



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN

**Análisis de las comunidades de helmintos de *Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802
(Amphibia: Ranidae) en una localidad de la Huasteca Hidalguense**

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA:

Biol. CRISTIAN RAÚL OLVERA OLVERA

Director: Dr. Jorge Falcón Ordaz



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
 Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
 School of Engineering and Basic Sciences
 Área Académica de Biología
 Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 05 de junio de 2020

Número de control: ICBI-D/473/2020
Asunto: Autorización de impresión de tesis.

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

Por este conducto le comunico que el comité revisor asignado al C. Cristian Raúl Olvera Olvera, alumno de la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación con número de cuenta 251180, autoriza la impresión del proyecto de tesis titulado " Análisis de las comunidades de helmintos de *Lithobates catesbeianus* Shaw, 1802 (Amphibia: Ranidae), en una localidad de la Huasteca Hidalguense" en virtud de que se han efectuado las revisiones y correcciones pertinentes.

A continuación se registran las firmas de conformidad de los integrantes del comité revisor.

PRESIDENTE Dr. William Scott Monks Sheets

SECRETARIO M. en C. Luis García Prieto

VOCAL Dr. Jorge Falcón Ordaz

SUPLENTE Dra. Griselda Pulido Flores

Sin otro particular reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

Atentamente
 "Amor, Orden y Progreso"

Dr. Otilio Arturo Acevedo Sandoval
 Director del ICBI



OAAS/CIAF



Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5 Colonia Carboneras.
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 6640, 6642 Fax 2112
 aab_icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca nacional otorgada (No. 627719), para realizar mis estudios en la Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación.

Al Dr. Jorge Falcón Ordaz, por depositar su confianza en mí y permitirme realizar el posgrado bajo su tutela. Gracias infinitas por todo el apoyo, el tiempo, la paciencia y por proporcionarme un espacio, material y equipo necesario para finalizar este proyecto de tesis que sin duda es un parteaguas en mi formación profesional.

A la Dra. Griselda Pulido Flores, por sus valiosas observaciones, el préstamo de equipo y material de laboratorio, así como el entrenamiento en las técnicas en parasitología, las cuales fueron indispensables para la realización de este trabajo.

Al Dr. Scott Monks, por sus valiosos comentarios a lo largo del proceso de este proyecto, así como por el apoyo con el espacio y equipo en el laboratorio.

Al M. en C. Luis García Prieto por permitirme realizar una estancia académica en la Colección Nacional de Helminths, el préstamo de material del laboratorio e información, así como sus invaluable comentarios en taxonomía y ecología de parásitos que sin duda reforzaron las bases de este trabajo.

A la M. en C. Berenit Mendoza Garfias por la accesibilidad y tiempo concedido para realizar las fotografías de microscopía electrónica de barrido necesarias para la identificación de algunos helmintos.

A la Dras. Claudia E. Moreno y Ana Paola Martínez Falcón por su gran apoyo en el análisis de datos de la biodiversidad. Sus comentarios y conocimiento fueron indispensables para la realización de este trabajo.

A la familia Hernández Hernández, (Señora Lupita, Don Justo, Gonzalo y Maggie) del Naranjal por su maravillosa hospitalidad y las facilidades para entrar en las zonas de colecta. Estoy inmensamente agradecido con ustedes por ofrecernos donde dormir, comer y bañarnos durante nuestras estancias en campo.

A mi familia y con especial aprecio a mi madre M. Alma Olvera, mi padre, Félix Olvera y mis abuelos Irene Villa y Gilberto Olvera por su infinito apoyo moral y económico, así como contribuir a mi formación profesional y personal; esta tesis también es resultado de su esfuerzo.

A mi segunda familia: Nalle y Leo, cuyo apoyo y amistad ha sido indispensables en esta etapa de mi vida. Los quiero mucho.

A Memo por tu amistad, hospitalidad y por ese deseo insaciable de aprender que caracteriza a un naturalista. Sin duda eres un ejemplo a seguir en mi vida.

A Edgar S. Ramírez Cruz, Diana Calderón Guevara y José Carlos Iturbe por su enorme apoyo en campo.

A mis amigos: Mariana, Nalle, Leo, Memo, Laura, Celina, Alexa, Angie, Liz, Arturo, Eduardo y Edgar, Pao y Angel por acompañarme en todo momento, en persona y en mis recuerdos.

Dedicatorias

*A mi familia, amigos y las futuras generaciones de
parasitólogos*

*It's a dangerous business, Frodo, going out your door. You step onto the road, and if you
don't keep your feet, there's no knowing where you might be swept off to. **J.R.R. Tolkien***

ÍNDICE

I. Resumen	2
II. Introducción	4
II.1. Perspectivas generales del parasitismo	4
II.1 Principios de la ecología de poblaciones y comunidades de los parásitos	5
II.2 Panorama actual sobre la biodiversidad de helmintos de vertebrados en México	7
III. ANTECEDENTES	7
III.1 Panorama general de los estudios helmintológicos de anfibios en México	7
III.2 Registros de helmintos en el género <i>Lithobates</i> , Fitzinger, 1843 en México y en <i>L. catesbeianus</i> a nivel mundial.	8
IV. Justificación.....	31
V. OBJETIVOS.....	32
V.1 Objetivo general.....	32

V.2 Específicos.....	32
V.3 Metas.....	32
VI. Biología del hospedero.....	33
VI.1 Descripción morfológica.....	33
VI.2 Distribución de <i>Lithobates catesbeianus</i>	35
VI.3 Historia natural.....	37
VI.3.1 Hábitat.....	37
VI.3.2 Hábitos.....	37
VI.3.3 Reproducción.....	37
VI.3.4 Estatus de la especie.....	38
VII. Área de estudio.....	38
VII.1 Municipio de San Felipe Orizatlán.....	39
VII.2 Clima.....	40
VII.3 Fisiografía, topografía e hidrología.....	40
VII.4 Características de la localidad de colecta.....	40

VII.4.1 Flora.....	41
VII.4.2 Fauna.....	43
VIII. MéTODOs.....	43
VIII.1 Trabajo de campo	43
VIII.2 Revisión de los hospederos	43
VIII.3 .4 Fijación y conservación de helmintos	44
VIII.4 Identificación taxonómica	45
VIII.5 Análisis de datos.....	45
VIII.5.1 Caracterización de la infección	45
VIII.5.2 Completitud del inventario.....	46
VIII.5.3 Análisis de comunidades.....	47
VIII.5.3.1 Riqueza de especies:.....	49
VIII.5.3.2 Abundancia:	49
VIII.5.3.3 Diversidad con los números de Hill.....	49
VIII.5.3.4 Diversidad de Brillouin.....	50
VIII.5.3.5 Equidad (Brillouin):.....	51

VIII.5.3.6 Índice de Berger-Parker (Dominancia)	51
VIII.6 Estructura de la comunidad	52
IX. Resultados	52
IX.1 Registro helmintológico	52
IX.2 Caracterizaciones morfológicas y comentarios taxonómicos.	54
IX.2.1 Digenea Van Beneden, 1858	55
IX.2.2 Cestoda Rudolphi, 1808	84
IX.2.3 Nematoda Rudolphi, 1808	93
IX.2.4 Acantocephala, (Koelreuter, 1771); Rudolphi, 1808.....	165
IX.3 Caracterización de la infección.....	175
IX.4 Extrapolación, rarefacción y curvas de acumulación hospedero parásito	178
IX.5 Componente de comunidad	181
IX.6 Infracomunidades.....	185
X. DISCUSIÓN	186
X.1 Registro helmintológico	186

X.2 Caracterización de la infección.....	187
X.3 Extrapolación, rarefacción y curvas de acumulación	192
X.4 Componente de comunidad	192
X.5 Infracomunidades.....	199
XI. Conclusiones	203
XII. Bibliografía.....	205

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Registros de helmintos del género <i>Lithobates</i> en México.....	9
Tabla 2: Registros de helmintos en <i>L. catesbeianus</i> a lo largo de su distribución nativa e introducida.....	19
Tabla 3: Caracteres morfológicos y morfométricos de las especies del género <i>Haematoloechus</i> en México.....	61
Tabla 4: Registros de <i>Haematoloechus</i> spp. en México y en <i>L. catesbeianus</i>	69
Tabla 5: Caracteres morfológicos de <i>Gorgoderina</i> spp. reportadas en México y <i>L. catesbeianus</i>	77
Tabla 6: Registros de <i>Gorgoderina</i> spp. en anfibios de México (Se incluyen registros de Caudata) y en <i>L. catesbeianus</i> . Datos tomados de Paredes-León et al, (2008) y Mata-López et al, (2010).....	82
Tabla 7: Registros del orden Cyclophyllidea en anuros de México y en <i>L. catesbeianus</i>	87
Tabla 8: Registros de Onchoproteocephalidea I en anfibios de México y en <i>L. catesbeianus</i>	92

Tabla 9: Caracteres morfológicos y morfométricos de algunas especies del género <i>Falcaustra</i> que parasitan a <i>L. catesbeianus</i> y algunos anuros en México.	101
Tabla 10: Registros del género <i>Falcaustra</i> en anfibios de México y <i>L. catesbeianus</i>	106
Tabla 11 Morfometría de larvas de <i>Physocephalus</i> spp. en anuros y una especie de pez en México.	110
Tabla 12: Registros de <i>Physocephalus</i> spp. en anuros de México	113
Tabla 13: Registros de <i>Cosmocerca</i> spp. en anuros de México.	122
Tabla 14: Morfología de larvas del género <i>Contracaecum</i> , provenientes de algunos anuros y peces de México.	127
Tabla 15: Registros del género <i>Contracaecum</i> en anuros de México y <i>L. catesbeianus</i>	130
Tabla 16: Morfología del género <i>Foleyellides</i> , en anfibios de México.	136
Tabla 17: Registros del género <i>Foleyellides</i> en anuros de México y en <i>L. catesbeianus</i>	141
Tabla 18: Morfología de <i>S trispinosum</i> en estadio larvario de en distintos hospederos de América.	151

Tabla 19: Registros de <i>S. trispinosum</i> , en anuros de México.	155
Tabla 20: Morfología de <i>Eustrongylides</i> spp. de algunos anuros de América. .	160
Tabla 21: Registros del género <i>Eustrongylides</i> en anuros de México y <i>L. catesbeianus</i>	164
Tabla 22: Caracteres morfológicos de cistacantos del género <i>Oncicola</i> sp. en algunos anuros de México.	171
Tabla 23: Registros del género <i>Oncicola</i> en anuros de México y en <i>L. catesbeianus</i>	174
Tabla 24: Lista de especies de helmintos de <i>L. catesbeianus</i> colectados en San Felipe Orizatlán, Hidalgo.....	177
Tabla 25: Parámetros del componente de comunidad en el presente estudio.	181
Tabla 26: Valores de las infracomunidades totales y por temporada.....	185
Tabla 27: Componente de comunidad de los helmintos de algunos anuros de México.....	194
Tabla 28: Infracomunidades de helmintos de algunas especies de anuros distribuidas en la región Neártica y Neotropical.....	200

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: Macho adulto de <i>L. catesbeianus</i> , en la localidad de recolecta (Fotografía por Cristian Olvera).....	34
Figura 2: Distribución de <i>L. catesbeianus</i> en América. Se incluye la distribución nativa aproximada y algunas zonas de introducción en América. Imagen tomada y modificada de AmphibiaWeb, 2017.....	36
Figura 3: Zona de estudio en el municipio de San Felipe Orizatlán (Tomado y modificado de INEGI 2009c, y Google Earth Pro).	39
Figura 4: Sitios de recolecta de <i>L. catesbeianus</i> en San Felipe Orizatlán. (Fotografías por Cristian Olvera).....	42
Figura 5: Esquema de los niveles de organización de las poblaciones y comunidades de parásitos. Tomado de Bautista-Hernández et al, (2015); modificado de Zander (2000).....	48
Figura 6: Número de especies por sitio de infección.....	53
Figura 7: Número de individuos por sitio de infección.....	54
Figura 8: Esquema de un ejemplar adulto de <i>H. longiplexus</i> obtenido en el presente estudio.....	57

Figura. 9: Esquema del posible ciclo de vida de <i>H. longipectus</i> en la localidad de colecta, con base en los trabajos de Novak y Goater (2013); Snyder y Janovy, (1996) y Wetzel y Esch, (1996).	67
Figura 10: Esquema y fotografía de <i>G. attenuata</i> de este estudio.	74
Figura. 11: Esquema del posible ciclo de vida de <i>G. attenuata</i> en la localidad de colecta, con base en los trabajos de Rankin, 1939 y Bolek et al. (2009).	80
Figura 12: Esquema del escólex de Cyclophyllidea gen. sp.	85
Figura 13: Esquemas del espécimen de Onchoproteocephalidea I gen. sp.	89
Figura 14: Estructuras de las hembras de <i>F. catesbeianae</i>	95
Fig. 16: Esquemas de la morfología de los machos de <i>F. catesbeianae</i>	97
A) Región posterior, B) Región de la pseudoventosa	97
Figura. 16: Fotografías de MEB de un ejemplar macho de <i>F. catesbeianae</i>	98
A) Región cefálica, B) Región posterior. P= papila; cl= cloaca	98
Figura. 17: Esquema del posible ciclo de vida de <i>F. catesbeianae</i> , en la localidad de recolecta, basado en los trabajos de Crites, (1956); Movarec et al. (1995), Barlett y Anderson, (1985), Petter y Chabaud, (1971) y Anderson (2000).	104
Figura 18: Morfología de <i>P. cf. sexalatus</i>	108

Figura 19: Esquema del posible ciclo de vida de <i>P. cf. sexalatus</i> , basado en la información proporcionada por Anderson (2000).	112
Figura 20: Esquemas de las estructuras de una hembra de <i>Cosmocerca</i> sp.....	115
Figura 21: Fotografías de MEB de un ejemplar hembra de <i>Cosmocerca</i> sp.	116
Figura 22: Esquemas de la morfología del ejemplar macho de <i>Cosmocerca</i> sp.	118
Figura 23: Ciclo de vida de la familia Cosmocercidae.....	120
Figura 24: Estructuras morfológicas de <i>Contracaecum</i> sp.	125
Figura 25: Esquema del posible ciclo de vida de <i>Contracaecum</i> sp. en la localidad de recolecta, basado en la información proporcionada por Anderson, (2000).	129
Figura. 26: Morfología de las hembras de <i>Fo. flexicauda</i>	132
Figura 27: Morfología de los machos de <i>Fo. flexicauda</i>	134
Figura 28: Diagrama del posible ciclo de vida de <i>Fo. flexicauda</i> en la localidad de recolecta, basado en Anderson (2000), Crans, (1970) y Benach y Crans, (1973).	139
Figura 29: Esquemas del ejemplar recolectado de <i>Procamallanus</i> sp.	143

Figura 30: Diagrama del posible ciclo de vida de <i>Procamallanus</i> sp. de la localidad de recolecta, basado en Anderson (2000).....	146
Figura 31: Morfología de <i>S. trispinosum</i>	149
Figura 32: Esquema del posible ciclo de vida de <i>S. trispinosum</i> en la localidad de recolecta, basado en: Baker (1979); Barlett y Anderson, (1985); Movarec y Vargas-Vázquez (1998); Movarec et al. (1998), Cabrera-Guzmán et al. (2007, 2010); González y Hamann, (2007), Wiles y Bolek (2015) Muzzall, (1997), Paredes-León et al. (2008); Bolek et al. (2010); Baker, (1987); Zimmermann et al. (2011).	154
Figura 33: Morfología de <i>Eustrongylides</i> sp.....	157
Figura 34: Esquema del posible ciclo de vida de <i>Eustrongylides</i> spp., en la localidad de recolecta, basado en la información proporcionada por Anderson, (2000).	163
Figura 35: Morfología del cistacanto de <i>Oncicola</i> sp. en vista completa.....	167
Figura 36: Morfología de la región anterior, posterior y ganchos de un cistacanto de <i>Oncicola</i> sp.	168
Figura 38: Curvas de extrapolación y rarefacción con base en la cobertura de la muestra.	179
Figura 39: Curvas de acumulación hospedero parásito.	180

Figura 40: Perfil de diversidad empírico con los números de Hill ($q=0$) de las dos temporadas de muestreo y la comunidad completa.183

Figura 41: Curvas de rango-abundancia de Whittaker para las temporadas de muestreo.....184

I. RESUMEN

El objetivo de este estudio fue identificar taxonómicamente y posteriormente analizar el componente de comunidad e infracomunidad los helmintos de *L. catesbeianus* en la localidad del Naranjal, San Felipe Orizatlán, Hidalgo a lo largo de dos temporadas de muestreo (lluvias y secas). Se revisaron 64 ranas y se obtuvieron 13 taxones de helmintos (ocho en temporada de lluvias y 11 en secas): *Haematoloechus longiplexus*, *Gorgoderina attenuata* (Digenea), Onchoproteocephalidea I gen. sp., Cyclophyllidea gen. sp.(Cestoda), *Falcaustra catesbeianae*, *Foleyellides flexicauda*, *Serpinema trispinosum*, *Physocephalus* cf. *sexalatus*, *Contracaecum* sp., *Cosmocerca* sp., *Eustrongylides* sp., *Procamallanus* sp. (Nematoda) y *Oncicola* sp. (Acanthocephala), los cuales se distribuyen en seis sitios de infección: intestino (6 especies y 861 individuos), estómago (3, 323), pulmones (1, 129), vejiga urinaria (2, 2), mesenterio (5, 116) y tejido conectivo (1, 1). De dichos hábitats, el intestino fue el más parasitado, lo cual equivale al 46.15% de taxones encontrados y al 60% del total de individuos recolectados respectivamente. El sitio con menor número de taxones e individuos registrados fue el tejido conectivo (0.069% de individuos totales recolectados. A pesar de que *L. catesbeianus* cuenta con un registro helmintológico amplio, cuatro nemátodos (*Cosmocerca* sp., *S. trispinosum*, *Procamallanus* sp y *P. cf. sexalatus*) y el acantocéfalo (*Oncicola* sp.) representan registros nuevos para el hospedero y particularmente, los nemátodos *F. catesbeianae* y *Fo. flexicauda* constituyen nuevos registros de helmintos para México. La cobertura de la muestra indica que ambas temporadas están cerca del 100% de completitud. Las curvas de rarefacción indican que no existe diferencia significativa en la riqueza de especies por temporada. A nivel poblacional, las especies más importantes en términos de prevalencia, abundancia e intensidad fueron *F. catesbeianae* y *H. longiplexus* especies comunes en la helmintofauna de este anuro. Igualmente, se infiere que otros vertebrados, como las aves ictiófagas de la familia Ardeidae, son hospederos finales de algunos taxones de helmintos recolectados, como *Contracecum* sp., y *Eustrongylides* sp., lo cual sugiere que *L. catesbeianus* tiene un papel de hospedero definitivo e intermediario, siendo depredador y presa de otros organismos. Los mecanismos de reclutamiento inferidos fueron la ingestión de hospederos intermediarios (84.6 %), seguido de la penetración directa (23.07%) y la transmisión por vectores (7.69%). El cálculo de las comunidades arrojó

resultados similares en ambas temporadas; el patrón observado en el componente de comunidad es una moderada riqueza específica (13) y una baja diversidad con índices de dominancia altos. En contraste, las infracomunidades, muestran un patrón depauperado y de baja diversidad, lo cual es consistente con los resultados obtenidos para ranas de la región Neártica y algunas de la zona de transición de la región Neotropical-Neártica. Dichos patrones se pueden explicar por la vagilidad reducida del hospedero y la baja demanda energética por su condición ectotérmica. La estructura de las comunidades incluye taxones pertenecientes a la región Neártica y Neotropical, lo cual se puede explicar por la localización de la zona de estudio en la zona de transición de ambas regiones. Los nemátodos fueron el taxón dominante en términos de riqueza y abundancia en las comunidades, lo cual difiere con los patrones observados en algunos estudios del mismo anfibio; así como en algunos estudios realizados en ranidos de la región Neotropical. La riqueza y estructura del componente de comunidad de helmintos de *L. catesbeianus* en la localidad de estudio, son similares a estudios realizados en *L. megapoda*, *L. forreri* y *L. psilonota* de México; sin embargo, los resultados son heterogéneos en comparación con algunos ranidos neotropicales como *L. vaillanti* y otros anuros de la familia Bufonidae. Las infracomunidades de *L. catesbeianus*, por otro lado muestran un patrón depauperado, consistente con lo establecido para poblaciones de ranidos de la región Neártica; sin embargo, algunos como *L. vaillanti*, *L. dumni* y *L. forreri* poseen infracomunidades con alta riqueza y diversidad lo cual se puede asociar con las condiciones ecológicas del sitio.

II. INTRODUCCIÓN

II.1. Perspectivas generales del parasitismo

El parasitismo es un fenómeno ecológico sumamente común en la naturaleza. (Poulin y Morand, 2000; Rodríguez-Diego et al. 2009). Los parásitos incluyen representantes de distintos grupos taxonómicos; por lo tanto, proponer una definición que englobe la gran variedad de interacciones y gradientes que incluye es una tarea difícil. A pesar de lo anterior, un gran número de las definiciones propuestas (Crofton, 1971 a,b; Bush et al. 2001; Araújo et al. 2003; Poulin y Morand, 2000; Leung y Poulin, 2008; Rodríguez-Diego et al. 2009; Rico-Hernández, 2011) coinciden en que el parasitismo es el resultado de interacciones ecológicas entre poblaciones de dos o más especies; en donde los parásitos son organismos que dependen fisiológicamente de los hospederos que los albergan; es decir, los parásitos son organismos que ocupan un nicho ecológico sobre o dentro de otro organismo (Bush et al. 2001; Araújo et al. 2003; Roberts y Janovy, 2009). Este tipo de interacción en ocasiones es comparada con el comensalismo, mutualismo y la simbiosis; sin embargo, el parasitismo se puede diferenciar de las anteriores por las siguientes características: **a)** los parásitos son fisiológicamente dependientes del hospedero; **b)** el proceso infeccioso tiende a producir una distribución sobredispersa de los parásitos dentro de la población de hospederos; **c)** los parásitos llegan a matar a su hospedero si este se encuentra fuertemente infectado; **d)** las especies parásitas muestran un mayor potencial reproductivo que los hospederos (Crofton, 1971 a, b); **e)** virulencia es la habilidad del parásito de multiplicarse sujeta a presión de selección natural para incrementar el éxito de transmisión y **f)** patogenicidad, la cual se refiere a algunos aspectos de la interacción parásito hospedero que resultan en el daño del hospedero (Araújo et al. 2003).

Dentro del universo de formas de vida que incluyen los parásitos se encuentran los helmintos, quienes son miembros de cuatro grupos: **Acanthocephala**, **Nematoda**, **Platyhelminthes** e **Hirudinea** (Bush et al. 2001; Brusca y Brusca, 2003; Roberts y Janovy, 2009). Estos grupos están lejanamente relacionados entre sí, sugiriendo que las interacciones parásito hospedero han surgido y se han diversificado en distintos momentos de la historia de la vida en la tierra (Poulin y Moran, 2000; Rodríguez-Diego et al. 2009). Aunque, los parásitos fueron

considerados únicamente como agentes causales de enfermedades y otros padecimientos en el ser humano y animales domésticos durante siglos, en la actualidad, se sabe que son capaces de aportar información importante sobre el hábitat, hábitos, evolución, biogeografía y rutas de migración de sus hospederos, además son un modelo ideal para el estudio de interacciones, coevolución, historias de vida, selección sexual, flujo génico, entre otras (Rico-Hernández, 2011; Bautista-Hernández et al. 2013); por lo que constituyen una parte indispensable de la biodiversidad (Pérez-Ponce de León y García-Prieto, 2001b; Luque, 2008); incluso, recientemente, se ha observado su utilidad en los análisis de la calidad del ambiente como bioindicadores (Pulido-Flores y Monks, 2008; Monks et al. 2013).

II.1 Principios de la ecología de poblaciones y comunidades de los parásitos

Desde el punto de vista de la ecología, los estudios sobre helmintos son un tema relativamente reciente (Margolis et al. 1982; Bush et al. 1997; Zander, 2001; Bautista-Hernández et al. 2015); en términos generales, la ecología es el estudio de las relaciones entre los organismos y el ambiente donde habitan, con un enfoque en aquellos factores que regulan los números y las distribuciones de los organismos (Roberts y Janovy, 2009). Para los organismos de vida libre, el ambiente se refiere al espacio físico donde se distribuyen, por lo tanto, se contemplan estudios a nivel poblacional y de comunidades; estos conceptos involucran un conjunto de organismos de una (población) o más especies (comunidad) que comparten un hábitat o ecosistema, involucrando el medio físico y las redes de energía con las que interactúan (Sutton y Harmon, 2000; Vold y Buffet, 2008; Miller y Spoolman, 2009; Bautista-Hernández et al. 2015).

