subterminal que dista 249-468 μm (0.391) de la cola. Anillo nervioso y poro excretor a una distancia de 160-253 μm (0.185) y 258-442 μm (0.343) del extremo anterior respectivamente. Vulva sin protuberancias; vagina dirigida anteriormente y plegada en su primera parte hacia la zona posterior del cuerpo; didelfas, los ovarios están en disposición anfidelfa, ambos cercanos al nivel de la unión del esófago-intestino y enredándose en el último. Útero ocupando casi todo el cuerpo, extendiéndose desde arriba de la vagina hasta la región caudal. Huevos ovalados o casi esféricos, de corteza delgada, con larvas en el interior, de 0.017-0.023 mm de largo y 0.010-0.017 de ancho, sin opérculos.

Discusión taxonómica.

El material colectado está constituido enteramente por hembras; la configuración de tres labios (triradial); la presencia de papilas cefálicas adyacentes o laterales a los labios y el esófago no dividido en glandular y muscular, ubican a los ejemplares dentro del orden Ascaridida (Chabaud, 1974); a su vez, fueron incluidos en la superfamilia Cosmocercoidea por la estructura que presenta el esófago: una fracción faríngea, la elongación del istmo y un bulbo con aparato valvular; además de exhibir huevos con corteza delgada y larvados *in utero* (Chabaud, 1974). El aparato valvular en el bulbo y la terminación puntiaguda de la cola se asemejan a caracteres mostrados por miembros del orden Oxyuroidea (Skryabin, 1982); sin embargo, la ausencia de anfidios situados en pedúnculos en la región cefálica (Hasegawa, 2005) y la ausencia de dos tipos de huevos en el útero: unos con cubierta gruesa y otros con cubierta delgada (Adamson, 1981) confirma la inclusión del material en Cosmocercoidea. De acuerdo con la clave de las familias comprendidas en Cosmocercoidea, las hembras colectadas en el “sapo jaspeado” pertenecen a la familia Cosmocercidae, caracterizadas por ser vivíparas, poseer un istmo elongado y un sistema reproductivo didélfico (Chabaud, 1978). Por

último, de acuerdo con Chabaud (1974), nuestros ejemplares se sitúan en la subfamilia Cosmocercinae, debido a que en ella se encuentran nematodos parásitos generalmente de anfibios; igualmente, la disposición de la vulva (posterior al esófago), la cola no modificada de la hembra y los huevos sin filamentos son atributos de esta subfamilia.

La determinación del material a un nivel genérico no fue posible, pues la taxonomía de este grupo está basada mayormente en los rasgos que presentan los machos; un aspecto típico observado en la biología de nematodos que parasitan anfibios, es el predominio de hembras en las infrapoblaciones (Muzzall, 1990; Joy & Bunten, 1997; Hanna & Joy, 2003); la longevidad presentada por las hembras se ha asociado a este hecho (Adamson, 1981; Poulin, 1997a); asimismo, las dinámicas estacionales pueden influir en la regulación de la proporción de sexos, ya que los parásitos se movilizan a un tiempo específico durante un año (Jacobs & Dun, 1969; González & Hamann, 2008); no obstante, el tipo y función de los factores involucrados en esta regulación son desconocidos.

Al igual que *Aplectana* sp., estos ejemplares pertenecen a Cosmocercidae: Cosmocercinae; no obstante, la disposición prodelfa de los ovarios en *Aplectana* sp. (Chabaud, 1978) contrasta con los ovarios anfidelficos mostrados en este material (ver Fig. 11 y 12).

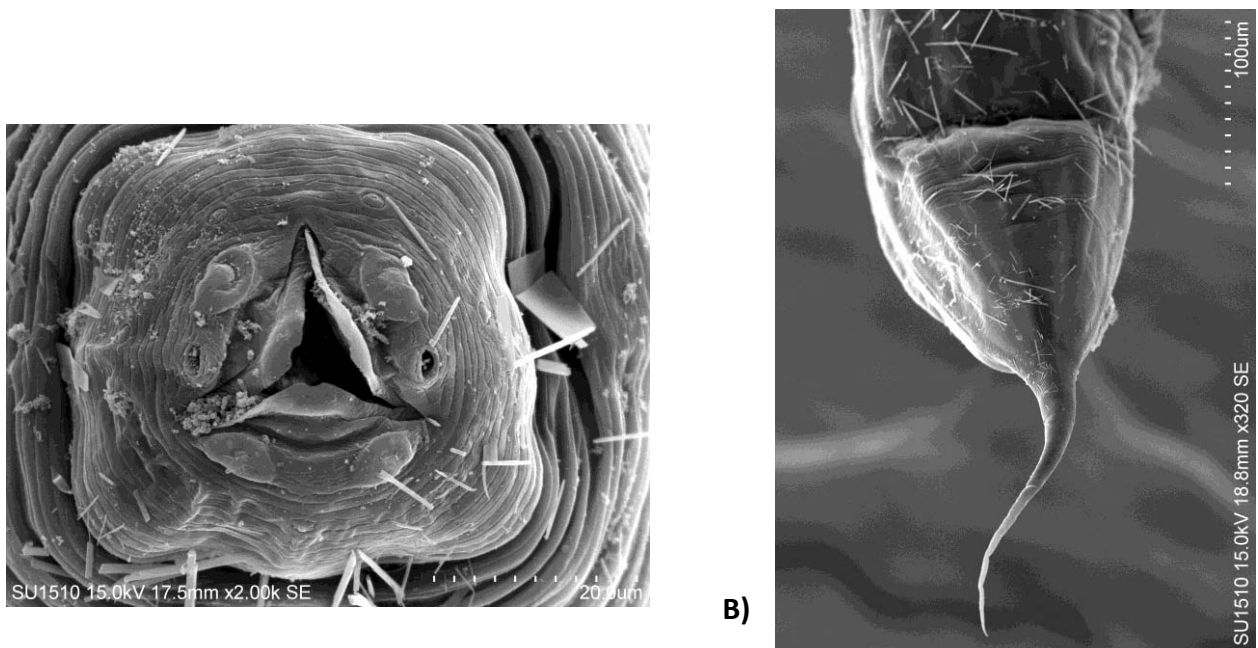


Figura 14. Cosmocercinae gen. sp.. Fotografía de microscopía de barrido. A) Apertura oral. Vista frontal. B) Cola.

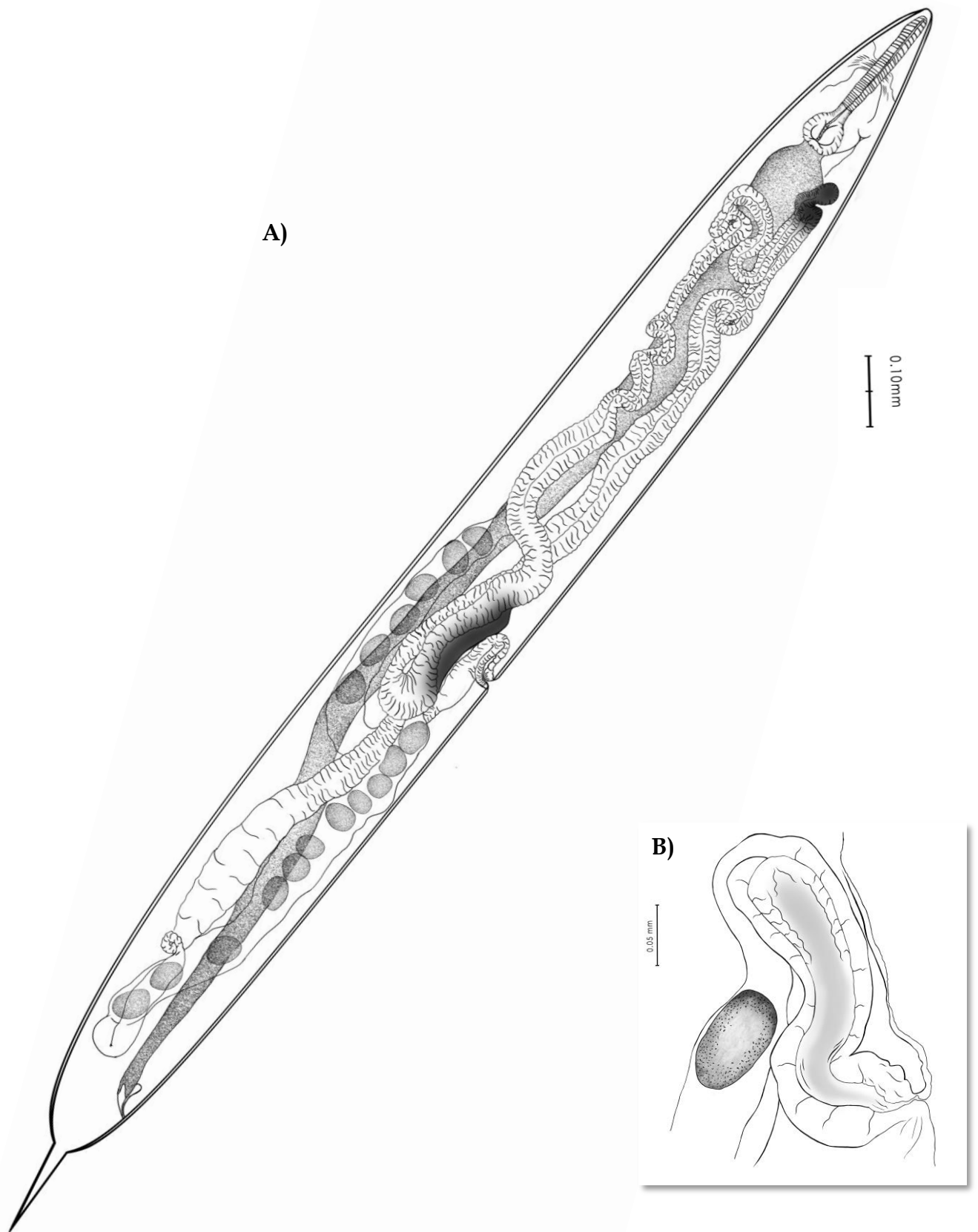


Figura 12. Cosmocercinae gen. sp.. A) Hembra grávida. B) Vagina.

Orden Strongylida Railliet & Henry, 1913

Familia Molineidae Skrjabin & Schulz 1937

Género *Oswaldocruzia* Travassos, 1917

Oswaldocruzia lescurei Ben Slimane & Durette-Desset, 1996

Diagnosis general. Nematodos pequeños, delgados, blanquecinos. Dimorfismo sexual evidente, el macho de aproximadamente $\frac{3}{4}$ la longitud de la hembras. Vesícula cefálica simple. Alas cervicales ausentes. Poro excretor en la zona posterior del esófago. Esófago claviforme, región muscular diferenciada de la glandular.

Macho. Descripción basada en un solo ejemplar adulto. Longitud total de 9.7 mm y 0.236 mm de ancho en la región media del cuerpo. Vesícula cefálica simple, 97 μm de longitud por 30 μm de ancho. Anillo nervioso y poro excretor 97 y 199 μm del extremo anterior, respectivamente. Esófago 284 μm de longitud, unido a un intestino simple. Sínlofe: crestas transversales marcadas ininterrumpidamente; 51 crestas a la mitad del cuerpo; alas cervicales y soportes quitinosos ausentes. Bursa caudal tipo II: los rayos 8 surgen desde el rayo dorsal (9), sobrepuestos en su parte media con los rayos 6; los rayos 2-3 y 5-6 alcanzan el borde de la membrana bursal. Espículas dos, 214 y 219 μm de longitud, *hoja* dividida en su parte distal en seis procesos, *tenedor* dividido a 32% de la longitud total de la espícula. Gubernáculo ausente. Cono genital 32 μm longitud por 28 μm de ancho.

Hembra. Descripción basada en un ejemplar adulto. 17.93 mm de longitud total y 0.30 mm de ancho en la parte media del cuerpo. Vesícula cefálica simple, de 104 μm de longitud por 6 μm de ancho. Anillo nervioso a 275 μm del extremo anterior. Esófago 590 μm de largo, unido al intestino. Didelfa. Vulva a 6.16 mm de la región caudal. Ovejector de 1.36 mm, poco visible. Vestíbulo 630 μm de longitud, dividido en dos por *vagina vera*; esfínteres 52 μm de longitud, infundíbulo no fue visible; útero ocupando casi todo el cuerpo anterior y posterior a la vulva. Huevos de 86-73 μm por 49-34 μm de ancho, con embriones. Cola cónica, de 173 μm de largo por 93 μm de ancho, a nivel del ano, con una pequeña espina caudal de 13 μm .

Discusión taxonómica

El género *Oswaldocruzia* se distribuye casi por todo el mundo; son nematodos con una morfología muy homogénea entre sus especies y se destacan por sus caracteres apomórficos como: vesícula cefálica presente y una bursa caudal de tipo 2-3, con predisposición a tipo 2-1-2 (Ben-Slimane *et al.*, 1996); de acuerdo a Bursey & Goldberg (2011), 86 especies nominales del género *Oswaldocruzia* han sido descritas mundialmente. En el reino Neotropical encontramos 39 de estas especies, con 24 especies parasitando anfibios. Con base en la clave de Ben Slimane *et al.* (1996), los ejemplares estudiados pertenecen a la especie *Oswaldocruzia lescurei* Ben Slimane & Durette-Desset, 1996 (colectada en Bufonidae de Guyana), perteneciente al grupo Neotropical que se caracteriza por tener una vesícula cefálica simple, sin la parte

anterior inflada o dilatada y por exhibir una bursa de tipo II. Dentro de este grupo, *O. lescurei* se asemeja a *O. belenensis* Santos, Giese, Maldonado & Lenfredi, 2008 parásita de Bufonidae en Brasil y *O. bonisi* Ben Slimane & Durette-Desset, 1993, parásita de *Bolitoglossa equatoriana* e *Ischnocnema quixensis* en Ecuador, debido a que ambas especies carecen de alas cervicales al igual que nuestros ejemplares (Ben Slimane *et al.*, 1996). Sin embargo, los rayos 2-3 y los rayos 5-6 se encuentran separados en su parte media en ambas especies a diferencia del material mexicano, en el que están unidos; asimismo, el *tenedor* de las espículas exhibe procesos extra al nivel de su bifurcación en *O. bonisi* (ausentes en el material revisado); las hembras de *O. bonisi* poseen una cola más larga y delgada (180 vs 173 μm , respectivamente) y los huevos no tienen embriones (Ben-Slimane & Durette-Desset, 1993); por su parte *O. belenensis* presenta un total de 29 crestas en el sínlofe en la región media (vs. 51 en *O. lescurei*) y sus espículas son de menor tamaño (187 vs. 219 μm , respectivamente) (Santos *et al.*, 2008) (ver Fig. 13).

Adicionalmente, comparamos el ejemplar con las demás especies registradas para la región Neotropical, carentes de alas cervicales (Burseley & Goldberg, 2011): *Oswaldocruzia albareti* Ben Slimane & Durette-Desset, 1996; *O. moraveci* Ben Slimane & Durette-Desset, 1995 y *O. nicaraguensis* Bursey, Goldberg, & Vitt, 2006.

Oswaldocruzia albareti registra un esófago de mayor tamaño (400 μm vs. 284), además de un número menor de crestas del sínlofe (43 vs. 51) que en el material estudiado; sus espículas igualmente son de menor tamaño (190 vs. 219 μm) (Ben-Slimane & Durette-Desset, 1996a). Para *O. moraveci* encontramos unas espículas de menor tamaño (179 vs. 219 μm) y numerosos procesos en la *hoja* de la espícula, a diferencia del material que presenta únicamente seis (Ben-Slimane & Durette-Desset, 1995b); por último, *O. nicaraguensis* exhibe un sínlofe con 20 crestas ininterrumpidas (vs. 51), espículas de 159 μm (vs. 219 μm) y los rayos 4 de la bursa caudal se encuentran alcanzando el borde de la membrana bursal (Burseley *et al.*, 2006), mientras que en nuestro ejemplar no lo hacen y se encuentran curvados.

Comparando nuestro ejemplar con las especies registradas para México: *Oswaldocruzia subauricularis* (Rudolphi, 1819), Travassos, 1917, *O. pipiens* Walton, 1929 y *O. lamothergumedi* Ruiz-Torres, García-Prieto, Osorio-Sarabia & Violante-González, 2013, encontramos que el material de Oaxaca se distingue por su bursa de tipo II; mientras que, *O. subauricularis* posee una bursa de tipo III y las especies *O. pipiens* y *O. lamothergumedi* presentan una bursa de tipo I (Walton, 1929; Ruíz-Torres *et al.*, 2013).

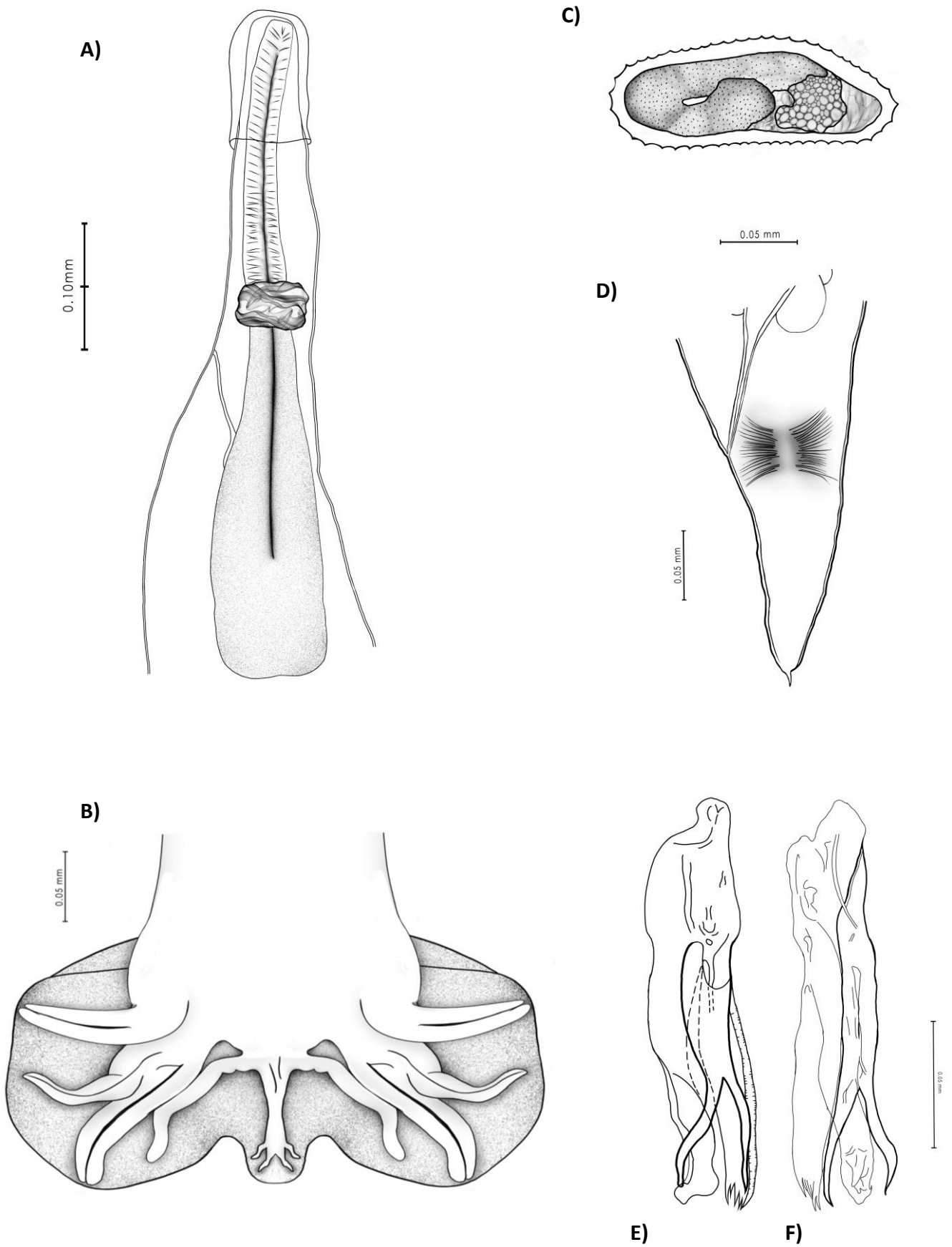


Figura 13. *Oswaldocruzia lescurei*. A) Macho. Región anterior. B) Bursa Tipo II. C) Macho. Sílofo. D) Hembra. Cola. E) Espícula izquierda mostrando, Hoja, Zapato y Tenedor, la hoja con 6 procesos. F) Espícula derecha.

Orden Strongylida Railliet & Henry, 1913

Familia Molineidae Skrjabin & Schulz 1937

Género *Oswaldocruzia* Travassos, 1917

Oswaldocruzia sp.

Diagnosis general. Nematodos pequeños, delgados. Dimorfismo sexual evidente; el macho es de aproximadamente $\frac{3}{4}$ la longitud de la hembras. Vesícula cefálica en dos: una parte anterior inflada y la posterior fina. Alas cervicales ausentes. Poro excretor en la zona posterior del esófago. Esófago claviforme, región muscular diferenciada de la glandular.

Macho. Descripción basada en un solo ejemplar adulto. Longitud total 8.62 mm, con un ancho máximo de 0.227 mm. Vesícula cefálica 69 μm longitud por 43 μm en su parte inflada y 39 μm en su parte fina. Anillo nervioso y poro excretor a 128 y 199 μm de la región cefálica, respectivamente. Esófago 562 μm de largo, unido a intestino simple. Sínlofe: crestas transversales marcadas ininterrumpidamente; 46 a la mitad del cuerpo. Bursa caudal tipo II: los rayos 8 (externo-dorsales) surgen de la base del rayo dorsal (9), se encuentran sobrepuestos sólo en la parte media de los rayos 6 (postero-laterales); los rayos 4 (externo-laterales) son más largos que los rayos 5 (medio-laterales) (151 vs. 125 μm); rayos 2-3 (ventro-laterales y latero-ventrales) unidos en la parte distal de ambos, separados de los rayos 5-6 (medio-laterales y postero-laterales), igualmente unidos solo en sus extremos, ambos pares casi llegan al borde de la membrana bursal; el rayo dorsal (9) se divide distalmente en 4 procesos. Gubernáculo ausente. Cono genital 36 μm de largo y 32 μm de ancho. Espículas dos, de 219 y 223 μm de longitud cada una, divididas en *zapato*, *hoja* y *tenedor* (bifurcado, al 36% de su altura), no se observaron con precisión los procesos de la *hoja*.

Hembra. Descripción basada en dos ejemplares adultos. 9.29-12.48 mm de longitud total y 0.25-0.26 mm de ancho en la parte media del cuerpo. Vesícula cefálica 56-65 μm de longitud; 47-49 μm de ancho en su parte inflada, con 6-8 μm de separación desde la pared corporal; 41-49 μm de ancho en su parte posterior y con 4 μm de separación desde la pared corporal. Anillo nervioso y poro excretor a 219 μm y 266 μm del extremo anterior. Esófago 520-542 μm de largo, unido al intestino. Didelfas y anfidelfas. Vulva a 8.24 mm del extremo posterior. Ovejector 0.964 mm *Vagina vera* 75 μm de largo, dividiendo el vestíbulo (436-527 μm de largo) en dos partes desiguales; esfínteres 65 μm de largo e infundíbulo de 13 μm ; conductos uterinos extendiéndose antero-posteriormente. Cola 154 μm de longitud, 84 μm de ancho a nivel del ano, con pequeña espina caudal de 13 μm .

Discusión taxonómica.

Las especies del género *Oswaldocruzia* constituyen un grupo de nematodos parásitos de anfibios ampliamente distribuidos; Bursey & Goldberg (2011) enlistaron 39 especies de este género distribuidas en el Reino Neotropical, 24 parasitando anfibios, 14 reptiles y

una (*Oswaldocruzia jeanbarti* Ben Slimane, Durette-Desset & Chabaud, 1995) que infecta a ambos grupos.

De acuerdo con la clave desarrollada por Ben Slimane *et al.* (1996) para 74 especies del género, el material mexicano se asemeja a *Oswaldocruzia dlouhyi* Ben Slimane & Durette-Desset, 1995 en varias características importantes: bursa de tipo II, con los rayos 4 más largos que los rayos 5; vesícula cefálica dividida en dos partes: una anterior, inflada y la otra delgada y fina, casi pegada a la pared corporal en machos y hembras; espículas divididas en tres estructuras, típicas de las especies Neotropicales: la *hoja*, el *zapato* y el *tenedor*, siendo la división del último en la tercera parte de su longitud; esta especie es parásita de Bufónidos en Brasil, y en este caso, el hospedero donde fue colectado es un bufónido. No obstante, el material colectado en Oaxaca muestra diferencias con algunas características de *O. dlouhyi*, particularmente el número de crestas cuticulares del sínlofe, que es un valioso carácter taxonómico a nivel de especies (Durette-Desset, 1985); en este caso encontramos diferencias importantes entre ambas especies (Tabla 6).

Tabla 6. Comparación de nuestro ejemplar con *Oswaldocruzia dlouhyi*

Machos	<i>Oswaldocruzia</i> sp.	<i>Oswaldocruzia dlouhyi</i>
Longitud total	8.62 mm	6.45 mm
Radio Poro excretor/Esófago	0.35	0.71
Sínlofe	46 (24 d, 22 v)	32 (17 d, 15 v)

Nuestro material se comparó entonces con las demás especies del grupo Neotropical provistas con bursa tipo II, incluyendo el tamaño de las espículas y el número de crestas del sínlofe de cada especie (Burse & Goldberg, 2011). Se encontró una leve semejanza con *Oswaldocruzia venezuelensis* Ben Slimane, Guerrero & Drette-Desset, 1996, parásita de *Bufo marinus* en Venezuela (Tabla 7):

Tabla 7. Comparación de nuestro ejemplar con *Oswaldocruzia venezuelensis*

	<i>Oswaldocruzia</i> sp.	<i>Oswaldocruzia venezuelensis</i>
Longitud total	8.62 mm	5.8-8.8
Sínlofe	46 (24 d, 22 v)	42 (21 d., 21 v.)
Espículas	219-223 µm	200-215 µm

A pesar de este parecido, *O. venezuelensis* posee una vesícula cefálica simple y nuestro ejemplar una vesícula dividida en una parte anterior inflada y una posterior fina, delgada (Ben Slimane *et al.*, 1996b); con base en lo anterior, decidimos asignar nuestro material como *Oswaldocruzia* sp., pues se necesita contar con un número mayor de ejemplares para obtener medidas suficientes de todas las estructuras, así como los procesos que presente la *hoja* de las espículas, pues no se observaron claramente; lo anterior permitirá una determinación mucho más precisa, con sustento sólido, y en dado caso, establecer si se trata de una nueva especie.

De *Oswaldocruzia lescurei*, especie con la que coexiste *Oswaldocruzia* sp. en *I. marmoreus* de Oaxaca, puede separarse a partir del tipo de vesícula cefálica (simple en *O. lescurei* vs. compuesta de una parte inflada y otra delgada en el material) y el número de crestas del sínlofe (51 vs. 46). Finalmente, comparamos el ejemplar con las especies registradas para anfibios de México: *Oswaldocruzia subauricularis* (Rudolphi, 1819), Travassos, 1917 (de distribución Neotropical), *O. pipiens* Walton, 1929 (del Neartico) y *O. lamothergumedoi* Ruiz-Torres *et al.*, 2013 (especie nueva para la región Neotropical de México, del estado de Guerrero); todas ellas, se distinguen del material de Oaxaca por el tipo de bursa: *O. subauricularis* tiene una bursa tipo III y *O. pipiens* una bursa tipo I, al igual que *O. lamothergumedoi*, mientras que el ejemplar exhibe una bursa de tipo II (Ruíz-Torres *et al.*, 2013) (ver Fig. 14).

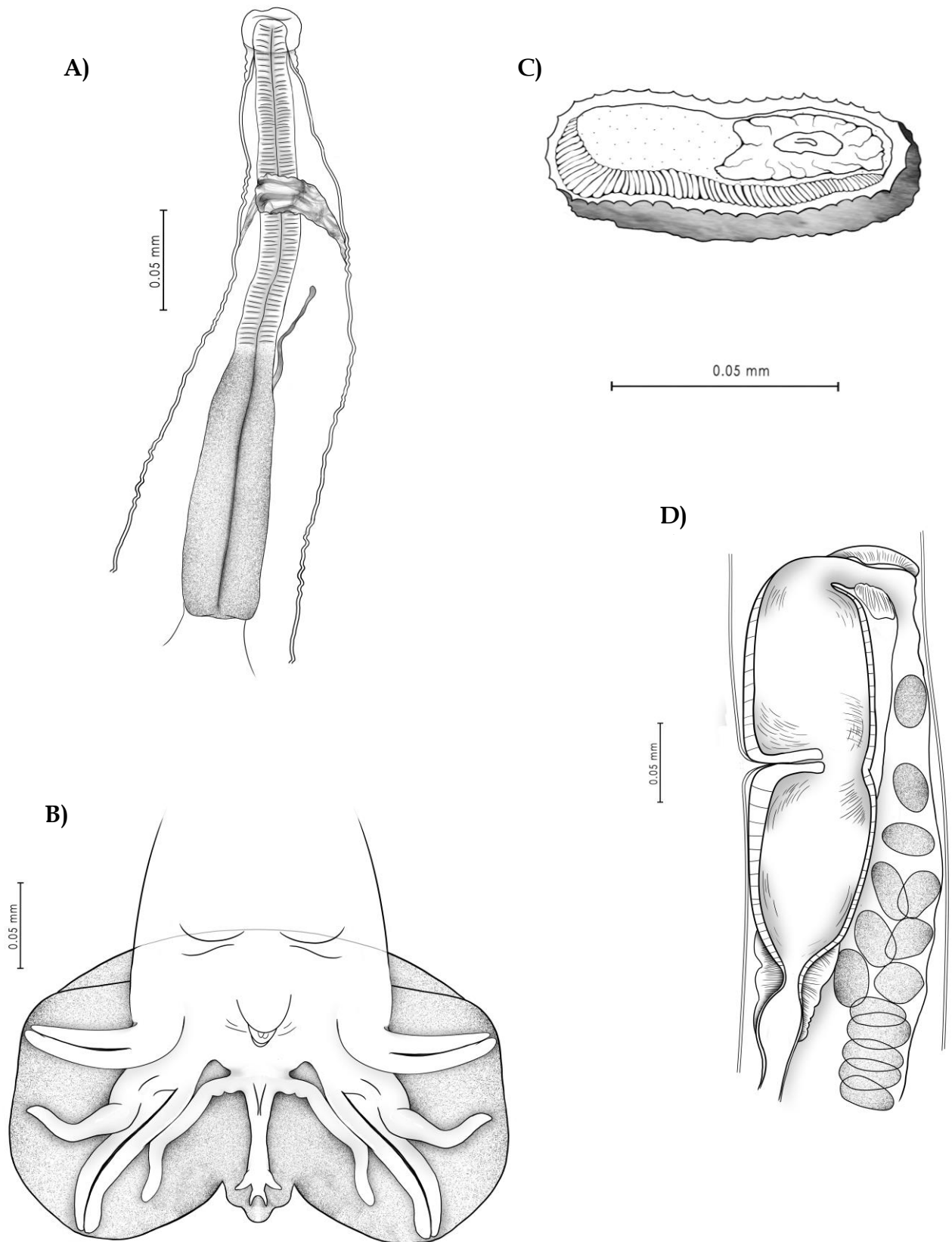


Figura 14. *Oswaldocruzia* sp. A) Macho. Región anterior. B) Bursa de Tipo II. C) Macho. Sínlófe. D) Ovejector.

Orden Strongylida Railliet & Henry, 1913

Familia Molineidae Skrjabin & Schulz, 1937

Género *Oswaldocruzia* Travassos, 1917

Oswaldocruzia cf. *subauricularis* (Rudolphi, 1819)

Diagnosis general. Nematodos pequeños, delgados, de color blanquecino; dimorfismo sexual marcado, los machos son tres cuartas partes de la longitud de la hembra. Vesícula cefálica con la parte anterior inflada y su parte posterior muy fina, casi pegada a la pared del cuerpo. Esófago claviforme; región muscular y glandular, muy evidente. Alas cervicales no observadas.

Macho. Descripción basada en un solo ejemplar adulto; 8.85 mm de longitud total y 0.21 mm de ancho máximo, a la mitad del cuerpo. Vesícula cefálica 86 μm de largo, 43 μm de ancho en su parte inflada y 41 μm en su parte delgada; izada a 6 μm de la pared corporal en su región dilatada y a 2 μm en su región fina. Anillo nervioso y poro excretor 169 y 236 μm de la región apical, respectivamente. Esófago 560 μm de longitud. Sínlofe con 24-26 crestas a la mitad del cuerpo, en vista dorsal. Bursa caudal trilobulada, de tipo III (2-3 con tendencia a 2-1-2) con los rayos 8 surgiendo del rayo dorsal y sobrepuestos a los largo de los rayos 6, exceptuando en su región distal; rayos 2-3 unidos en una parte; rayos 5-6 igualmente unidos, ambos pares alcanzando el borde de la membrana bursal; rayo dorsal dividido distalmente en dos procesos externos y dos sub medios. Gubernáculo ausente. Cono genital 21 μm de largo y 32 de ancho en su base. Espículas 195 μm de longitud, dividida en tres partes: *zapato*, *hoja* y *tenedor*.

Hembra. Descripción basada en un ejemplar adulto. 15.59 mm de longitud total por 0.27 mm de ancho a nivel de la vulva. Vesícula cefálica 88 μm de largo, 49 μm de ancho en la parte dilatada (8 μm elevada de la pared corporal) y 39 μm en su parte fina (2 μm desde la pared corporal). Anillo nervioso a 29 μm del extremo anterior. Poro excretor no observado. Esófago 53 μm de longitud. Didelfa y anfidelfa. Vulva a 5.29 mm del extremo caudal; Ovejector 1.12 mm de longitud; *vagina vera* 70 μm de largo, dividiendo el vestíbulo (560 μm de largo) en dos partes iguales; esfínteres de 43 μm e infundibulum de 65 μm . Trompas uterinas anteriores y posteriores a la vulva, grávidas. Huevos ovalados, 86-101 μm de longitud y 43-58 μm de ancho. Cola 208 μm de largo y 86 μm de ancho, a nivel del ano. Punta de la cola con una espina caudal de 17 μm de largo.

Discusión taxonómica

El material presenta rasgos típicos del grupo de *Oswaldocruzia* de la región Neotropical; principalmente la división de las espículas en tres estructuras: *hoja*, *tenedor* y *zapato*; la disposición y extensión de los rayos 8 sobre los rayos 6, exceptuando la región distal del último, define una bursa de tipo III (Ben Slimane & Durette-Desset, 1995a); seleccionamos y examinamos a las especies neotropicales con una bursa de tipo III,

igual a la del material caracterizado anteriormente, así como aquellas que presentaron semejanzas en cuanto al número de crestas del sínlofe y la longitud de las espículas.

Las especies más parecidas a nuestros ejemplares son: *Oswaldocruzia anolisi* Barus & Coy Otero, 1968; *O. binae* Ben Slimane & Durette-Desset, 1996; *O. chambrieri* Ben Slimane & Durette-Desset, 1993; *O. jeanbarti* Ben Slimane, Durette-Desset & Chabaud, 1995 y *O. subauricularis* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1917. En el primer caso (*O. anolisi*), la bursa de tipo III está presente, las medidas de las espículas son similares (183-206 vs. 195 μm) así como de la longitud máxima (8.68 vs. 8.85 mm); no obstante, el número de crestas del sínlofe difiere significativamente (45 vs. 51), el tamaño del esófago es igualmente diferente (480 vs. 560 μm) y además la vesícula cefálica es simple (Ben Slimane & Durette-Desset, 1995b) (vs. vesícula compuesta de dos partes presente en nuestros ejemplares); en *O. binae* se observa una situación similar, pues posee un número de crestas cuticulares menor (44 vs. 51) y una vesícula cefálica simple; adicionalmente, la hoja de las espículas en *O. binae* está dividida en numerosos procesos (Ben Slimane & Durette-Desset, 1996b), a diferencia del ejemplar estudiado que no muestra dicha división. Respecto a *O. chambrieri* encontramos leves semejanzas en su número de crestas del sínlofe (49 vs. 51) y la longitud de las espículas (190 vs. 195 μm); las diferencias radican principalmente en las espículas, pues *O. chambrieri* presenta dichas estructuras divididas en procesos muy alargados, en especial la hoja (Ben Slimane & Durette-Desset, 1993), configuración que no se observa en nuestro ejemplar. Por su parte, *O. jeanbarti* tiene una vesícula cefálica simple y espículas pequeñas (185 vs. 195 μm) (Ben-Slimane, *et al.*, 1995).

Por último, el material presenta caracteres diagnósticos de *Oswaldocruzia subauricularis*: la vesícula cefálica dividida en una parte anterior inflada y una posterior fina; una longitud de 8.85 mm (vs. 8.45-9.6 mm); un esófago de 560 μm (vs. 560 μm); un número de crestas del sínlofe de 26, dorsales, a la mitad del cuerpo (vs. 26 d, 25 v = 51); espículas de 195 μm (vs. 190-205 μm) y una bursa de tipo III (Ben Slimane & Durette-Desset, 1995a); sin embargo, al contar sólo con la parte dorsal del sínlofe, se decidió asignar a nuestra especie como *O. cf. subauricularis*, pues es posible que el número total de crestas del sínlofe sea distinto al establecido (ver Fig. 15).

Esta especie está registrada para México en cuatro estados (Chiapas, Guerrero, Veracruz y Yucatán) y para hospederos de la familia Bufonidae; contrasta con *O. pipiens*, registrada para la región Neártica de México, y con *O. lamotheargumedoi*, de la región Neotropical (Ruíz-Torres *et al.*, 2013)., por la bursa de tipo I (vs. bursa de tipo III en *O. subauricularis*); de igual manera, la diferencia con las especies descritas en este trabajo (*Oswaldocruzia cf. lescurei* y *Oswaldocruzia* sp.) reside en su tipo de bursa (tipo II vs. tipo III).