Para los organismos de vida libre se considera que las distribuciones pueden ocurrir como poblaciones panmícticas o metapoblaciones a lo largo de una región geográfica (Miller y Spoolman, 2009); En contraste, la distribución de los parásitos ocurre dentro de los hospederos y el hábitat es el sitio específico, órgano o tejido que estos organismos infectan; es importante resaltar que algunos taxones parásitos pueden incluir fases de vida libre en sus ciclos vitales (Anderson, 2000).

En este sentido se han realizado diversas propuestas para definir los conceptos ecológicos en parasitología: la primera propuesta fue realizada por Margolis et al. (1982) donde establecen nueve características poblacionales: Prevalencia, incidencia, intensidad, intensidad promedio, densidad, densidad o abundancia relativa, infrapoblación, suprapoblación y sitio o localización. Posteriormente, Bush et al (1997) y Zander (2001), complementaron la propuesta de Margolis et al. (1982) definiendo los niveles de poblaciones y comunidades que se utilizan y con esto medir con mayor facilidad la diversidad ecológica dentro de una población o comunidad de hospederos, los cuales son: el gremio de población, componente de población, infra, componente, gremio y supracomunidades, así como los parámetros ecológicos de prevalencia, abundancia, intensidad e intensidad promedio.

Los conceptos ecológicos que se utilizan actualmente en parasitología se pueden dividir en conceptos a nivel de población y conceptos a nivel de comunidades (Bautista-Hernández et al. 2015); los primeros incluyen a las **infrapoblaciones**, que se definen como los individuos de una especie de parásito que habitan en una población de hospederos en un tiempo determinado; posteriormente, se encuentra el **componente de población**, que incluye a los parásitos de una población de la misma especie, en una población de hospederos; el **gremio de población**, incluye a los parásitos de una población de la misma especie, en una comunidad de hospederos y la **suprapoblación**, incluye todos los individuos de una especie de parásito, en todas las etapas de desarrollo dentro de todos los hospederos en su ambiente; el segundo grupo incluye a la **infracomunidad**, que son todas las especies de parásito infectando a un solo hospedero; el **componente de comunidad**, que son todas las especies de parásitos explotando una población de hospederos en un tiempo determinado; el **gremio de comunidad**, que incluye a toda comunidad de parásitos en un ecosistema y finalmente la **supracomunidad** que incluye a toda comunidad de parásitos en un ecosistema (*Ver fig. 5 en la sección de métodos*) (Margolis et al. 1982; Bush et al. 1997; Zander, 2001).

II.2 Panorama actual sobre la biodiversidad de helmintos de vertebrados en México

Dentro de los vertebrados con fauna helmintológica documentada en México, se encuentran los peces, con 818 especies de helmintos; los mamíferos con 249 y finalmente los reptiles así como los anfibios con 184 y 106 especies registradas respectivamente (García-Prieto et al. 2014 a, b, c). Particularmente, los anfibios son un grupo ideal para el estudio de las interacciones parásito-hospedero, ya que ocupan una amplia variedad de hábitats, exhiben diferentes patrones en sus ciclos de vida, con diversas estrategias reproductivas y mantienen diferentes posiciones en las cadenas tróficas de los ecosistemas (Aho, 1990). En este contexto, a pesar de la diversidad de anfibios en México (383 especies) y su alto grado de endemismo (60%) (Parra-Olea et al. 2014; AmphibiaWeb, 2017), el conocimiento de su parasitofauna es escaso (Pérez-Ponce de León y García-Prieto, 2001a; Pérez-Ponce de León et al. 2002; Paredes-León et al. 2008), por lo que en este trabajo se pretende contribuir al conocimiento de los helmintos de *Lithobates catesbeianus* Shaw (1802) en la localidad del Naranjal, San Felipe Orizatlán, en el estado de Hidalgo, México, constituyendo el primer análisis helmintológico de este anuro en el país.

III. ANTECEDENTES

III.1 Panorama general de los estudios helmintológicos de anfibios en México

Los estudios helmintológicos sobre anuros en México son relativamente escasos; el primer trabajo publicado con este enfoque fue el realizado por Baird (1858) quien describió *Chavaudgolvania elongata*, parásita de *Ambystoma tigrinum*. Posteriormente no se realizaron trabajos formales sobre el tema hasta la década de los treinta donde destacan los trabajos de Caballero y Caballero y Bravo-Hollis, quienes describen nemátodos parásitos de anfibios y reptiles de México (Caballero y Caballero, 1933, 1935 a, b, 1938, 1956; Caballero y Caballero y Bravo-Hollis, 1949; Bravo-Hollis y Brenes, 1959).

Hasta la fecha la información recopilada para parásitos metazoarios de anfibios en México refiere que se han estudiado 68 géneros de anfibios en los cuales se han encontrado 176 especies de nemátodos, 138 de digéneos, 29 céstodos, 14 acantocéfalos, 10 monogéneos y

ocho hirudíneos (Falcón-Ordaz et al., 2014; García-Prieto et al. 2014 a, b, c, d; León-Règagnon, 2017; León-Règagnon y Romero-Mayén, 2017; Paredes-León et al. 2008; Romero-Mayén y León-Règagnon, 2016).

III.2 Registros de helmintos en el género *Lithobates*, Fitzinger, 1843 en México y en *L. catesbeianus* a nivel mundial.

En México se registran hasta la fecha 27 especies del género *Lithobates* (AmphibiaWeb, 2017), de las cuales únicamente 13 (*L. berlandieri*, *L. brownorum*, *L. dumni*, *L. forreri*, *L. magnaocularis*, *L. megapoda*, *L. montezumae*, *L. neovolcanicus*, *L. psilonota*, *L. spectabilis*, *L. tarahumarae*, *L. vaillanti* y *L. zweifeli*) presentan registros helmintológicos, siendo estos, 43 digéneos, 5 Acantocéfalos, 6 céstodos, 43 nemátodos y 1 hirudíneo (Paredes-León et al. 2008; Romero-Mayen et al 2016; Torres et al. 2018; Ramírez-Cruz, 2019; Velazquez-Urrieta et al. 2019) (**Tabla 1**). De manera particular, *L. catesbeianus* no ha sido objeto de estudios helmintológicos en México, sin embargo, destaca el trabajo de Mata-López et al. (2010) en poblaciones de Nebraska, Estados Unidos, que incluye los registros helmintológicos para esta especie hasta el año de 2010, constituido por 159 especies distribuidas de la siguiente manera: 75 digéneos, cuatro monogéneos, 10 céstodos, siete acantocéfalos y 63 nemátodos (**Tabla 2**).

Tabla 1: Registros de helmintos del género *Lithobates* en México.

N/D= Datos no disponibles. Datos obtenidos y modificados de Paredes-León et al. 2008; García-Prieto *et al.* 2014; Romero-Mayen y León-Régagnon, 2016; León-Régagnon y Romero-Mayen, 2017 y León-Régagnon, 2017.

Hospedero	Taxón de parásito	Sitio de infección	Localidad	Estado	
<i>L. berlandieri</i>	Digenea	<i>Cephalogonimus americanus</i>	Intestino	La Laguna	Nuevo León
			Laguna Escondida	Veracruz	
				Los Tuxtlas	
		<i>Megalodiscus americanus</i>	Cloaca, intestino	La Laguna	Nuevo León
		<i>Clinostomum</i> sp.	Mesenterio		
		<i>Halipegus occidualis</i>	Tubo de Eustaquio		
		<i>Gorgoderina parvicava</i>	Vejiga urinaria	Estación Biológica Los Tuxtlas	Veracruz
		<i>Haematoloechus complexus</i>	Pulmones	La Laguna	Nuevo León
				Huauchinango	Puebla
				Estación Biológica Los Tuxtlas	Veracruz
		<i>H. danbrooksi</i>	Intestino	La Laguna	Nuevo León
		<i>Langeronia macrocirra</i>		Rio Pesquería (Presa Rodrigo Gómez)	
	<i>Glyphelmims californiensis</i>	Estación Biológica Los Tuxtlas		Veracruz	
		Laguna El Zacatal			
	<i>G. tuxtlaensis</i>	Estación Biológica Los Tuxtlas	Nuevo León		
	Cestoda	<i>Ophiotaenia filaroides</i>		La Laguna	
	Acanthocephala	<i>Centrorhynchus</i> sp.	Mesenterio	Veracruz	
	Nematoda	<i>Aplectana</i> sp.	Intestino		
			<i>Cosmocerca</i> sp.		
		<i>Gnathostoma</i> sp.	Musculatura		Cosamaloapan
<i>Chabaudgolvania</i> sp.		Intestino	La Laguna		Nuevo León
<i>Oswaldocruzia</i> sp.			Estación Biológica Los Tuxtlas		Veracruz
<i>Rhabdias fuelleborni</i>		Pulmones	La Laguna		Nuevo León
<i>R. savagei</i>					
<i>L. brownorum</i>	Digenea	<i>Haematoloechus floedae</i>	Pulmones	Santa Rosa	Yucatán
			Parque Estatal Lagunas de Yalahau		
	<i>Glyphelmims brownorumae</i>	Intestino	<i>Loxogenes</i> sp.	Cenote Ixin-há	Tabasco
				Pozo Gualas, Ranchería Benito Juárez	
				Reserva de la Biosfera de Celestún	
				Reserva de la Biosfera de Río Lagartos	Yucatán
				Reserva de la Biosfera de Celestún	
				Parque Estatal Lagunas de Yalahau	
<i>Langeronia macrocirra</i>	Intestino	Reserva de la Biosfera de Río Lagartos			

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito		Sitio de infección	Localidad	Estado	
<i>L. brownorum</i>	Digenea	<i>Megalodiscus temperatus</i>	Intestino	Reserva de la Biosfera de Celestún Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Río Lagartos Reserva de la Biosfera de Celestún Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Río Lagartos Reserva de la Biosfera de Celestún Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Río Lagartos Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Celestún Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Río Lagartos Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Celestún Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Río Lagartos Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Celestún Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Río Lagartos Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Celestún Parque Estatal Lagunas de Yalahau Reserva de la Biosfera de Río Lagartos Lago de Pátzcuaro Lago de Zacapú Lago de Pátzcuaro Lago de Zacapú	Yucatán	
	Acanthocephala	<i>Oncicola</i> sp.	Mesenterio			
	Nematoda	<i>Aplectana incerta</i>	Intestino			
		<i>Contracaecum</i> sp.	Cavidad corporal			
	Nematoda	<i>Foleyellides striatus</i>				Intestino
		<i>Oswaldocruzia subauricularis</i>				
		Physalopteridae gen. sp.	Cavidad corporal			
		<i>Rhabdias fueleborni</i>	Pulmones			
		<i>Subulascaris falcaustriformis</i>	Intestino			
		<i>Cephalogonimus americanus</i>				
	<i>L. dunni</i>	Digenea	<i>Megalodiscus americanus</i>			Cloaca, intestino
			<i>Gorgoderina attenuata</i>			Vejiga urinaria
			<i>Haematoloechus coloradensis</i>			Pulmones
			<i>Glypthelmins californiensis</i>			Intestino
<i>G. quieta</i>						
Digenea		<i>Ochetosoma</i> sp.	Hígado			
			Intestino			
			Musculatura			
Cestoda		<i>Ophiotaenia filaroides</i>	Intestino			
Nematoda		<i>Eustrongylides</i> sp.	Cavidad corporal			
			Michoacán			
			Michoacán			

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito		Sitio de infección	Localidad	Estado
<i>L. dunni</i>	Nematoda	<i>Eustrongylides</i> sp.	Mesenterio	Lago de Pátzcuaro	Michoacán
			Musculatura		
		<i>Spiroxys contortus</i>	Estómago	Lago de Zacapú	
		<i>Spiroxys</i> sp.	Intestino		
			Mesenterio		
			Estómago		
		<i>Hedruris siredonis</i>	Intestino		
			Estómago		
		<i>Falcaustra mexicana</i>	Intestino	Lago de Pátzcuaro	
		<i>Foleyellides striatus</i>	Mesenterio	Lago de Zacapú	
Cavidad corporal	Lago de Pátzcuaro				
		<i>Ochoterenella digiticauda</i>	Mesenterio		
<i>L. forreri</i>	Digenea	<i>Cephalogonimus americanus</i>	Intestino	N/D	Sinaloa
		<i>Megalodiscus temperatus</i>			
		<i>Clinostomum attenuatum</i>	Dermis		
			Ojos		
		Musculatura	Estación Biológica Chamela	Jalisco	
	<i>Haematoloechus</i> sp.	Pulmones			
	Nematoda	<i>Cosmocerca podicipinus</i>	Intestino	N/D	Sinaloa
			Cloaca		
Estómago					
Cavidad corporal					
<i>Foleyellides striatus</i>	Mesenterio				
	<i>Physaloptera</i> sp.	Estómago			
<i>L. cf. forreri</i>	Digenea	<i>Mesostephanus</i> sp.	Riñones	Carretera Acapulco-Aeropuerto	Guerrero
		<i>Catadiscus rodriguezi</i>	Cloaca		
			Intestino		
		Diplostomidae gen. sp.	Riñones		
		<i>Haematoloechus coloradensis</i>	Pulmones	San Pedro Las Playas (Laguna de Tres Palos)	
	<i>Apharyngogastrea</i> sp.		Riñones		
	Diphyllobothriidae gen. sp.		Cavidad corporal		
		Mesenterio			
		Musculatura			
	Cestoda	<i>Cylindrotaenia americana</i>	Cloaca	Carretera Acapulco-Aeropuerto	
			Intestino		
	Acanthocephala	<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	Mesenterio	San Pedro Las Playas (Laguna de Tres Palos)	
<i>Oncicola</i> sp.					
Nematoda	<i>Globocephalus</i> sp.	Intestino	San Pedro Las Playas (Laguna de Tres Palos)		
		Estómago			
	<i>Contraecum</i> sp.	Cavidad corporal			
		Intestino			

Continúa tabla I

Hospedero	Taxón de parásito	Sitio de infección	Localidad	Estado		
<i>L. cf. forreri</i>	Nematoda	<i>Contracaecum</i> sp.	Mesenterio	San Pedro Las Playas (Laguna de Tres Palos)		
		<i>Serpinema trispinosum</i>	Intestino			
		<i>Aplectana incerta</i>		Cloaca	Carretera Acapulco- Aeropuerto	
		<i>Cosmocerca podicipinus</i>	Intestino		San Pedro Las Playas (Laguna de Tres Palos)	
		<i>Gnathostoma</i> sp.	Estómago			
			<i>Oswaldocruzia subauricularis</i>	Musculatura		
		<i>Foleyellides striatus</i>	Intestino	Carretera Acapulco- Aeropuerto		
		<i>Physaloptera</i> sp.	Estómago	San Pedro Las Playas (Laguna de Tres Palos)		
		<i>Rhabdias sphaerocephala</i>	Cavidad corporal			
				Pulmones	Carretera Acapulco- Aeropuerto	
<i>L. magnaocularis</i>	Digenea	<i>Haematoloechus complexus</i>		N/D		
		<i>Glypthelmins quieta</i>		Coquimatlán Colima		
	Nematoda	<i>Aplectana itzocanensis</i>	Intestino	N/D	Sinaloa	
		<i>Cosmocercoides variabilis</i>				
		<i>Oswaldocruzia pipiens</i>				
						Estómago
		<i>Foleyellides striatus</i>				Cavidad corporal
		<i>Physaloptera</i> sp.				Mesenterio
<i>Subulascaris falcaustriformis</i>	Intestino	Sinaloa				
<i>Rhabdias ranae</i>	Pulmones					
<i>L. megapoda</i>	Digenea	<i>Megalodiscus americanus</i>	Cloaca	Manantiales de Cointzio		
			Intestino	Lago de Cuitzeo		
		<i>Gorgoderina attenuata</i>	Vejiga urinaria	Manantiales de Cointzio		
		<i>Haematoloechus complexus</i>	Pulmones	Lago de Chapala		
		<i>Glypthelmins quieta</i>	Intestino	Lago de Atotonilco	Jalisco	
				Lago de Cuitzeo		
				Manantiales de Cointzio	Michoacán	
		<i>Ochetosoma</i> sp.	Hígado	Manantiales de Cointzio	Michoacán	
		Intestino				
		Musculatura				
Cestoda	<i>Ophiotaenia</i> sp.	Intestino	Lago Cajititlán	Jalisco		
Acanthocephala	Polymorphidae gen. sp.	N/D	Lago de Atotonilco			
			Lago de Chapala			

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito	Sitio de infección	Localidad	Estado				
<i>L. megapoda</i>	Nematoda	<i>Contraecum</i> sp.	Cavidad corporal	Lago de Cuitzeo	Michoacán			
			Intestino	Lago de Atotonilco	Jalisco			
			Mesenterio					
		<i>Eustrongylides</i> sp.	Cavidad corporal	Lago de Cuitzeo	Michoacán			
			Mesenterio	Lago de Atotonilco	Jalisco			
			Musculatura	Lago Cajititlán				
				Lago de Chapala				
		<i>Spiroxys</i> sp.	Intestino	Lago de Cuitzeo	Michoacán			
			Mesenterio					
			Estómago					
		<i>Foleyellides striatus</i>	Cavidad corporal		Lago de Atotonilco	Jalisco		
					Lago Cajititlán			
Lago de Chapala								
<i>Rhabdias</i> sp.	Pulmones		Lago de Atotonilco					
			Lago de Xochimilco	Distrito Federal				
<i>L. montezumae</i>	Digenea	<i>Cephalogonimus americanus</i>	Intestino	Ciénega de Lerma	Estado de México			
			<i>C. robustus</i>	Cloaca				
		<i>Megalodiscus americanus</i>	Intestino		Lago de Xochimilco	Distrito Federal		
					Ciénega de Lerma	Estado de México		
		<i>M. temperatus</i>	Intestino		Lago de Texcoco			
					Lago de Xochimilco	Distrito Federal		
		<i>Halipegus occidualis</i>	Tubo de Eustaquio		Lago de Xochimilco	Distrito Federal		
					<i>Fibricola</i> sp.	Cavidad corporal	Ciénega de Lerma	Estado de México
		<i>Gorgoderina attenuata</i>	Vejiga urinaria		Lago de Xochimilco	Distrito Federal		
					Ciénega de Lerma	Estado de México		
		<i>Haematoloechus coloradensis</i>	Pulmones		Lago de Texcoco	Distrito Federal		
N/D								
<i>H. complexus</i>	Pulmones		Ciénega de Lerma	Estado de México				
			Lago de Texcoco					

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito		Sitio de infección	Localidad	Estado
<i>L. montezumae</i>	Digenea	<i>H. elongatus</i>	Pulmones	Lago de Xochimilco	Distrito Federal
		<i>H. illimis</i>		Lago de Texcoco	Estado de México
		<i>H. macrorchis</i>		Ciénega de Lerma	
		<i>H. medioplexus</i>		Lago de Texcoco	
		<i>H. parcvitellarius</i>		Lago de Xochimilco	Distrito Federal
		<i>H. pulcher</i>		Ciénega de Lerma	Estado de México
		<i>H. varioplexus</i>		Ciénega de Lerma	Estado de México
				Lago de Xochimilco	Distrito Federal
				Ciénega de Lerma	Estado de México
				Lago de Texcoco	Estado de México
				Lago de Xochimilco	Distrito Federal
				Ciénega de Lerma	Estado de México
				Lago de Texcoco	Estado de México
				Lago de Xochimilco	Distrito Federal
		Ciénega de Lerma	Estado de México		
		Lago de Texcoco	Estado de México		
		<i>Glythelmins californiensis</i>	Intestino	Lago de Xochimilco	Distrito Federal
				Ciénega de Lerma	Estado de México
		<i>G. quieta</i>		Lago de Xochimilco	Distrito Federal
				Ciénega de Lerma	Estado de México
		<i>Ochetosoma sp.</i>	Hígado		
			Intestino		
			Musculatura	Ciénega de Lerma	
		<i>Metroliasthes mexicana</i>	Intestino	Lago de Xochimilco	Distrito Federal
Cestoda	<i>Ophiotaenia filaroides</i>	Lago de Texcoco		Estado de México	
	<i>O. magna</i>	Lago de Xochimilco		Distrito Federal	
Nematoda	<i>Gnathostoma sp.</i>	Musculatura	Rio Usila	Oaxaca	
	<i>Spiroxys corti</i>	Intestino	N/D	Distrito Federal	
	<i>Spiroxys susanae</i>		Ciénega de Lerma	Estado de México	
		Estómago			
Nematoda	<i>Falcaustra caballeroi</i>	Intestino	Lago de Xochimilco	Distrito Federal	
	<i>F. ranae</i>		N/D		
	<i>Foleyellides striatus</i>	Cavidad corporal	Lago de Xochimilco	Estado de México	
		Mesenterio	Ciénega de Lerma		
	<i>Abbreviata ranae</i>	Intestino	N/D	N/D	

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito		Sitio de infección	Localidad	Estado
<i>L. neovolcanicus</i>	Digenea	<i>Cephalogonimus americanus</i>	Intestino	Lago de Zacapú	Michoacán
		<i>Megalodiscus americanus</i>	Cloaca	Manantiales de Cointzio	
			Intestino		
		<i>Gorgoderina attenuata</i>	Vejiga urinaria		
		<i>Haematoloechus complexus</i>	Pulmones		
		<i>Glypthelmins quieta</i>	Intestino	Tapalpa	Jalisco
	<i>Ochetosoma</i> sp.	Hígado	Manantiales de Cointzio	Michoacán	
		Intestino			
Musculatura					
Nematoda	<i>Paracamallanus</i> sp.				
<i>L. psilonota</i>	Digenea	<i>Glypthelmins quieta</i>	Intestino	Atenquique	Jalisco
				Zapopan	
		Megalodiscus americanus		Atenquique	
				Zapopan	
	<i>Haematoloechus</i> sp.	Pulmones	Atenquique		
	<i>Halipegus</i> sp.	Boca	Atenquique		
	Nematoda	<i>Eustrongylides</i> sp.	Cavidad corporal	Zapopan	
		Foleyellides sp.		Atenquique	
<i>L. spectabilis</i>	Digenea	<i>Haematoloechus elongatus</i>	Pulmones	Santiago Tamazola	Oaxaca
		<i>H. caballeroi</i>	Pulmones	Rancho las Pilas	Hidalgo
				Metznxtla	
		<i>Glypthelmins quieta</i>	Intestino	Rancho las Pilas	
				Metznxtla	
		<i>Halipegus</i> sp.	Boca	Huitzo	Oaxaca
		<i>Megalodiscus americanus</i>	Intestino	Metznxtla	Hidalgo
<i>Clinostomum</i> sp.	Cloaca				

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito		Sitio de infección	Localidad	Estado
<i>L. spectabilis</i>	Nematoda	<i>Foleyellides cf. flexicauda</i>	Mesenterio	Metznoxtla	Hidalgo
		<i>Rhabdias</i> sp.	Pulmones	Rancho las Pilas	
		<i>Physaloptera</i> sp.	Estómago		
		<i>Falcaustra</i> sp.	Intestino		
		Cosmocercinae gen. sp.			
		<i>Lueheia inscripta</i>	Mesenterio		
		<i>Oncicola</i> sp.	Vejiga urinaria	Rancho las Pilas	
<i>L. tarahumarae</i>	Digenea	<i>Haematoloechus breviplexus</i>	Pulmones	Yecora	Sonora
		<i>Langeronia macrocirra</i>	Intestino		
		<i>Glythelmins quieta</i>			
	Cestoidea	<i>Ophiotaenia magna</i>	Cavidad corporal		
	Acanthocephala	Oligacanthorhynchidae gen. sp.			
	Nematoda	<i>Falcaustra inglisi</i>			
		<i>F. lowei</i>			
	Nematoda	<i>Oswaldocruzia pipiens</i>	Estómago	Sonora	
		<i>Foleyellides striatus</i>	Cavidad corporal		
			Mesenterio		
		<i>Physaloptera</i> sp.	Estómago		
		<i>Subulascaris falcaustriformis</i>	Intestino		
		<i>Rhabdias ranae</i>	Pulmones		

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito		Sitio de infección	Localidad	Estado		
<i>L. vaillanti</i>	Digenea	<i>Cephalogonimus americanus</i>	Intestino	Laguna Escondida	Veracruz		
		<i>Halipegus eschi</i>	Traquea				
		<i>Catadiscus propinquus</i>	Intestino				
		<i>C. rodriguezii</i>				Cloaca	
		<i>Gorgoderina attenuata</i>	Vejiga urinaria	Estación Biológica Los Tuxtlas			
		<i>G. parvicava</i>					
		<i>Haematoloechus complexus</i>	Pulmones	Laguna Escondida			
		<i>H. danbrooksi</i>		Estación Biológica Los Tuxtlas			
		<i>H. floedae</i>		Santa Rosa		Yucatán	
		<i>H. illimis</i>		Tubo de Eustaquio		Laguna Escondida	
		<i>Langeronia macrocirra</i>	Intestino	Estación Biológica Los Tuxtlas		Veracruz	
		<i>Glythelmins facioi</i>		Laguna Escondida			
		<i>G. parva</i>		7 km NE de Zanacatepec		Oaxaca	
		<i>G. sp.</i>		Cascadas de Agua Azul		Chiapas	
		<i>G. tuxtlaensis</i>		Laguna Escondida		Veracruz	
		Digenea		Intestino		Estación Biológica Los Tuxtlas	Veracruz
		Acanthocephala	<i>Centrorhynchus sp.</i>	Mesenterio		Lago de Catemaco	
			<i>Oncicola sp.</i>				
	<i>Plagiorhynchus sp.</i>		Laguna Escondida				
	Nematoda	<i>Contraecum sp.</i>		Cavidad corporal			
			Intestino				

Continúa tabla 1

Hospedero	Taxón de parásito		Sitio de infección	Localidad	Estado	
<i>L. vaillanti</i>	Digenea	<i>Cephalogonimus americanus</i>	Intestino	Laguna Escondida	Veracruz	
		<i>Halipegus eschi</i>	Traquea			
		<i>Catadiscus propinquus</i>	Intestino			
		<i>C. rodriguezii</i>				Cloaca
		<i>Gorgoderina attenuata</i>	Vejiga urinaria	Estación Biológica Los Tuxtlas		
		<i>G. parvicava</i>				
		<i>Haematoloechus complexus</i>	Pulmones	Laguna Escondida		
		<i>H. danbrooksi</i>		Estación Biológica Los Tuxtlas		
		<i>H. floedae</i>		Santa Rosa		Yucatán
		<i>H. illimis</i>		Tubo de Eustaquio		Laguna Escondida
		<i>Langeronia macrocirra</i>	Intestino	Estación Biológica Los Tuxtlas		Veracruz
		<i>Glythelmins facioi</i>		Laguna Escondida		
		<i>G. parva</i>		7 km NE de Zanacatepec		Oaxaca
		<i>G. sp.</i>		Cascadas de Agua Azul		Chiapas
		<i>G. tuxtlaensis</i>		Laguna Escondida		Veracruz
	Digenea		Intestino	Estación Biológica Los Tuxtlas	Veracruz	
	Acanthocephala	<i>Centrorhynchus sp.</i>	Mesenterio	Lago de Catemaco		
		<i>Oncicola sp.</i>				
		<i>Plagiorhynchus sp.</i>		Laguna Escondida		
	Nematoda	<i>Contraecaecum sp.</i>	Cavidad corporal	Laguna Escondida		
			Intestino			

Tabla 2: Registros de helmintos en *L. catesbeianus* a lo largo de su distribución nativa e introducida.