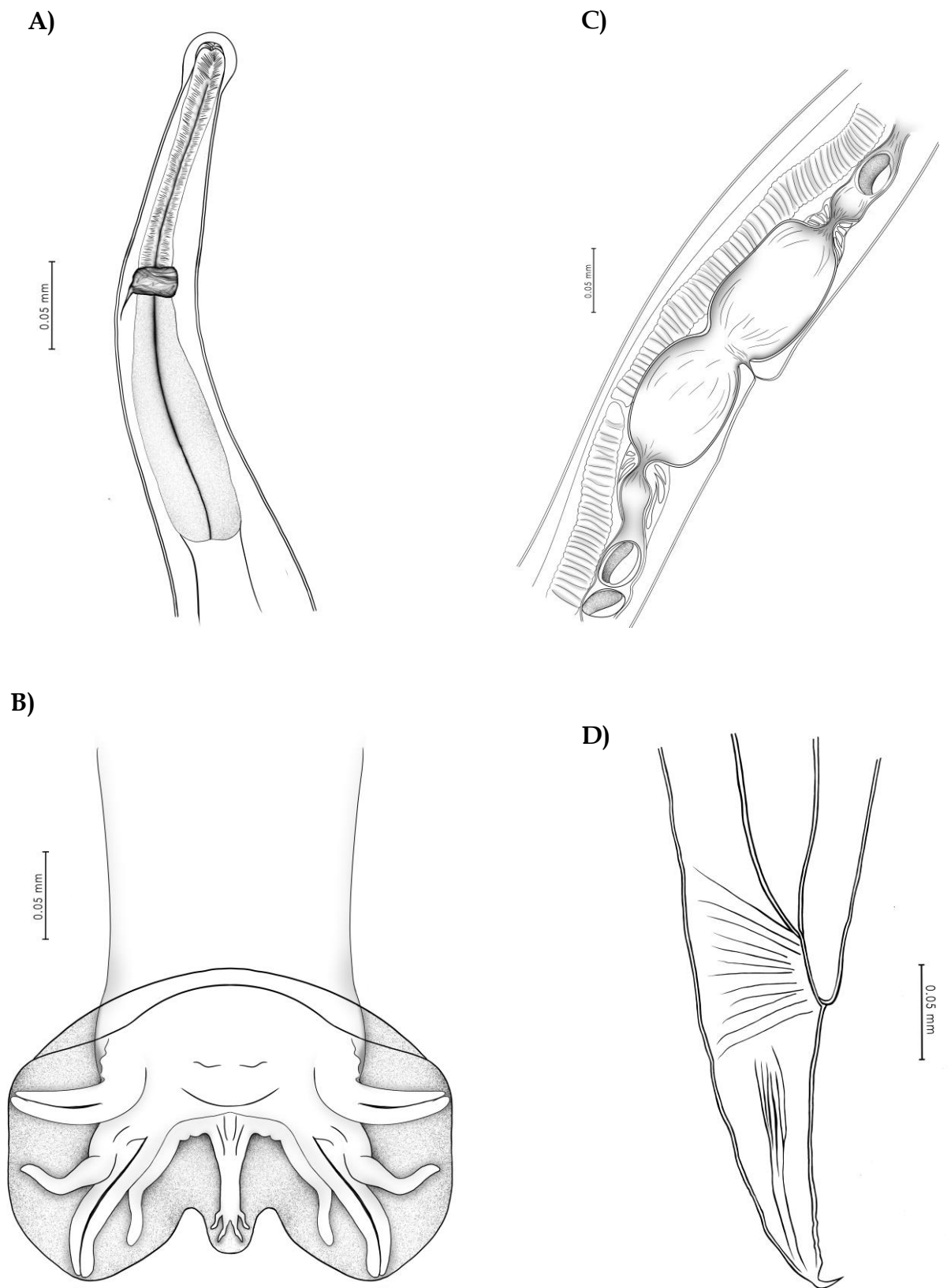


Figura 15. *Oswaldocruzia cf. subauricularis* A) Macho. Región anterior. B) Bursa de Tipo II. C) Hembra. Ovejector. D) Cola.

Orden Rhabditida Chitwood, 1933

Familia Spirocercidae Chitwood & Wehr, 1932

Género *Physocephalus* Diesing, 1861.

Physocephalus sp.

Descripción basada en 15 larvas. Nematodos pequeños, de cutícula blanquecina, con estriaciones marcadas en la misma, desde el extremo anterior hasta la cola. Tienen una longitud máxima de 1.95-3.13 mm y un ancho total de 0.09-0.17 mm. El extremo anterior presenta dos proyecciones cefálicas cónicas. No se observó el anillo nervioso ni el poro excretor. El esófago está dividido en región muscular corta, que mide 109-621 μm de largo y 18-428 μm de ancho y una glandular más larga con una longitud de 491-1,019 μm por 85-107 μm de ancho; esta región se extiende hasta casi la mitad del cuerpo. El ano dista 72-91 μm del extremo posterior. La cola es cónica, la punta es en forma de picaporte con diversos brotes similares a papilas.

Comentarios taxonómicos

Las larvas infectivas de las especies del género *Physocephalus* (p.ej. *P. sexalatus*) se encuentran comúnmente en el mesenterio y tubo digestivo de anfibios, reptiles, aves y mamíferos que se alimentaron de escarabajos infectados (Cram 1930; Krahwinkel & McCue, 1967); las características distintivas de estas larvas de tercer estadio son: la punta de la cola en forma de pomo con procesos parecidos a papilas pequeñas y un esófago extendido hacia la mitad del cuerpo (Alicata, 1931); adicionalmente, estos nematodos típicamente poseen el extremo cefálico con dos proyecciones cónicas y densas estriaciones cuticulares (Vidal-Martínez *et al.*, 2001); dichas particularidades fueron observadas en las larvas examinadas (ver Fig. 16).

En México se tienen registrada la especie *Physocephalus sexalatus* (Molin) del sistema digestivo de *Rhinella marina* de la localidad Presa de Oro, Presa de Temascal, Oaxaca (Espinoza-Jiménez, *et al.* 2007); ya que nuestro material se encontró en estadio larvario no fue posible la determinación a nivel más fino, pues los caracteres diagnósticos de las especies se observan en los ejemplares adultos.

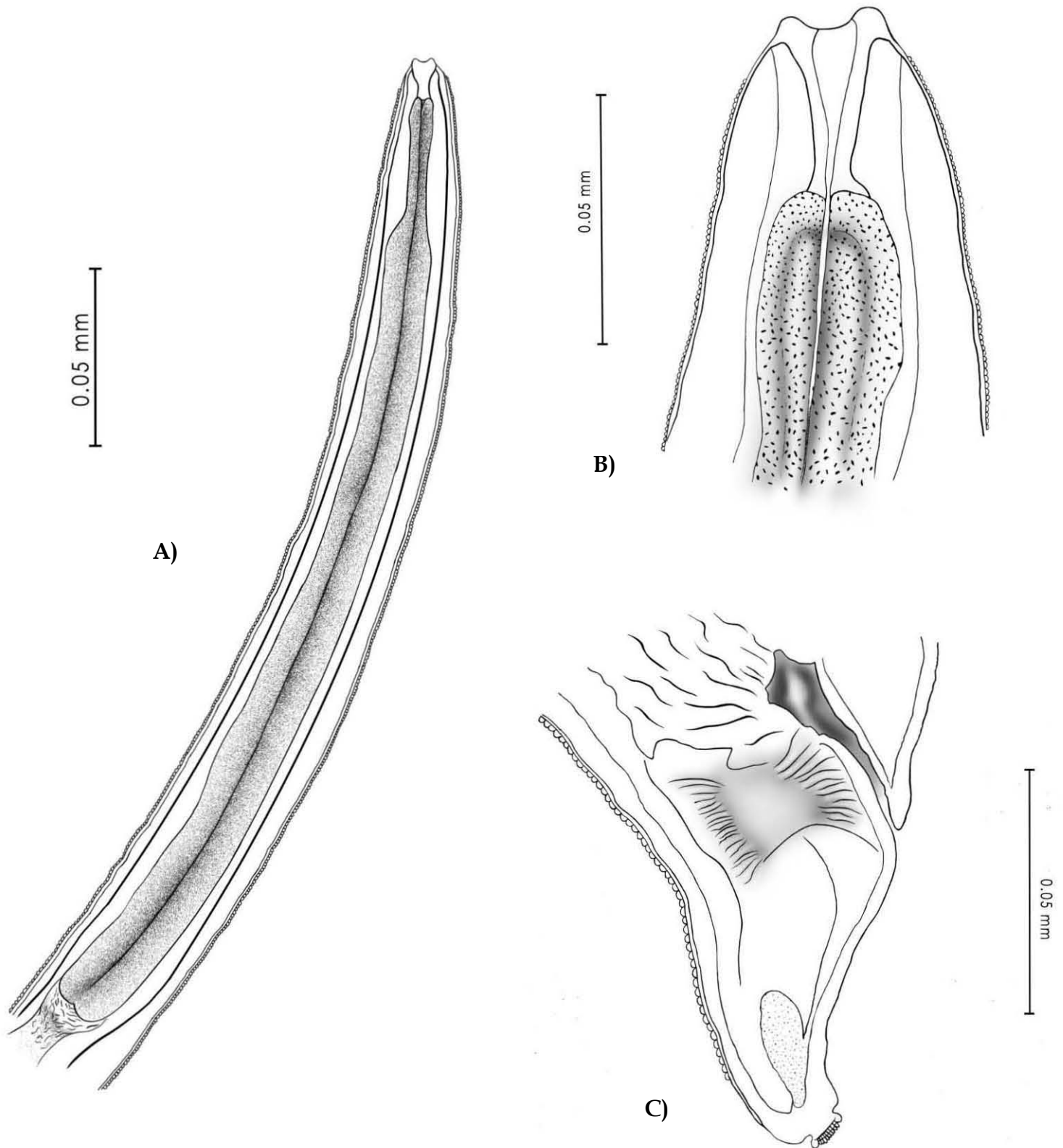


Figura 16. *Physocephalus* sp. A) Región anterior. B) Región apical, con proyecciones cefálicas. C) Región caudal, con papilas arrosetadas en la punta de la cola.

Orden Rhabditida Chitwood, 1933

Familia Rhabdiasidae Railliet, 1915

Género *Rhabdias* Stiles & Hassall, 1905.

Rhabdias pseudosphaerocephala Kuzmin, Tkach & Brooks, 2007

Descripción basada en 8 ejemplares adultos hermafroditas. Longitud máxima 8.1-11.0 mm y 0.35-0.53 mm de ancho a nivel de la vulva. Región cefálica redondeada, extremo caudal afilado. Cutícula inflada, especialmente en la zona apical, formando pliegues transversales a lo largo del cuerpo. Apertura oral redonda, rodeada por 4 labios submedios colgando en los bordes de la boca. Dos pseudolabios laterales, pequeños a comparación de los labios. Cada labio con una pequeña papila en la punta, ausente en pseudolabios. Anfidios salientes, pequeños, lanceolados, situados sobre cada pseudolabio. Cápsula bucal en forma de embudo, con paredes gruesas, 10-17 μm de profundidad y 28-47 μm de ancho. Esófago en forma de estaca, de 371-414 μm largo; extremo anterior 30-72 μm de ancho; región muscular anterior con una ligera dilatación, de 36-81 μm ancho; esófago glandular 28-56 μm de ancho y bulbo con 54-75 μm de ancho. Anillo nervioso posterior a la dilatación del esófago muscular, envolviendo parte del esófago glandular, a 136-197 μm del extremo anterior. Poro excretor posterior al anillo nervioso, a 140-204 μm del extremo anterior. Región anterior del intestino ancha, de paredes gruesas. Contenido del intestino de color café oscuro a más oscuro en la zona posterior. Cloaca derecha, con cutícula gruesa. Sistema genital anfidelfico. Dos ovarios, situados en ambos extremos del cuerpo, detrás del intestino. Vulva transversal, casi ecuatorial, a 4.1-5.2 mm del extremo anterior. Vagina no observada. Útero grávido, ocupando casi todo el cuerpo, desde la altura del primer ovario hasta el ovario posterior. Huevos con larvas desarrolladas, de 8-11 μm largo por 4-5 μm de ancho. Cola pequeña, cónica, de 0.26-0.54 mm, la punta con la cutícula inflada.

Comentarios taxonómicos

Los nematodos del género *Rhabdias* Stiles & Hassall, 1905, se encuentran en todas las regiones biogeográficas del mundo y se han descrito 70 especies nominales (Kuzmin *et al.*, 2015); son parásitas típicas de los pulmones de diversas especies de anfibios y reptiles, lo que permite una asignación específica del género, no obstante, el alto grado de similitud morfológica entre las especies y el conocimiento limitado acerca de su distribución y preferencia hospedatoria, hace complicada su determinación (Kuzmin *et al.*, 2003). Actualmente se cuenta con caracteres morfológicos de importancia taxonómica como: el número de labios o pseudolabios, el tamaño del cuerpo, dimensiones de la cápsula bucal, longitud del esófago, la dilatación de la zona muscular del esófago, posición de la vulva, la longitud de la cola o el tamaño de los huevos (Burse *et al.* 2003; Kuzmin *et al.* 2007).

En México se han registrado 11 especies de acuerdo con Martínez-Salazar (2008): *Rhabdias americanus* Baker, 1978; *Rhabdias elegans* Gutiérrez, 1945; *Rhabdias fuelleborni* Travassos, 1926; *Rhabdias* cf. *fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924; *Rhabdias lamothei* Martínez-Salazar & León-Règagnon, 2006; *Rhabdias leonae* Martínez-Salazar, 2006; *Rhabdias manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008; *Rhabdias ranae* Walton, 1929; *Rhabdias savagei* Brusey & Goldberg, 2005; *Rhabdias tobagonesis* Moravec & Kaiser, 1995; *Rhabdias kuzmini* Martínez-Salazar & León-Regagnon, 2007 y *Rhabdias pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach & Brooks, 2007. El material proveniente de Oaxaca presentó una configuración de 4 labios submedios o “protuberancias” y 2 pseudolabios laterales, carácter que lo asigna al grupo de especies que poseen dicha estructuración (ver Baker, 1978a; Martínez-Salazar & León-Règagnon, 2007): *Rhabdias ranae*, *R. kongmonthaensis*, *R. Bakeri*, *R. americanus*, *R. africanus*, *R. kuzmini*, *R. manantlanensis* y *R. pseudosphaerocephala* (previamente considerada *R. sphaerocephala* de *Rhinella marina* en México, Centro y Sur América; ver Kuzmin *et al.*, 2007); todas ellas son parásitas típicas de anuros.

Nuestro material presenta una vulva situada a nivel ecuatorial, mientras que en *Rhabdias ranae*, *R. kongmonthaensis* y *R. bakeri* se encuentra post-ecuatorialmente; adicionalmente *R. ranae* es de menor longitud y sin cutícula inflada a diferencia del material que estudiamos; *R. kongmonthaensis* posee un esófago más largo (571 vs. 414 μm) y los hospederos que parasita son de la familia Racophoridae (Kuzmin *et al.*, 2003). mientras que nuestros ejemplares fueron encontrados en un miembro de la familia Bufonidae; por otro lado, *R. bakeri* tiene un esófago más largo y la cutícula es menos prominente (Kuzmin *et al.*, 2003).

Respecto a *Rhabdias americanus*, las diferencias radican en: poseer un esófago con longitud mayor que el presentado por el material de Oaxaca (870 vs. 414 μm , respectivamente) y poseer una dilatación marcada del *corpus* (Kuzmin *et al.*, 2003), carácter no visto en nuestros ejemplares; por su parte, *R. africanus* tiene una longitud mayor (19.80 vs. 11.0 mm) y también un esófago más grande (710 vs. 414 μm), su vulva se encuentra en posición pre ecuatorial mientras que en nuestros ejemplares la encontramos ecuatorialmente; otra diferencia importante es la distribución geográfica, pues *R. africanus* pertenece al reino Etiópico (Kuzmin *et al.*, 2005), contra la región Neotropical donde nuestro material fue colectado. En el caso de *R. kuzmini* sus dimensiones corporales mayores a las de los ejemplares mexicanos (19.19 vs. 11 mm) y posee una cápsula bucal en forma cilíndrica (Martínez-Salazar & León-Règagnon, 2007) (vs. forma de embudo). La especie *R. manantlanensis* difiere de nuestro ejemplar por tener un esófago más grande (387-515 vs. 371-414 μm) y por su preferencia hospedatoria, ya que parasita miembros de la familia Brachycephalidae (Martínez-Salazar, 2008).

Finalmente, las características y medidas presentadas para *R. pseudosphaerocephala* por Kuzmin *et al.* (2007) se asemejan a las observadas en el material que estudiamos, principalmente por la forma de embudo de la cápsula bucal, con paredes gruesas y una forma esférica de las mismas, y las dimensiones del cuerpo, esófago y la cola, en

comparación con las demás especies del grupo con una estructura oral de 4 labios y 2 pseudolabios laterales (ver Fig. 17 y 18).

De acuerdo con Bursey *et al.* (2003) de las 15 especies neotropicales registradas, seis son consideradas típicas de sapos: *Rhabdias alabialis* Kuzmin, Tkach & Brooks, 2007, *Rhabdias androgyna* Kloss, 1971, *R. elegans*, *R. fuelleborni*, *R. hermaphrodita* Kloss, 1971 y *R. pseudosphaerocephala*. La configuración de 4 labios y 2 pseudolabios en nuestros ejemplares los diferencian de *R. alabialis* (sin labios), *R. elegans* (sin labios) y *R. fuelleborni* (6 labios); *R. androgyna* exhibe una cutícula muy inflada, especialmente en la región cefálica donde forma capas redondeadas, además muestra un esófago de mayor longitud con *corpus* dilatado (Kuzmin *et al.*, 2015). Finalmente, *R. hermaphrodita* exhibe una vulva posicionada post ecuatorialmente (vs. ecuatorial) y un esófago de mayor longitud (653 vs. 414 μm) (Martínez-Salazar & León-Règagnon, 2007).

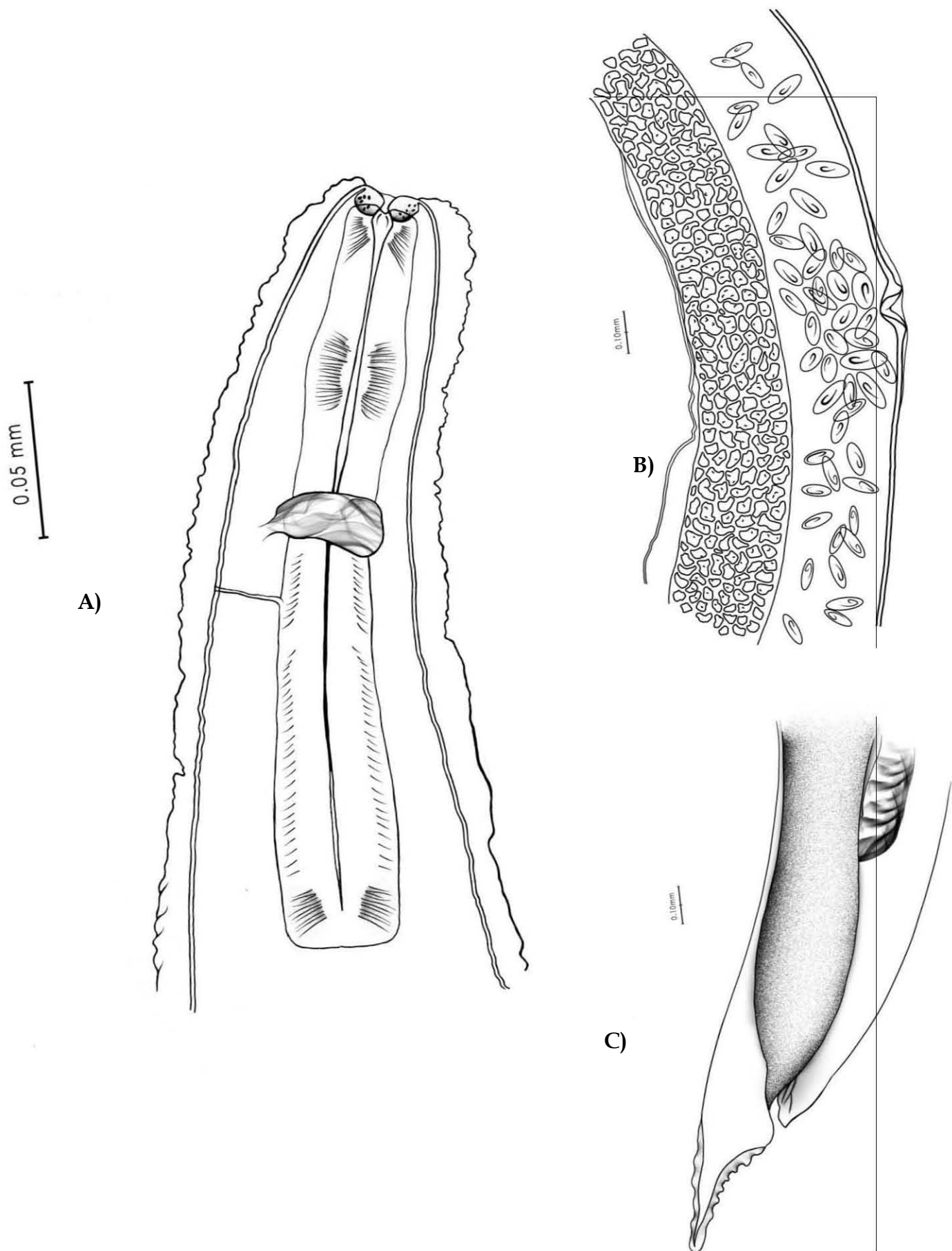


Figura 17. *Rhabdias pseudosphaerocephala*. A) Región apical. B) Vagina y útero con huevos. C) Región caudal.

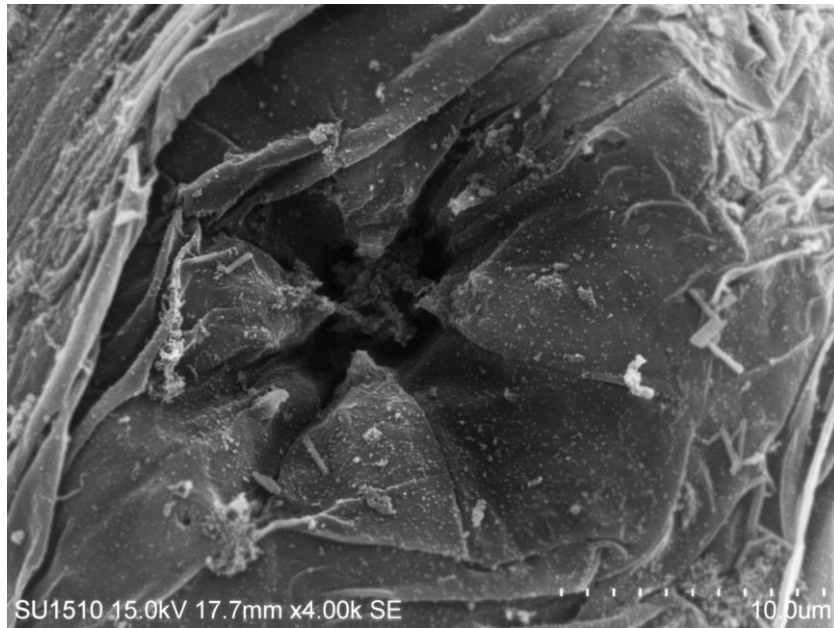


Figura 18. *Rhabdias pseudosphaerocephala*. Fotografía de microscopía de barrido. Apertura oral mostrando la configuración de labios.

Caracterización de las Infecciones

La muestra total de helmintos colectados fue de 3,783 individuos, destacando los nematodos por su abundancia (99.5%), mientras que los trematodos, cestodos y acantocéfalos, aportaron únicamente el 0.4%, 0.02% y 0.02% de los individuos, respectivamente.

La especie con mayor prevalencia fue *Physocephalus* sp. infectando a 19 de los 30 hospederos, erigiéndose como el helminto con mayor prevalencia en la población estudiada. A continuación se encuentra *Aplectana* sp. que parasitó a 17 hospederos, aún cuando muestra una abundancia e intensidad promedio más altas en comparación con los valores registrados por la primera especie (Tabla 8); por su parte, *Cosmocercinae* gen. sp. se registró en 12 sapos, pero sus menores abundancia e intensidad contrastan con las alcanzadas por las especies dominantes; *Rhabdias pseudosphaerocephala* se registró con una prevalencia moderada (siete hospederos), aunque con abundancia e intensidad bajas; las especies menos frecuentes y con los niveles más bajos de abundancia e intensidad promedio son *Clinostomum marginatum*, *Nematotaeniidae* gen. sp. y *Acanthocephala* gen. sp., cada una representada por un solo individuo; los helmintos restantes registran prevalencias que no superan el 6.6%, así como abundancias bajas e intensidades igualmente reducidas (Tabla 8).

Tabla 8. Parámetros poblacionales de las infecciones registradas en *Incillius marmoreus* (n= 30).
% = Prevalencia; Ab= Abundancia promedio; IM= Intensidad promedio

	n	%	Ab	IM
Trematoda				
<i>Choledocystus hepaticus</i>	3	6.6	0.1 ± 0.013	1.5 ± 0.20
<i>Clinostomum marginatum</i>	1	3.3	0.03 ± 0.006	1 ± 0.18
<i>Gorgoderina attenuata</i>	8	3.3	0.26 ± 0.048	8 ± 1.46
<i>Mesocoelium americanum</i>	4	3.3	0.13 ± 0.024	4 ± 0.73
Cestoda				
<i>Nematotaeniidae</i> gen. sp.	1	3.3	0.03 ± 0.006	1 ± 0.18
Acanthocephala				
<i>Acanthocephala</i> gen. sp.	1	3.3	0.03 ± 0.006	1 ± 0.18
Nematoda				
<i>Aplectana</i> sp.	1,944	56.6	64.8 ± 6.044	114.3 ± 10.66
<i>Cosmocercinae</i> gen. sp.	155	40	5.16 ± 0.284	12.9 ± 0.71
<i>Oswaldocruzia lescurei</i>	2	3.3	0.06 ± 0.012	2 ± 0.36
<i>Oswaldocruzia</i> cf. <i>subauricularis</i>	2	3.3	0.06 ± 0.012	2 ± 0.36
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	3	3.3	0.1 ± 0.018	3 ± 0.54
<i>Physocephalus</i> sp.	1,647	63.3	54.9 ± 4.282	86.68 ± 6.76
<i>Rhabdias pseudosphaerocephala</i>	12	23.3	0.4 ± 0.027	1.7 ± 0.11

Curva de acumulación y rarefacción (Mao Tau) y estimador de riqueza no paramétrico Bootstrap.

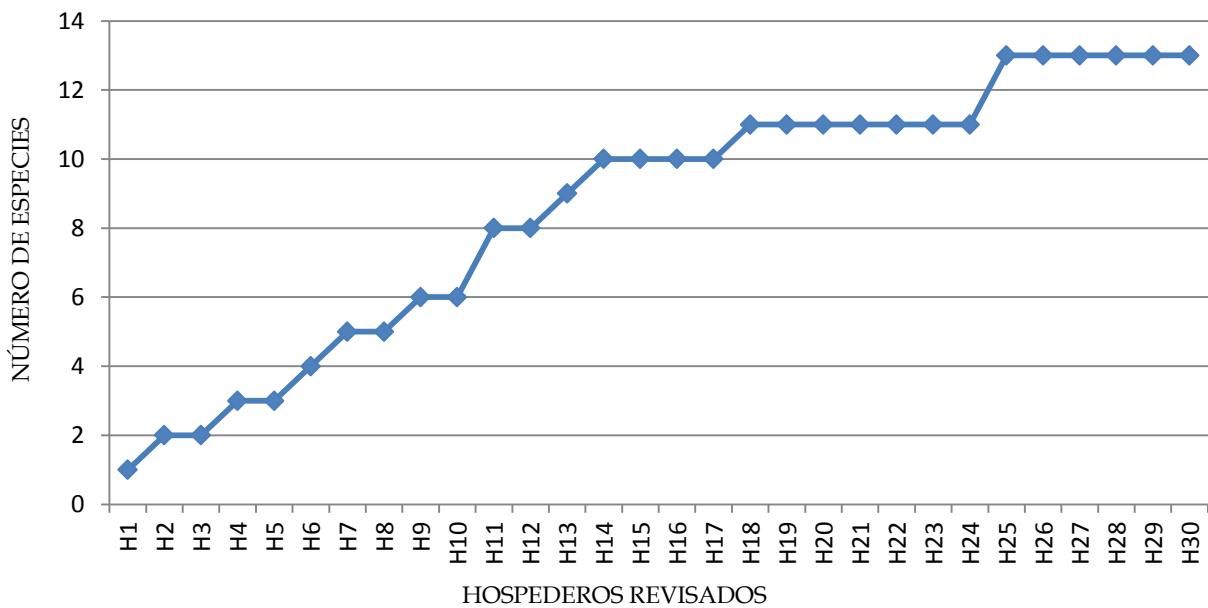


Figura 19. Curva de acumulación de especies parásitas de *Incillius marmoreus*.

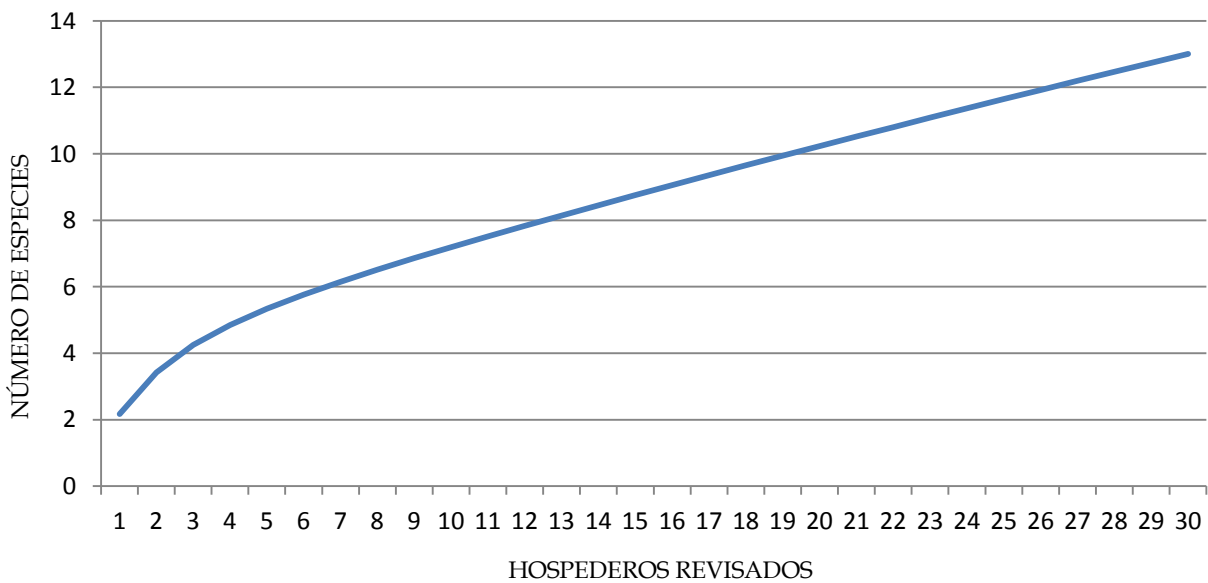


Figura 20. Curva de rarefacción (Mao Tau) para la helmintofauna de *Incillius marmoreus*

La curva de acumulación de especies (Fig. 19) muestra un crecimiento acelerado debido a la aparición de especies que influyen de manera relevante en la estructuración de la comunidad; no obstante, al igual que en la curva de rarefacción (Mao Tau), no se observa una tendencia clara a la asíntota (Fig. 20). El valor obtenido por el estimado de riqueza no paramétrico Bootstrap (16.01) indica que faltan tres especies por encontrar; sin embargo, el muestreo logró captar un 85% de la riqueza; la presencia esporádica de especies con prevalencias bajas sugieren la naturaleza accidental de la relación que establecen con *I. marmoreus*, resultando en infecciones muy aisladas.

Descripción del Componente de Comunidad e Infracomunidades de helmintos

El análisis de las comunidades de helmintos en *Incillius marmoreus* se realizó a dos niveles: infracomunidad y componente de comunidad (Tablas 9 y 10).

Tabla 9. Atributos de las infracomunidades de helmintos de *Incillius marmoreus* en Cerro de Tepezcuintle, Tuxtepec, Oax., Méx.

Riqueza \bar{X}	2.1 ± 0.79
Abundancia \bar{X}	126.1 ± 224.73
Diversidad de Brillouin \bar{X}	0.506 ± 0.389
Equidad de Brillouin \bar{X}	0.467 ± 0.347
Especie dominante	<i>Physocephalus sp.</i>
Porcentaje de infracomunidades dominadas	40%
Índice de Berger-Parker (sp. dominante) \bar{X}	0.819 ± 0.165
% de infracomunidades con 0-1 sp. de helminto	20%

Tabla 10. Atributos del componente de comunidad de helmintos de *Incillius marmoreus* en Cerro de Tepezcuintle, Tuxtepec, Oax., Méx.

Riqueza	13
Abundancia	3783
Diversidad de Brillouin	1.289
Equidad	0.169
Dominancia	0.51
Especie dominante	<i>Aplectana sp.</i>

De acuerdo con los valores de los atributos obtenidos en los análisis realizados, las infracomunidades estudiadas se definen con una riqueza baja y abundancia moderada; la dominancia de *Physocephalus sp.* en 12 de las infracomunidades, resulta en un índice de Berger-Parker alto y por ende, se registran niveles de equidad y diversidad bajos. Algo similar ocurre a nivel de componente de comunidad, donde a pesar de la elevada riqueza y abundancia, la equidad y diversidad son bajas, producto de la alta dominancia ejercida por *Physocephalus sp.*

Análisis de PERMANOVA

La influencia del sexo de los hospederos sobre la abundancia de las especies de helmintos registradas en la muestra fue evaluada con un análisis de PERMANOVA; el resultado señala que no existen diferencias significativas entre las abundancias de las especies respecto al sexo de los hospederos ($p=0.350$). Adicionalmente, a este resultado se le aplicó un análisis de coordenadas principales (PCO) y el gráfico demostró que no existe un patrón en las distribuciones de las abundancias con relación al sexo del hospedero.

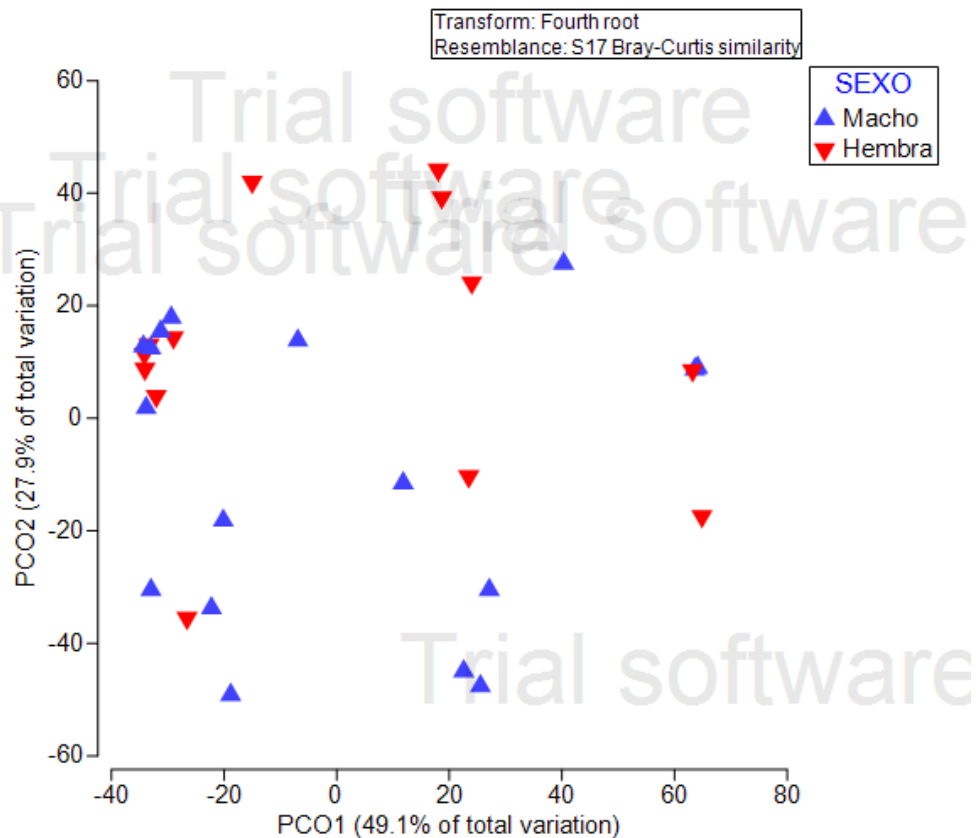


Figura 21. Gráfico de PCO con una correlación de Pearson de 0.5.

DISCUSIÓN

Registro Helminológico

El presente trabajo constituye el primer estudio sobre las comunidades de helmintos de *Incillius marmoreus* en el estado de Oaxaca; el área de estudio: el Cerro del Tepezcuintle, representa una nueva localidad para las especies de helmintos colectadas; de acuerdo con el registro helminológico, el nematodo *Oswaldocruzia lescurei* se incluye por primera vez en el listado de nematodos distribuidos en México; *Clinostomum marginatum*, *Choledocystus hepaticus*, *Mesocoelium americanum*, *Gorgoderina attenuata*, *Rhadias pseudosphaerocephala*, *Cosmocercinae* gen. sp., *Nematotaeniidae* gen. sp., *Oswaldocruzia* sp., *Oswaldocruzia lescurei*, *Oswaldocruzia* cf. *subauricularis*, *Aplectana* sp. y *Acanthocephala* gen. sp. representan nuevos registros para este bufónido; de los 13 taxa registrados, 12 son nuevos registros para esta localidad, con excepción de *Choledocystus hepaticus*; las especies de helmintos encontrados son parásitos típicos de anfibios con excepción de *Physocephalus* sp. (mamíferos), *Clinostomum marginatum* (aves) y *Acanthocephala* gen. sp. (mamíferos, aves ó reptiles); nuestros resultados contrastan con los obtenidos por Galicia-Guerrero *et al.* (2000), quienes que reportan la presencia de *Aplectana incerta*, *Rhadias fueleborni*, *Physocephalus* sp. y *Centrorhynchus* sp. en *I. marmoreus*, proveniente del estado de Jalisco.

Caracterización de las Infecciones

Los nematodos conforman el grupo principal de la helmintofauna de *Incillius marmoreus*, con siete representantes, de los cuales: *Aplectana* sp., *Cosmocercinae* gen. sp., *Physocephalus* sp. y *Rhadias pseudosphaerocephala* registraron las prevalencias más altas entre las 13 especies de helmintos; la dominancia de los nematodos es una característica particular de las helmintofaunas en bufónidos y otros anfibios (Aho, 1990; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Paredes-Calderón *et al.*, 2004; Santos & Amato, 2010; Ibrahim, 2008; Santos *et al.*, 2013); usualmente, estas altas prevalencias se asocian al hábito terrestre del hospedero, al estar expuestos constantemente a la penetración de nematodos con ciclos de vida directos que se encuentran en el suelo, como en el caso de *Rhadias pseudosphaerocephala* (Pinhão *et al.*, 2009); no obstante, *Aplectana* sp. también puede infectar al hospedero por vía ingestión (Anderson, 2000).

Las larvas de *Physocephalus* sp. registraron la prevalencia más alta en la muestra de hospederos; su abundancia e intensidad promedio contrastan con las presentadas por los otros nematodos; esta larva es transmitida a través de la ingestión de hospederos intermediarios (coleopteros), y en este caso, los escarabajos forman parte esencial en la dieta de "sapo del monte" (Suazo-Ortuño *et al.*, 2007), lo que facilita su propagación en muchos hospederos; cabe resaltar, que este nematodo no es parásito típico de anfibios; su hospedero definitivo es un mamífero (p.ej. cerdos, caballos o conejos); las larvas infectivas de las especies del género *Physocephalus* (p.ej. *P. sexalatus*) se encuentran comúnmente en el mesenterio y tubo digestivo de anfibios (Cram 1930; Krahwinkel & McCue, 1967); por esta razón, el sapo es considerado como hospedero accidental o paraténico. Las larvas de *Physocephalus* sp. han sido documentadas en este bufónido

(Galicia-Guerrero *et al.*, 2000) y en otros anfibios de México (Goldberg & Burse, 2002; Goldberg *et al.*, 2002); el registro de esta larva indica la presencia de los hospederos definitivos en la localidad y por ende, la perturbación por las actividades ganaderas en la zona.