N/D: Datos no disponibles. Datos tomados de Mata-López et al. 2010.

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País	
Digenea	<i>Alaria</i> sp.	Musculatura	Ontario	Canadá	
		Cavidad corporal			
	<i>A. arisaematoides</i>	Pulmones	New Brunswick		
		Musculatura			
		Estómago			
	<i>A. marciana</i>	Musculatura	N/D*		N/D
	<i>A. mustelae</i>		Michigan		
	<i>Allasostomoides chelydrae</i>	Recto	Nebraska		Estados Unidos
	<i>A. parvus</i>	Intestino	Illinois		
		Cloaca	Luisiana		
	<i>Apharyngostrigea pipientis</i>	Cavidad corporal	Nueva Brunswick	Canadá	
	<i>Auridistomum chelydrae</i>	N/D	Oklahoma	Estados Unidos	
	<i>Brachycelium salamandrae</i>	Intestino	Georgia		
	<i>Bunodera</i> sp.				
	<i>Cephalogonimus</i> sp.		Kansas		
	<i>C. americanus</i>				
	<i>C. brevicirrus</i>		Nevada		
	<i>Clinostomum</i> sp.		Mesenterio		Ontario
		Arizona			
		Luisiana			
		Michigan			
	<i>C. attenuatum</i>	Peritoneo	Oklahoma		
		Cavidad corporal			
	<i>C. marginatum</i>	Peritoneo	Kansas		
	<i>Cystagora tetracystis</i>	Musculaturas de la garganta	N/D	Canadá	
	<i>Diplodiscus</i> sp.	Intestino	Indiana	Estados Unidos	
<i>Echinostoma trivolvis</i>	Riñones	New Brunswick	Canadá		
<i>Euryhalmis squamula</i>	Piel	Washington	Estados Unidos		
<i>Glythelmins</i> sp.	Intestino	Nebraska			
<i>G. californiensis</i>		N/D		N/D	

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Digenea	<i>G. quieta</i>	Intestino	New Brunswick	Canadá
			Ontario	Canadá
			Walton	
			Quebec	
			Habana	Cuba
			Arkansas	Estados Unidos
			California	
			Florida	
			Georgia	
			Illinois	
			Indiana	
			Iowa	
			Luisiana	
			Massachusetts	
			Michigan	
			Mississippi	
			Nebraska	
			Nevada	
			Nueva Inglaterra	
			Carolina del Norte	
			Ohio	
			Oklahoma	
			Seattle	
			Carolina del Sur	
	Texas			
	Washington			
	Wisconsin			
	<i>Gorgodera</i> sp.	Vejiga urinaria	Ontario	Canadá
			Quebec	Estados Unidos
			Kansas	
Luisiana				
Michigan				
Nueva York				
West Virginia				

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Digenea	<i>G. amplicava</i>	Riñones	Ontario	Canadá
		Estómago	Arkansas	Estados Unidos
		Ductos excretores	Illinois	
		Intestino	Iowa	
		Cloaca	Kentucky	
			Luisiana	
			Massachusetts	
			Michigan	
			Mississippi	
			Missouri	
			Nebraska	
			Carolina del Norte	
			Ohio	
			Oklahoma	
		Tennessee		
	Texas			
	Virginia			
	Wisconsin			
	<i>G. cygnoides</i>	Vejiga urinaria	Acuario de Nueva York	
	Gordoderidae gen. Sp.		California	
			Nebraska	
	<i>Gorgoderina</i> sp.	Riñones	Nebraska	
			New Brunswick	Canadá
	<i>G. attenuata</i>	Vejiga urinaria	Ontario	Estados Unidos
			Quebec	
			Arizona	
			Arkansas	
Illinois				
Indiana				
Kansas				
Massachusetts				
Mississippi				
Nebraska				
Carolina del Norte				
Carolina del Sur				
Texas				
Washington				

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País		
Digenea	<i>G. bilobata</i>	Vejiga urinaria	Georgia	Estados Unidos		
			Virginia			
	<i>G. simplex</i>	Georgia				
		Virginia				
	<i>Haematoloechus</i> sp.	Pulmones	California	Estados Unidos		
			Luisiana			
			Nebraska			
			Carolina del Norte			
			Texas			
			West Virginia			
			<i>H. breviplexus</i>		Ontario	Canadá
					Quebec	
			<i>H. floedae</i>		Arizona	Estados Unidos
					Arkansas	
	Illinois					
	Indiana					
	Kentucky					
	Luisiana					
	Mississippi					
	Nebraska					
	Nevada					
	Carolina del Norte					
	Nuevo México					
	Oklahoma					
	Carolina del Sur					
	Texas					
	Virginia					
	<i>H. buttensis</i>	Nevada				
		Nebraska				
	<i>H. coloradensis</i>	Nebraska				
	<i>H. complexus</i>	Nebraska				
<i>H. lobatus</i>	Arizona	Estados Unidos				
	California					
	Florida					
	Georgia					
	Nebraska					
	Texas					
	China		Japón			
Kagagua						
Chonnam-Kohung Podu	Corea					

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Digenea	<i>H. longiplexus</i>	Pulmones	New Brunswick	Canadá
			Nueva Escocia	
			Ontario	
			Quebec	
			N/D	Cuba
			Arizona	Estados Unidos
			Arkansas	
			California	
			Connecticut	
			Georgia	
			Idaho	
			Illinois	
			Indiana	
			Iowa	
			Luisiana	
			Kentucky	
			Michigan	
			Mississippi	
			Nebraska	
			Nevada	
			Carolina del Norte	
			Ohio	
			Oklahoma	
	Oregon			
	Texas			
	Washington			
	West Virginia			
	<i>H. medioplexus</i>	Quebec	Canadá	
	<i>H. parvoplexus</i>	Iowa	Estados Unidos	
		Connecticut		
		Luisiana		
		Michigan		
Nebraska				
Nevada				
Washington				
<i>H. variegatus</i>	Ontario	Canadá		
<i>H. varioplexus</i>	Acuario de Nueva York	Estados Unidos		
	New Brunswick	Canadá		
	Ontario			
	Quebec			
	Luisiana	Estados Unidos		
	Nebraska			
Virginia				

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Digenea	<i>H. viguerasi</i>	Pulmones	Habana	Cuba
	<i>Halipegus</i> sp.	Tubo de Eustaquio	Arkansas	Estados Unidos
		Estómago	Luisiana	
			Michigan	
			Nebraska	
	<i>H. amherstensis</i>	Tubo de Eustaquio	Massachusetts	
		Boca		
	<i>H. eccentricus</i>	Tubo de Eustaquio	Michigan	Canadá
	<i>H. occidualis</i>	Boca	Ontario	
		Estómago	Massachusetts	Estados Unidos
			Nebraska	
	<i>H. ovocaudatus</i>	Tubo de Eustaquio	Ontario	Canadá
		Lengua		
	<i>Langeronia macrocirra</i>	Intestino	Nevada	Estados Unidos
	<i>Levinseniella ophidea</i>		California	
	<i>Loxogenes</i> sp.	Estómago	Ontario	Canadá
	<i>L. arcanum</i>	Hígado	New Brunswick	
		Intestino	Ontario	
			Luisiana	
			Michigan	
	<i>Loxogenoides bicolor</i>	Unión hepático-duodenal	Carolina del Sur	Estados Unidos
			Carolina	
			Georgia	
			Nebraska	
	<i>L. loborchis</i>	Hígado	Carolina del Norte	Estados Unidos
		Ductos biliares	Georgia	
			Kentucky	
<i>Megalodiscus</i> sp.	Intestino	Carolina del Norte	Estados Unidos	
		Florida		
		Georgia		
<i>M. americanus</i>	Recto	Michigan	Canadá	
<i>M. intermedius</i>		New Brunswick		
<i>M. microphagus</i>		Luisiana		
<i>M. temperatus</i>	Intestino	Carolina del Norte	Estados Unidos	
		Arkansas		
		New Brunswick		
		Ontario		
		Arkansas		
		California		
		Georgia		
Illinois				
Iowa				
Michigan				

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Digenea	<i>M. temperatus</i>	Intestino	Carolina del Norte	Estados Unidos
	<i>M. temperatus</i>	Intestino	Nebraska	
			Carolina del Sur	
			Tennessee	
			Texas	
	<i>Mesocoelium breviccaecum</i>		Virginia	Japón
	<i>Mesocoelium breviccaecum</i>		N/D	Japón
	<i>Neogogatea kentuckiensis</i>	Musculatura	Ohio	Estados Unidos
	Pharamphistomatidae gen. Sp.	Recto	New Brunswick	Canadá
	<i>Pharyngostomun cordatum</i>	Mesenterio	Aichi	Japón
	<i>Phyllodistomum</i> sp.	Cloaca	Quebec	Canadá
	<i>Plagiorchis</i> sp.	Intestino	N/D	N/D
	<i>Pleurogenoides</i> sp.	N/D	California	Estados Unidos
			Oregon	
			Washington	
	<i>P. stromi</i>	Intestino	Luisiana	
	<i>Proterometra albacauda</i>	Esófago	N/D	N/D
		Estómago		
	<i>Pseudosonsinometra catesbeianae</i>	Duodeno	Luisiana	Estados Unidos
	<i>Pseudosonsinometra catesbeianae</i>		Tennessee	
<i>Rauschiella linguatula</i>	Intestino	Nevada		
<i>R. proxima</i>	N/D	Nevada		
<i>Ribeiroia</i> sp.		California		
<i>Strigea elegans</i>	Musculatura	N/D		
<i>Teloporia aspidonectes</i>	Pulmones	Michigan		
Monogenea	<i>Gyrodactylus</i> sp.	Piel	Ontario	
			Nueva Jersey	Estados Unidos
	N/D		N/D	
	California		Estados Unidos	
	N/D			
<i>G. jennyae</i>				
Cestoda	<i>Cylindrotaenia americana</i>	Intestino	New Brunswick	Canadá
			Massachusetts	Estados Unidos
	Virginia			
	<i>Bothriocephalus</i> sp.		New Brunswick	Canadá
	<i>Ophiotaenia</i> sp.		Habana	Cuba
	<i>O. gracilis</i>		Colorado	Estados Unidos
	Virginia			

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Cestoda	<i>O. magna</i>	Intestino	California	Estados Unidos
			Nebraska	
			Nevada	
			Texas	
	<i>O. saphena</i>		New Brunswick	Canadá
			Nebraska	Estados Unidos
	Proteocephalidae gen. sp.	Estómago	New Brunswick	Canadá
	<i>Proteocephalus</i> sp.	N/D	New Brunswick	
			California	Estados Unidos
			Carolina del Norte	
Oregon				
<i>Spirometra mansonioides</i>	Musculatura	Luisiana	Canadá	
<i>S. ranarum</i>		Quebec		
Acanthocephala	<i>Acanthocephalus</i> sp.	Intestino	Massachusetts	Estados Unidos
	<i>Centrorhynchus</i> sp.	Cavidad corporal	Carolina del Norte	
	<i>Echinorhynchus</i> sp.	Peritoneo	Acuario de Nueva York	
	<i>Fessisentis driedi</i>	Intestino	New Brunswick	Canadá
	<i>Neoechinorhynchus</i> sp.	Musculatura	Provincia Pinar del Río	Cuba
		Peritoneo		
	<i>N. rutili</i>	Intestino	Texas	Estados Unidos
Nematoda	<i>Abbreviata</i> sp.		Provincia Pinar del Río	Cuba
		Estómago		
	<i>A. ranae</i>	Intestino	Columbia	Estados Unidos
		Estómago	Illinois	
			Indiana	
			Luisiana	
		Carolina del Sur		
	<i>Agamascaris odontocephala</i>	Cavidad corporal	Carolina del Norte	
		Hígado	Carolina del Sur	
		Estómago		
<i>Agamonema</i> sp.	Cuerpo entero	Carolina del Norte		
<i>Agiostrongylus contonensis</i>	N/D	N/D	Japón	
Anisakidae gen. sp.	Mesenterio	Oklahoma	Estados Unidos	

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Nematoda	<i>Aplectana</i> sp.	Cloaca	Michigan	Estados Unidos
		Intestino		
	Habana			
	Provincia Santiago de Cuba		Cuba	
	<i>A. cubana</i>			
	<i>A. haematospicula</i>			
	Ascarididae gen. sp.	Vejiga urinaria	Arizona	Estados Unidos
	<i>Ascaris</i> sp.	Peritoneo	Massachusetts	
			Acuario de Nueva York	
	<i>Brevimulticaecum</i> sp.	Musculatura	Florida	
	<i>Camallanus</i> sp.	Intestino	Illinois	
	<i>C. multilineatus</i>	Estómago	Zoológico de Londres	Reino Unido
			Provincia Pinar del Río	Cuba
	<i>Contraecum</i> sp.	Musculatura	California	Estados Unidos
			Pennsylvania	
	<i>Cosmocercoides</i> sp.		Kansas	Canadá
			Michigan	
			New Brunswick	
	<i>C. dukae</i>		California	Estados Unidos
			Massachusetts	
			Mississippi	
			Carolina del Norte	
			Oregon	
Texas				
Washington				
New Brunswick				
<i>C. variabilis</i>	Intestino	Quebec	Estados Unidos	
		California		
		Illinois		
		Mississippi		
		Carolina del Norte		
		Ohio		
		Oklahoma		
		Oregon		
		Texas		
		Virginia		
		Washington		
<i>Dioctophyma renale</i>	Cavidad corporal	Ontario	Canadá	
Dioctophymatidae gen. sp.	Musculatura	Nevada	Estados Unidos	

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Nematoda	<i>Dujardinascaris</i> sp.	Cavidad corporal	Carolina del Norte	Estados Unidos
	<i>Enterobius vermicularis</i>	Intestino	Acuario de Nueva York	
	<i>Eustrongylides</i> sp.	Cavidad corporal	N/D	Cuba
		Mesenterio	California	Estados Unidos
	<i>Eustrongylides wenrichi</i>	Ojos	Luisiana Nevada Pennsylvania	
		Riñones		
		Hígado		
		Mesenterio		
		Boca		
		Musculatura		
	<i>Falcaustra</i> sp.	Musculatura	Texas	
	<i>Falcaustra</i> sp.	Intestino	Oklahoma	
		Estómago		
	<i>F. catesbeianae</i>	Intestino	Ontario	Canadá
			Hasama	Japón
			Arkansas	Estados Unidos
			California	
			Georgia	
			Illinois	
			Luisiana	
			Maryland	
			Michigan	
			Carolina del Norte	
Ohio				
Oklahoma				
Carolina del Sur				
Tennessee				
Texas				
<i>F. inglisi</i>	New Brunswick	Canadá		
	Ontario			
<i>Filaria nitida</i>		Acuario de Nueva York	Estados Unidos	
<i>F. quadrituberculata</i>	Peritoneo	Luisiana		
	Mesenterio	Nueva Jersey Oklahoma		
<i>Foleyella</i> sp.	Cavidad corporal	Nueva Jersey		
	Mesenterio	Oklahoma		
<i>Foleyellides</i> sp.	Cavidad corporal	Nueva Jersey		
	Mesenterio	Oklahoma Texas		

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Nematoda	<i>F. americana</i>	Cavidad corporal	Texas	Estados Unidos
		Mesenterio	Carolina del Norte	
			Virginia	
			Ohio	
	<i>Fo. flexicauda</i>	Cavidad corporal	Nueva Jersey	
		Mesenterio		
	<i>F. ranae</i>	Cavidad corporal	Luisiana	
		Mesenterio	Carolina del Norte	
	<i>Gnathostoma spinigerum</i>	Musculatura	N/D	Japón
	<i>Gyrinicola batrachinensis</i>	Intestino	New Brunswick	Canadá
			Ontario	
			Quebec	
			Florida	
	<i>Hedruris</i> sp.	N/D	Ohio	Estados Unidos
			California	
			Nueva Hampshire	
			Oregon	
	<i>H. pendula</i>	Intestino	Washington	Canadá
	<i>H. siredonis</i>	Estómago	Ontario	
	Kathlaniidae gen. sp.	Intestino	Texas	Estados Unidos
		Estómago		
	Onchocercidae gen. sp.	Vasos sanguíneos	Carolina del Norte	
			Virginia	
	<i>Oswaldocruzia</i> sp.	Intestino	Michigan	
	<i>O. leidyi</i>		Tennessee	
	<i>O. lenteixeirai</i>		Provincia Santiago de Cuba	
Habana				
<i>O. pipiens</i>	Intestino	New Brunswick	Canadá	
		Ontario		
		California	Estados Unidos	
		Luisiana		
		Carolina del Norte		
		Oklahoma		
Virginia				
<i>Oxysomatium</i> sp.	N/D	Oklahoma		
Oxyuridae gen. sp.		Ontario	Canadá	

Continúa tabla 2

Taxón	Parásito	Sitio de infección	Localidad	País
Nematoda	<i>Parapharyngodon bassi</i>	Intestino	Provincia Santiago de Cuba Habana	Cuba
	Physalopteridae gen. sp.	Estómago	Oklahoma	Estados Unidos
	<i>Physaloptera</i> sp.	Cavidad corporal	Arizona	
		Mesenterio	California	
		Estómago	Indiana	
			carolina del norte	
			Ohio	
	<i>Porrocaecum</i> sp.	Cavidad corporal	Provincia Pinar del Río	Cuba
		Intestino	Provincia Santiago de Cuba	Estados Unidos
	<i>Raillietnema longicauda</i>		Indiana	
	<i>Rhabdias</i> sp.	Cavidad corporal	Carolina del Norte	Estados Unidos
			California	
			Oklahoma	
			Oregon	
			Washington	
	<i>R. americanus</i>		Quebec	Canadá
	<i>R. ranae</i>	Pulmones Pulmones	Arizona	Estados Unidos
			Luisiana	
			Carolina del Norte	
			Ohio	
			Oklahoma	
	<i>Spiroptera mugientis</i>	Intestino	N/D	Estados Unidos
		Estómago		
<i>Spiroxys</i> sp.	Intestino	Arizona		
	Mesenterio	Michigan		
		Carolina del Norte		
<i>S. contortus</i>	Intestino	Texas	Estados Unidos	
<i>S. constricta</i>	Estómago	Virginia		
<i>Strongyluris ranae</i>	Intestino	Georgia		
			New Brunswick	Canadá
			Luisiana	Estados Unidos
			Georgia	

IV. JUSTIFICACIÓN

Lithobates catesbeianus se cataloga como una de las 100 especies invasoras de mayor prioridad a nivel mundial de acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN por sus siglas en inglés) (Lowe et al. 2000); sin embargo, existe escasa documentación en relación a los impactos que genera en las zonas donde ha sido introducida, los cuales, en general se limitan a la zona oeste de Estados Unidos. Existe evidencia de que este anuro afecta de manera negativa a las poblaciones de pequeños vertebrados, específicamente otros anuros de menor tamaño como *Lithobates* spp., quienes son desplazados por competencia o depredación (Hammerson 1982; Kiesecker et al. 1997, 1998, 2001; Doubledee et al, 2003; Govindarajulu et al. 2005; Ficelota et al. 2007; Fuller et al. 2011; Cook y Heppel, 2013; Sepulveda et al. 2015). Además, se conoce su potencial como vector del hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Mazzoni et al. 2003; Rizkalla, 2009; Miaud et al. 2016; Borzée et al. 2017) que representa una de las mayores amenazas a las poblaciones de anfibios en la actualidad. Desde el punto de vista helmintológico, Mata-López et al. (2010), registran 159 especies asociadas a *L. catesbeianus* en su área de distribución nativa y algunos países donde ha sido introducida; cabe mencionar, que existe un caso documentado de la introducción de un digéneo (*Haematoloechus floedae*) por este anfibio en Costa Rica (Brooks y Ferrao, 2005), el cual se ha establecido en las poblaciones de *Lithobates* de esa zona. A pesar de lo anterior, algunos autores (Ficelota et al. 2007; Sepulveda et al. 2015), consideran que es importante ampliar el conocimiento de esta especie en relación a las dinámicas de sus invasiones, incluyendo el estudio de la helmintofauna (Mata-López et al. 2010), que puede aportar información sobre aspectos de la historia natural del hospedero, como su alimentación, hábitos y hábitat, reproducción y biogeografía. En este sentido resulta de gran importancia realizar una mayor recopilación de información con el fin de aplicar estrategias de control, manejo o erradicación de este anfibio en las zonas invadidas, así como medidas de prevención en zonas vulnerables. Cabe mencionar que, hasta la fecha no existen registros publicados de la helmintofauna de esta especie en México (Paredes-León et al. 2008 Mata-López et al. 2010), por lo que este trabajo servirá de base para futuros estudios con relación a esta especie invasora y su impacto en la fauna nativa.

V. OBJETIVOS

V.1 Objetivo general

Contribuir al conocimiento de la helmintofauna de *Lithobates catesbeianus* en México evaluando la estructura de las comunidades de sus endoparásitos

V.2 Específicos.

Describir las infracomunidades y componente de comunidad de los helmintos de *Lithobates catesbeianus* en la localidad de El Naranjal, San Felipe Orizatlán, Hidalgo.

Caracterizar las poblaciones de cada especie de helminto en *L. catesbeianus* mediante los parámetros ecológicos de prevalencia, abundancia e intensidad promedio en dos temporadas de muestreo (lluvia y secas).

V.3 Metas

- Realizar el inventario de la biodiversidad de helmintos de *L. catesbeianus* en la localidad de El Naranjal, San Felipe Orizatlán, Hidalgo.
- Caracterizar morfológicamente los helmintos de *L. catesbeianus* en la localidad de El Naranjal, San Felipe Orizatlán, Hidalgo.
- Obtener las curvas de acumulación y rarefacción con base en la cobertura de la muestra para dos temporadas de muestreo y comparar la riqueza obtenida
- Obtener el perfil de diversidad general y de las temporadas de muestreo con base en los números de Hill para observar la equitatividad de la comunidad
- Realizar las curvas de rango-abundancia total y de las dos temporadas de muestreo con el fin de observar los cambios en composición de las especies de helmintos obtenidas
- Realizar los cálculos de los atributos a nivel de infracomunidad y componente de comunidad total y por temporada.

VI. BIOLOGÍA DEL HOSPEDERO

VI.1 Descripción morfológica

Lithobates catesbeianus Shaw 1802, es un anuro de gran tamaño, con una longitud hocico-cloaca (LHC) máxima de 204mm, la boca es casi tan larga como la cabeza, el tímpano es de mayor diámetro que el globo ocular en los machos, mientras que en las hembras el diámetro del tímpano es menor que el del globo ocular; un pliegue supratimpánico se observa desde el ojo hasta la extremidad anterior. A diferencia del resto de especies del género, carecen de pliegues dorsolaterales; por lo tanto, la región dorsal únicamente posee pequeños tubérculos esparcidos uniformemente; las extremidades posteriores son largas y robustas y la articulación tibiotarsal llega a la altura del ojo (Ramírez-Bautista et al. 2009, 2014; AmphibiaWeb, 2017).

La coloración del dorso puede variar de verde olivo a marrón, con manchas indistintas distribuidas en todo el cuerpo, mientras que las piernas pueden tener bandas de color más oscuro o estar fuertemente moteadas. La coloración en la región ventral por lo general es blanca o de un color muy claro que puede presentar algunas manchas oscuras reticuladas, los machos en temporada reproductiva presentan una coloración amarilla en la región gular y en el pecho (**Fig. 1**) (Ramírez-Bautista et al. 2009, 2014; Lemos-Espinal et al., 2016; AmphibiaWeb, 2017).

Lithobates catesbeianus, Shaw, 1802



Figura 1: Macho adulto de *L. catesbeianus*, en la localidad de recolecta (Fotografía por Cristian Olvera).

VI.2 Distribución de *Lithobates catesbeianus*

Esta especie se distribuye naturalmente desde el sureste de Canadá, bajando a través de la zona este y medio este de Estados Unidos, hasta el norte de Veracruz y parte de San Luis Potosí, México; ha sido introducida en numerosos países con fines alimenticios; algunas de las poblaciones invasoras establecidas se han registrado en: Alemania, Francia, Grecia, Italia, Filipinas, China, Malasia, México, Singapur, Tailandia, Taiwán, Argentina, Ecuador, Colombia, República Dominicana, Cuba, Uruguay, y Venezuela (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2015; Lemos-Espinal et al. 2016) (**Fig. 2**).

En México la distribución natural se ubica en una pequeña porción de la vertiente del Atlántico, a través de los estados de Tamaulipas, Nuevo León, San Luis Potosí y Veracruz (CONABIO, 2016); existen algunas poblaciones introducidas en los estados de Baja California Sur, Sinaloa, Morelos, Yucatán, Michoacán y Oaxaca. En el estado de Hidalgo, particularmente, se encuentra en la región de la Huasteca Hidalguense, en los municipios de Atlapexco, Huejutla, San Felipe Orizatlán y Yahualica (Ramírez-Bautista et al. 2014).

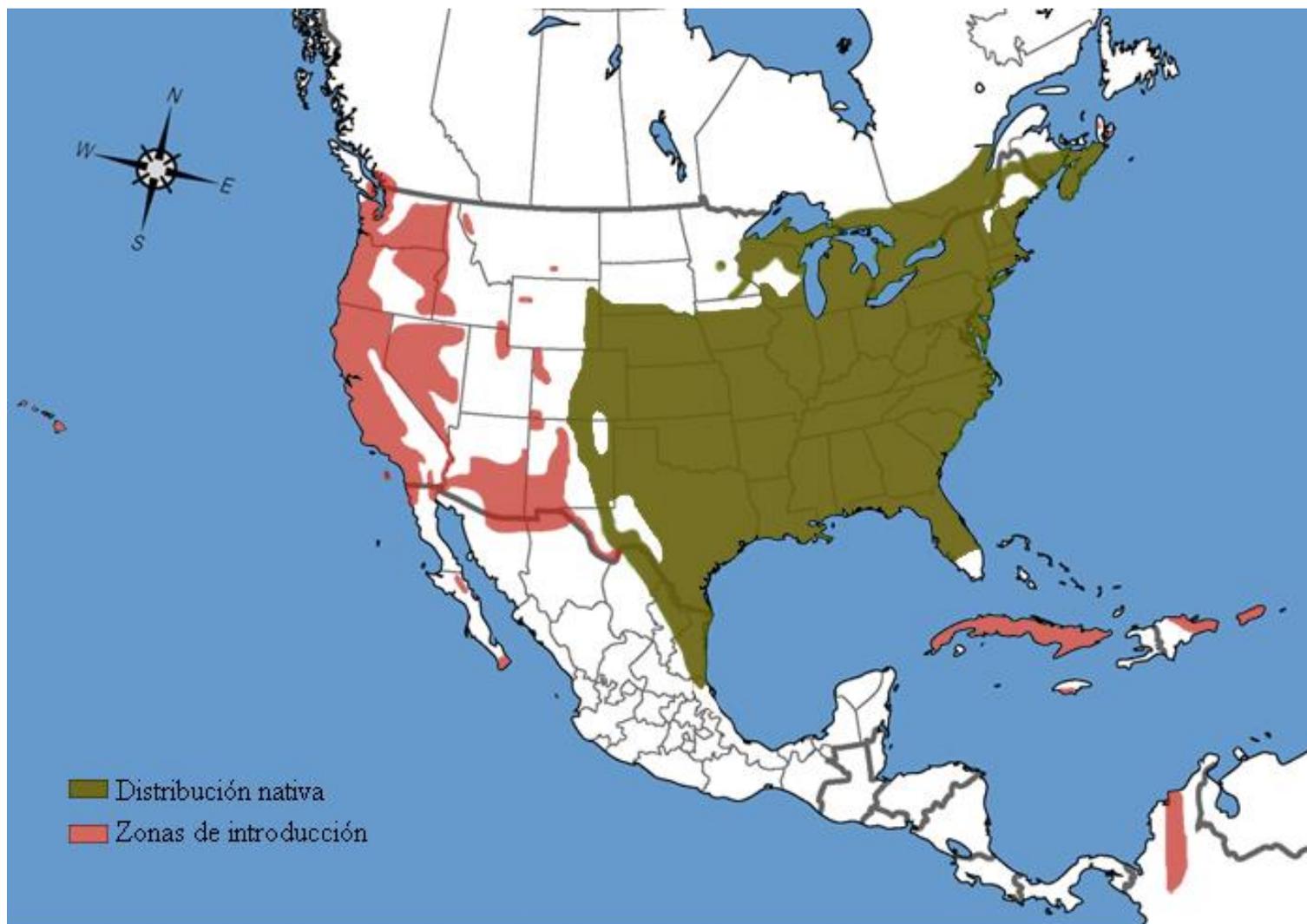


Figura 2: Distribución de *L. catesbeianus* en América. Se incluye la distribución nativa aproximada y algunas zonas de introducción en América. Imagen tomada y modificada de AmphibiaWeb, 2017.

VI.3 Historia natural

VI.3.1 Hábitat

En México *L. catesbeianus* se encuentra principalmente a intervalos altitudinales relativamente bajos que van desde el nivel del mar hasta los 1000 m en zonas predominantemente cálidas, como bosques tropicales caducifolios y perennifolios. Sin embargo, se ha registrado su presencia en altitudes de hasta 2400 m, en regiones predominantemente templadas (Ramírez-Bautista et al. 2009; CONABIO, 2016).

VI.3.2 Hábitos

Son animales de hábitos predominantemente acuáticos, realizan sus actividades cerca de cuerpos de agua con corriente escasa, como arroyos, estanques y ríos. Los machos son muy territoriales y pueden competir por espacio. Estos anuros se alimentan durante la noche, la dieta de las larvas consiste en detritus y materia orgánica, los organismos juveniles se alimentan principalmente de artrópodos; sin embargo, la dieta de los adultos es generalista e incluye artrópodos y vertebrados pequeños, como anfibios, reptiles, mamíferos, peces e incluso aves (Ramírez-Bautista et al. 2009, 2014; Lemos-Espinal et al. 2016).

VI.3.3 Reproducción

La temporada reproductiva ocurre en primavera y verano, debido a que los huevos requieren que la temperatura del agua se encuentre en un rango de 24-32 °C. Las hembras de mayor tamaño pueden ovipositar hasta 20,000 huevos por puesta, los cuales eclosionan aproximadamente cinco días después de la oviposición. El estado larval puede prolongarse hasta dos años (Ramírez-Bautista et al. 2009, 2014; Lemos-Espinal., 2016; AmphibiaWeb 2017).

VI.3.4 Estatus de la especie

Lithobates catesbeianus no se encuentra bajo ninguna categoría de riesgo. La tendencia de crecimiento poblacional es aparentemente positiva en los sitios donde ha sido introducida y decreciente en algunos sitios donde es nativa (IUCN, SSC Amphibian Specialist Group, 2015). Se considera como una especie invasora importante por su capacidad de desplazar a las especies de anuros más pequeños por competencia, depredación o transmisión de patógenos, como el hongo *Batrachochytrium dendrobatidis* (Lowe et al. 2000; Mazzoni et al. 2003; Rizkalla, 2009; CONABIO, 2016; Miaud et al. 2016; Borzée et al. 2017).

VII. ÁREA DE ESTUDIO

El estado de Hidalgo se ubica en la región centro-oriental de la República Mexicana, en las coordenadas 21.4° a 19.6° N; 97.96° a 99.88° O, colinda al norte con los estados de San Luis Potosí y Veracruz, al este con el estado de Puebla, al sur con los estados de Tlaxcala y México y al oeste con el estado de Querétaro (INEGI, 1992, 2014). Se encuentra inmerso en tres provincias biogeográficas: la Faja Volcánica Transmexicana (FVT), que se extiende desde el oeste del estado, en municipios como Huichapan, Tecozautla, Huichapan y Nopala, hasta su colindancia con Puebla y Tlaxcala, con altitudes que van de los 1,300 hasta más de 3,400 m; por otro lado, la Llanura Costera del Golfo de México (LCG) que cubre sólo una pequeña porción en la región norte de la Huasteca Hidalguense con un rango altitudinal de 18-250 m y la Sierra Madre Oriental (SMO) que se extiende paralela a la LCG, desde el noroeste del estado, hasta los municipios de Tenango de Doria y Huehuetla, en su colindancia con Puebla; el intervalo altitudinal es de 100-3,200 m (Espinosa-Organista et al. 2000; Ramírez-Bautista et al. 2010; Sánchez-Rojas y Bravo-Cadena, 2017). Está conformado por 84 municipios. La colecta de especímenes para el presente trabajo se realizó en localidades dentro del municipio de San Felipe Orizatlán pertenecientes a la LCG (**Fig. 3**).

VII.1 Municipio de San Felipe Orizatlán

Se localiza en el norte del estado en los paralelos 21.06° a 21.4° N; y los meridianos 98.45° a 98.7° O; presenta un intervalo altitudinal de 200 a 600 m. Colinda al norte con los estados de San Luis Potosí y Veracruz; al este con Veracruz y el municipio de Jaltocán; al sur con Huejutla de Reyes y Tlanchinol, y al oeste con Tlanchinol y el estado de San Luis Potosí. Ocupa un territorio de 323km² y representa 1.56% de la superficie del estado (INEGI, 2009; Gobierno del estado de Hidalgo, 2016).

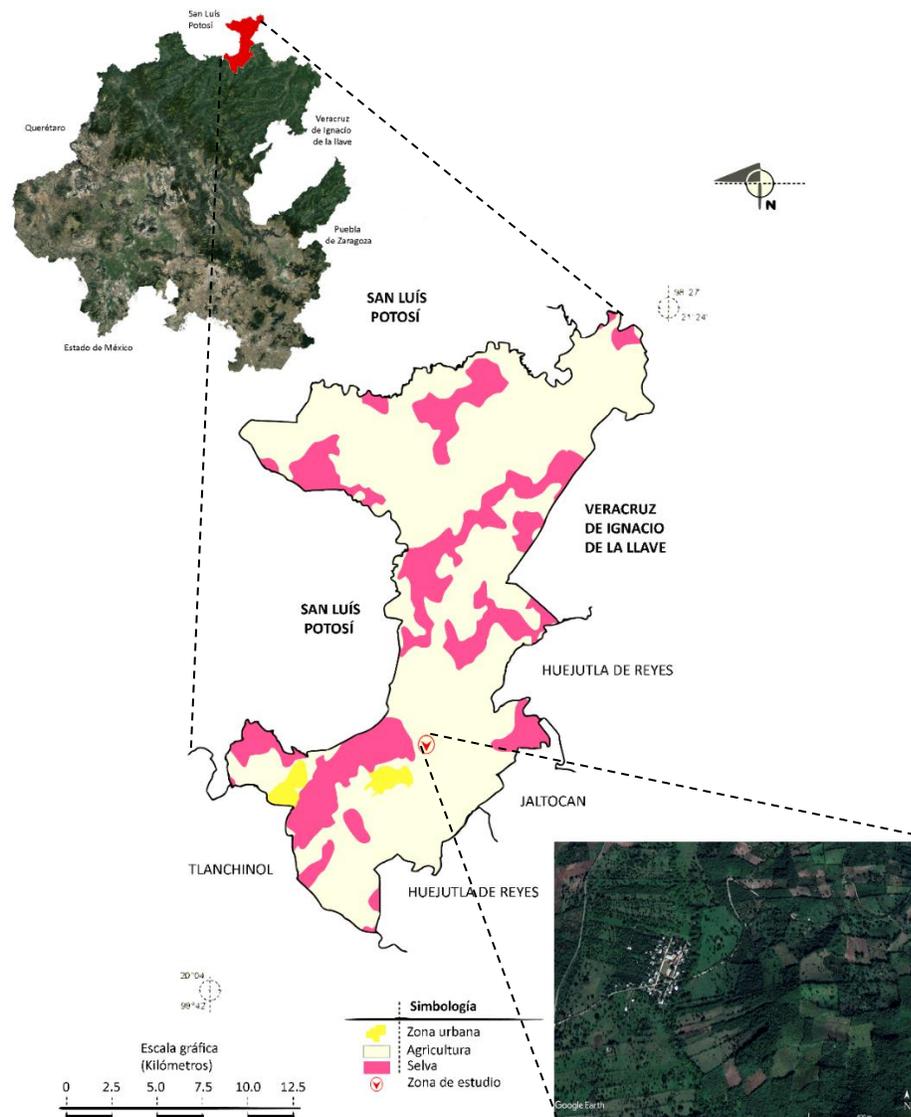


Figura 3: Zona de estudio en el municipio de San Felipe Orizatlán (Tomado y modificado de INEGI 2009c, y Google Earth Pro).

VII.2 Clima

El clima es predominantemente semicálido-húmedo con abundantes lluvias en verano y semicálido-húmedo con abundantes lluvias todo el año. La precipitación anual es en general alta, 1400-2100mm. El rango de temperaturas que se presenta es de 22-26° C debido a la proximidad con el Golfo de México (INEGI, 2009).

VII.3 Fisiografía, topografía e hidrología

El municipio se encuentra dentro de dos provincias biogeográficas, la SMO y la LCG (Espinosa-Organista et al. 2000; INEGI, 2014; Sánchez-Rojas y Bravo-Cadena, 2017). La topografía está principalmente representada por sierra, en la región sur del municipio donde se encuentra la SMO, y lomeríos y tierras planas en la región norte del municipio que corresponde en gran medida a la LCG (INEGI, 2009, 2014; Sánchez-Rojas y Bravo-Cadena, 2017).

El municipio se encuentra dentro de la cuenca hidrológica del Pánuco, incluye la cuenca Moctezuma y a su vez subcuenca Río San Pedro y Río Tempoal. Las principales corrientes de agua perennes son Coacuilco, Los Sabinos y San Pedro (INEGI, 2009; Gobierno del estado de Hidalgo, 2016).

VII.4 Características de la localidad de colecta

El Naranjal se localiza en la zona central del municipio, al norte de su cabecera municipal Orizatlán, (21. 189816° N, -98. 578349° O; WGS 84, 178 m), la vegetación original consistía en bosque tropical subcaducifolio; sin embargo, más del 70% de esta cobertura se encuentra transformada en potreros (INEGI; 2014; CONABIO,2016), algunos de los cuales contienen pequeños cuerpos de agua estancada con vegetación acuática, hábitat ideal para *L. catesbeianus* (Lemos-Espinal et al. 2016) (**Fig. 4**).

VII.4.1 Flora

La zona presenta un alto grado de perturbación, principalmente se compone por potreros (75%), en menor medida bosque tropical (15%) y de bosque mesófilo de montaña (10%) (INEGI, 2009). Los potreros se caracterizan por ser extensiones de desmonte donde abundan las plantas herbáceas, principalmente las gramíneas con el fin de mantener el ganado vacuno; esto resulta en una comunidad vegetal homogénea. Las especies principales en este tipo de vegetación son *Paspalum* sp. y *Andropogon* sp. Además, existen cercas vivas de árboles como *Quercus* sp, y *Bursera* sp. (Villavicencio-Nieto y Pérez-Escaldón, 2010).



Figura 4: Sitios de recolecta de *L. catesbeianus* en San Felipe Orizatlán. (Fotografías por Cristian Olvera)

VII.4.2 Fauna

No existen inventarios de vertebrados para el municipio. La mayoría de especies presentes son de afinidad neotropical (Ramírez-Bautista et al. 2017). Con respecto a los anfibios, las familias mejor representadas en el municipio son Bufonidae, Hylidae, Microhylidae, Ranidae, Craugastoridae, Eleutherodactylidae y Salamandridae; en los hábitats mencionados arriba, *L. catesbeianus* coexiste con numerosos anuros representantes de estos grupos, como *L. berlandieri*, *Incilius nebulifer*, *Rhinella horribilis*, *Leptodactylus fragilis*, *L. melanonotus*, entre otros (Ramírez-Bautista et al. 2014).

VIII. MÉTODOS

VIII.1 Trabajo de campo

Se realizaron 10 salidas de campo en un periodo que comprende septiembre de 2017 a septiembre de 2018, (temporada de lluvias y secas) cada una, con una duración de tres días. Las 64 ranas fueron colectadas durante la noche con una red de mano y posteriormente se colocaron en sacos de manta húmedos para su traslado al laboratorio; además, se obtuvieron las coordenadas geográficas en grados decimales, altitud, fecha y hora, microhábitat, actividad, vegetación y la LHC de cada individuo.

VIII.2 Revisión de los hospederos

Las ranas fueron sacrificadas con la aplicación de una sobredosis de pentobarbital sódico intraperitoneal (Casas-Andreu et al, 1991) y posteriormente fueron colocadas en una cámara letal con una sobredosis de éter etílico; con esto, sus pulmones se saturan en poco tiempo al realizar intercambio gaseoso a través de la piel y la muerte viene rápidamente (1-5 minutos), además, permite que el cuerpo permanezca completamente relajado (Angulo et al. 2006). Algunos ejemplares fueron depositados en las colecciones húmedas del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CH-CIB 6011-1016). Una vez completado este procedimiento se realizó un examen helmintológico externo e interno.

El examen externo consistió en una revisión completa de la piel, extremidades, interior de la boca, cloaca y ojos con ayuda de un microscopio estereoscópico y lupas (Thompson, 2012). El examen helmintológico interno se realizó cortando la piel de la región ventral de los hospederos en una línea recta desde la cloaca hasta el esternón con ayuda de tijeras de punta y pinzas de disección para sostener el tejido. Posteriormente las vísceras se extrajeron cortando el esófago y el recto en la porción distal y se colocaron en una caja de Petri con solución salina al 0.6% (Justine et al. 2012). Los órganos se separaron con tijeras y se colocaron en cajas Petri individuales para su revisión; una vez hecho esto, cada órgano (pulmones, tubo digestivo, hígado, corazón, útero, riñones, conductos, vejiga y corazón) se desgarró con agujas y pinzas de disección (Lamothe-Argumedo, 1997; Justine et al. 2012; Sepulveda y Kinsella, 2013). Finalmente se revisó la cavidad corporal en busca de quistes o filarias con ayuda del microscopio estereoscópico.

Los helmintos se recolectaron con ayuda de pinceles de distintos grosores, en relación a su tamaño o con pipetas Pasteur y se colocaron en cajas Petri con solución salina al 0.6% para realizar la fijación al finalizar. Cada morfo de helmintos encontrado se colocó en distintas cajas Petri.

VIII.3 .4 Fijación y conservación de helmintos

Los digéneos y céstodos se sacrificaron con agua caliente con el fin de evitar la contracción corporal, posteriormente se fijaron dentro de un vial con una solución compuesta por alcohol, formol y ácido acético (AFA), y se almacenaron con el mismo fijador limpio, los frascos se etiquetaron, y se conservaron 24hrs en el fijador para su posterior tinción con carmalum de Mayer, finalmente se montaron en preparaciones permanentes con bálsamo de Canadá con base en los protocolos establecidos por Lamothe-Argumedo, (1997).

Los nemátodos se sacrificaron y relajaron en ácido acético glacial con el fin de evitar el enrollamiento del cuerpo (Berland, 1961), posteriormente se almacenaron en frascos con alcohol al 70%. Para la revisión de los organismos se realizaron preparaciones temporales

con un aclarante, que es una mezcla de alcohol-glicerina (30%/70%) y se dejaron reposar durante 24 horas (Lamothe-Argumedo, 1997; Justine et al. 2012).

VIII.4 Identificación taxonómica

Una vez terminado el proceso de fijación y conservación de los helmintos, se realizó la identificación taxonómica, utilizando las claves de Chabaud, (1974); Vidal-Martínez et al. (2001); Bray et al. (2008) y literatura especializada, como descripciones originales y/o, redescrpciones de cada especie o género. Los helmintos se observaron bajo la luz de un microscopio óptico, se realizó la morfometría de utilidad para la identificación (las medidas de las diferentes estructuras son proporcionadas en micrómetros salvo que se indique lo contrario); el formato utilizado en la sección de caracterización morfológica de los resultados incluye por estructura medida: la media, seguida de la desviación estándar y el intervalo entre paréntesis comenzando por el número menor. Los dibujos se elaboraron con la ayuda de una cámara clara acoplada al microscopio óptico y una tableta para dibujo digital Wacom Intuos C y el Software de edición fotográfica Adobe Photoshop CS6 y Adobe Illustrator CS6. El material de referencia de los taxones de parásitos colectados, se depositaron en la Colección Nacional de Helmintos (CNHE) del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

VIII.5 Análisis de datos

VIII.5.1 Caracterización de la infección

La caracterización de cada una de las infecciones se realizó con base en los parámetros ecológicos de prevalencia, abundancia promedio e intensidad promedio propuestos por Bush et al. (1997). Los cálculos se realizaron con el software *Quantitative parasitology* el cual está disponible en “<http://www2.univet.hu/qpweb>” para su utilización en línea.

PREVALENCIA: Número de hospederos infectados con uno o más individuos de una especie particular de parásito, dividida entre el número de hospederos examinados (se expresa como porcentaje).

$$P \% = (Nhi \div Nhe) \times 100$$

ABUNDANCIA PROMEDIO: Número total de individuos de una especie de parásito encontrado entre el número total de hospederos examinados en la muestra.

$$A = Nc \div Nhe$$

INTENSIDAD PROMEDIO: Número total de individuos de una especie particular de parásito encontrado entre el número de hospederos infectados en la muestra.

$$I = Nc / Nhi$$

INTERVALO DE INTENSIDAD: Es el número mayor y el número menor de helmintos de una sola especie, que se registran en una muestra.

VIII.5.2 Completitud del inventario

La completitud del inventario se analizó con base en la cobertura de la muestra, que se define como el porcentaje de individuos de la población que pertenecen al total de individuos de la muestra; las bases matemáticas de esta propuesta son relativamente recientes y únicamente requieren las abundancias de cada especie para correr los análisis, (Chao y Jost 2012) la fórmula utilizada es:

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

Donde:

n = Muestra total; f_1 = Número de singletones en la muestra; f_2 = Número de doubletones en la muestra

Este método no es sensible al tamaño de muestra ni especies raras (únicamente es sensible a especies con abundancias sumamente grandes) y se ajusta de una mejor manera a los datos obtenidos en este estudio (Una gran cantidad de especies raras y un número muy reducido de especies abundantes). En contraste con los estimadores no paramétricos tradicionales de Chao 2, ICE y Jackknife de primer y segundo orden, que se basan en especies que se presentan en cada unidad de esfuerzo de muestreo exactamente una o dos veces (Singletones y doubletones), así como el número de especies raras y el número de especies presentes en una sola unidad de muestreo. Además, son sensibles a escalas espaciales reducidas (González-Oreja et al. 2010) Para realizar los cálculos correspondientes en cada temporada y en la muestra total, se utilizó el software en línea iNEXT (Chao et al. 2016).

Para comparar la riqueza de especies entre la temporada de lluvias y la de secas se realizaron curvas de extrapolación basadas en la cobertura de la muestra y en el exponente $q=0$ (Riqueza de especies, véase el siguiente párrafo). A diferencia de las curvas de rarefacción tradicionales, que se basan en el tamaño de muestra, y utilizan la comunidad menos diversa para realizar las comparaciones de riqueza, este método permite realizar la rarefacción con base en la cobertura de la muestra, por lo tanto, no se “descarta” información valiosa y no subestima a las comunidades más diversas (Chao y Jost, 2012). Se reportan tres curvas en las **figuras 38 y 40** ubicada en la sección de resultados, una por temporada y una de los resultados de la totalidad de la muestra. Igualmente se realizaron curvas de acumulación hospedero-parásito con el fin de observar el comportamiento de la adición de nuevas especies al inventario en términos de hospederos revisados.