De modo similar, *Aplectana* sp. es la segunda especie más prevalente, con una abundancia e intensidad promedio incluso mayores que *Physocephalus* sp.; las especies de *Aplectana* poseen estrategias de transmisión particulares, ya que pueden infectar al hospedero por vía oral o por penetración cutánea (Anderson, 2000). Durante la fase de renacuajo, los hospederos se alimentan accidentalmente de las larvas presentes en el sedimento del cuerpo acuático, los gusanos adquiridos persisten aún cuando el renacuajo se ha desarrollado en adulto; sucesivamente, los sapos adultos pueden infectarse al alimentarse de renacuajos infectados. Por último, las larvas encontradas en el suelo pueden ingresar a los sapos adultos por penetración cutánea (Anderson, 2000); en suma, la transmisión pasiva y activa de las especies de *Aplectana* favorecen la colonización exitosa en los hospederos, esto se refleja en sus atributos poblacionales, especialmente en su abundancia e intensidad, favoreciendo su dominancia en las poblaciones de bufónidos (Gilliland & Muzzall, 1999; González & Hamann, 2008).

Para el caso de Cosmocercinae gen. sp., los valores de sus atributos fueron inferiores a los presentados por las dos primeras especies; de acuerdo con estudios ontogenéticos de algunas especies comprendidas en la familia Cosmocercidae (Anderson, 2000), éstas poseen un ciclo monoxeno; las larvas de vida libre ingresan a los hospederos por penetración cutánea generalmente (p.ej. *Cosmocerca commutata*, *Cosmocercoides variabilis*), con excepción de las especies de *Aplectana*, que infectan al hospedero por la ingestión de larvas en medios acuáticos (p.ej. *Aplectana courdurieri*); la comparación en los niveles de infección de *Aplectana* sp. con los registrados por este nematodo, indica que su estrategia de transmisión al hospedero se encuentra limitada. Se estima que la talla de los hospederos influye en la riqueza y abundancia de helmintos que se transmiten por penetración; aquellos con tallas grandes ofrecen una superficie de contacto mayor para las larvas de nematodos o cercarias, a diferencia de hospederos pequeños (Bell & Burt, 1991; Gregory *et al.*, 1996; Hamman *et al.*, 2010); adicionalmente, proveen un mayor aporte nutricional y más nichos para ocupar (Poulin & Morand, 2004); ejemplares machos en la muestra colectada pudo haber disminuido la población de este nematodo, sobretodo si estos se encontraban en cantidades considerables. La proporción de nematodos hembras en hospederos poiquiloterms comúnmente excede a la de los machos (Roche & Patrzek, 1966), resultando en infecciones con niveles de intensidad bajos; existen reportes de infrapoblaciones que presentan un índice elevado de hembras, como es el caso de *Omeia papillocauda* (Oxyuroidea) en salamandras (Joy *et al.*, 1993) y *Cosmocercoides variabilis* (Cosmocercidae) en *Bufo americanus* (Joy & Bunten, 1997); actualmente, se desconoce el tipo de agentes y la función que desempeñan sobre este comportamiento; no obstante, se piensa que estas variaciones son el resultado de dinámicas estacionales (González & Hamann, 2009), aludiendo a la longevidad elevada de las hembras (Adamson, 1981; Poulin, 1997a).

Rhabdias pseudosphaerocephala posee un ciclo de vida directo; los adultos encontrados en los pulmones son hermafroditas protándricos (Baker, 1979), los huevos que producen dan lugar a dos tipos de larvas: homogónicas (muda y transformación en larvas rhabditiformes de tercer estadio para infectar a los anfibios por penetración cutánea) ó heterogónicas (transformación en adultos dioicos con reproducción sexual que producen larvas filariformes infectivas, las cuales ingresan al hospedero por penetración) (Anderson, 2000); dicho ésto, el potencial reproductivo del parásito incrementa, y junto con los hábitos terrestres del hospedero, se esperaría una incidencia mayor; sin embargo, los niveles de prevalencia, abundancia e intensidad registrados indican lo contrario. Similar a lo discutido en el caso de *Cosmocercinae* gen. sp., los nematodos que ingresan cutáneamente se han visto condicionados por las tallas de los hospederos; un área de contacto mayor ofrecida por hospederos grandes, facilita esta estrategia de transmisión (Hamman *et al.*, 2010). Un estudio en *Rhinella icterica* de Brazil, determinó la influencia de la longitud y la masa corporal en la abundancia de *Rhabdias fuelleborni* al mostrar abundancias mayores en los hospederos con tallas mayores (Santos *et al.*, 2013); con base en este hecho, los niveles de infección reducidos que presenta *R. pseudosphaerocephala* podrían deberse a que su ingreso a *Incillius marmoreus* se ve limitado por su tamaño pequeño (57-76 mm), ya que provee una superficie menor para la penetración de larvas infectivas, a diferencia de los hospederos de tallas mayores, como *R. icterica* (100-190 mm).

Las especies de *Oswaldocruzia* registraron las prevalencias y abundancias mas bajas entre los nematodos presentes en la comunidad, al colectarse en un solo hospedero y con un máximo de dos ejemplares; por ello son consideradas como especies accidentales. Los nematodos del género *Oswaldocruzia* son parásitos típicos de anfibios y reptiles, su distribución es cosmopolita; muchos aspectos en la biología de varias especies de este género son desconocidos (Baker, 1977); generalmente, poseen un ciclo monoxeno, la larva infectiva penetra através de la dermis del hospedero (Ben-Slimane *et al.*, 1996a; Anderson 2000), lo que asegura una incidencia alta en sus hospederos definitivos específicos (Santos & Amato, 2010); alternamente, se ha comprobado la transmisión de larvas por ingestión, en el caso de *O. filiformis* (Hendrikx, 1983); sin embargo, de acuerdo con Baker (1978), la disponibilidad de especies como *O. pipiens* en *Lithobates sylvaticus* (Ranidae) y *Bufo americanus* (Bufonidae), está asociada a la variación estacional de la temperatura, pues los niveles de prevalencia e intensidad exhibieron diferencias marcadas a lo largo del año, esto permitió inferir el papel que desempeña este factor en el desarrollo de las larvas infectivas. Los reducidos parámetros ecológicos registrados por *Oswaldocruzia* sp., *O. lescurei* y *O. cf. subauricularis*, podrían explicarse a partir de la influencia de la estacionalidad, aunque el muestreo puntual que efectuamos no nos permite concluir al respecto. Por otro lado, es probable que la distribución de estos nematodos en el área de estudio sea reducida y/o su contacto con los hospederos sea casi nulo, resultando en infecciones esporádicas o aisladas; aún así, su presencia indica la disponibilidad para éste y otros anuros distribuidos en el área de estudio, en los que podría formar una parte esencial de sus comunidades.

Por su parte, los valores poblacionales de la fauna de trematodos, cestodos y acantocéfalos sugieren infecciones aisladas; *Choledocystus hepaticus*, *Mesocoelium americanum* y *Gorgoderina attenuata* exhiben abundancias sumamente reducidas aunque mayores que *Clinostomum marginatum*, *Acanthocephala* gen. sp. y *Nematotaeniidae* gen. sp., con un solo ejemplar cada uno.

En principio, los anuros con hábitos predominantemente terrestres, presentan infecciones por trematodos con prevalencias e intensidades bajas; su ingreso a medios acuáticos durante su etapa reproductiva, los expone a la infección por parásitos con fases de vida acuática, como las cercarias o metacercarias en hospederos intermediarios (Bolek & Coggins, 2003); *Choledocystus hepaticus* posee un ciclo heteroxeno que se desarrolla puramente en medios acuáticos; la cercaria nadadora penetra la dermis de los renacuajos y se transforma en metacercaria; posteriormente el parásito ingresa al hospedero y alcanza su madurez cuando éste se alimenta de la capa epitelial derivada de la metamorfosis, engullendo al parásito con ella (Sullivan & Byrd, 1970); *Mesocoelium americanum* utiliza a un gastropodo terrestre como hospedero intermediario (Prudhoe & Bray, 1982); y en el caso de *Gorgoderina attenuata*, el hospedero se puede infectar por vías distintas: ya sea por la ingestión de la cercaria por el renacuajo o la depredación de odonatos y renacuajos infectados por anfibios adultos (Bolek *et al.*, 2009b); el periodo de reproducción del hospedero ocurre en temporada de lluvias, cuando se forman grandes y pequeños charcos de agua (Ramírez-Bautista, 1994); sucesivamente, su exposición a helmintos con estadios infectivos que dependen de medios acuáticos para su transmisión aumenta; así mismo, el hábito ripario de este bufonido incrementa la probabilidad de alimentarse con invertebrados (hospederos intermediarios) que se desarrollan en medios acuáticos; ahora bien, puede estar sucediendo algo similar a lo observado en *Oswaldocruzia* spp.; la presencia de helmintos adultos en los hospederos se ve afectada por la intervención de factores climáticos (temperaturas cálidas ó precipitaciones altas) en el desarrollo de estadios inmaduros (p.ej. cercarias) y también en el de sus hospederos intermediarios, como los caracoles y los renacuajos (Esch *et al.*, 1990); simultáneamente, el efecto de la estacionalidad en los hábitos de forrajeo y la temporada reproductiva del hospedero definitivo, se han establecido como los factores principales en la regulación de las comunidades parásitas de anfibios (McAlpine, 1997; Bolek & Coggins, 2001; Hamann *et al.*, 2014). Nuevamente, el muestreo puntual que efectuamos no nos permitió hacer seguimiento de las helmintofaunas durante un año; sin embargo, los factores mencionados sugieren la influencia de las condiciones ambientales en la disponibilidad de hospederos intermediarios y etapas infectivas del grupo de parásitos con menores niveles de infección, al igual que sus estrategias de transmisión, resultando en infecciones con parámetros reducidos (Esch *et al.*, 1990; Hamann *et al.*, 2014).

Por último, los parámetros ecológicos de *Clinostomum marginatum*, *Nematotaeniidae* gen. sp. y *Acanthocephala* gen. sp. sugieren igualmente infecciones de tipo accidental, con los valores más bajos entre toda la comunidad de helmintos; *Incillius marmoreus* actúa como hospedero paraténico para *C. marginatum* y *Acanthocephala* gen. sp.; las metacercarias de *Clinostomum* spp. se han documentado ampliamente en muchos

anfibios, comúnmente en especies que viven y se reproducen en ambientes lénticos (McAllister *et al.*, 2010); un caracol actúa como primer hospedero y posteriormente, en forma de cercaria de fase libre, se enquistada en un segundo hospedero (generalmente peces ó anfibios en menor frecuencia); finalmente el ciclo se completa cuando un ave piscívora ó mamífero se alimenta del pez o anfibio infectado (Kanev *et al.*, 2002); por otra parte, el ciclo de vida de varios acantocéfalos alternan el uso de vertebrados como hospederos definitivos (peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos) y de artrópodos (insectos o crustáceos) como hospederos intermediarios; en casos particulares, como en el presente estudio, los anfibios son usados como hospederos de transporte (Bush *et al.*, 2001; Kennedy, 2006); por último, Nematotaeniidae gen. sp. fue colectado en estado adulto, lo que indica que “el sapo del monte” es su hospedero definitivo a diferencia de las dos especies anteriores; resulta importante señalar, que muchos aspectos biológicos en miembros de esta familia de cestodos siguen desconocidos; estudios en *Cylindrotaenia americana* comprueba un ciclo de vida directo y la vía pasiva de transmisión: ya sea cuando el hospedero se alimenta de materia fecal infectada con los proglótidos maduros (Joyeux, 1924) ó por la ingesta de proglótidos por los renacuajos (Stumpf, 1982); los hábitos terrestres y la conducta selectiva y oportunista de forrajeo de *I. marmoreus* (Suazo-Ortuño *et al.*, 2007) limita el potencial de transmisión de estas especies a una gran parte de su población; el resultado se expresa en infecciones aisladas con valores sumamente reducidos.

Resumiendo, la helmintofauna de *Incillius marmoreus* refleja las variaciones en la dieta y el hábitat del hospedero durante sus dos fases de vida (renacuajo y juvenil-adulto); esto, debido a que se hallaron helmintos que sólo infectan a los renacuajos a través de la ingesta de huevos presentes en el sedimento de cuerpos acuáticos o por larvas libre-nadadoras, como Nematotaeniidae gen. sp. y *Choledocystus hepaticus*, respectivamente; mientras que los nematodos, generalmente se encuentran en el suelo e infectan al hospedero por penetración de la piel (*Aplectana* sp., *Oswaldocruzia* sp.); obviamente, todos los hospederos sufren el mismo cambio en su biología, por lo que podría inferirse el tipo de helminto que puede transmitirse a este anuro.

Representatividad de muestreo

El resultado obtenido a partir del estimador de riqueza no paramétrico Bootstrap señaló que faltan tres especies por encontrar; similarmente, la curva de rarefacción Mao Tau refuerza este resultado al presentar una conducta no asintótica; sin embargo, consideramos que nuestro muestreo es representativo al poder registrar un 85% de la riqueza esperada, además de captar a las especies que contribuyen en la organización de la comunidad de helmintos en *Incillius marmoreus*, dado que muestran parámetros ecológico elevados; la riqueza de especies encontradas en los hospederos está influenciada por su disponibilidad y sus capacidades de colonización (Poulin, 1997b); además del tiempo que el hospedero pase en medios acuáticos o terrestres durante su fase larval, su periodo de crecimiento y de reproducción (Aho, 1990); naturalmente, la presencia de especies con prevalencias bajas, como en el caso de Nematotaeniidae gen. sp. y *Oswaldocruzia* spp., aumentan la riqueza registrada en el componente de

comunidad, pero sus parámetros ecológicos reducidos no aportan a la organización de la infracomunidad.

Componente de Comunidad

A este nivel, la afirmación de Aho (1990) respecto a la estructura depauperada de las comunidades de helmintos en anfibios a comparación del resto de los vertebrados, no corresponde a lo observado en este trabajo; la comunidad de helmintos en *Incillius marmoreus* se describe como rica y abundante, similar a la encontrada en otros bufónidos con distribución Neotropical (Luque *et al.*, 2005; Hamann *et al.*, 2014; Santos & Amato, 2010).

Evidentemente, los nematodos dominaron la composición de la comunidad en términos de abundancia y riqueza de especies, al igual que en otros sapos (Aho, 1990; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Bolek & Coggins, 2003; Iannacone, 2003; Luque *et al.*, 2005; Lux-Hoppe *et al.*, 2008; Ibrahim, 2008); como ya se mencionó, este patrón es resultado del hábito terrestre de algunos anuros, el cual facilita el ingreso de helmintos con ciclos de vida directos, como los nematodos (Santos & Amato, 2010); sin embargo, la nematofauna de *Incillius marmoreus* no cumple este supuesto por completo, ya que dos de los nematodos encontrados infectan al hospedero por ingestión, y además, registraron los valores más altos de prevalencia, abundancia e intensidad, a diferencia de las especies que sí ingresan por penetración (*Rhabdias pseudosphaerocephala* y *Oswaldocruzia* ssp.); Aho (1990) citó que el desarrollo de las comunidades de helmintos en anfibios no responden directamente a las interacciones del hospedero dentro de las cadenas tróficas; nuestros resultados contradicen este supuesto, ya que 7 de los 13 parásitos encontrados en *I. marmoreus* son adquiridos vía ingestión, estableciendo a la alimentación como la fuerza estructuradora de la riqueza del componente de comunidad; en contraste, la penetración cutánea de larvas infectivas de nematodos parece verse limitada por el tamaño pequeño del hospedero, a comparación de sapos con tallas grandes (Bell & Burt, 1991; Gregory *et al.*, 1996; Hamman *et al.*, 2010; Santos *et al.*, 2013). No obstante, la ingestión también fue determinante en términos de abundancia, ya que las especies que aportaron el mayor número de individuos fueron reclutadas por esta vía –*Physocephalus* sp. y *Aplectana* sp. – aún cuando esta última también ingresa por penetración a los sapos (Anderson, 2000).

Coincidiendo con la predicción de Aho (1990) respecto a la dominancia de especies generalistas en las comunidades de anfibios, el componente de comunidad estuvo dominado por las larvas de *Physocephalus* sp.; la larva de *Acanthocephala* gen. sp. y la metacercaria de *Clinostomum marginatum* son igualmente parásitos de otros vertebrados, pero se encontraron con muy bajos niveles de infección; la conducta oportunista de forrajeo de los sapos, aumenta su probabilidad de infección por helmintos generalistas al poder alimentarse de una amplia variedad de invertebrados (larvas de odonatos, caracoles, hormigas) (Aho, 1990; Santos & Amato, 2010); alternamente, la selectividad en el alimento garantiza un reclutamiento continuo de ciertas especies parásitas que usan a invertebrados como hospederos intermediarios, contribuyendo a un aumento en las abundancias del helminto en cuestión (Santos &

Amato, 2010); los parámetros ecológicos elevados de *Physocephalus* sp. comprueban la naturaleza de predador activo del hospedero, al alimentarse de coleopteros continuamente (Suazo-Ortuño *et al.*, 2007)

Aho (1990) citó que las comunidades parásitas en hospederos con distribución Neartica son menos ricas y abundantes que aquellas presentes en regiones Neotropicales; efectivamente, el componente de comunidad estudiado en el “sapo del monte” del estado de Oaxaca, es más rico y abundante que el de algunos bufónidos Nearticos (McAllister *et al.*, 1989; Goldberg *et al.*, 1995; Bolek & Coggins, 2003); los cambios bruscos de estacionalidad en la región Neartica, afectan la conducta de forrajeo y el desplazamiento de los anfibios, debido a su condición ectotérmica, limitando el reclutamiento de helmintos (Aho, 1990; Bolek & Coggins, 2001); no obstante, los resultados del presente estudio difieren de los obtenidos por Galicia-Guerrero *et al.* (2000) en *Incillius marmoreus* del estado de Jalisco; esta especie se encuentra distribuida en la región Neotropical de México y la comunidad estudiada en la localidad de Chamela es depauperada, semejante a las halladas en sapos de regiones Nearticas. La naturaleza efímera o permanente de cuerpos acuáticos, sus tamaños y profundidades, la composición de flora y fauna del área de estudio, así como propiedades específicas de los microhábitats son algunos de los factores responsables de lo observado (Aho, 1990; Hamann *et al.*, 2006; Yoder & Coggins, 2007); el impacto antropomórfico es un factor que ciertamente actúa sobre las condiciones en las que los hospederos se desarrollan; al mismo tiempo, interviene tanto positiva como negativamente, en las capacidades y estrategias de transmisión de sus parásitos, y por tanto, en el arreglo de sus comunidades (Hamann *et al.*, 2006; McKenzie, 2007; King *et al.*, 2008; Marcogliese *et al.*, 2009). Las diferencias entre las abundancias de *Physocephalus* sp. en ambas localidades estudiadas para *I. marmoreus* se deben probablemente a las actividades ganaderas y agrícolas realizadas en la localidad del Cerro del Tepezcuinlte; su capacidad de transmisión y sus parámetros ecológicos incrementan por la disponibilidad de sus hospederos definitivos, que son generalmente animales domésticos (caballos, cerdos o conejos) (Krahwinkel & McCue, 1967), usados comúnmente en dichas actividades; al contrario, la localidad Chamela es una área natural protegida (Noguera *et al.*, 2002); las variaciones en los niveles de infección podrían estar indicando la estabilidad de este sistema, ya que los helmintos se han considerado como excelentes bioindicadores de dicha estabilidad (Monks *et al.*, 2003; Pulido-Flores & Monks, 2008).