VIII.5.3 Análisis de comunidades

Las comunidades se analizaron a nivel de componente de comunidad e infracomunidad, en acuerdo con los términos establecidos por Bush et al. 1997 y posteriormente retomados por Zander, (2000) quienes discuten los niveles a los que se pueden observar las poblaciones y

comunidades de parásitos: **Componente de comunidad** se define como todos los individuos de las especies parásitas que albergan todos los individuos de una especie de hospedero de la muestra y una **infracomunidad** se compone por todos aquellos individuos de toda especie parásita que se observe en un hospedero (Bautista Hernández et al. 2015) (**Fig. 5**).

Los cálculos para el índice de Berguer-Parker, Brillouin y equidad de Brillouin se realizaron con el software PAST, versión 3.0 para el componente de comunidad y en el software estadístico R, versión. 3.6.1 con el paquete Tabula 1.0 (Frerebeau, 2019) para las infracomunidades.

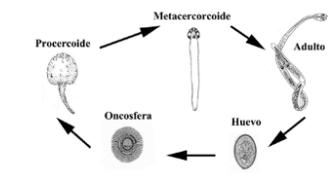
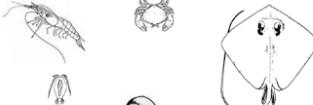
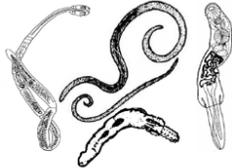
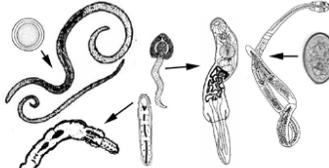
A	Infra-	Componente-	Gremio-	Supra-
Población <i>Acanthobotrium</i>				
Hospederos	 1 espécimen de una especie <i>Dasyatis</i> (elasmobranquio)	 Individuos de una población en común	 Gremio de 5 especies	 Todos los hospederos de un céstodo parásito
Conceptos	Intensidad Competencia intraespecífica	Prevalencia Infestación densidad, epidemiología	Mecanismos de defensa Especificidad	Ciclo de vida, transferencia de parásitos Microescala del medio ambiente
B	Infra-	Componente-	Gremio-	Supra-
Comunidad Helmintos parásitos				
Hospederos	 1 espécimen de una especie <i>Dasyatis</i> (elasmobranquio)	 Individuos de una población en común	 Gremio de 5 especies	 Todos los hospederos de una comunidad de parásitos
Conceptos	Competencia interespecífica Nicho ecológico	Migración, colonización Diversidad	Dominancia Especies núcleo y especies satélite	Especies alogénicas contra autogénicas Evolución de la comunidad de parásitos

Figura 5: Esquema de los niveles de organización de las poblaciones y comunidades de parásitos. Tomado de Bautista-Hernández et al, (2015); modificado de Zander (2000).

Los atributos que se obtuvieron para el componente de comunidad y las infracomunidades fueron los siguientes:

VIII.5.3.1 *Riqueza de especies:*

Para el componente de comunidad, la riqueza es el número total de especies de helmintos encontrados en una población de hospederos estudiada, en este caso se obtuvo para la muestra total y para cada temporada. A nivel de infracomunidades se obtuvo un promedio de todas las infracomunidades que existen en la población de hospederos estudiada.

VIII.5.3.2 *Abundancia:*

Para el análisis de infracomunidades se obtuvo un promedio de todas las infracomunidades de la población de hospederos.

VIII.5.3.3 *Diversidad con los números de Hill*

Es una medida cuantitativa que refleja el número de especies que existen en una población y al mismo tiempo considera la distribución de las abundancias de los individuos. Se utilizaron los números de Hill (q^D) (Hill, 1973), los cuales utilizan transformaciones algebraicas de algunos índices de medición de diversidad conocidos (Shannon y Ginni-Simpson) con el fin de calcular el número de especies efectivas en una muestra, es decir, una medida del número de especies cuando cada una de ellas se pondera por su abundancia relativa. Los números de Hill usualmente se dividen en tres exponentes definidos como $q=0$, $q=1$ y $q=2$. El primero es la riqueza de especies, el segundo es el exponente del índice de entropía de Shannon y pondera a las especies de acuerdo con las abundancias que presentan en la muestra y el tercero es el inverso del índice de Simpson, que les da un peso mayor a las especies abundantes (Jost, 2010). Para el componente de comunidad, se calcularon las abundancias de cada especie por temporada y en la muestra total, mientras que para las infracomunidades se utilizaron las abundancias de las especies por hospedero revisado y posteriormente se promediaron los

resultados para cada temporada y la muestra total. Los cálculos de este apartado se realizaron con el Software Online “iNEXT” (Chao et al. 2016) para ambos casos. Está dado por:

$$NA = \sum (p_i)^{1/(1-A)}$$

Donde:

N0= Número total de especies; *N1*=Número de especies abundantes; *N2*=Número de especies muy abundantes; *Pi*= Abundancia relativa.

VIII.5.3.4 Diversidad de Brillouin

Este índice se considera heterogéneo y se utiliza cuando toda la población ha sido censada o bien cuando la aleatoriedad de la muestra no puede garantizarse. El valor es menor al índice de Shannon porque no existe incertidumbre, y se calcula como:

$$\hat{H} = \frac{1}{N} \log \left(\frac{N!}{n_1! n_2! n_3! L} \right)$$

Donde:

\hat{H} = Índice de Brillouin; *N*= Número total de individuos en toda la colección; *n₁*= número de individuos perteneciente a la especie 1; *n₂*=número total de individuos pertenecientes a la especie dos.

VIII.5.3.5 Equidad (Brillouin):

Es una propiedad de las comunidades que se relaciona con la variabilidad de la distribución de individuos de cada especie o de la distribución de la abundancia. Una comunidad es equitativa cuando todas las especies tienen el mismo número de individuos. La equidad mínima se considera cuando sólo una especie es dominante y el resto está representada escasamente en términos de abundancia. Está dada por:

$$E = \frac{HB}{HB_{max}}$$

Donde:

HB = Índice de Brillouin y

$$HB_{max} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{([N/S]!)^{S-Y} ([N/S] + 1)!^Y}$$

Donde:

N = total de individuos por especie; *S* = total de especies; *N/S* = la parte entera de *N/S*; *y* = *N-S* [*N/S*].

VIII.5.3.6 Índice de Berger-Parker (Dominancia)

Ofrece una medida de abundancia proporcional con valores de 0-1, de la especie dominante, esto a nivel de componente de comunidad e infracomunidad. Cuanto más cercano a "1" sea el resultado, mayor dominancia existe en la comunidad. Está determinado por:

$$BP = \frac{Ni_{max}}{N}$$

Donde:

Ni= número máximo de individuos de una especie, *N*= Número total de individuos en la comunidad.

VIII.6 Estructura de la comunidad

Se realizó un perfil de diversidad con los números de Hill ($q=1$), este método da como resultado una gráfica que explica la equitatividad de la comunidad; hipotéticamente, si el resultado es una línea recta, entonces la comunidad es totalmente equitativa y altamente diversa; se utilizó el software en línea “iNEXT” (Chao et al. 2016).

Para comparar gráficamente los patrones de abundancia de las especies de helmintos obtenidas en este estudio se realizaron curvas de rango-abundancia de Whittaker por temporada. En el eje de las “Y”, se ubican los valores de abundancia, mientras que en el eje “X” las especies abreviadas. El patrón resultante es una línea que comienza en el tope del eje Y con la especie más dominante en términos de abundancia y finaliza siempre en la especie menos abundante.

IX. RESULTADOS

IX.1 Registro helmintológico

Se recolectaron 64 ranas toro, de las cuales se obtuvieron 13 especies de helmintos: dos digéneos (*Haematoloechus longiplexus* y *Gorgoderina attenuata*), dos céstodos en estado inmaduro (Onchoproteocephalidea I gen. sp., y Cyclophyllidea gen. sp.), ocho nemátodos (*Cosmocerca* sp., *Contracaecum* sp., *Falcaustra catesbeiana*, *Eustrongylides* sp.,

Foleyellides flexicauda, *Physocephalus* cf. *sexalatus*, *Procamallanus* sp. y *Serpinema trispinosum*) y un acantocéfalo (*Oncicola* sp.). El sitio de infección con mayor número de especies fue el intestino (6), seguido del mesenterio (5), estómago (3), vejiga (2) y pulmones junto con el tejido conectivo (1). En cuanto al número de individuos por sitio de infección, en el intestino se registraron 861 individuos, 323 en el estómago, la mayoría en estado inmaduro, 129 en los pulmones, 116 en el mesenterio, dos en la vejiga urinaria y finalmente uno en el tejido conectivo (Figs. 6 y 7). Cabe mencionar que las 13 especies de helmintos constituyen nuevos registros para *L. catesbeianus* en México; mientras que ocho de las especies de helmintos obtenidos se han registrado con anterioridad en este hospedero (Mata-López et al. 2010), cuatro constituyen nuevos registros para el hospedero: los nematodos *Cosmocerca* sp., *Physocephalus* cf. *sexalatus*, *Serpinema trispinosum* y el acantocéfalo *Oncicola* sp. Finalmente, los nemátodos *Fa. Catesbeianae* y *Fo. Flexicauda* se registran por primera vez en territorio mexicano.

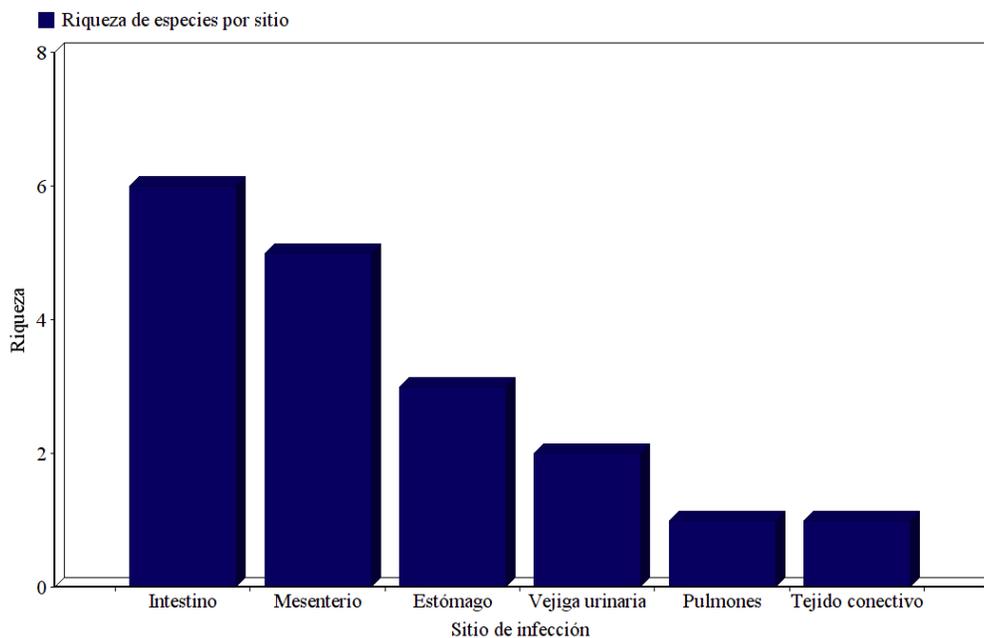


Figura 6: Número de especies por sitio de infección

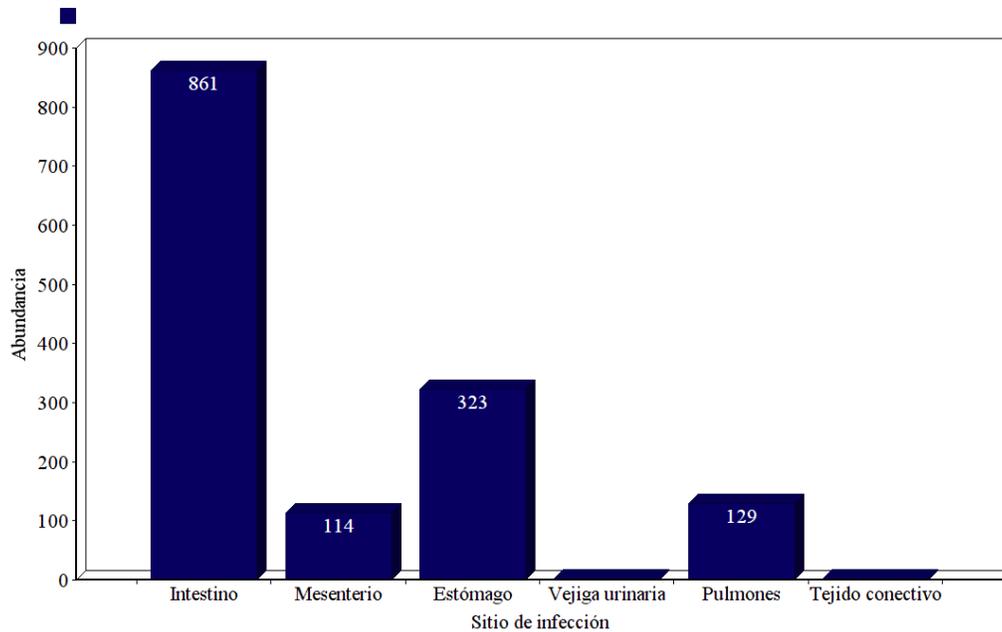


Figura 7: Número de individuos por sitio de infección

IX.2 Caracterizaciones morfológicas y comentarios taxonómicos

A continuación, se proporcionan las caracterizaciones morfológicas y comentarios taxonómicos de las especies de helmintos encontradas en el presente estudio. La estructura de cada una de las fichas que se presentan es la siguiente: Categoría taxonómica desde Phylum hasta especie en la primera ficha, número de ejemplares encontrado en la totalidad de la muestra y sitio de infección, se especifica el estadio del helminto (larva o adulto), diagnóstico basada en la morfología de la especie de helminto encontrada, y en literatura especializada; posteriormente la caracterización morfológica, donde se proporcionan las mediciones morfométricas obtenidas, los esquemas y fotografías por especie, los comentarios taxonómicos, y finalmente los registros en anfibios de México y en *L. catesbeianus*.

IX.2.1 **Digenea** Van Beneden, 1858

Plagiorchiida La Rue, 1957

Haematoloechidae Odening, 1901

Haematoloechus Looss, 1899

Haematoloechus longiplexus Stafford, 1902; Krull, 1936

Se colectaron 129 ejemplares en los pulmones de *L. catesbeianus*.

Caracterización morfológica

Basada en 17 ejemplares.

Organismos con cuerpo alargado; miden 5.036 ± 0.54 (4.10-6.05) mm de longitud; 1.78 ± 0.18 (1.42-2.12) mm de ancho máximo y 1.62 ± 0.15 (1.35-2.00) mm al nivel del acetábulo; el tegumento es grueso y sin espinas, mide 20.46 ± 7.02 (10.0-37.5) en la región media del cuerpo; carece de espinas. La ventosa oral es subterminal y de forma semiesférica; mide 460 ± 62.21 (310-550) de diámetro anteroposterior y 450 ± 43.52 (350-510) de diámetro transversal; no existe prefaringe; la faringe es globosa y muscular, mide 246 ± 28.67 (200-300) de diámetro anteroposterior y 229 ± 18.78 (200-270) de diámetro transversal; la relación de aspecto entre la ventosa oral y la faringe es de 1:1.84 (1.55-1.83) y entre la ventosa oral y el acetábulo es de 1:1.98 (1.57-1.378); el esófago es variable en tamaño y morfología, mide 129 ± 47.30 (30-230) de longitud; la bifurcación cecal se encuentra a 691 ± 100 (530-870) del extremo anterior del cuerpo, lo cual comprende un 13.76 ± 1.85 (10.09-17.40) % de la longitud total del helminto. Los ciegos son largos, por lo general alcanzan la región post-testicular y rodean estas estructuras en su totalidad; su morfología varía en función de la

cantidad de alimento que alberguen, cuando se encuentran vacíos son delgados, mientras que cuando se encuentran llenos la morfología es lobulada. Las asas uterinas ocupan casi la totalidad del espacio intracecal y extracecal; estas últimas se conforman por asas longitudinales que por lo general sobrelapan el nivel faríngeo y abren en un poro genital ubicado en la porción anterior del cuerpo, a 455 ± 79.52 (300-570) del extremo anterior del cuerpo, usualmente sobrelapando o ligeramente posterior a la faringe; esto comprende un 8.99 ± 1.72 (7.058-13.90) % de la longitud total del helminto. Las glándulas vitelógenas están agrupadas en forma de racimos, lo cual es característico de este género, el número de agrupaciones es 14 (11-18) que forman una herradura que atraviesa la región anterior al acetábulo y corre hacia la región posterior, por lo general alcanzando el espacio post-testicular. El ovario se encuentra en la región posterior al acetábulo y está fuertemente lobulado; mide 641 ± 107.02 (500-800) en la zona más larga y 552 ± 168.48 (190-750) en la zona más delgada. Los testículos son totalmente intracecales; son alargados y en general lobulados; su disposición es oblicua o en tándem, usualmente sobrelapando aproximadamente el 50-70% de su longitud; el testículo anterior mide 1147 ± 381.06 (500-1750) de longitud y 383 ± 128.60 (250-675) de ancho, mientras que el posterior mide 1277 ± 356.44 (625-1875) de longitud y 348 ± 79.27 (250-550) de ancho. Los huevos son operculados, poseen una cascara delgada, y son ovalados; miden 20.31 ± 0.08 (20-22.5) de diámetro anteroposterior y 14.68 ± 0.08 (12.5-15) de diámetro transversal. La vesícula excretora no se observa debido al grosor de las asas uterinas (**Fig. 8**).

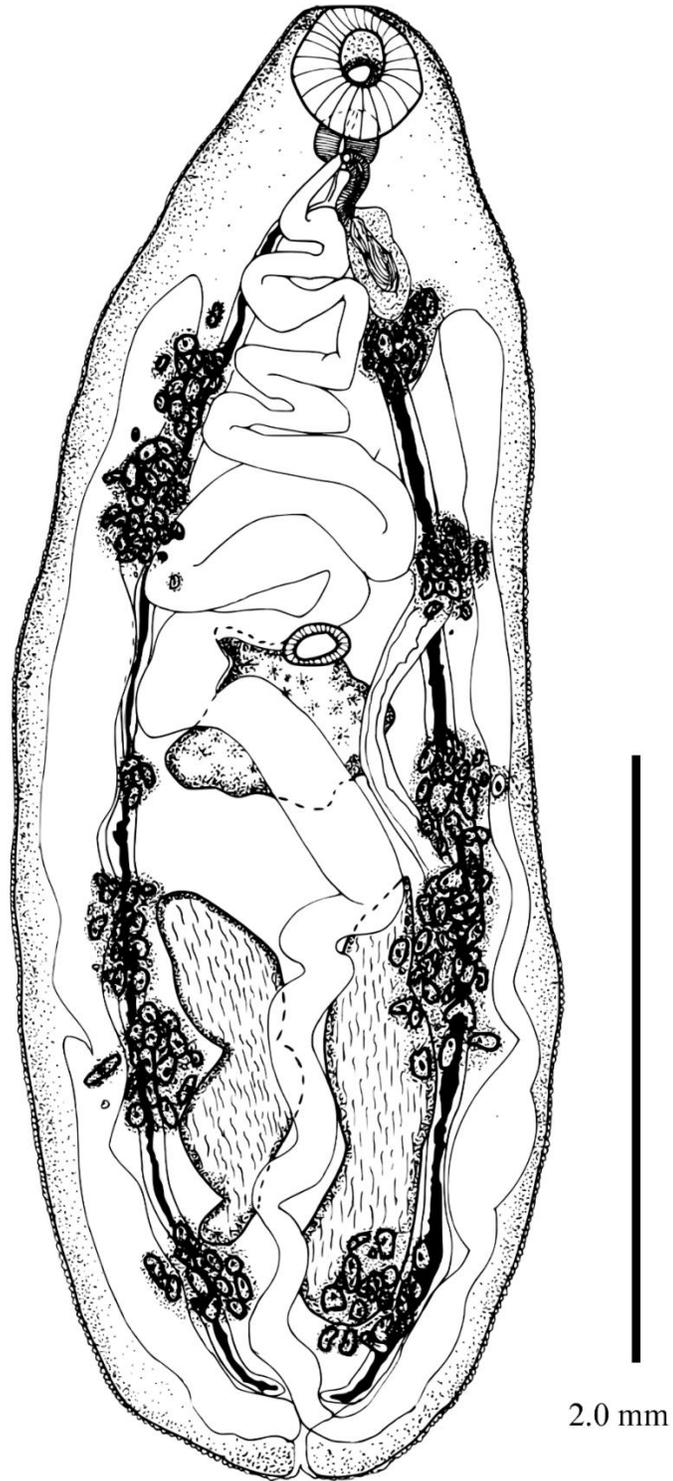


Figura 8: Esquema de un ejemplar adulto de *H. longiplexus* obtenido en el presente estudio.

Comentarios taxonómicos

El género *Haematoloechus* contiene más de 50 especies en el mundo y se trata de un grupo complicado en términos taxonómicos, por lo que el número de especies puede variar de acuerdo con el autor que se consulte. En México, particularmente existen 18 especies que parasitan anuros: *H. breviplexus*, *H. coloradensis*, *H. complexus*, *H. danbrooksi*, *H. elongatus*, *H. floedae*, *H. illimis*, *H. iturbei*, *H. longiplexus*, *H. macrorchis*, *H. medioplexus*, *H. paracivittellarius*, *H. pulcher*, *H. varioplexus*; recientemente, se describieron dos nuevas especies provenientes de ránidos de los estados de Jalisco, Guerrero y Oaxaca y Yucatán; *H. ceciliae*; *H. celestunensis*, *H. longicollum* y *H. nicolasi* (León-Règagnon, 1999; Paredes-León et al. 2008; Zamparo et al. 2011; León-Règagnon, 2017; León-Règagnon y Romero-Mayen, 2017; Velázquez-Urrieta et al. 2019).

Los ejemplares obtenidos en este estudio se asignaron al género *Haematoloechus* con base en el tamaño menor del acetábulo con relación a la ventosa oral, así como su ubicación, la presencia de asas uterinas extracecales y la extensión de las asas en el cuerpo, la forma, tamaño y disposición de los testículos y por el arreglo folicular de las glándulas vitelógenas (Kennedy, 1981).

León-Règagnon (1999) y más tarde León-Règagnon y Brooks (2003) analizaron la efectividad de algunos caracteres morfológicos y moleculares útiles para la separación de especies en el género *Haematoloechus* y concluyeron que algunos como la relación de tamaño entre las ventosas, el estado del acetábulo, el arreglo de las asas uterinas son consistentes si se complementan con análisis moleculares; particularmente, el código de barras de ADN (León-Règagnon y Gutiérrez-Mayen, 2017).

Tomando en cuenta lo anterior, los ejemplares obtenidos en este estudio se pueden diferenciar de la mayor parte de especies descritas para ránidos en México. Se diferencian fácilmente de *H. longicollum*, por la forma del cuerpo; que en la región preovárica es alargada y muy delgada en contraste con la región post-ovárica que es muy amplia y redondeada, el tegumento es espinoso en la región anterior y presentan glándulas perifaríngeas, el ovario es

liso y ovalado los testículos son ovalados, lisos y se disponen en tándem longitudinal (León-Règagnon y Romero-Mayen, 2017); mientras que los ejemplares recolectados en este estudio no presentan constricciones en el cuerpo ni espinas o glándulas perifaríngeas; además, un ovario fuertemente lobulado y testículos lobulados y alargados en disposición oblicua o tándem horizontal. La especie *Haematoloechus pulcher*, se puede diferenciar de los ejemplares de este estudio por la presencia de espinas en la totalidad de su cuerpo; la forma ovalada y lisa de los testículos, la forma esferoide del ovario y la disposición característica de las asas uterinas, que se concentran en su mayoría en el extremo posterior del cuerpo, en la región post-testicular (Bravo-Hollis, 1943). *Haematoloechus danbrooksi*, se distinguen por la presencia de espinas en el tegumento, así como glándulas perifaríngeas, la forma esferoide de los testículos y la disposición diagonal de sus asas uterinas (León-Règagnon y Paredes-Calderón, 2002).

Haematoloechus complexus, *H. medioplexus* y *H. coloradensis*, tres especies similares morfológicamente, se distinguen de los ejemplares recolectados en este estudio por la forma oval de los testículos, y el arreglo de las asas uterinas. Particularmente, en *H. coloradensis* presenta asas intracecales horizontales pero carece de asas extracecales; *H. complexus* y *H. medioplexus* presentan asas uterinas intracecales y extracecales horizontales y eventualmente presentan asas longitudinales que alcanzan el nivel post-testicular; sin embargo, no rebasan el nivel preovárico (Stafford, 1905; Cort, 1915; Krull, 1936). Adicionalmente *H. medioplexus* y *H. coloradensis* presentan espinas en el tegumento, mientras que los ejemplares recolectados en este estudio poseen asas extracecales que superan el espacio preovárico y carecen de espinas en el tegumento (Bolek y Janovy, 2007).

Los ejemplares recolectados en este estudio son similares morfológicamente a *H. breviplexus*, *H. floedae*, *H. longiplexus* y *H. nicolasi*; sin embargo, se pueden distinguir de *H. floedae* por la forma lisa de los testículos y el tamaño del cuerpo, siendo casi dos veces más grandes los ejemplares de este estudio (Hardwood, 1932). Por otro lado, difieren de *H. nicolasi* y *H. breviplexus* porque el primero posee glándulas perifaríngeas y la distribución de las asas uterinas es diagonal, mientras que *H. breviplexus* posee asas uterinas extracecales

que no sobrepasan el espacio preovárico, mientras que en los ejemplares recolectados, las asas uterinas si sibrepasan ese nivel (Cort, 1915; Kennedy, 1981).

El materialrecolectado en *L. catesbeianus* fue asignado a la especie *H. longiplexus* por la presencia de las siguientes características: Cuerpo grande y robusto; tegumento sin espinas; acetábulo débilmente desarrollado; ovario sumamente lobulado; testículos lobulados y alargados en tándem u oblicuos; asas uterinas extracecales que se sobrelapan con la farínge (Stafford, 1905; Cort, 1915; Krull, 1936; Kennedy, 1981). De acuerdo con Kennedy, (1981) este digéneo es uno de los más comunes en poblaciones de *L. catesbeianus* de Estados Unidos de América, es una de las especies de este grupo que tiene asas extracecales en el espacio preovárico y la única especie similar en este sentido es *H. breviplexus*. En la **tabla 3** se proporcionan algunos caracteres taxonómicos importantes para diferenciar algunas de las especies de este género que se encuentran en *L. catesbeianus* y en ránidos de México.

Tabla 3: Caracteres morfológicos y morfométricos de las especies del género *Haematoloechus* en México.

Datos tomados de literatura especializada; las citas se especifican dentro de la tabla. Las celdas con () indican caracteres obtenidos a partir del o de los esquemas proporcionados por el autor; las mediciones se expresan en micrómetros salvo que se indique lo contrario. Los datos faltantes o no proporcionados por el autor se indican con un guion (-) Aplica para el resto de tablas en este trabajo.

Taxón	<i>Haematoloechus longiplexus</i>			<i>H. breviplexus</i>
	Stafford, 1902			Stafford, 1902
Sinonimia	<i>Pneumbites longiplexus</i> ; <i>Pneumoeces longiplexus</i>			<i>Pneumoeces breviplexus</i> ; <i>Pneumbites breviplexus</i>
Autoridad taxonómica	Stafford, 1902			Stafford, 1902
País	MEX	E.U. A	E.U. A	CAN, E.U.A.
Cita	Este estudio	Cort, 1915	Kennedy, 1981	Cort, 1915
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>	<i>L. pipiens</i> ; <i>L. catesbeianus</i>	<i>L. catesbeianus</i> ; <i>L. clamitans</i>	<i>L. catesbeianus</i> ; <i>L. clamitans</i> ; <i>Anaxyrus americanus</i>
Número de ejemplares	17	-	203	-
Longitud total (mm)	5.036 (4.10-6.05)	2.64	5.86 (4.90-8.64)	5.8-9.4
Ancho máximo (mm)	1.78 (1.42-2.12)	1.17	1.77 (1.50-2.27)	1.3-2.75
Longitud de espinas	-	4-6	-	-
Ubicación ventosa oral	Terminal	Terminal	Terminal	Terminal
Longitud VO	460 (310-550)	169*	380 (286-469)	216*
Ancho VO	450 (350-510)	179*	149 (330-512)	280-400
Longitud acetábulo	231 (130-350)	-	-	-
Ancho acetábulo	199 (60-260)	-	197 (180-260)	-
Longitud faringe	246 (200-300)	66*	243 (165-336)	145-190
Ancho faringe	229 (200-270)	84*	260 (154-276)	113*
Relación diám. VO-FAR	1:2	-	2.2-1.0 (1.9:1.0-2.5:1.0)	2:1
Relación diám. VO-AC	-	-	2.2:1.0 (1.6:1.0-2.6:1.0)	2:1
Esófago	129 (30-230)	0.9*	-	37*
Bifurcación de ciegos	691 (530-870)	264*	-	377*
% bifurcación - LT	12.92 (12.89-14.38)	-	-	-
Nivel del poro genital	Ant. a bifurcación	Ant. a bifurcación	Ant. a bifurcación	Ant. a bifurcación
Extremo ant.-poro gen.	455 (300-570)	235	-	349
Asas uterinas extracecales	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Nivel de asas extracecales	Faringe - extremo post.	Faringe - extremo post.	Faringe - extremo post.	Ovario- Extremo posterior
Forma del ovario	Lobulado	Oblongo, lobulado	Lobulado	Lobulado
Longitud ovario	641 (500-800)	850	-	1570
Ancho ovario	552 (190-750)	720	-	920
Morfología testículos	Lobulados/alargados	Lobulados/alargados	Lobulados	Lobulados/Alargados
Longitud testículo ant.	1127 (500-1750)	698*	-	1710
Ancho testículo ant.	383 (250-675)	169*	-	1030
Longitud testículo post.	1277 (625-1875)	1260	-	2310
Ancho testículo post.	348 (250-550)	320	-	1100
Longitud huevos	20.31 (20-22.5)	22-27	23 (22-25)	20.5-26
Ancho huevos	14.68 (12.5-15.0)	14-17	16 (15-18)	13-14.4

Continúa tabla 3

Taxón	<i>H. coloradensis</i>	<i>H. coloradensis</i>	<i>H. complexus</i>	<i>H. danbrooksi</i>
Sinonimia	<i>Pneumonoeces coloradensis</i>	<i>P. coloradensis</i>	<i>P. complexus</i>	-
Autoridad taxonómica	Cort, 1915; Ingles, 1932	Cort, 1915; Ingles, 1932	Seely, 1906; Krull, 1933	León-Règagnon y Paredes-Calderón, 2002
País	E.U.A.	E.U.A.	E.U.A.	MEX
Cita	Bolek y Janovy, 2007	Cort, 1915	Bolek y Janovy, 2007	León-Règagnon y Paredes-Calderón, 2002
Hospedero	<i>L. pipiens</i>	<i>L. pipiens</i>	<i>L. blairi</i>	<i>Rhinella horribilis</i>
Número de ejemplares	20	47	20	20
Longitud total (mm)	5.644 (4.180-7.280)	3.3-8.1	4.9 (1.220-6.080)	3.91 (2.65-4.676)
Ancho máximo (mm)	1.067 (0.820-1.550)	0.54-1.55	0.982 (0.820-1.190)	939 (625-1.425)
Longitud de espinas	-	9-13	-	5.6 (5-6)
Ubicación ventosa oral	Terminal	Terminal	Subterminal	Subterminal
Longitud VO	364 (300-500)	198*	332 (110-420)	323 (250-362)
Ancho VO	304 (220-420)	179*	335 (110-420)	325 (294-345)
Longitud acetábulo	275 (230-340)	179*	239 (80-330)	125 (125-128)
Ancho acetábulo	274 (200-380)	169*	241 (80-330)	114 (104-123)
Longitud faringe	255 (180-340)	141*	162 (60-200)	205 (175-250)
Ancho faringe	241 (190-330)	132*	189 (70-240)	216 (200-234)
Relación diám. VO-FAR	1.26(1.04-1.43)	10:7 (5:4-8:5)	1.77 (1.47-2.10)	
Relación diám. VO-AC	1.40(1.10-1.68)	5:4 (4:3-7:6)	2.04 (1.67-2.63)	
Esófago	-	37*	-	Bulboso/ rodeado por células glandulares
Bifurcación de ciegos	-	367*	-	568 (528-598)
% bifurcación - LT	-	-	-	14.5 (12.7-19.9)
Nivel del poro genital	Post. a bifurcación	Post. a bifurcación	Ant. a bifurcación	-
Extremo ant.-poro gen.	-	424	-	509 (438-638)
Asas uterinas extracecales	Ausentes	Ausentes	Presentes	Presentes
Nivel de asas extracecales	-	-	Región posterior	Región posterior
Forma del ovario	Liso	Liso	Liso	Liso/Lobulado
Longitud ovario	429 (130-580)	320-490	420 (300-600)	373 (329-459)
Ancho ovario	310 (70-450)	220-420	314 (200-450)	242 (189-299)
Morfología testículos	Lisos/Esféricos	Lisos/ovales	Lisos/ovales	-
Longitud testículo ant.	509 (310-750)	420-644	625 (250-950)	413 (358-449)
Ancho testículo ant.	507 (400-650)	460-600	480 (150-680)	308 (249-358)
Longitud testículo post.	507 (400-650)	460-740	685 (160-980)	461 (358-668)
Ancho testículo post.	520 (380-720)	440-860	540 (150-850)	330 (239-399)
Longitud huevos	31.50 (28.00-35)	34.4 (32-39)	-	25 (19-29)
Ancho huevos	16.60 (15.00-21.00)	19.9 (18-21)	-	14 (9-17)

Continúa Tabla 3

Taxón	<i>H. elongatus</i>	<i>H. floedae</i>	<i>H. floedae</i>	<i>H. illimis</i>
Sinonimia	-	-	-	-
Autoridad taxonómica	Caballero y Caballero, 1942	Hardwood, 1932	Hardwood, 1933	Caballero y Caballero, 1942
País	MEX	E.U.A.	E.U.A.	MEX
Cita	Caballero y Caballero, 1942	Hardwood, 1932	Guillén-Hernández y Arizmendi-Espinoza, 2005	Caballero y Caballero, 1942
Hospedero	<i>L. montezumae</i>	<i>L. catesbeianus</i>	<i>L. catesbeianus</i>	<i>L. montezumae</i> ; <i>L. pipiens</i>
Número de ejemplares	Desconocido	Desconocido	3	Desconocido
Longitud total (mm)	9-10	4.4-10.0	2.29 (2.04-3.11)	6.372
Ancho máximo (mm)	1.5-1.75	1.2-1.7	1.03 (0.91-1.57)	2.754
Longitud de espinas	-	-	-	-
Ubicación ventosa oral	Subterminal	Terminal	Terminal	Subterminal
Longitud VO	416	3.6-4.4	300 (280-360)	580
Ancho VO	416	339*	290 (280-370)	-
Longitud acetábulo	280	-	130 (111-160)	480
Ancho acetábulo	312	-	-	-
Longitud faringe	208	339*	170 (160-200)	325
Ancho faringe	228	232*	-	-
Relación diám. VO-FAR	-	-	-	250
Relación diám. VO-AC	2:1	-	1:0.39-0.46 (0.41)	1.20:1
Esófago	-	107*	-	-
Bifurcación de ciegos	-	607*	-	-
% bifurcación - LT	-	-	-	-
Nivel del poro genital	Post. a bifurcación	Ant. bifurcación	Ant. bifurcación	Ant. bifurcación
Extremo ant.-poro gen.		446	-	-
Asas uterinas extracecales	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
Nivel de asas extracecales	Región posterior	Región posterior	Nivel ovárico	Transversales, ecuador
Forma del ovario	Liso	Lobulado	Lobulado	Lobulado
Longitud ovario	665-748	650-830	420 (380-440)	1000
Ancho ovario	478-582	320-450	280 (230-340)	6000
Morfología testículos	Lisos	-	Lisos	Lobulados
Longitud testículo ant.	936-1040	70-110	450 (400-550)	1360
Ancho testículo ant.	790-832	340-700	260 (230-300)	1240
Longitud testículo post.	977-1144	80-120	690 (520-870)	1333
Ancho testículo post.	728-832	340-700	320 (250-400)	999
Longitud huevos	36	17-21	19.6 (16-22)	16
Ancho huevos	12	13-17	-	18

Continúa Tabla 3

Taxón	<i>H. longicollum</i>	<i>H. medioplexus</i>	<i>H. nicolasi</i>	<i>H. parcvitellarius</i>
Sinonimia	-	<i>P.s medioplexus</i> ; <i>Ostiolum formosum</i>	-	-
Autoridad taxonómica	León-Règagnon y Romero-Mayen, 2017	Stafford, 1905	León-Règagnon, 2017	Caballero y Caballero, 1942
País	MEX	CAN	MEX	MEX
Cita	León-Règagnon y Romero-Mayen, 2017	Cort, 1915	León-Règagnon, 2017	Caballero y Caballero, 1942
Hospedero	<i>L. zweifeli</i> ; <i>L. psilonota</i>	<i>L. pipiens</i>	<i>L. zweifeli</i>	<i>L. montezumae</i>
Número de ejemplares	16	20	12	1
Longitud total (mm)	5.65(3.62-7.22)	3.9-7.8	3.89 (2.52-6.04)	5.4
Ancho máximo (mm)	1.22(0.62-1.94)	0.59-1.2	1.25(0.84-1.97)	-
Longitud de espinas	11 (7-14)	1	-	-
Ubicación ventosa oral	Subterminal	Terminal	Terminal	Subterminal
Longitud VO	261(145-369)	390	348(271-417)	408
Ancho VO	252(175-340)	370	339.5(217.6-407.4)	
Longitud acetábulo	206(146-252)	80	106.7(97-135.8)	358
Ancho acetábulo	204(136-262)	-	109.9(87.3-135.8)	
Longitud faringe	145(97-194)	290	183.4(126.1-242.5)	274
Ancho faringe	133(87-184)	260	168.4(106.7-213.4)	183
Relación diám. VO-FAR	1:0.48-0.64 (0.57)	1.75:1	1:0.39-0.62 (0.52)	
Relación diám. VO-AC	1:0.68-0.96 (0.80)	4:1	1:0.23-0.36(0.31)	1:1.13
Esófago	123(87-184)	0.9*	76.2(48.5-126.1)	Ausente
Bifurcación de ciegos	340-601	245*	559(465.6-649.9)	
% bifurcación - LT	8.21(5.45-11.4)	-	14.28(10.6-16.8)	
Nivel del poro genital	Ant. bifurcación	Sobre la bifurcación	Ant. a bifurcación	Ant. a bifurcación
Extremo ant.-poro gen.	-	244	-	
Asas uterinas extracecales	Presentes	Ausentes	Presentes	Ausentes
Nivel de asas extracecales	Ovario- extr. post	-	Bifurcación - extremo post	-
Forma del ovario	Liso, oval	Liso/Lobulado	Irregular	Liso
Longitud ovario	373(194-650)	560	521.6(339.5-679)	508
Ancho ovario	292(155-485)	280	312.5(242-436)	500
Morfología testículos	-	-	Lobulados; alargados	Esféricos, lisos
Longitud testículo ant.	438(291-582)	640*	583.9(388-873)	525
Ancho testículo ant.	364(233-514)	600*	258.2(194-339.5)	500
Longitud testículo post.	542(310-679)	640*	725.56(582-1115.5)	641
Ancho testículo post.	364(291-543)	600*	308.63(252-417)	483
Longitud huevos	31(27-34)	22-29	21.11(16.95-26.63)	45
Ancho huevos	20(17-22)	13-17	13.5(9.68-16.9)	18

Continúa tabla 3

Taxón	<i>H. parvplexus</i>	<i>H. pulcher</i>	<i>H. varioplexus</i>
Sinonimia	<i>P. parvplexus</i>	-	<i>H. similiplexus</i> ; <i>H. parvplexus</i> ; <i>H. uniplexus</i> ; <i>H. buttensis</i>
Autoridad taxonómica	Irwin, 1929	Bravo-Hollis, 1943	Stafford, 1902
País	E.U.A.	MEX	E.U.A., CAN
Cita	Irwin, 1929	Bravo-Hollis, 1943	Kennedy; 1981
Hospedero	<i>L. clamitans</i>	<i>Ambystoma tigrinum</i>	<i>L. catesbeianus</i> ; <i>L. sylvaticum</i> ; <i>L. pipiens</i> ; <i>L. blairi</i> ; <i>L. pretiosa</i> ; <i>A. woodhousi</i>
Número de ejemplares	3.9-8.48	10	190
Longitud total (mm)	0.85-1.6	3.348-4.860	6.9(3.57-11.5)
Ancho máximo (mm)	-	0.972-1.220	1.31(0.73-4.02)
Longitud de espinas	-	-	-
Ubicación ventosa oral	Terminal	Subterminal	Terminal
Longitud VO	-	320-380	340(39-589)
Ancho VO	-	350-400	317(187-589)
Longitud acetábulo	-	208-310	-
Ancho acetábulo	-	244-300	156(66-363)
Longitud faringe	-	240-260	175(110-297)
Ancho faringe	-	250-284	165(110-314)
Relación diám. VO-FAR	3:2	-	1.2:1.0-2.3:1.0(1.7:1.0)
Relación diám. VO-AC	4:1	-	1.1:1.0-3.4:1.0(2.3:1.0)
Esófago	-	Ausente	-
Bifurcación de ciegos	-	-	-
% bifurcación - LT	-	-	-
Nivel del poro genital	Sobre ventosa oral	-	Ant. a bifurcación
Extremo ant.-poro gen.	-	-	-
Asas uterinas extracecales	Presentes	-	Presentes
Nivel de asas extracecales	Posterior	-	Región posterior
Forma del ovario	Lobulado	-	Lobulado
Longitud ovario	799-1115	253-400	-
Ancho ovario	495-790	180-258	-
Morfología testículos	Lisos; Ovais	Lobulados	Lisos, ovais
Longitud testículo ant.	1004-1023	480-900	-
Ancho testículo ant.	528-578	340-400	-
Longitud testículo post.	-	560-1000	-
Ancho testículo post.	-	370-420	-
Longitud huevos	25.4(23-29)	31-40	28(18-43)
Ancho huevos	17(15.6-19)	20	17(13-31)

Ciclo de vida

El ciclo de vida de esta especie es indirecto e incluye a dos hospederos intermediarios; está descrito por Novak y Goater (2013) en la zona de las Islas de Vancouver, EUA, un sitio donde *L. catesbeianus* ha sido introducida. Estos autores argumentan que es difícil que los helmintos con este tipo de ciclos de vida sobrevivan lejos de su distribución nativa debido a la falta de hospederos intermediarios, sin embargo en algunos casos la especificidad hospedatoria no es estricta y pueden sobrevivir con prevalencias menores y en algunas situaciones incluso pueden ser mucho más exitosos que en sus sitios de distribución nativa .

Los helmintos adultos se encuentran en los pulmones del anfibio, donde ovipositan, posteriormente los huevos llegan a la boca por medio de la regurgitación, son ingeridos y viajan a través del sistema digestivo de la rana hasta ser expulsados por las heces hacia el exterior; donde un gasterópodo acuático, particularmente de la familia Planorbidae los ingiere; esta etapa del ciclo ha sido poco estudiada y se sabe poco sobre los estadios que se producen dentro del caracol; sin embargo es probable que se produzcan esporocistos y redias, que generen a su vez cercarias nadadoras; las cuales una vez liberadas, penetran una náyade de libélula y se enquistan, formando metacercarias que esperan la metamorfosis de la náyade y finalmente a que una rana adulta ingiera la libélula adulta. Novak y Goater (2013) discuten que la especificidad hacia el segundo hospedero intermediario varía en función la región donde se encuentre el parásito; mientras que en algunas regiones se ha registrado prevalencia tanto en náyades de Zygoptera como en Anisoptera (Snyder y Janovy, 1996) en algunas otras regiones únicamente sobreviven en una de las dos (Wetzel y Esch, 1996). La poca especificidad hospedatoria, explica el hecho de que este sea uno de los parásitos con mayor prevalencia en la muestra de este estudio. El ciclo de vida se esquematiza en la **Figura 9**.

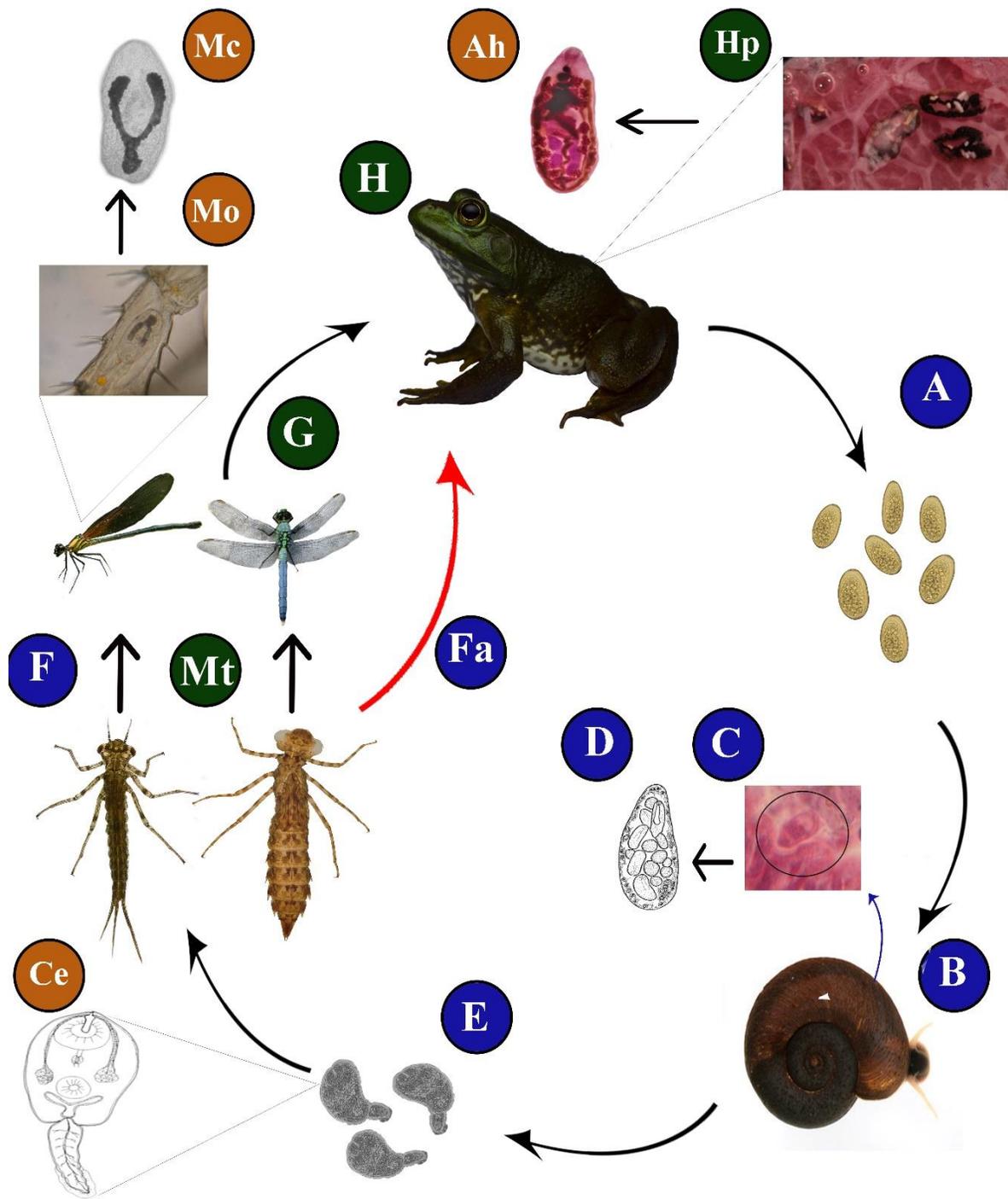


Figura. 9: Esquema del posible ciclo de vida de *H. longiplexus* en la localidad de colecta, con base en los trabajos de Novak y Goater (2013); Snyder y Janovy, (1996) y Wetzel y Esch, (1996).

. A: Expulsión de huevos al medio acuático; B: Ingestión de huevos por el primer hospedero intermediario; C: Miracidio emerge dentro del hepatopáncreas del gasterópodo; D: Se produce el esporocisto madre que produce cercarías; E: Las cercarías salen del primer hospedero intermediario y se adhieren al segundo hospedero intermediario(náyade de Anisoptera o Zygoptera); Ce: Esquema de la cercaria; F: Las cercarías se enquistan y se transforman en metacercarías; Fa: Ingestión de la náyade por el hospedero definitivo; Mt: Metamorfosis del segundo hospedero intermediario; G: Adulto del segundo hospedero intermediario es depredado por el hospedero definitivo; H: Las metacercarías entran en el hospedero definitivo, migran a los pulmones y maduran; Hp: Helmintos adultos en el pulmón de la rana; Ah: Helminto teñido con Carmalum de Mayer; Mo: Metacercaria enquistada en libélula; Mc: Metacercaria sin quiste. Créditos de las imágenes: Rana toro, Zygoptera adulto, helminto teñido: Cristian Olvera; Miracidio y cercarías: M. Bolek; Anisoptera adulto: Mathew Cocchiola.