El componente de comunidad descrito en *I. marmoreus* del estado de Oaxaca, lo sitúa entre los más ricos y abundantes en bufónidos estudiados en el continente Americano, especialmente en América del Sur, como *Rhinella icterica* (15 sp.) (Luque *et al.*, 2005) ó *R. fernandezae* (13 sp.) (Santos & Amato, 2010); cabe resaltar, que menos del 20% de las especies conocidas de anfibios distribuidos en México han sido estudiadas bajo un enfoque helmintológico (Paredes-León *et al.*, 2008); nuestros resultados sugieren que existen factores específicos de cada familia de anfibios que intervienen en la estructuración de las comunidades; una vez estudiada desde este punto de vista una muestra representativa de la gran riqueza de anfibios en México, se podrán esclarecer

estas cuestiones, tomando en cuenta que México ocupa el segundo lugar en diversidad de anfibios a nivel mundial (Flores-Villela & Canseco-Márquez, 2004).

Infracomunidades

Al contrario de lo observado en el componente de comunidad, las infracomunidades exhiben propiedades que corresponden al perfil descrito por Aho (1990) y otros autores (Bolek & Coggins, 2003; Yoder & Coggins 2007; Ibrahim, 2008) para las comunidades para este nivel de estudio, i.e., son depauperadas, de carácter aislacionista y muy variables en composición y abundancia; Aho (1990) y Barton (1999) sugirieron los factores responsables de este perfil: la dieta oportunista generalizada, el sistema digestivo simple, la condición ectotérmica del hospedero que determina sus hábitos alimenticios (forrajeo), reduciendo el consumo de hospederos intermediarios potenciales al requerir demandas energéticas bajas y la vagilidad reducida del hospedero, que puede restringir su exposición a diversos parásitos presentes en el área; conjuntamente, estos agentes podrían explicar la estructura en las infracomunidades del “sapo del monte” del estado de Oaxaca.

La naturaleza de las infracomunidades de *Incillius marmoreus* corresponde a la documentada en los pocos trabajos existentes sobre infracomunidades parasitas en bufónidos (Luque *et al.*, 2005; Ibrahim, 2008; Hamann *et al.*, 2014); la riqueza promedio (2.1) se asemeja a la documentada en *Amieophrynus regularis* (2.13) por Ibrahim (2008); la abundancia promedio (126.1 individuos) es comparable a la de *Bufo ictericus* (176.5 individuos) (Luque *et al.*, 2005); en términos de la diversidad, la helmintofauna de *I. marmoreus* registró un valor mayor (0.50) a la presentada en otros bufónidos (ver Tabla 2); incluso es mayor a la de otros anfibios de México, como *Ambystoma dumerilii* y *Leptodactylus melanonotus*, con valores de 0.15 y 0.21 respectivamente, y comparable a la registrada en *Ambystoma lermaensis*, con un valor de 0.64 y a *Rana dunni*, con 0.53 (ver Tabla 1); no obstante, la dominancia ejercida por especies generalistas, como *Physocephalus* sp., contribuye a una reducción en los valores de equidad y diversidad, como en algunos anfibios (García-Altamirano *et al.*, 1993; Mata-López *et al.*, 2002); las diferencias entre los atributos que describen las infracomunidades, radican principalmente en la disponibilidad local de especies parásitas y la aglomeración de hospederos (Luque *et al.*, 2005); además de las particularidades de los sitios de colecta, la variedad y disponibilidad de alimento, así como las características biológicas particulares de cada especie de anuro (p. ej., inmunidad, hábitos, etc.) y el éxito en las estrategias de transmisión de sus parásitos.

El presente estudio definió que no existe influencia del sexo del hospedero en la distribución de las abundancias de las especies presentes en la comunidad, esto con base en los resultados obtenidos en el PERMANOVA ($p=0.350$). Adicionalmente, de

acuerdo con el gráfico de PCO (Fig. 14), ninguna especie define el comportamiento de las infracomunidades al presentar un patrón disperso de los datos; en otras palabras, las variaciones observadas en la composición de las infracomunidades son producto de sucesos azarosos (p.ej. encuentro depredador y presa), más que por razones de origen biológico; entre los distintos aspectos de las relaciones hospedero/parásito, el sexo es considerado como un factor que media la estructura de las comunidades de helmintos parásitos (Santos, *et al.* 2013); no obstante, se ha probado en anuros distribuidos en América del Sur que no existe dicha influencia (Bomquiani-Freitas *et al.*, 2001; Luque *et al.*, 2005; Lux Hoppe *et al.*, 2008; Santos & Amato, 2010).

CONCLUSIONES

- Este trabajo constituye el primero en analizar la helmintofauna del “sapo del monte” *Incillius marmoreus* a nivel de infracomunidad y componente de comunidad.
- La hipótesis propuesta se aprueba, ya que las infracomunidades presentan atributos similares a los descritos en sapos de distribución Neotropical, con diversidad mayor que la de anuros distribuidos en la Región Neártica.
- El Cerro del Tepezcuintle en Tuxtepec, Oaxaca representa una nueva localidad para las 13 especies de helmintos colectadas.
- El nematodo *Oswaldocruzia lescurei* se incluye por primera vez en el listado de nematodos distribuidos en México.
- Con excepción de *Physocephalus* sp., el resto de las especies colectadas son nuevos registros para *Incillius marmoreus*.
- El Phylum Nematoda es el grupo mejor representado en la comunidad de este bufónido con 7 de las 13 especies.
- Los hábitos terrestres del hospedero permiten el ingreso de nematodos que infectan por penetración cutánea (*Cosmocercinae* gen. sp., *Rhabdias pseudosphaerocephala*); igualmente, el hábito ripario de este bufónido lo expone a infecciones dadas por helmintos cuyos ciclos de vida se desarrollan en medios acuáticos (*Clinostomum marginatum*, *Mesocoelium americanum*, *Nematotaeniidae* gen. sp.).
- La fase larvaria del hospedero (renacuajo) lo expone a estadios infectivos de helmintos que no pueden infectar a los hospederos adultos (*Choledocystus hepaticus*, *Nematotaeniidae* gen. sp.), ya que se desarrolla en medios completamente acuáticos y con hábitos alimenticios distintos a los sapos maduros, siendo esta etapa esencial en la transmisión de ciertas especies de helmintos.
- La ingestión representa la vía estructuradora más importante en la helmintofauna del “sapo del monte”, al ingresar 7 de las 13 especies por este modo, así como las 2 especies más abundantes (*Physocephalus* sp. y parcialmente *Aplectana* sp.).
- El componente de comunidad en *I. marmoreus* está estructurado principalmente por *Physocephalus* sp., *Aplectana* sp., *Cosmocercinae* gen. sp. y *Rhabdias pseudosphaerocephala* quienes registran los más altos niveles de infección en la comunidad; *Physocephalus* sp. es la especie dominante tanto en infracomunidad como en el componente de comunidad.
- La presencia y disponibilidad de especies esporádicas en el área de estudio contribuye al aumento de la riqueza en el componente de comunidad, aunque al registrar prevalencias y abundancias muy bajas no forman parte esencial en la

estructuración de la misma (p.ej. *Acanthocephala* gen. sp., *Oswaldocruzia lescurei*, *Gorgoderina attenuata*).

- La riqueza del componente de comunidad ubica al de este anuro entre los más ricos y abundantes conocidos en sapos de distribución Neotropical (*Rhinella icterica*-15 sp., *R. fernandezae*-13 sp.); no obstante, el nivel alto de Berger-Parker en las comunidades en estudio determina que su diversidad y equidad sean bajas.
- Las infracomunidades de *I. marmoreus* son depauperadas, altamente variables y con infecciones de naturaleza aislacionista, similar a las reportadas en los pocos estudios existentes sobre infracomunidades en bufónidos y otros anfibios.
- Los valores de riqueza y abundancia de las infracomunidades se asemejan a las reportadas para otros bufónidos; por su parte, la diversidad presentada es mayor, incluso se asemeja a la registrada en anfibios de diferentes familias y regiones biogeográficas.
- No se detectó una influencia del sexo del hospedero en la distribución de las abundancias de helmintos en las infracomunidades.
- Los parásitos aportan información acerca del estado del hospedero y el hábitat en el que se desarrolla; se pueden inferir aspectos como la disponibilidad o escasez de hospederos intermediarios, cambios en la dieta de los hospederos, el tipo de parásitos disponibles para cierto grupo de hospederos o si el hábitat está siendo perturbado por ciertas actividades antropogénicas.

PERSPECTIVAS

Esta tesis pretende ser un aporte al estudio de la naturaleza que define el comportamiento y la organización de las comunidades parásitas asociadas a los anfibios, en particular de la familia Bufonidae; considero necesaria una revisión de las características y los factores que definen la estructura de las mismas, ya que no todos los anuros cumplen con estas teorías citadas por los trabajos pioneros en el área. Las especies que comprenden el orden Anura exhiben una amplia gama de adaptaciones y aspectos específicos en su biología como: poder vivir en diversos hábitats, presentar distintos patrones en sus ciclos de vida y modos de reproducción, modos de forrajeo, relaciones tróficas, entre otras; el estudio de las helmintofaunas en los miembros que conforman las distintas familia del Orden permitirá establecer que tipo de factores y propiedades específicas los diferencian entre sí y entre el resto de los vertebrados; bajo este contexto, es evidente que aún existe una gran cantidad de información disponible considerando que México alberga una de las mayores diversidades de anuros en el planeta y que menos del 20% de las especies conocidas en el país han sido estudiadas bajo un enfoque básicamente taxonómico.

El hallazgo de *Oswaldocruzia lescurei* como registro nuevo en el país, la posibilidad de haber detectado una especie nueva del género *Aplectana*, la amplificación del intervalo de distribución de los helmintos encontrados en la localidad de Tuxtepec, así como las particularidades que exhibió el componente de comunidad y las infracomunidades respecto a otros bufónidos y anfibios estudiados, indican los “huecos” existentes en el conocimiento que tenemos acerca de la biodiversidad de hospederos y parásitos; la distribución del hospedero por toda la región Neotropical del país sugiere que puede desempeñar diferentes papeles en el hábitat que frecuente y por ende una helmintofauna diferente a las reportadas.

Cada especie parásita encontrada es valiosa, incluso aquellas con parámetros ecológicos reducidos, pues aunque no influyen en la estructura de las comunidades, especialmente a nivel de infracomunidad, su sola presencia indican su disponibilidad para este y otros hospederos de la localidad, donde muy seguramente, tengan una participación más destacada en la organización de sus helmintofaunas.

De acuerdo con las investigaciones referentes a la influencia de la estacionalidad en las comunidades de helmintos, es de esperarse un grado de variación en las poblaciones parásitas a lo largo del año, pudiendo encontrar especies con mayor prevalencia, aundancia e intensidad en las poblaciones de hospederos.

La información que aporta cada parásito, puede hablarnos de como se encuentran las redes tróficas o alguna perturbación en el hábitat del hospedero, por lo que es recomendable incluirla en los trabajos futuros de comunidades de organismos de vida libre, biodiversidad, impacto ambiental y otros temas relacionados; dicho ésto, la interpretación de los aspectos mencionados nos ayudaría a entender mejor las relaciones ecológicas y evolutivas que determinan la distribución y abundancia de helmintos en sus hospederos.

LITERATURA CITADA:

Adamson, M. L. 1981. Development and transmission of *Gyrrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) Adamson, 1981 (Pharyngodonidae: Oxyuroidea). *Canadian Journal of Zoology*. 59: 1351-1350.

Aho, J. M. 1990. Helminths communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes. In: *Parasite communities: Patterns and processes*, Esch, G. W., Bush, A. O. & Aho, J. M. (Eds.). Chapman and Hall, London. UK. 157-196 pp.

Alicata, J. E. 1931. Infective larvae of *Physocephalus sexalatus* in bats. *Journal of Parasitology*. 18: 47.

Amato, J. F. R.; Amato; S. B., Araújo, P. B. & Quadros, A. F. 2003. First report of pigmentation dystrophy in terrestrial isopods, *Atlantoscia floridana* (van Name) (Isopoda, Oniscidea) induced by larval acanthocephalans. *Revista Brasileira de Zoologia*. 20: 711-716.

Anderson, R. C. 2000. *Nematode Parasites of Vertebrates. Their Development and Transmission*. 2nd Edition. CAB International, New York. USA. 650 pp.

Baker, M. R. 1977. Development and transmission of *Oswaldocruzia pipiens* Walton, 1929 (Nematoda: Trichostrongylidae) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology*. 56 (5): 1026-1031.

Baker, M. R. 1978. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*. 56: 2127-2141.

Baker, M. R. 1979. The free-living and parasitic development of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology*. 57: 161-178.

Baker, M. R. 1985. Redescription of *Aplectana itzocanensis* and *A. incerta* (Nematoda: Cosmoceridae) from Amphibians. *Transactions of the American Microscopical Society*. 104 (3): 272-277.

Barton, D.P. 1999. Ecology of helminth communities in tropical Australian amphibians. *International Journal for Parasitology*. 29: 921-926.

Bautista-Hernández, C. E., Monks, S. & Pulido-Flores, G. 2013. Los parásitos y el estudio de su biodiversidad: un enfoque sobre los estimadores de la riqueza de especies. *Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas*. 2: 12-17.

Baylis, H. A. 1930. Some Heterakidae and Oxyuridae (Nematode) from Queensland. *Annals & Magazine of Natural History* (ser. 10). 5: 354.

Bell, G. & Burt, A. 1991. The comparative biology of parasite species diversity: internal helminths of freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*. 60:1047-1063.

- Ben-Slimane, B. & Durette-Desset, M. C. 1993. Quatre nouvelles espèces du genre *Oswaldocruzia* Travassos, 1917 (Nematoda: Trichostrongyloidea) parasites d'Amphibiens d'Équateur. *Revue Suisse de Zoologie*. 100 (1): 133-136.
- Ben-Slimane, B. & Durette-Desset, M. C. 1995a. *Oswaldocruzia* (Nematoda, Trichostrongylinea, Molineoidea) parasites d'Amphibiens du Brésil et de l'Équateur, avec redéfinition de l'espèce-type *O. subauricularis* (Rudolphi, 1819) et d'*O. mazzai* Travassos, 1935. *Revue Suisse de Zoologie*. 102 (3): 635-653.
- Ben-Slimane, B. & Durette-Desset, M. C. 1995b. Sur les *Oswaldocruzia* (Nematoda, Trichostrongylinea, Molineoidea), parasites d'amphibiens et de lézards de Cuba et de Porto Rico. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*. 17 (1-2): 65-76.
- Ben-Slimane, B. & Durette-Desset, M. C. 1996a. New *Oswaldocruzia* (Nematoda, Trichostrongylinea, Molineoidea) parasites of Amphibians from French Guyana and Ecuador. *Miscellanea Zoológica*. 19 (1): 55-66.
- Ben-Slimane, B. & Durette-Desset, M. C. 1996b. Four new species of *Oswaldocruzia* (Nematoda, Trichostrongylinea, Molineoidea) parasitizing Amphibians and Lizards from Ecuador. *Memórias do Instituto Oswaldo-Cruz*. 91: 317-328.
- Ben-Slimane, B., Durette-Desset, M. C. & Chabaud, A. G. 1995. Phénomènes de spéciation chez les *Oswaldocruzia* (Nematoda: Trichostrongylinea, Molineoidea) parasites de lézards de Guadeloupe. *Parasite*. 2: 373-383.
- Ben-Slimane, B., Chabaud, A. G. & Durette-Desset, M. C. 1996a. Les Nématodes Trichostrongylinea parasites d'Amphibiens et de Reptiles: problèmes taxonomiques, phylétiques et biogéographiques. *Systematic Parasitology*. 35: 179-206.
- Ben-Slimane, B., Guerrero, R. & Durette-Desset, M. C. 1996b. *Oswaldocruzia venezuelensis* sp. n. (Nematoda: Trichostrongylinea, Molineoidea), a parasite of *Bufo marinus* from Venezuela. *Folia Parasitologica*. 43: 297-300.
- Bolek, M. G. & Coggins, J. R. 2001. Seasonal occurrence and community structure of helminth parasites from the green frog, *Rana clamitans melanota*, from southeastern Wisconsin, U.S.A. *Comparative Parasitology*. 68 (2): 164-172.
- Bolek, M. G. & Coggins, J. R. 2003. Helminth community structure of sympatric eastern American toad *Bufo americanus americanus*, northern leopard frog, *Rana pipiens*, and blue-spotted salamander, *Ambystoma laterale*, from southeastern Wisconsin. *Journal of Parasitology*. 89: 673-680.
- Bolek, M. G., Snyder, S. D. & Janovy, J., Jr. 2009a. Redescription of the frog bladder fluke *Gorgoderina attenuata* from the northern leopard frog, *Rana pipiens*. *Journal of Parasitology*. 95 (3): 663-668.

- Bolek, M. G., Snyder, S. D. & Janovy, J., Jr. 2009b. Alternative life cycle strategies and colonization of young anurans by *Gorgoderina attenuata* in Nebraska. *Journal of Parasitology* 95: 604–616.
- Boquimpani-Freitas, L., Vrcibradic, D., Vicente, J. J., Bursey, C. R., Rocha, C. F. D. & Van Sluys, M. 2001. Helminths of the horned leaf frog, *Proceratophrys appendiculata*, from southeastern Brazil. *Journal of Helminthology*. 75: 233–236.
- Bonett, R.M., Steffen, M.A., Trujano-Alvarez, A.L., Martin, S.D., Bursey, C.R. & Mcallister, C.T. 2011. Distribution, abundance, and genetic diversity of *Clinostomum* spp. metacercariae (Trematoda: Digenea) in a modified Ozark stream system. *Journal of Parasitology*. 97: 177–184.
- Bravo-Hollis, M. 1943. Estudio sistemático de los trematodos parásitos de los “ajolotes” de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*. 14: 141-159.
- Bravo-Hollis, M. 1943. Dos nuevos nematodos parásitos de anuros del Sur de Puebla. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*. 14: 69-79.
- Bravo-Hollis, M. 1948. Descripción de dos especies de trematodos parásitos de *Bufo marinus* L. procedentes de Tuxtepec, Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*. 19: 153–161.
- Bray, R. A., Gibson, D. I. & Jones, A. 2008. *Keys to the Trematoda, Volume 3*. CABI Publishing and The Natural History Museum. London. UK. 824 pp.
- Brooks, D. R. 2003. Lessons from a quiet classic. *Journal of Parasitology*. 89: 878–885.
- Brooks, D. R. & Hoberg, E. P. 2000. Triage for the biosphere: The need and rationale for taxonomic inventories and phylogenetic studies of parasites. *Comparative Parasitology*. 67 (1): 1-25.
- Brooks, D. R. & Hoberg, E. P. 2006. Systematics and Emerging Infectious Diseases: from Management to Solution. *Journal of Parasitology*. 92 (2) 426-429.
- Brooks, D.R., León-Règagnon, V. & Pérez-Ponce de León, G. 2001. Los Parásitos y la Biodiversidad. In: Hernández, H. M., García, A. N., Alvarez, F. & Ulloa, M. (Eds.). *Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Fondo de Cultura Económica. Ciudad de México. 245–289 pp.
- Bursey, C. R. & Goldberg, S. R. 2011. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineidae) and other helminths in *Botiglossa subpalmata* (Caudata: Plethodontidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology*. 97 (2): 286-292.

- Burse, C. R., Goldberg, S. R. & Parmelee, J. R. 2001. Gastrointestinal helminths of 51 species of anurans from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. *Comparative Parasitology*. 68: 21-35.
- Burse, C. R., Goldberg, S. R. & Telford, S. R., Jr. 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology*. 89 (1): 113-117.
- Burse, C. R., Goldberg, S. R. & Kraus, F. 2009. New Genus of Pharyngodonidae (Nematoda: Oyuridea) and other helminths in *Platymantis nexiopus* (Anura: Ranidae) from Paupa New Guinea. *Journal of Parasitology*. 95 (3): 669-672.
- Burse, C. H., Goldberg, S. R. & Kraus F. 2011. New species of *Aplectana* (Nematoda: Cosmocercidae) in *Sphenomorphus pratti* from Paupa New Guinea. *Journal of Parasitology*. 97 (4): 654-660.
- Burset, C. H., Goldberg, S. R. & Vitt, L. J. 2006. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineidae) in *Ameiva festiva* (Squamata: Teiidae) from Nicaragua. *Journal of Parasitology*. 92 (2): 350-352.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. & Shostak, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology*. 83(4): 575-583.
- Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W. & Seed, J. R. 2001. *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge, United Kingdom: University Press.
- Caballero, E. 1949. Estudios helmintológicos de la región onchocercosa de Mexico y de la República de Guatemala. Nematoda, 5 Parte. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*. 20: 279-292.
- Caffara, M., Locke, S. A., Gustinelli, A., Marcogliese, D. J. & Fioravanti, M. L. 2011. Morphological and Molecular Differentiation of *Clinostomum complanatum* and *Clinostomum marginatum* (Digenea: Clinostomidae) Metacercariae and Adults. *Journal of Parasitology*. 97 (5): 884-891.
- Campbell, R A, Haedrich, R. L., Munroe, T. A. 1980. Parasitism and ecological relationships among deep-sea benthic fishes. *Marine Biology*. 57: 301-313.
- Chabaud, A. G. 1974. Keys to subclasses, orders and superfamilies. In: *CIH keys to the nematode parasites of vertebrates*. Anderson, R. C., Chabaud, A. G. & Willmott, S. (Eds.). Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Buckinghamshire, U. K. 6-17 pp.
- Chabaud, A. G. 1978. Keys to the genera of the superfamilies Cosmocercoidea, Seuratoidea, Heterakoidea and Subuluroidea. No. 6. In: *CIH keys to the nematode parasites of vertebrates*. Anderson, R. C., Chabaud, A. G. & Willmott, S. (Eds.). Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Buckinghamshire, U. K. 71 pp.

- Chatterji, R. C. 1933. On a new nematode *Parapharyngodon maplestoni* gen. nov. sp. Nov. from a *Burmese lizard*. *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 27: 131-134 pp.
- Choudhury, A. & Dick, T. A. 1998. Patterns and determinants of helminth communities in the Acipenseridae (Actinopterygii: Chondrostei), with special reference to the lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*. *Canadian Journal of Zoology.* 76. 330-349.
- Choudhury, A. & Dick, T. A. 2000. Richness and diversity of helminth communities in tropical freshwater fishes: empirical evidence. *Journal of Biogeography.* 27: 4. 935-956.
- Clarke, K. R. & Warwick, R. M. 1994. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. United Kingdom: The Natural Environment Research Council.
- Cram, E. B. 1930. Aberrant larvae of *Physocephalus sexalatus* in birds. *Journal of Parasitology.* 17: 56.
- Crofton, H. D. 1971. A model for host-parasite relationships. *Parasitology.* 63: 343-364.
- Diesing K.M. 1861. Revision der Nematoden. *Sitzungsberichte der K. Akademie der Wissenschaften zu Wien.* 42: 595-763.
- Dobbin, J. E., Jr. 1957. *Glythelmins vitellinophilum* sp. n., Parasito de *Hyla raniceps* (Cope) (Trematoda, Plagiorchiadae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz.* 56 (1): 153-157.
- Dollfus, R.P. 1933. Répertoire des espèces et des genres nouveaux. Trématodes. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée.* 11: 323-324.
- Dollfus, R.P. 1954. Miscellaneous helminthologica macroccana XVII. Distribution, géographique des distomes du genre *Mesocoelium* avec description d'espèces recoltées ay Maroc. *Archives de l'Institut Pasteur du Maroc.* 4: 636-656.
- Douglas, L. T. 1958. The Taxonomy of Nematotaeniid Cestodes. *Journal of Parasitology.* 44 (3): 261-273.
- Dronen, N. O., Calhoun D. M. & Simcik, S. R. 2012. *Mesocoelium* Odhner, 1901 (Digenea: Mesocoelidae) revisited; a revision of the family and re-evaluation of species composition in the genus. *Zootaxa.* 3387: 1-96.
- Durette-Desset, M. C. 1985. Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: Reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Advances in Parasitology.* 24: 239-306.
- Esch, G. W., Bush, A. O. & Aho, J. M. 1990. *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Chapman & Hall, London and New York.
- Espinoza-Jiménez, A.F., García-Prieto, L., Osorio-Sarabia D. & León-Règagnon, V. 2007. Checklist of helminth parasites of the cane toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) from Mexico. *Journal of Parasitology,* 93: 937-944.

- Flores-Martínez, A. & Manzanero-Medina, G.I. 1999. Los tipos de vegetación del Estado de Oaxaca. In: M.A. Vázquez-Dávila, (Ed.). *Vegetación y Flora*. Sociedad y Naturaleza en Oaxaca 3. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. México.
- Flores-Villela, O. & Canseco-Márquez, L. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie)*. 20: 115-144.
- Freeland, W. J. 1983. Parasites and the coexistence of animal host species. *American Naturalist*. 121:223-23.
- Freitas, J. F. T. & Ibañez, N. 1965. Fauna helmintológica do Peru: Alguns nematodeos parasitos de *Bufo spinulosus limensis* (Werner). *Papéis Avulsos do Departamento de Zoologia*. São Paulo. 17: 229-239.
- Galicia-Guerrero, S., C. R. Bursey, S. R. Goldberg & G. Salgado-Maldonado. 2000. Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco, Mexico. *Comparative Parasitology*. 67: 129-133.
- García-Altamirano, I., Pérez-Ponce de León, G. & García-Prieto, L. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios endémicos del Lago de Pátzcuaro, Michoacán: *Rana dunni* y *Ambystoma dumerilii*. *Cuadernos Mexicanos de Zoología*. 1: 73-80.
- García-Prieto, L., García-Varela, M. & Mendoza-Garfias, B. 2012. Biodiversidad de Acanthocephala en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 177-182.
- García-Mendoza, A. J., Ordóñez, M. J. y Briones-Salas, M. 2004. *Biodiversidad de Oaxaca*. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la conservación de la Naturaleza-WWF, México, D.F.
- Gibbons, L. M. 2010. *Keys to the nematode parasites of vertebrates*. Supplementary volume, CAB International and Natural History Museum, London, UK. 416 pp.
- Gibson, D. I., Jones, A. & Bray, R. A. 2002. *Keys to the Trematoda, Volume 1*. CABI Publishing and The Natural History Museum. London. UK. 521 pp.
- Gilliland, M. G. & Muzzall, P. M. 1999. Helminths infecting froglets of the Northern Leopard Frog (*Rana pipiens*) from Foggy Bottom Marsh, Michigan. *Comparative Parasitology*. 66: 73-77.
- Goldberg, S. R. 1996. Helminths of the Southwestern toad, *Bufo microscaphus*, Woodhouse's toad, *Bufo woodhousii* (Bufonidae), and their hybrids from the central Arizona. *Great Basin Naturalist*. 56: 369-374.
- Goldberg, S. R. & Bursey C. R. 1992. Helminths of the marine toad, *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) from American Samoa. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 59:131-133.

- Goldberg, S. R. & Bursey, C. R. 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist*. 62: 160-169.
- Goldberg, S. R. & Bursey, C. R. 2003. Helminths of two anuran species, *Atelopus spurrelli* (Bufonidae) and *Dendrobates histrionicus* (Dendrobatidae), from Colombia, South America. *Parasitology International*. 52: 251-253.
- Goldberg, S. R., Bursey, C. R. & Ramos, I. 1995. The component parasite community of three sympatric toad species, *Bufo cognatus*, *Bufo debilis* (Bufonidae), and *Spea multiplicata* (Pelobatidae) from New Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 62: 57-61.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey & S. Hernández. 1999. Helminths of the Western Toad, *Bufo boreas* (Bufonidae) from Southern California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 98 (1): 39-44.
- Goldberg, S. R., Bursey, C. R., Salgado-Maldonado, G., Báez-Valé, R. & Cañeda-Guzmán, C. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *Southwestern Naturalist*. 47: 293-299.
- González, C. E. & Hamann, M. I. 2008. Nematode parasites of two anuran species *Rhinella schneideri* (Bufonidae) and *Scinax acuminatus* (Hylidae) from Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*. 56: 2147-2161.
- González, C. E. & Hamann, M. I. 2009. Seasonal occurrence of *Cosmocerca podicipinus* (Nematoda: Cosmocercidae) in *Pseudopaludicola falcipes* (Amphibia: Leiuperdiae) from the agricultural area in Corrientes, Argentina. *Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología*. 68 (2): 173-179.
- Gregory R. D., Keymer, A. E & Harvey, P. H. 1996. Helminth parasite richness among vertebrates. *Biodiversity Conservation*. 5: 985-997.
- Guillén-Hernández, S., Salgado-Maldonado, G. & Lamothe-Argumedo, R. 2000. Digeneans (Plathelminthes: Trematoda) of seven sympatric species of anuran from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Studies on Neotropical Fauna and Environmental*. 35: 10-13.
- Gustinelli, A., Caffara, M., Florio, D., Otachi, E.O., Wathuta, E.M. & Fioravanti, M.L. 2010. First description of the adult stage of *Clinostomum cutaneum* Paperna, 1964 (Digenea: Clinostomidae) from grey herons *Ardea cinerea* L. and a redescription of the metacercaria from the Nile tilapia *Oreochromis niloticus niloticus* (L.). *Kenya. Syst. Parasitol.* 76: 39-51.
- Hamann, M. I., González, C. E. & Kehr, A. I. 2006. Helminth community structure of the oven frog *Leptodactylus latinasus* (Anura, Leptodactylidae) from Corrientes, Argentina. *Acta Parasitologica*. 51: 294-299.

- Hamann, M. I., Kehr, A. I. & González, C. E. 2010. Helminth community structure of *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae) from a South American subtropical area. *Diseases of Aquatic Organisms*. 93:71-82.
- Hamann, M. I., Kehr, A. I. & González, C. E. 2014. Helminth community structure in the Argentinean bufonid *Melanophryniscus klappenbachi*: importance of habitat use and season. *Parasitology Research*. 113: 3639-3649.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontología electrónica*. 4(1): 9.
- Hanna, A. A. & Joy, J. E. 2003. *Oswaldocruzia pipiens* (Nematoda: Trichostrongyloidea) from the Eastern American, *Bufo americanus americanus* (Salienta: Bufonidae), in West Virginia, U.S.A. *Comparative Parasitology*. 70 (1): 92-06.
- Harwood, P.D. 1932. The helminths parasitic in the Amphibia and Reptilia of Houston, Texas, and vicinity. *Proceedings of the United States Natural History Museum*. 81: 1-71.
- Hasegawa, H. 2005. Two Genera of the Pharyngodonidae (Nematoda: Oxyuroidea) found in rhacophorid frogs of the Ryukyu Archipelago, Japan. *Journal of Parasitology*. 91 (1): 111-116.
- Hatcher, M. J. 2011. *Parasites in ecological communities: from interactions to ecosystems*. Cambridge University Press. 445 pp.
- Hendriks, W. M. L. 1983. Observations on the routes of infection of *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongylidae) in Amphibians. *Zeitschrift für Parasitenkunde*. 69: 119-126.
- Hoberg, E. 1997. Parasite biodiversity and emerging pathogens: A role for systematics in limiting impacts on genetic resources. In: Hoagland, K. E., Rossman, A. Y. (Eds.). *Global Genetic Resources: Access, Ownership and Intellectual Property Rights*. Association of Systematic Collections. Beltsville, Maryland, U.S.A. 71-83.
- Hoffman, G. L. 1999. *Parasites of North American freshwater fishes*. 2nd Ed. Cornell University Press. Ithaca.
- Holmes, J. C. & Price, P. W. 1986. Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology. *Systematic Zoology*. 29: 203-213.
- Hugot, J. P.; Baujard, P. & Morand, S. 2001. Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematodology*. 3 (3): 199-208.
- Iannacone, J. 2003. Helintos parásitos de *Atelopus bomolochus* Peters 1973 (Anura: Bufonidae) de Piura, Peru. *Gayana*, 67. 9-15 pp.
- Ibrahim, I. M. M. 2008. Helminth infracommunities of the maculated toad *Amietophrynus regularis* (Anura: Bufonidae) from Ismalia, Egypt. *Diseases of Aquatic Organisms*. 82: 19-26.

- Jacobs, D. E. & Dunn, A. M. 1969. Helminths of Scottish pigs: occurrence, age incidences and seasonal variations. *Journal of Helminthology*. 43: 327-340.
- Jones, M., K. 1987. A taxonomic revision of the Nematotaeniidae Lühe, 1910 (Cestoda: Cyclophyllidae). *Systematic Parasitology*. 10: 165-245.
- Jones, A., Bray, R. A. & Gibson, D. I. 2005. *Keys to the Trematoda, Volume 2*. CABI Publishing and The Natural History Museum. London. UK. 745 pp.
- Joy, J. E. & Bunten, C. A. 1997. *Cosmocercoidea variabilis* (Nematoda: Cosmocercoidea) Populations in the Eastern American Toad, *Bufo a. americanus* (Salienta: Bufonidae) from Western West Virginia. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 64 (1): 102-105.
- Joy, J. E., Pauley, T. K. & Little, M. L. 1993. Prevalence and Intensity of *Thelandros magnaovularis* and *Omeia papillocauda* (Nematoda) in Two Species of Desmognathine Salamanders from West Virginia. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 60 (1): 93-95.
- Kanev, I., Radev, V. & Fried, B. 2002. Family Clinostomidae Lühe, 1901. In: Gibson, D. I., Jones, A., Bray, R. A. (Eds.) *Keys to the Trematoda, Vol 1*. CAB International and the Natural History Museum, Wallingford, UK. 113-120 pp.
- Karasov, W. H. & Diamond, J. M. 1985. Digestive adaptations for fueling the cost of endothermy. *Science*. 228. 202-4.
- Kennedy, C. R. 1974. The importance of parasite mortality in regulating the population size of the acanthocephalan *Pomphorhynchys laevis* in goldfish. *Parasitology*. 68: 93-101.
- Kennedy, C. R. 1981. Parasitocoenoses dynamics in freshwater ecosystems in Britain. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademia Nauk. U.S.S.R.* 108. 9-22.
- Kennedy, C. R., A. O., Bush & J. M., Aho. 1986. Patterns in helminth communities: why are birds and fish different?. *Parasitology*. 93. 205-215.
- Kennedy, C. R. 1990. Helminth communities in freshwater fish: structured communities or stochastic assemblages?. In: *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Ed: G. Esch, A. Bush & J. Aho. Champan and Hall. 131-156.
- Kennedy CR. 2006. *Ecology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press, Cambridge. USA. 249 pp.
- Khalil, L. F.; Jones, A. & Bray, R. A.. 1994. *Keys to the cestode parasites of vertebrates*. St Albans. CAB International. 751 pp.
- Kikkawa, J. & D. J. Anderson. 1986. *Community Ecology: Patterns and Processes*. Lackwell Scientific Publications. 187-213 pp.

- King, K. C., Gendron, A. D., McLaughlin, J. D., Giroux, I., Brousseau, P. & Cyr D. 2008. Short-term seasonal changes in parasite community structure in northern leopard froglets (*Rana pipiens*) inhabiting agricultural wetlands. *Journal of Parasitology*. 94: 13-22.
- Krahwinkel, D. J., Jr. & McCue, J. F. 1967. Wild birds as transport hosts of *Spirocera lupi* in the southeastern United States. *Journal of Parasitology*. 53: 650-651.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, Nueva York. 654 pp.
- Kuzmin, Y., Tkach, V. V. & Snyder, S. D. 2003. The Nematode Genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from Amphibians and Reptiles of the Neartic. *Comparative Parasitology*. 70 (2): 101-114.
- Kuzmin, Y., Tkach, V. V. & Brooks, D. R. 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from the Marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura; Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology*. 93 (1) 159-165.
- Kuzmin, Y., du Preez, L. H. & Junker, K. 2015. Some nematodes of the genus *Rhabdias* Stiles et Hassall, 1905 (Nematoda: Rhabdiasidae) parasitizing amphibians in French Guiana. *Folia Parasitologica*. 62: 031.
- López-García, A. S. 2016. *Revisión taxonómica de las especies del género Mesocoelium Odhner, 1910 (Digenea: Mesocoeliidae) depositadas en la Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, UNAM*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 116 pp.
- Lamothe-Argumedo, R., García-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. & Pérez-Ponce de León, G. 1997. *Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos*. Ciudad de México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 211 pp.
- Lo, C.F., Wang, C. H., Huber, F. & Kou, G. H. 1982. The study of *Clinostomum complanatum* (Rudolphi, 1814). II. The life cycle of *Clinostomum complanatum*. CAPD Fish Series n°8. *Fish Diseases Research*. 4: 25-26.
- Looss, A. 1899. Weitere Beitrage zur Kenntniss der Trematoden-Fauna Aegyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus Distomum Retzius. Pág. 521-784. In: Spengel, J. W. 1899. *Zoologische Jahrbücher. Abtheilung für Systematik, Geographie und Biologie der Thiere*. 784.
- Looss, A. 1902. Die distomen unterfamilie der Haploporinae. *Archives di Parasitologie*. 6: 129-143.
- Luque, J. L. 2008. Parásitos: ¿componentes ocultos de la biodiversidad?. *Biologist*. 6:5-7.
- Luque, J. L., A. N. Martins & L. E. R. Tavares. 2005. Community structure of metazoan parasites of the yellow Cururu toad, *Bufo ictericus* (Anura: Bufonidae) from Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Parasitologica*. 50 (3). 215-220.