Registros en México y en *Lithobates catesbeianus*

En México, el género *Haematoloechus* se encuentra bien representado en la familia Ranidae, con 15 especies. Particularmente, *H. longiplexus* únicamente está registrado en *Leptodactylus melanonotus* en una localidad de Sonora. Este constituye el primer registro de la especie para la rana toro en México; sin embargo, Mata-López et al. (2010) registraron un total de 13 especies que infectan a esta rana en Norteamérica y otras regiones donde ha sido introducida: *H. breviplexus*, *H. buttensis*; *H. coloradensis*, *H. complexus*, *H. floedae*, *H. lobatus*, *H. longiplexus*, *H. medioplexus*, *H. parviplexus*, *H. variegatus*, *H. varioplexus* y *H. viguerasi*. Como indica la **Tabla 4** las especies de *Haematoloechus* con mayor número de registros en América, son *H. longiplexus*, *H. breviplexus* y *H. complexus*. En cuanto a los hospederos, se incluyen representantes de la familia Ranidae, Hylidae y Ambystomatidae, considerablemente en menor proporción.

Tabla 4: Registros de *Haematoloechus* spp. en México y en *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al. 2008 y Mata-López et al. 2010.

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País	
<i>Haematoloechus</i> sp.	Pulmones	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	California	Estados Unidos	
				Luisiana		
				Nebraska		
				Texas		
					Virginia del Oeste	
		<i>L. forreri</i>	Estación Biológica Chamela	Jalisco	México	
<i>H. breviplexus</i>		<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Ontario	Canadá	
				Quebec		
				Arizona	Estados Unidos	
				Arkansas		
				Illinois		
				Indiana		
				Kentucky		
				Luisiana		
	Mississippi					
	Nebraska					
	Nevada					
	Carolina del Norte					
	Nuevo México					
Oklahoma						
Carolina del Sur						
Texas						
Virginia						
	<i>L. tarahumarae</i>	Yecora	Sonora	México		
<i>H. buttensis</i>			N/D	Nevada	Estados Unidos	
	<i>L. catesbeianus</i>		N/D	Nebraska		
<i>H. coloradensis</i>		<i>L. cf. forreri</i>	San Pedro Las Playas (Laguna de Tres Palos)	Guerrero	Estados Unidos	
		<i>L. dunni</i>	Lago de Pátzcuaro Lago de Zacapu	Michoacán		
		<i>L. montezumae</i>	N/D	Distrito Federal	México	
		Ciénega de Lerma	Estado de México			
<i>H. complexus</i>		<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Carolina del Sur	Estados Unidos	
				Nebraska		
		<i>L. berlandieri</i>	La Laguna (Higueras)	Nuevo León	México	
			Huauchinango	Puebla		
		<i>L. magnaocularis</i>	N/D	Sinaloa		
		<i>L. megapoda</i>	Manantiales de Cointzio	Michoacán		
	<i>L. montezumae</i>	Lago de Xochimilco	Distrito Federal			
		Ciénega de Lerma	Estado de México			

Continúa Tabla 4

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>H. complexus</i>	Pulmones	<i>L. montezumae</i>	Lago de Texcoco	Estado de México	México
		<i>L. neovolcanicus</i>	Manantiales de Cointzio	Michoacán	
		<i>Lithobates</i> sp.	Presa Rodrigo Gómez	Nuevo León	
			Rio Pesquería		
		<i>L. vaillanti</i>	Laguna Escondida	Veracruz	
<i>A. lermaensis</i>		Ciénega de Lerma	Estado de México		
<i>H. floedae</i>		<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Arizona	Estados Unidos
				California	
				Florida	
				Georgia	
	Nebraska				
	Texas				
<i>H. danbrooksi</i>	<i>L. brownorum</i>	Santa Rosa	Yucatán	México	
			<i>L. vaillanti</i>		
<i>L. berlandieri</i>	<i>L. vaillanti</i>	Estación Biológica los Tuxtlas	Veracruz		
		Laguna Escondida			
<i>H. elongatus</i>	<i>L. montezumae</i>	Lago de Xochimilco	Distrito Federal		
		Lago de Texcoco	Estado de México		
		Santiago Tamazola	Oaxaca		
		Chilpancingo	Guerrero		
<i>H. illimis</i>	<i>L. montezumae</i>	Ciénega de Lerma	Estado de México		
	<i>L. vaillanti</i>	Laguna Escondida	Veracruz		
<i>H. lobatus</i>	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Prefectura Chiba	Japón	
			Prefectura Kagagua	Corea	
			Chonnam-Kohung		
<i>H. longiplexus</i>	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	New Brunswick	Canadá	
			Nueva Escocia		
			Quebec		
			N/D	Cuba	
			Arizona	Estados Unidos	
			Arkansas		
			California		
Connecticut					

Continúa tabla 4

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País		
<i>H. longiplexus</i>	Pulmones	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Georgia	Estados Unidos		
				Idaho			
				Illinois			
				Indiana			
				Iowa			
				Kentucky			
				Luisiana			
				Michigan			
				Mississippi			
				Nebraska			
				Nevada			
				Carolina del Norte			
				Ohio			
				Oklahoma			
Oregon							
Texas							
Washington							
<i>H. longicollum</i>	Pulmones	<i>L. melanonotus</i>		Sonora	México		
		<i>L. psilonota</i>	Atenquique	Jalisco			
<i>H. macrorchis</i>	Pulmones	<i>L. zweifeli</i>	Amojileca	Guerrero	México		
			<i>L. montezumae</i>	Ciénega de Lerma		Estado de México	
		Lago de Texcoco		Distrito Federal			
		<i>Lithobates</i> sp.	Lago de Xochimilco			Estado de México	
<i>H. medioplexus</i>	Pulmones	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Quebec	Canadá		
		<i>I. valliceps</i>	Laguna El Zacatal	Veracruz	México		
		<i>R. horribilis</i>	Estación Biológica los Tuxtlas				
		<i>D. microcephalus</i>	Laguna El Zacatal				
		<i>L. montezumae</i>	Lago de Xochimilco	Distrito Federal			
			Ciénega de Lerma	Estado de México			
		<i>H. nicolasi</i>	Pulmones	<i>L. zweifeli</i>		Santiago Tamazola	Oaxaca
		<i>H. nicolasi</i>				Amojileca	Guerrero
San Fernando	Chiapas						
<i>H. parviplexus</i>	Pulmones	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Connecticut	Estados Unidos		
				Luisiana			
				Michigan			
				Nebraska			
				Nevada			

Continúa tabla 4

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País	
<i>H. parviplexus</i>	Pulmones	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Washington	Estados Unidos	
<i>H. parvittellarius</i>		<i>L. montezumae</i>	Ciénega de Lerma	Estado de México	México	
<i>H. pulcher</i>						<i>A. lermaensis</i>
						<i>A. tigrinum</i>
<i>H. variegatus</i>		<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Ontario	Canadá	
<i>H. varioplexus</i>				Acuario de Nueva York	Estados Unidos	
				New Brunswick		
				Ontario		
				Luisiana		
				Nebraska		
Virginia						
<i>H. varioplexus</i>	<i>L. montezumae</i>	Lago de Xochimilco	Distrito Federal			
		Ciénega de Lerma	Estado de México			
<i>H. viguerasi</i>	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Habana	Cuba		

Gorgoderidae Looss, 1901

Gorgoderina Looss, 1902

Gorgoderina attenuata Stafford, 1902; Bolek et al. 2009

Se recolectó un ejemplar de la vejiga urinaria.

Caracterización morfológica

Basada en el único ejemplar recolectado.

Cuerpo delgado y fusiforme, con una longitud total de 3900, ancho a nivel del acetábulo de 521; y ancho máximo de 600; tegumento liso, con un grosor de 7.5. La ventosa oral es subterminal y subsférica, tiene un diámetro anteroposterior de 100 y un diámetro transversal de 120, la faringe está ausente; el acetábulo se encuentra en el tercio anterior y es más grande que la ventosa oral (4.2:1), tiene un diámetro anteroposterior de 790 y un diámetro transversal de 640. La bifurcación de los ciegos se encuentra a 570 del extremo anterior del cuerpo. Los testículos son oblicuos intracecales e irregulares; el anterior mide 775 de diámetro anteroposterior y 500 de diámetro transversal; mientras que el posterior mide 900 de diámetro anteroposterior y 550 de diámetro transversal; el ovario es postacetabular y se sobrealapa ligeramente con el testículo anterior, mide 360 de diámetro anteroposterior y 250 de diámetro transversal. El poro genital se encuentra a 600 del extremo anterior del cuerpo, inmediatamente posterior a la bifurcación cecal (**Fig. 10**).



Figura 10: Esquema y fotografía de *G. attenuata* de este estudio.

Comentarios taxonómicos

La familia Gorgoderidae incluye digéneos que se caracterizan por presentar glándulas vitelógenas agrupadas en dos masas compactas con morfología variable que se ubican entre la región posterior al acetábulo y los testículos; carecen de cirro, pueden presentar receptáculo seminal y la faringe puede estar ausente o ser rudimentaria (Mata-López, 2006; Bolek et al. 2009). Este grupo cuenta con 19 géneros que habitan la vejiga urinaria, vesícula natatoria y biliar, o la cavidad corporal de anfibios, tortugas marinas, peces óseos y cartilagosos. En el caso de los anfibios, uno de los géneros mejor representados es *Gorgoderina*, que incluye más de 50 especies a nivel mundial (Mata-López et al. 2005; Mata-López y León-Règagnon, 2005) En *L. catesbeianus* se han registrado tres especies del género: *G. attenuata*, *G. simplex* y *G. bilobata*, mientras que en México se han reportado seis: *G. attenuata*, *G. festoni*, *G. megalorchis*, *G. parvicava*, *G. rhyanchosiredonis* y *G. tarascae* (las localidades y hospederos de estas especies se muestran en la **Tabla 6**.

La taxonomía de este género ha sido problemática; esto se debe en parte por las pobres descripciones morfológicas de algunas especies, que además se basan en caracteres que muestran variación intraespecífica como la longitud del cuerpo y los ciegos, la forma de los testículos, la forma y disposición del útero, la posición del acetábulo, la posición del poro genital y la diferenciación muscular del metatremo y su longitud (Bolek et al, 2009). En consecuencia, se han sugerido métodos alternativos para la asignación taxonómica de los ejemplares de este género, como la microscopía electrónica de barrido y secuenciación molecular (Mata-López et al. 2005).

La identificación de esta especie se realizó únicamente con caracteres morfológicos en microscopía de luz, debido a que solo se colectó un individuo y, en consecuencia, no existe material disponible para realizar análisis moleculares y de microscopía electrónica. El ejemplar colectado se asignó a este género por su cuerpo fusiforme, la ausencia de faringe, el mayor tamaño del acetábulo en relación a la ventosa oral, la presencia de dos testículos oblicuos intracecales y de glándulas vitelógenas agrupadas en dos masas compactas reniformes que se ubican en el espacio post-acetabular y preovárico.

El ejemplar recolectado se puede diferenciar morfológicamente de las especies registradas en *Lithobates* spp. de México: *G. megalorchis*, *G. parvicava*, *G. rhyanchosiredonis* y *G. tarascae* (Paredes-León et al. 2008) principalmente por la relación de tamaño entre la ventosa oral y acetábulo, el tamaño del cuerpo, la forma y tamaño de los testículos y el ovario y la posición del poro genital. El ejemplar recolectado posee una mayor relación de tamaño VO/AC en contraste con *G. megalorchis* y *G. parvicava* (1:1.9 contra 1:0.64-0.78 y 1:1.15); en el caso de *G. rhyanchosiredonis* y *G. tarascae* este carácter se sobrelapa ligeramente con el ejemplar recolectado (1:1.9, contra 1:2.0 y 1:1.65-1.96); sin embargo, el ejemplar de Hidalgo se puede diferenciar por el tamaño del cuerpo que es mayor en *G. tarascae* así como en la forma de los testículos, que son lobulados en *G. rhyanchosiredonis* y lisos en *G. tarascae*, mientras que el ejemplar recolectado posee un tamaño de cuerpo menor y los testículos son irregulares (Mata-López, 2005).

Por otro lado, las especies registradas para *L. catesbeianus*: *G. bilobata* y *G. simplex* se pueden diferenciar del ejemplar recolectado por la menor relación de tamaño de sus ventosas y en el caso de *G. simplex* por el tamaño mayor del cuerpo; además de la posición del poro genital, que se encuentra a una distancia equivalente a 6.53% de la longitud total del cuerpo, mientras que en el ejemplar recolectado equivale a 14.61% y finalmente porque presenta el ovario reniforme en contraste con la forma oval del ovario del material estudiado (**Tabla 5**).

Finalmente, la especie con mayor semejanza al ejemplar recolectado es *G. attenuata*, debido a que las medidas y la mayor parte de caracteres morfológicos son consistentes con las descripciones de esta especie. Cabe mencionar que la relación de tamaño VO/AC es ligeramente menor a la presentada en la redescrición de Mata-López, (2006) y el tamaño de los testículos ligeramente mayor. Se considera que una mayor cantidad de ejemplares debe ser recolectado con el fin de obtener una identificación más precisa de esta especie realizando microscopía electrónica de barrido y análisis moleculares. Sin embargo, este ejemplar posee características muy afines a *G. attenuata*, considerando que la distribución de las otras especies reportadas en *L. catesbeianus* se encuentran al norte de Estados Unidos y en Canadá, mientras que los registros de *G. attenuata* se encuentran mayormente distribuidos.

Igualmente, las especies mexicanas de este género son afines aparentemente a los caudados, a las especies de ranas del complejo *pipiens* y a algunos bufónidos.

Tabla 5: Caracteres morfológicos de *Gorgoderina* spp. reportadas en México y *L. catesbeianus*.

Taxón	<i>G. attenuata</i>	<i>G. bilobata</i>	<i>G. megalorchis</i>	
Sinonimia	<i>Gorgoderina attenuata</i> ; <i>Phyllodistomum attenuata</i>	<i>P. bilobata</i>	-	
Autoridad taxonómica	Stafford, 1902, 1905; Bolek et al. 2009	Stafford, 1902, 1905; Bolek et al. 2009	Rankin, 1937	Bravo, 1948
País	MEX	E.U.A.	E.U.A.	MEX
Cita	Este estudio	Bolek et al., 2009	Mata-López, 2005	Mata-López, 2005
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>	<i>L. pipiens</i>	<i>Ambystoma opacum</i>	<i>R. horribilis</i>
Número de ejemplares	1	46	7	46
Longitud total (mm)	3.9	3.23 (1.28-5.55)	3.49-8.16	7.2(4.0-8.7)
Ancho máximo	600	400(250-610)	850-1720	1400(1080-1630)
Ubicación de ventosa oral	Subterminal	Subterminal	Terminal	Subterminal
Longitud VO	400	273(120-520)	370(340-400)	600(420-720)
Ancho VO	420	248(110-460)	350(300-400)	500(410-640)
Longitud acetábulo	790	592(390-940)	550(470-620)	900(700-980)
Ancho acetábulo	640	597(350-900)	490(180-450)	900(730-1230)
Relación diám. VO-AC	1.9	1:2.1-3.0(2.5)	1:1.26	1:1.5
Esófago	167.5	120(80-180)	200(130-300)	200(150-330)
Bifurcación de ciegos	570	-	530(420-630)	700(640-820)
% bifurcación - LT	14.61	-	15.1	10.7
Nivel del poro genital	600	-	540(570-700)	950(740-1120)
Forma del ovario	Oval	Oval	Piriforme/esférico	Compacto/liso
Longitud ovario	360	287(120-430)	340(300-380)	500(420-600)
Ancho ovario	250	187(100-320)	260(220-290)	300(300-420)
Morfología testículos	Irregulares	Ovales o irregulares	Ovales e irregulares	Lobulados
Longitud testículo ant.	775	373(40-600)	520(450-600)	700(460-1130)
Ancho testículo ant.	500	232(100-380)	340(300-380)	600(420-710)
Longitud testículo post.	360	520(90-980)	600(510-640)	1000(650-1410)
Ancho testículo post.	900	223(100-390)	350(320-410)	600(600-650)
Longitud huevos	-	29(25-35)	36	29-33
Ancho huevos	-	18(15-23)	22	2-21

Continúa tabla 5

Taxón	<i>G. parvicava</i>	<i>G. rhyanchosiredonis</i>	<i>G. simplex</i>	<i>G. tarascae</i>
Sinonimia	<i>P. parvicava</i> ; <i>Neogogoderina parvicava</i> ; <i>Gorgoderimma parvicava</i>	<i>P. rhyanchosiredonis</i>	<i>Distoma cygnoides</i> ; <i>Gorgoderina simplex</i> ; <i>P. simplex</i>	-
Autoridad taxonómica	Travassos, 1922	(Bravo, 1943) Prudhoe y Bray, 1982	(Looss, 1899) Looss, 1902	Mata-López, 2006
País	BRA	MEX	E.U.A.	MEX
Cita	Mata-López, 2005	Mata-López, 2005	Mata-López, 2005	Mata-López, 2006
Hospedero	<i>R. crucifer</i>	<i>A. altimirani</i>	<i>A. americanus</i>	<i>L. zweifeli</i>
Número de ejemplares	-	4	-	6
Longitud total (mm)	8130-8250	3220-3940	7.00-8.00	9.23(8.66-9.60)
Ancho máximo	850-890	720-1080	1360	880
Ubicación de ventosa oral	Subterminal	-	Subterminal	Subterminal
Longitud VO	620-700	260-330	450	400(370-440)
Ancho VO	640	270-320	380	420
Longitud acetábulo	444(420-460)	510-620	610	700-720
Ancho acetábulo	470(450-500)	550-680	600	700
Relación diám. VO-AC	1:0.64-0.78(0.72)	1:2.0	1:1.5-2	1:1.65-1.96 (1.79)
Esófago	-	260-520	380	260(240-280)
Bifurcación de ciegos	800-860	-	430	610(540-650)
% bifurcación - LT	9.8-10.2	-	6.53	6.57(6.33-6.97)
Nivel del poro genital	1.38-1.55	-	1000	770(720-830)
Forma del ovario	-	Esférico/liso	Reniforme	Oval/liso
Longitud ovario	430(400-460)	250-330	380	290(260-330)
Ancho ovario	32(300-340)	220-300	290	250
Morfología testículos	Compactos/lisos	Lobulados	Ovales/lisos	Oval/liso
Longitud testículo ant.	400(330-450)	400-720	450	500(440-570)
Ancho testículo ant.	370(310-450)	320-460	330	330
Longitud testículo post.	470(410-570)	400-970	430	530(420-600)
Ancho testículo post.	450(410-530)	340-540	350	220
Longitud huevos	31(27-32)	33-40	65	27(25-29)
Ancho huevos	2	2-24	25	29(17-22)

Ciclo de vida

Los digéneos de la vejiga urinaria son algunos de los más comunes entre los anuros de la familia Ranidae. El ciclo de vida de *G. attenuata* fue descrito en 1939 por Rankin, en una localidad de Massachusetts, Estados Unidos, a partir de algunas especies de *Lithobates* spp. recolectadas y también con base en infecciones experimentales en *Notophthalmus viridescens*. De acuerdo con este autor, el ciclo comienza cuando los huevos se expulsan a un medio acuático a través de las heces del hospedero definitivo; posteriormente, ocurre la eclosión de los miracidios, que a su vez, son ingeridos por un gasterópodo, específicamente *Sphaerium occidentale*. Dentro de este hospedero se desarrollan los esporocistos, que dan lugar a cercarias que salen del gasterópodo hacia el medio acuático, donde se adhieren a las algas o al escombro y posteriormente a la piel de alguna larva de anfibio, donde penetran el tejido y se enquistan en la cavidad del cuerpo, entre el hígado y el corazón; a medida que el renacuajo madura, las metacercarias desenquistan y migran a los riñones, donde esperan el desarrollo de la vejiga urinaria, a la que arriban como individuos adultos (Rankin, 1939). Posteriormente, Bolek et al. (2009) realizaron una redescipción del ciclo de vida para esta especie donde recolectaron *L. catesbeianus* y *L. pipiens* y realizaron infecciones experimentales con *Anaxyrus woodhousii* en Nebraska, Estados Unidos. Estos autores determinan que existe una posibilidad de que el ciclo vital de este helminto conforme una alternancia entre dos y tres hospederos intermediarios, los cuales incluyen a un gasterópodo, un odonato y en ocasiones larvas de anfibios con metacercarias; esto se explica principalmente con el hecho de que el rango de hospederos de este helminto incluye representantes de distintas familias de anuros y por lo tanto presentan variaciones en su conducta, dieta, microhábitat, entre otras cosas que influyen en el reclutamiento de estos parásitos por el hospedero definitivo y en consecuencia, presionan la plasticidad del ciclo vital. Otra observación importante al trabajo de Rankin es la ausencia de ejemplares puestos a resguardo en las colecciones, y algunas omisiones en la metodología, que no dejan claro cómo se realizaron las infecciones experimentales en las salamandras que utilizó. Finalmente, se presume, que las infecciones en *L. catesbeianus* son por ingestión de hospederos intermediarios, especialmente, odonatos y anuros más pequeños: sin embargo, las especies de hospedero involucradas en la zona de colecta de este estudio deben diferir de

A: Los huevos se liberan al medio a través de las heces; B: Los miracidios libres nadadores eclosionan; C: Los miracidios entran en el primer hospedero intermediario (bivalvo) Ca: Se desarrolla el esporocisto madre dentro del primer hospedero intermediario; Cz: Los miracidios pueden entrar a un hospedero paraténico (gasterópodo); D: Las cercarias salen del primero hospedero intermediario; F: Las cercarias se adhieren al segundo hospedero intermediario (renacuajo); E: Las cercarias se adhieren a un hospedero paraténico (Náyade de libélula); F: Se forma una metacercaria en la náyade y esta realiza la metamorfosis; G: Se forma la metacercaria en la piel del segundo hospedero intermediario, continúa el crecimiento del mismo; K: Metacercaria dentro del segundo hospedero intermediario/ hospedero definitivo; H: Metamorfosis del segundo hospedero intermediario, puede ocurrir crecimiento o depredación por un anuro de mayor tamaño; I: Helmintos adultos dentro del hospedero definitivo; J: helminto adulto, teñido con Carmalum de Mayer. Créditos de las imágenes: Rana, helminto teñido: Cristian Olvera; Metacercarias: J. S. Rankin; Cercaria: Bolek et al. (2009); renacuajo metamorfo: Twan Leenders; Bivalvo: I. Gardiner.

Registros en México y en *Lithobates catesbeianus*

En *L. catesbeianus* se han registrado hasta la fecha tres especies de este género: *G. bilobata*, *G. simplex* y *G. attenuata* (Mata-López et al. 2010); en México, no existen registros para esta especie de hospedero, sin embargo, de acuerdo con Paredes-León et al- (2008), se registran seis especies del género: *G. attenuata*, *G. festoni*, *G. megalorchis*, *G. parvicava*, *G. rhyanchosiredonis* y *G. tarascae*, principalmente en la vejiga urinaria de anuros (Ranidae, Bufonidae, Leptodactylidae) y algunos caudados (Ambystomatidae) (**Tabla 6**).