- Lutz, A. 1928. *Estudios de zoología y parasitología venezolana*. Rio de Janeiro, Brazil. 133 pp.
- Lux Hoppe, E. G., Pedrassani, D., Hoffmann-Inocente, A. C., Tebaldi, J. H., Storti, L. F., Zanuzzo, F. S., Avancini, N. & Do Nascimento, A. A.. 2008. Estudos ecológicos em taxocenoses helmínticas de *Chaunus ictericus* (Spix, 1824) e *C. scheneideri* (Werner, 1894) (Anura: Bufonidae) simpátricos, capturados no Distrito de São Cristóvão, município de Três Barras, Santa Catarina. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*. 17: 166-169.
- Manter, H. W. 1970. The Terminology and Occurrence of Certain Structures of Digenetic Trematodes, with Special Reference to the Hemiuroidea. *Faculty Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology*. 593: 27-33.
- Marcogliese, D. J. & Cone, D. K. 1997. Food webs: a plea for parasites. *Trends in Ecology and Evolution*. 12:320-325.
- Marcogliese, D. J., King, K. C., Salo, H. M., Fournier, M., Brousseau, P. & Spear, P. 2009. Combined effects of agricultural activity and parasites on biomarkers in the bullfrog, *Rana catesbeiana*. *Aquatic Toxicology*. 91: 126-134.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris & G. A. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology*. 68: 131-133.
- Martínez-Salazar, E. A. 2008. A new rhabdiasid species from *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 79: 81-89.
- Martínez-Salazar, E. A. & León-Règagnon, V. 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Bufo occidentalis* (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, México. *Journal of Parasitology*. 93 (5): 1171-1177.
- Mata-López, R. 2005. Análisis filogenético del género *Gorgoderina* Looss, 1902 (Platyhelminthes: Digenea: Gorgoderidae). Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 250.
- Mata-López, R. 2006. A new gorgoderid species of the urinary bladder of *Rana zweifeli* from Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 77: 191-198.
- Mata-López, R., García-Prieto, L. & León-Règagnon, L. 2002. Infracomunidades de helmintos parásitos de *Ambystoma lermaensis* (Caudata: Ambystomatidae) en Lerma, México. *Revista de Biología Tropical*. 50: 303-307.
- Mata-López, R. & León-Règagnon, V. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from Mexico. *Systematic Parasitology*. 62: 185-190.
- Mata-López, R., León-Règagnon, V. & Brooks, D. R. 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) from

- Guanacaste, Costa Rica, including a description of a new species. *Journal of Parasitology*. 91 (2): 403-410.
- Mata-López, R., León-Règagnon, V. & García-Prieto, L. 2013. Helminth Infracommunity Structure of *Leptodactylus melanonotus* (Anura) in Tres Palos, Guerrero, and other Records for This Host Species in Mexico. *Journal of Parasitology*. 99 (3). 564-569.
- Matthews, D. & Cribb, T. H. 1998. Digenetic trematodes of the genus *Clinostomum* Leidy, 1856 (Digenea: Clinostomidae) from birds of Queensland, Australia, including *C. wilsoni* n. sp. from *Egretta intermedia*. *Systematic Parasitology*. 39: 199-208.
- McAllister, C. T., Upton, S. J. & Conn, D. B. 1989. A comparative study of endoparasites in three species of sympatric *Bufo* (Anura: Bufonidae), from Texas. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 56: 162-167.
- McAllister, Bursey C. R., Crawford, J. A., Kuhns A. R., Shaffer, C. & Trauth, S. E. 2010. Metacercariae of *Clinostomum* (Trematoda: Digenea) from three species of *Ambystoma* (Caudata: Ambystomatidae) from Arkansas and Illinois, U.S.A. *Comparative Parasitology*. 77: 25-30.
- McAlpine, D. F. 1997. Helminth communities in bullfrogs (*Rana catesbeiana*), green frogs (*Rana clamitans*), and leopard frogs (*Rana pipiens*) from New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Zoology*. Vancouver, 75: 1883-1890.
- McKenzie, V. J. 2007. Human land use and patterns of parasitism in tropical amphibian hosts. *Biological Conservation*. 137: 102-116.
- Méndez, O., Salgado-Maldonado, G., Caspeta-Mandujano, J. M. & Cabañas-Carranza, G. 2010. Helminth parasites of some freshwater fishes from Baja California Sur, Mexico. *Zootaxa*. 2327: 44-50.
- Monks, S., Zárate-Ramírez, V. R. & Moreno-Flores, S. 2003. *Helminths bioindicadores de la calidad del agua en la Reserva de Barranca de Metztitlán*. Memorias del Foro Sobre la Problemática del Agua: un desafío para las IES en la región Centro-Sur de la República Mexicana, Foro Consultivo Científico y Tecnológico, A.C. y la Asociación Nacional de Universidades e Instituciones de Educación Superior (ANUIES), A.C. CL-10: 1-10.
- Muzzall, P. M. 1990. Endoparasites of the red-backed salamander, *Plethodon c. cinereus*, from southwestern Michigan. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 57: 165-167.
- Muzzall, P. M. 1991. Helminth infracommunities of the newt, *Notophthalmus viridescens*, from Turkey Marsh, Michigan. *Journal of Parasitology* (in press).
- Muzzall, P. M. & Peebles, C. R. 1991. Helminths of the wood frog, *Rana sylvatica*, and spring peeper, *Pseudacris cf. crucifer*, from southern Michigan. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 58:263-265.

- Muzzall, P. M., Gilliland, M. G., Summer, C. S. & Mehne, C. J. 2001. Helminths communities of green frogs *Rana clamitans* Latreille, from southwestern Michigan. *Journal of Parasitology*. Lawrence, 87: 962-968.
- Muzzall, P. M. & Andrews, M. 2014. Helminths of the American Toad, *Anaxyrus americanus americanus*, and Fowler's Toad, *Anaxyrus fowleri* from the Silver Creek Area and Lake Michigan Shoreline in Western Michigan, U.S.A. *Comparative Parasitology*. 81: 191-198.
- Nasir, P. 1966. Two New Species of Digenetic Trematodes from Venezuelan Amphibians. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 33 (2): 166-170.
- Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. & Quesada-Avedaño, M. 2002. *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 572 pp.
- Odhner, T. 1910. Nordostafrikanische Trematoden, grösstenteils vom Weissen Nil. I. Fascioliden. *Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile 1901 under the direction of L. A. Jägerskiöld*. 23A: 1-170.
- Olsen, O. W. 1974. *Animal parasites: their life cycles and ecology*. University Park Press, Baltimore. USA. 562 pp.
- Palmer, M. W. & White, P. S. 1994. On the existence of ecological communities. *Journal of Vegetation Science*. 5: 279-282.
- Paredes-Calderón, L., V. León-Règagnon & L. García-Prieto. 2004. Helminth Infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology*. 90 (4): 692-696.
- Paredes-León, R., L. García-Prieto, C. Guzmán-Cornejo, V. León-Règagnon & T. M. Pérez. 2008. Metazoan parasites of Mexican amphibians and reptiles. *Zootaxa*. 166 pp.
- Parra-Olea, G., Flores-Villela, O. & Mendoza-Almeralla, C. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 460-466.
- Pereira, F. B., Sousa, B. M. & Lima, S. S. 2011. A new species of Pharyngodonidae (Nematoda) of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) from Brazil. *Journal of Parasitology*. 97 (2): 311-317.
- Pereira, C. & Cuocolo, R. 1941. Processo papilomatoso das vias biliares de "*Leptodactylus ocellatus* (L.)," determinado por "*Choledocystus eucharis*" n. gen., n. sp. (Trematoda: Plagiorchiidae). *Arch. Inst. Biol. (Sao Paulo)*. 12: 311-323.
- Pérez-Ponce de León, G. & García-Prieto, L. 2001. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. *Biodiversitas*. 37:7-11.

- Pérez-Ponce de León, G., León-Règagnon, V., García-Prieto, L., Razo-Mendivil, U. & Sánchez-Álvarez, A. 2000. Digenean fauna of amphibians from central Mexico: nearctic and neotropical influences. *Comparative Parasitology*. 67: 92-106.
- Pérez-Ponce de León, G., García-Prieto, L. & Mendoza-Garfías, B. 2007. Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates in Mexico. *Zootaxa*. 1534: 1-247.
- Pérez-Ponce de León, G., Rosas-Valdez, R., Mendoza-Garfías, B., Aguilar-Aguilar, R., Falcón-Ordaz, J., Garrido-Olvera, L., Pérez-Rodríguez, R. 2009. Survey of the endohelminth parasites of freshwater fishes upper Mezquital river, basin, Durango state, Mexico. *Zootaxa*. 2164: 1-20.
- Pérez-Ponce de León, G., Rosas-Valdez, R., Aguilar-Aguilar, R., Mendoza-Garfias, B., Mendoza-Palmero, C., García-Prieto, L., Rojas-Sánchez, A., Briosio-Aguilar, R., Pérez-Rodríguez, R., Domínguez-Domínguez, O. 2010. Helminth parasites of freshwater fishes, Nazas River basin, northern Mexico. *Checklist*. 6: 26-35.
- Pérez-Ponce de León, G., Mendoza-Garfias, B., Rosas-Valdez, R., Choudhury, A. 2013. New host and locality records of freshwater fish helminth parasites in river basins north of the TransMexican Volcanic Belt in northern Mexico: Another look at biogeographical patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 84. (in press)
- Petrochenko, V. I. 1971. *Acanthocephala of Domestic and Wild Animals*. In: Skrjabin K. I. (Ed.). Translated from Russian by the Israel Program for Scientific Translations. Vol. 1. 465 pp.
- Pigulevsky, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss. 1901. (Subfamilies Phyllodistomatinae Pigulevsky, 1952 and Plesiochorinae Pigulevsky, 1952). Part Two. In: Skrjabin, K. I. (Ed.) *Trematodes of Animals and Man*. 8: 251:618.
- Pinhaõ, R., Wunderlich, A.C., Anjos, L.A. & Silva, R.J. 2009. Helminths of toad *Rhinella icterica* (Bufonidae), from the municipality of Botucatu, Saõ Paulo State, Brazil. *Neotropical Helminthology*. 3: 35-40.
- Pojmańska, T. 2008. Family Mesocoeliidae Dollfus, 1929. In *Keys to the Trematoda Vol. 3*. Bray, R. A., Gibson, D. I. & Jones, A. (Eds.). CABI Publishing and The Natural History Museum, London, UK. 261-263 pp.
- Poulin, R. 1997a. Population abundance and sex ratio in dioecious helminth parasites. *Oecologia*. 111: 375-380.
- Poulin, R. 1997b. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28: 341-358.
- Poulin, R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology*. 84: 485-490.
- Poulin, R. & Morand, S. 2004. *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Institution. Washington, D.C. USA.

- Price, E. W. 1938. A redescription of *Clinostomum intermedialis* Lamont (Trematoda: Clinostomidae), with a key species of the genus. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*. 5 (1): 11-13.
- Price, P. W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Monographs in Population Biology (ed. R. M. May) Princeton University Press, New Jersey.
- Price, P. W. & Clancy, K. M. 1983. Patterns in number of helminth parasite species in freshwater fishes. *Journal of Parasitology*. 69: 449-54.
- Prudhoe, S. O. B. E. & Bray, R. A. 1982. *Platyhelminth parasites of the amphibian*. British Museum (Natural History) Oxford. 217 pp.
- Pulido-Flores, G. & Monks, S. 2008. Especies de helmintos introducidas como bioindicadores de la calidad ambiental en Laguna de Metztlán, Hidalgo. In: Pulido-Flores, G., López-Escamilla, A. L. & Pulido-Silva, M. T. (Eds.). *Estudios biológicos en las Áreas Naturales del estado de Hidalgo*. Ciencia al día 7. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. 97-105 pp.
- Ramírez-Bautista, A. 1994. *Cuadernos del Instituto de Biología 23. Manual y claves ilustradas de los anfibios y reptiles de la región de Chamela, Jalisco, México*. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Biología. Departamento de Zoología. México, D.F. 127 pp.
- Razo-Mendivil, U. & Pérez-Ponce de León, G. 2008. Taxonomic revision of the genus *Glypthelmins* Stafford, 1905 (Platyhelminthes: Digenea: Plagiorchiida), parasites of anurans in the Americas. *Zootaxa*. 1882: 1-45.
- Roberts, L. & Janovy, J. 2005. *Foundations of Parasitology*. McGraw-Hill. New York. USA.
- Roche, M. & D. Patrzek. 1966. The female to male ratio (FMR) in hookworm. *Journal of Parasitology*. 52: 117-121.
- Rudolphi, C. A. 1819. *Entozoorum synopsis*. Berolini. 811 pp.
- Ruiz, J. M. 1949. Considerações sobre o genero "*Choledocystus*" Pereira y Cuocolo, 1941 (Trematoda: Plagiorchiidae). *Revista Brasileira de Biologia*. 9: 167-174.
- Ruiz-Torres, N., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia y J. Violante-González. 2013. A new species of nematode (Molineidae) from *Rhinella marina* (Amphibia: Bufonidae) in Guerrero, Mexico. *Journal of Parasitology*, 99(3): 509-512.
- Rzedowski, J. 1994. *Vegetación de México*. Editorial LIMUSA. México.
- Santos, J. N., Giese, E. G., Maldonado, A., Jr. & Lanfredi, R. M. 2008. A new species of *Oswaldocruzia* (Molineidae: Nematoda) in *Chaunus marinus* (Amphibian: Bufonidae) (Linnaeus, 1758) from Brazil. *Journal of Parasitology*. 94 (1): 264-268.

- Santos, V. G. T. & Amato, S. B. 2010. *Rhinella fernandezae* (Anura, Bufonidae) a paratenic host of *Centrorhynchus* sp. (Acanthocephala, Centrorhynchidae) en Brasil. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81: 53-56.
- Santos, V. G. T., Amato, S. B. & M. Borges-Martins. 2013. Community structure of helminth parasites of the "Cururu" toad, *Rhinella icterica* (Anura: Bufonidae) from southern Brazil. *Parasitology Research*. 112: 1097-1103.
- Sereno-Uribe, A. L., Pinacho-Pinacho, C. D., García-Varela, M. & Pérez-Ponce de León, G. 2013. Using mitochondrial and ribosomal DNA sequences to test the taxonomic validity of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 in fish-eating birds and freshwater fishes in Mexico, with the description of a new species. *Parasitology Research*. 112 (8): 2855-2870.
- Shareef, P. A. A. & Abidi, S. M. A. 2013. Egg viability studies on *Clinostomum complanatum* (Digenea: Clinostomidae) from two experimental animal model systems. *Parasitology Research*. 112 (5): 2101-2103.
- Skryabin, K. I., Schikhobalova, N. P. & Lagodovskaya, E. A. 1960. *Oxyurata of animals and man. Part 1*. Israel Program of Scientific Translation, Jerusalem. 526 pp.
- Skryabin, K. I. 1982. *Key to Parasitic Nematodes. Volume 2 Oxyurata and Ascaridata*. Akademiya Nauk SSSR Publishers. Moscow. 703 pp.
- Sokoloff, D. & Caballero-Caballero, E. 1933. Primera contribución al conocimiento de los parásitos de *Rana montezumae*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*. 4: 15-21.
- Smith, H. M. & Smith, R. B. 1976. *Synopsis of the herpetofauna of Mexico. Vol. IV. (Source analysis and index of Mexican Amphibians)*. John Johnson, North Bennington, UT.
- Smith, H. M. & Taylor, E. H. 1948. An annotated checklist and key to the Amphibia of México. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. (194): 1-IV, 1-118.
- Stumpf, I. V. K. 1982. Ciclo evolutivo da *Cylindrotaenia americana* Jewell, 1916 (Cyclophyllidea: Nematotaeniidae) em *Bufo ictericus* Spix, 1824. *Acta Biológica Paranaense*. 10 (11): 31-39.
- Suazo-Ortuño, I. J. Alvarado-Díaz, E. Raya-Lemus & M. Martínez-Ramos. 2007. Diet of the Mexican Marbled Toad (*Bufo marmoratus*) in conserved and disturbed tropical dry forest. *The Southwestern Naturalist*. 52(2): 305-309.
- Sullivan, J. J. & Byrd, E. E. 1970. *Choledocystus pennsylvaniensis*: Life history. *Transactions of the American Microscopical Society*. 89: 384-396.
- Teixeira de Freitas, J. F. 1941. Sobre alguns Trematódeos Parasitos de Rãs. *Rev. Brasil. Biol.* 1 (1): 31-40.

- Theodor, O. & Costa, M. 1967. *A survey of the parasites of wild mammals and birds in Israel, Part One, Ectoparasites*. Jerusalem Academy of Sciences and Humanities, 117 pp.
- Travassos, L. 1917. Trichostrongylinas brazileiras (5e nota previa). *Oswaldocruzia* n. gen. *Brazil medico*. 31: 9.
- Vidal-Martínez, V. M., Aguirre-Macedo, M. L., Scholz, T., González-Solís, D. & Mendoza-Franco, E. F. 2001. *Atlas of the helminth parasites of cichlid fish of Mexico*. Academia, Praha. 165.
- Walton, A. C. 1929. Studies on some nematodes of North American frogs. *Journal of Parasitology*. 15: 227-249.
- Webb, R. G. 1984. Herpetogeography in the Mazatlán-Durango región of the Sierra Madre Occidental, México. 217-241 pp. In: Siegel, R. A., L. E. Hunt, J. Knight, I. Malaret y N. L. Zuschlaget. (Eds.) *Vertebrate Ecology and Systematics: a tribute to Henry S. Fitch*. Museum of Natural History of the University of Kansas. Lawrence.
- Windsor, D. A. 1998. Most of species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology*. 28: 1939-1941.
- Wisnivesky, C. 2003. *Ecología y epidemiología de las infecciones parasitarias*. Libro Universitario Regional. Cartago, Costa Rica. 400 pp.
- Yamaguti, S. 1963. *Systema Helminthum*. Vol. 5: *Acanthocephala*. Interscience, John Wiley and Sons, New York.
- Yamaguti, S. 1971. *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates 1*. Keigaku Publishing Co. Tokyo, Japan. I & II. 1074 pp.
- Yoder, H. R. & J. R., Coggins. 1996. Helminth communities in the northern spring peeper, *Pseudacris c. crucier* Wied, and the wood frog, *Rana sylvatica* Le Conte from Southeastern Wisconsin. *Journal of the Helminthological Society of Washington*. 63: 211-214.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall Inc. Upper Saddle River, New Jersey. USA. 918 pp.

ANEXO 1. Técnicas de Tinción de Helmintos.

Paracarmín de Mayer (Trematodos, Cestodos y Acantocéfalos)

1. Deshidratar en etanol al 96% (dos cambios de 10 min. cada uno).
2. Teñir con Paracarmín de Mayer de 3-5 minutos, el tiempo de tinción depende del tamaño y grosor del organismo.
3. Lavar en etanol de 96% para quitar exceso de colorante por 5 min.
4. Diferenciar en alcohol etílico de 96% acidulado al 2% con HCl hasta que los bordes del ejemplar queden blancos y los órganos internos sean visibles.
5. Lavar con alcohol al 96% de 1-2 minutos, para detener la acción del alcohol acidulado.
6. Lavar en alcohol etílico absoluto de 20-30 minutos.
7. Transparentar en aceite de clavo o salicilato de metilo.
8. Montar en bálsamo de Canadá, el parásito deberá quedar ventral, vertical y en el centro de la preparación.
9. Etiquetar con un plumón indeleble con los datos de colecta (huésped, hábitat, localidad, fecha de colecta). Secar las preparaciones en estufa durante 24 hrs.

Hematoxilinas (Delafield) (Trematodos, Cestodos y Acantocéfalos)

1. Hidratar lentamente los ejemplares con alcohol etílico de 50% y 25%, hasta agua destilada (10 min. en cada uno).
2. Teñir con hematoxilina durante 8-10 minutos o más, según el grueso del parásito.
3. Lavar con agua destilada eliminando el exceso de colorante.
4. Diferenciar en agua acidulada al 2% con ácido clorhídrico, hasta que el organismo tome un color rosa pálido.
5. Lavar con agua destilada por uno o dos minutos para evitar que siga actuando el agua acidulada.
6. Deshidratar lentamente en alcohol etílico gradual de 25, 50, 70 y 96%, 10 minutos en cada cambio.
7. Lavar con alcohol etílico absoluto por 20-25 minutos.
8. Transparentar en aceite de clavo o salicilato de metilo no más de 15 min.

9. Montar en bálsamo de Canadá, el parásito debe quedar ventral, vertical y en el centro de la preparación.

Transparentado de Nematodos

1. Colocar ejemplares sobre un portaobjetos y agregar una gota de glicerina-alcohol etílico(50-50) o lactofenol de Amman.
2. Disponer dos calzas de vidrio o de papel a los lados de los gusanos y poner sobre éstos un cubreobjetos.
3. Cubrir completamente al ejemplar con la glicerina-alcohol o el lactofenol. El tiempo de transparentado dependerá del grosor del organismo, pudiendo tardar desde unas horas hasta varios días.
4. Observar preparaciones en el microscopio.