Tabla 6: Registros de *Gorgoderina* spp. en anfibios de México (Se incluyen registros de Caudata) y en *L. catesbeianus*. Datos tomados de Paredes-León et al, (2008) y Mata-López et al, (2010).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>G. attenuata</i>	Riñones	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	New Brunswick	Canadá
	Vejiga urinaria			Ontario	
				Quebec	
				Arizona	Estados Unidos
				Arkansas	
				Illinois	
				Indiana	
				Kansas	
				Massachusetts	
				Mississippi	
				Michigan	
				Carolina del Norte	
				Carolina del sur	
				Texas	
		Washington			
		<i>A. tigrinum</i>	Lago de Xochimilco	Ciudad de México	México
		<i>A. lermaensis</i>	Ciénega del Lerma	Estado de México	
		<i>A. tigrinum</i>			
		<i>A. andersoni</i>	Lago de Zacapu	Michoacán	
		<i>L. montezumae</i>	Lago de Xochimilco	Ciudad de México	
	Ciénega de Lerma		Estado de México		
	Lago de Texcoco				
	<i>L. melanotus</i>	N/D	Sonora		
<i>Craugastor rhodopsis</i>	Estación Biológica los Tuxtlas	Veracruz			
<i>L. melanotus</i>					
<i>L. megapoda</i>	Manantiales de Cointzio	Michoacán			
<i>L. neovolcanicus</i>					
<i>L. dunni</i>	Lago de Pátzcuaro	Veracruz			
<i>L. vaillanti</i>	Estación Biológica los Tuxtlas				
	Laguna Escondida				
<i>G. bilobata</i>	<i>L. catesbeianus</i>	Georgia	Estados Unidos		
<i>G. simplex</i>		Virginia			
		New Brunswick	N/D		
		Ontario		Canadá	

Continúa Tabla 6

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>G. simplex</i>	Vejiga urinaria	<i>L. catesbeianus</i>	Michigan	N/D	Estados Unidos
			Nebraska		
<i>G. festoni</i>		<i>L. melanonotus</i>	Río Armería	Colima	México
			Arcelia	Guerrero	
		<i>L. fragilis</i>	San Vicente	Oaxaca	
		<i>R. horribilis</i>	Paso Canoa		
		<i>Gastrophryne usta</i>	Laguna el Zacatal	Veracruz	
<i>G. megalorchis</i>		<i>Rheohyla miotympanum</i>	Paraje de los Osos	Nuevo León	
		<i>R. horribilis</i>	Tuxtepec	Oaxaca	
<i>G. parvicava</i>		<i>L. berlandieri</i>	Estación Biológica los Tuxtlas	Veracruz	
		<i>L. vaillanti</i>	Laguna Escondida	Veracruz	
<i>G. ryanchosiredonis</i>		<i>A. altamirani</i>	Contreras	Ciudad de México	
<i>G. tarascae</i>		<i>L. zweifeli</i>	Cutzaróndiro	Michoacán	

IX.2.2 **Cestoda Rudolphi, 1808**

Cestoda Rudolphi, 1808

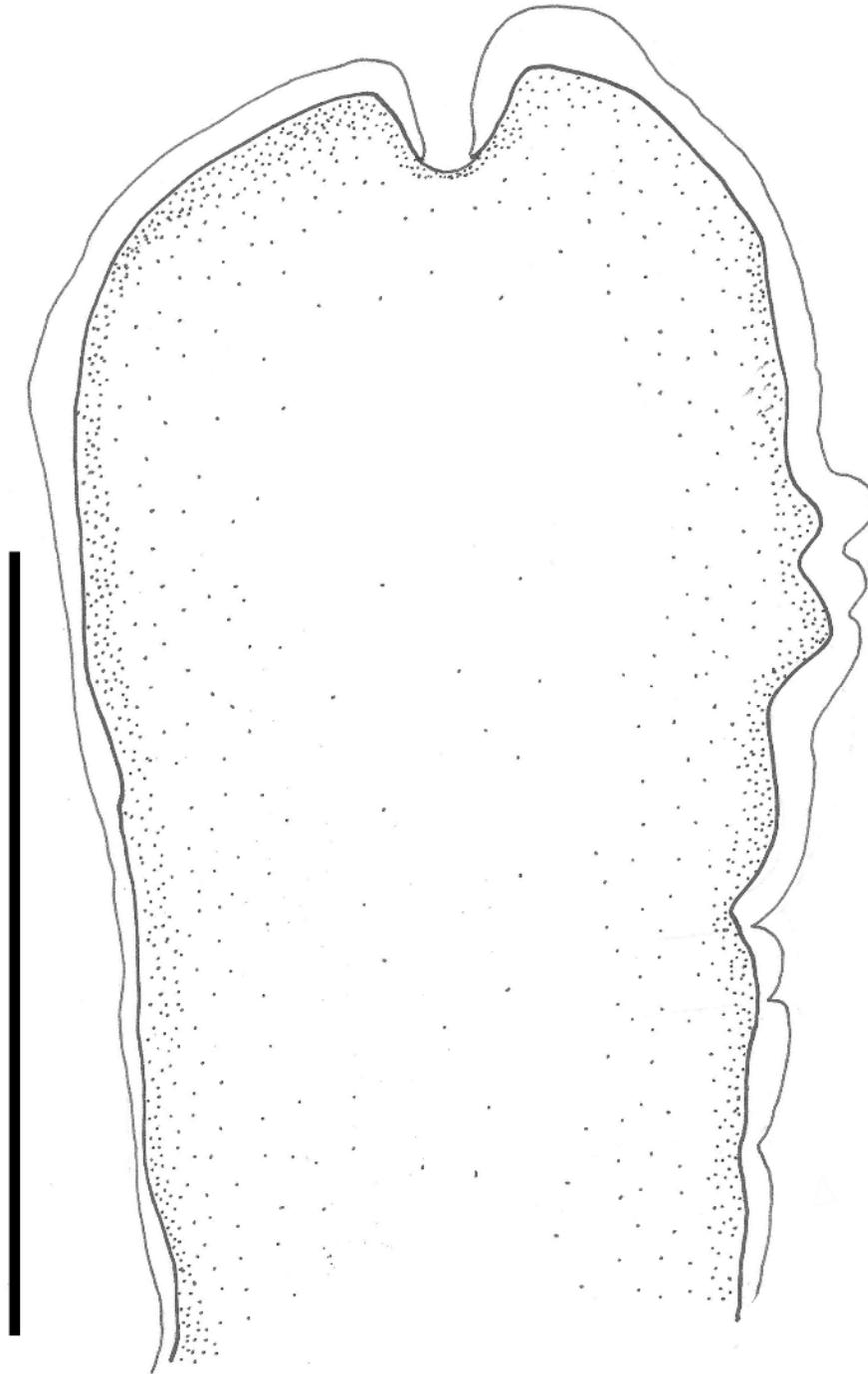
Cyclophyllidea gen. sp.

Se encontró un ejemplar inmaduro enquistado en el mesenterio.

Caracterización morfológica

Basada en un ejemplar en estadio larval de estrobilocerco.

Cuerpo aplanado dorsoventralmente, Escólex no diferenciado. Longitud total de 10.5 mm y un ancho máximo de 0.801 mm. No se realizó caracterización morfométrica debido a la falta de estructuras en el ejemplar. No se observan ventosas u otro órgano de fijación, con excepción de una pequeña invaginación apical, no se aprecian órganos sexuales maduros (**Fig. 12**).



0.70 mm

Figura 12: Esquema del escólex de *Cyclophyllidea* gen. sp.

Comentarios taxonómicos

El ejemplar recolectado posee una cantidad muy reducida de caracteres morfológicos. La presencia de una invaginación en la región apical, el estróbilo inmaduro y el sitio de infección (quiste en mesenterio) indican un estadio larvario poco desarrollado (estrobilocerco). Este ejemplar se asignó como un posible integrante del orden Cyclophyllidea, ya que los estadios larvarios de ese grupo son similares, particularmente en cuanto al escólex invaginado (Chervy, 2002); sin embargo, no se cuenta con suficiente información morfológica para determinar con seguridad la identidad del material a nivel de orden ni familia.

Ciclo de vida

El ciclo de vida de este helminto se desconoce, sin embargo, es posible inferir que el modo de reclutamiento fue la ingestión accidental de un hospedero intermediario; cabe mencionar que la zona de colecta se caracteriza por albergar grandes cantidades de ganado vacuno y los sitios que utilizan para obtener agua se sobrelapan con el hábitat de los hospederos en estudio.

Registros en anfibios de México y en *Lithobates catesbeianus*

En México, se han reportado cuatro géneros del orden Cyclophyllidea que infectan anuros: *Cylindrotaenia*, *Distoichometra*, *Nematotaenia* y *Metroliasthes*; estos registros se ubican principalmente en la vertiente del Pacífico y en Nuevo León (Paredes-León et al. 2008). En *L. catesbeianus* se ha registrado únicamente un género perteneciente a este orden: *Cylindrotaenia*, que posee registros en algunas localidades de Canadá y Estados Unidos (Mata-López et al. 2010) (**Tabla 7**).

Tabla 7: Registros del orden Cyclophyllidea en anuros de México y en *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al, (2008) y Mata-López et al. (2010).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>Cylindrotaenia americana</i>	Intestino	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Nueva Brunswick	Canadá
				Massachussets	Estados Unidos
		<i>Anaxyrus compactilis</i> <i>Spea hammondi</i>	Coyoacán	Distrito Federal	México
		<i>Lithobates</i> cf. <i>forreri</i>	Carretera Acapulco-Aeropuerto	Guerrero	
		<i>A. kellogi</i>	N/D	Sonora	
<i>L. melanonotus</i>					
<i>Distoichometra bufonis</i>		<i>Pseudacris regilla</i>	Isla Cedros	Baja California	
			La Laguna (Higueras)	Nuevo León	
		La presita Villareal (El Carmen)			
		<i>R. horribilis</i>	Río Pesquería		
			Presa Rodrigo Gómez		
		<i>I. nebulifer</i>			
<i>Lithobates</i> sp.	Río Pesquería				
<i>Nematotaenia dispar</i>		<i>R. horribilis</i>	Colima	Colima	
			San Pedro las Playas (Laguna de Tres Palos)	Guerrero	
		<i>I. mazatlanensis</i>	N/D	Sonora	
		<i>R. horribilis</i>	Catemaco	Veracruz	
<i>Metroliasthes mexicana</i>		<i>L. montezumae</i>	Ciénega de Lerma	Estado de México	

Onchoproteocephalidea I Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson y Littlewood, 2014

Onchoproteocephalidea gen. sp.

Se recolectó un ejemplar inmaduro dentro del intestino.

Caracterización morfológica

Basada en un ejemplar inmaduro.

Cuerpo con extremos redondeados, longitud total de 1005 y ancho máximo de 0.327. Cuatro ventosas semiesféricas ubicadas en la región media-anterior del escólex. Presencia de una ventosa apical inconspicua, que se aprecia como una invaginación diminuta en forma de cáliz. Proglótidos no diferenciados, segmentación poco evidente (**Fig. 13**).

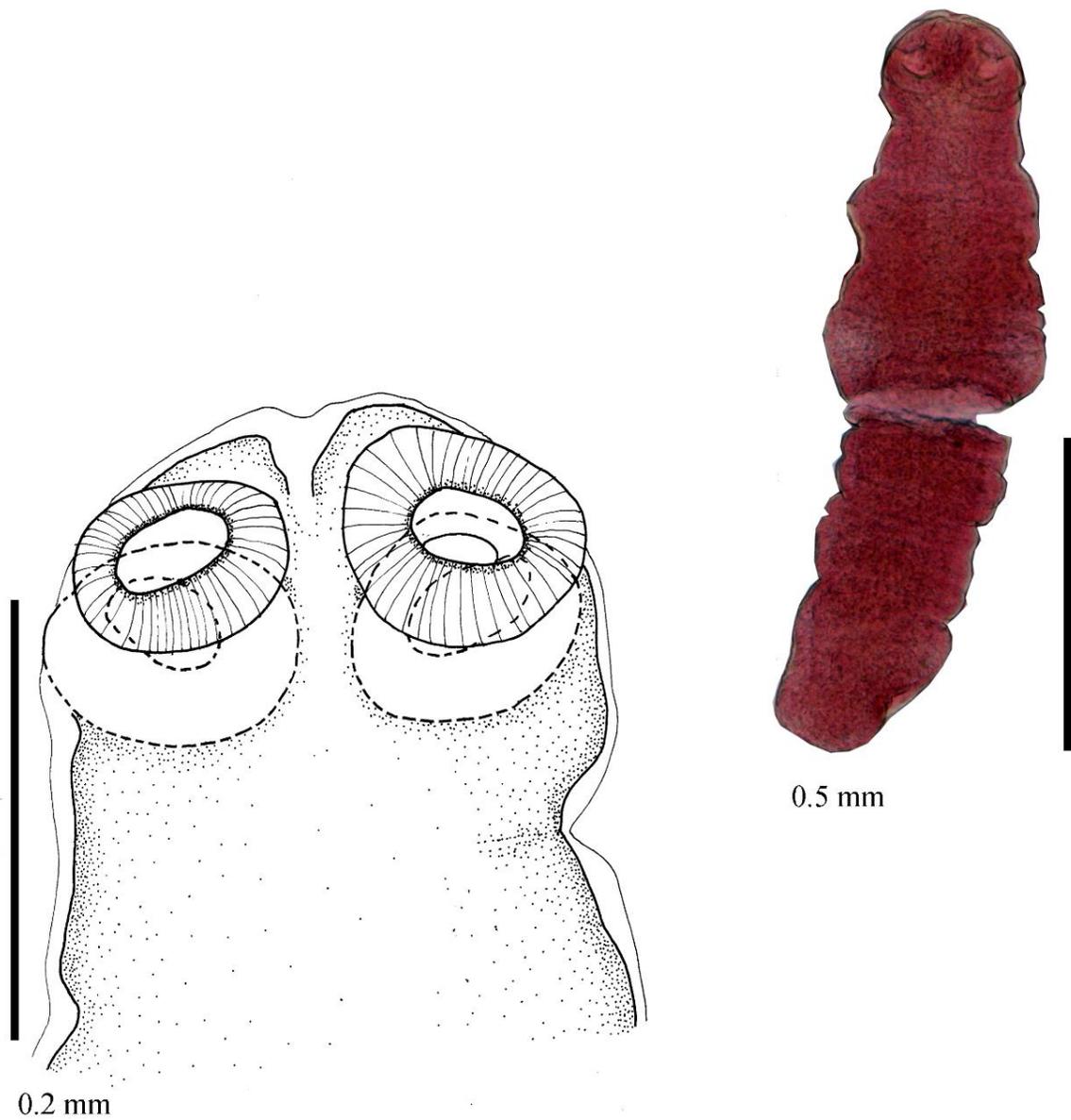


Figura 13: Esquemas del espécimen de *Onchoproteocephalidea* I gen. sp.

A) Fotografía de microscopía óptica del ejemplar recolectado, se observan en la región apical, escólex (Esc) y cuatro ventosas bien desarrolladas, el estróbilo es inmaduro y no presenta estructuras sexuales aparentemente. B) Esquema del escólex en el cual se observan cuatro ventosas elipsoides (V) y un primordio de ventosa apical (Va).

Comentarios taxonómicos

El ejemplar recolectado es similar morfológicamente a dos grupos de céstodos: Onchoproteocephalidea I sensu Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson y Littlewood, 2014, y Cyclophyllidea Van Beneden, 1900; sin embargo, la presencia de una ventosa apical y el estróbilo acraspedota, ubican a este organismo en el primer grupo. De Chambrier et al, (2017) mencionan caracteres adicionales como la disposición de las glándulas vitelógenas, sin embargo, estas no se observaron debido al estado inmaduro del ejemplar.

Onchoproteocephalidea es un grupo definido con base en caracteres moleculares; resultado de la unión de un grupo que incluye céstodos parásitos de elasmobranquios de la familia Onchobotriidae (perteneciente a Tetrephyllidea) y de todos los parásitos de peces, anfibios, reptiles y mamíferos que se encontraban en el orden Proteocephalidea; sin embargo, De Chambrier et al. (2017) proponen tratar a estos grupos de manera separada, con el fin de facilitar la explicación de su historia natural, distribución geográfica y asociaciones hospedatorias; por lo que en el presente se menciona Onchoproteocephalidea I para referirse a esta agrupación.

De Chambrier et al. (2017) incluyen 14 subfamilias en este grupo, de las cuales, únicamente Proteocephalinae Mola, 1929; posee registros en anfibios de la región Neártica; esta subfamilia a su vez incluye a los géneros *Ophiotaenia* y *Proteocephalus* (Paredes-León et al. 2008), que son parásitos de anfibios, reptiles y peces; el ejemplar recolectado puede pertenecer a alguno de estos géneros; sin embargo, resulta necesario obtener una mayor cantidad de material con el fin de realizar una adecuada caracterización morfológica y molecular que soporte una identificación a niveles taxonómicos inferiores.

Ciclo de vida

El ciclo de vida de Onchoproteocephalidea I es indirecto e incluye por lo menos un hospedero intermediario (copépodo) (Freze, 1965; Biserkov y Kostadinova, 1997); sin embargo, Freze, (1965) y posteriormente De Chambrier et al. (2017) mencionan que este grupo de helmintos no exhibe una alta especificidad hospedatoria, en su lugar, el rango de hospederos

intermediarios y definitivos puede variar considerablemente. Cabe mencionar que el modo de reclutamiento en este caso fue la ingestión de un hospedero intermediario; sin embargo, tomando en consideración la dieta sumamente diversa del hospedero y la baja especificidad de hospederos de este grupo de helmintos, resulta necesario obtener material adicional con el fin de obtener una identificación más fina y sugerir el ciclo de vida más adecuado para este helminto.

Registros en anfibios. de México y *Lithobates catesbeianus*

En México, este grupo de helmintos se ha reportado en el género *Lithobates* como Proteocephalidae gen. sp., e incluye únicamente a la especie *Ophiotaenia filaroides*, reportada en *L. montezumae* y *L. dunnii* en la Ciudad de México y Michoacán, respectivamente; el resto de reportes pertenece a integrantes del orden Squamata (Paredes-León et al. 2008). *L. catesbeianus* posee registros de cinco géneros de céstodos: *Cylindrotaenia*, *Bothriocephalus*, *Ophiotaenia*, *Proteocephalus*, y *Spirometra*, que se reportan en numerosas localidades de Estados Unidos y Canadá (Mata-López et al. 2010) (**Tabla 8**).

Tabla 8: Registros de Onchoproteocephalidea I en anfibios de México y en *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008) y Mata-López et al. (2010).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País	
Proteocephalidae gen. sp.	Intestino	<i>A. dumerilli</i>	Lago de Pátzcuaro	Michoacán	México	
Proteocephalus sp.		<i>L. catesbeianus</i>	N/D		Nueva Brunswick	Canadá
					California	Estados Unidos
					Nebraska	
					Carolina del Norte	
					Oregon	
Washington						
Ophiotaenia sp.				Provincia Pinar del Río	Cuba	
O. filaroides		<i>L. montezumae</i>		Lago de Xochimilco	Distrito Federal	México
				Lago de Texcoco	Estado de México	
		<i>A. tigrinum</i>		Laguna de Zumpango		
		<i>L. dummi</i>		Lago de Pátzcuaro	Michoacán	
		<i>L. berlandieri</i>		La Laguna	Nuevo León	
O. magna		<i>L. catesbeianus</i>			California	Estados Unidos
					Nebraska	
	Nevada					
	Oklahoma					
	<i>L. montezumae</i>		Lago de Xochimilco	Distrito Federal	México	
<i>L. tarahumarae</i>		Yecora	Sonora			
O. gracilis				Colorado	Estados Unidos	
O. saphena	<i>L. catesbeianus</i>	N/D		Nueva Brunswick	Canadá	
				Nebraska	Estados Unidos	
				Carolina del Norte		

IX.2.3 **Nematoda Rudolphi, 1808**

Scerpetea (Von Linstown, 1905) Chitwood, 1958

Rhabditida (Railliet, 1915); Chitwood, 1933

Kathlaniidae Lane, 1914

Falcaustra Lane, 1915

Falcaustra catesbeianae Walton, 1929

Se recolectaron 998 ejemplares en el estómago e intestino de *L. catesbeianus*.

Caracterización morfológica

Hembras

Descripción basada en 14 ejemplares adultos.

Nemátodos pequeños, alargados y delgados; boca con tres labios, cada uno presenta tres papilas, de las cuales dos son externas y alargadas y una con forma de diente. La cutícula es gruesa y lisa, carece de pliegues longitudinales o alas. Cuerpo delgado que mide 6.67 ± 1.24 (4.30-9.00) mm de longitud y 0.24 ± 0.066 (0.13-0.38) de ancho máximo. El aparato digestivo anterior se divide en cuatro regiones (La faringe, corpus esofágico, prebulbo y bulbo); existe un vestíbulo anterior a la faringe, está soportado por un anillo quitinoso en el extremo anterior y una estructura cuticularizada en el extremo posterior. La faringe tiene un ápice puntiagudo y una base horizontal; mide 58.03 ± 0.004 (5.00 -62.00) de longitud y un ancho de 45.00 ± 0.004 (37.50-50.00); posteriormente el corpus esofágico consta de una estructura larga, delgada y recta que mide 810.00 ± 0.0821 (68.00-98.00) de longitud y 69.10

± 0.008 (50.00-87.50) de ancho; posterior al corpus se encuentra el prebulbo, el cual es una estructura globosa que mide 89.28 ± 0.0095 (75.00-107.50) de diámetro anteroposterior y 828.57 ± 0.0121 (60.00-107.50) de diámetro transversal; posteriormente se encuentra el bulbo esofágico que mide 139.46 ± 0.012 (117.50-170.00) de diámetro anteroposterior y 138.21 ± 0.011 (112.5-160.00) de diámetro transversal; la longitud total del esófago, incluyendo todas las regiones ya descritas es de 1108.57 ± 0.1015 (950.00-1270.00). El anillo nervioso se encuentra a 273.75 ± 0.027 (237.50-310.00) del extremo anterior; en el primer tercio del corpus esofágico El poro excretor es inconspicuo; se conforma por un lumen alargado con algunas células glandulares de forma irregular. La vulva es saliente y postecuatorial; se encuentra a 2291.07 ± 0.431 (1500.00-3325.00) del extremo posterior del cuerpo, se observa un oviector con musculatura bien desarrollada. La abertura del ano se encuentra a 471.66 ± 0.055 (380.00-550.00) respectivamente; la cola es cónica y en general recta. Finalmente, los huevos no son embrionados, sin embargo se aprecia segmentación en aquellos que se encuentran cerca del oviector, miden 75.78 ± 0.0073 (50.00-85.00) de diámetro anteroposterior y 54.60 ± 0.0064 (37.50-62.50) (**Fig. 14**).

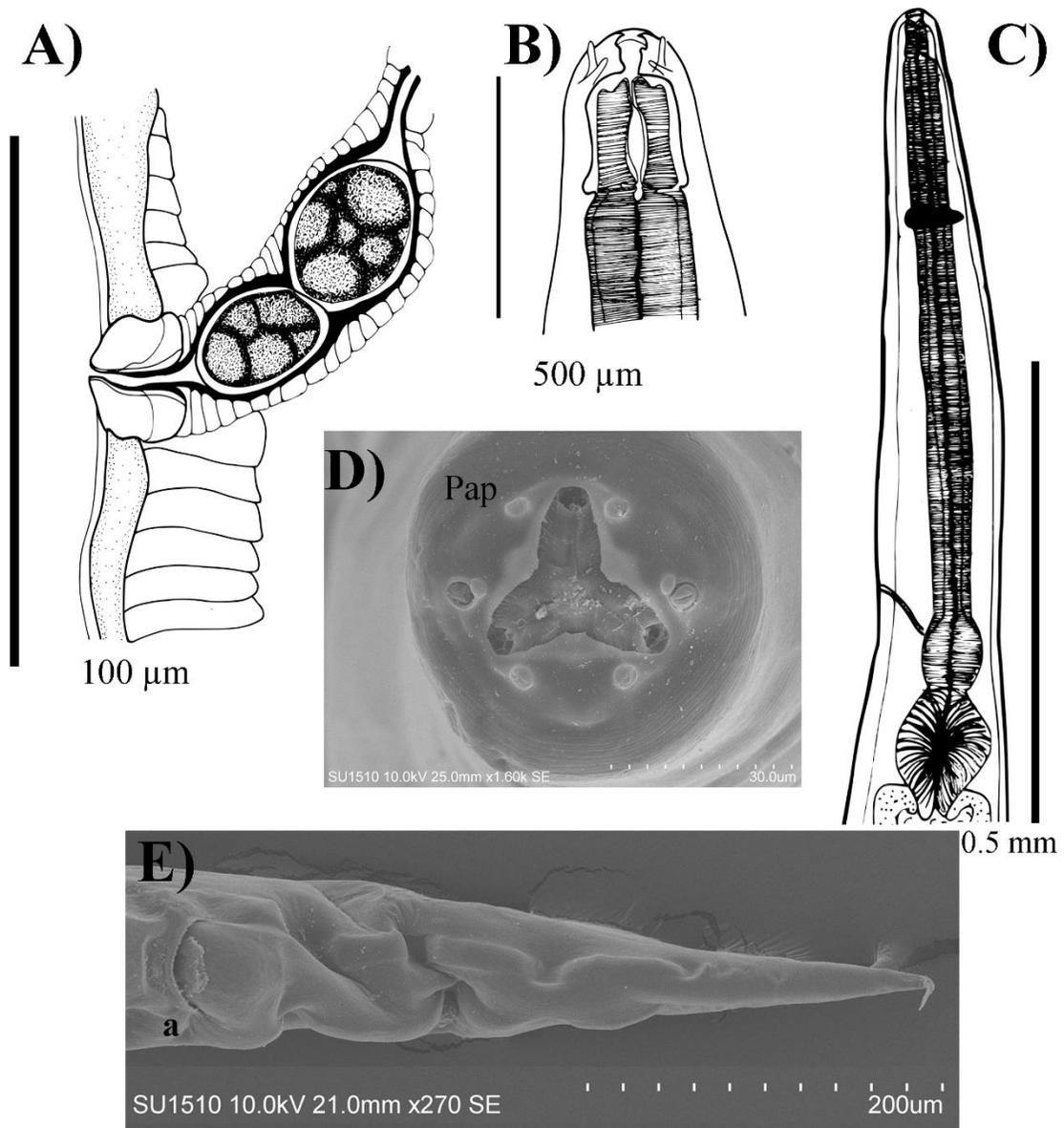


Figura 14: Estructuras de las hembras de *F. catesbeiana*

A) Vulva; B) Región cefálica; C) Región anterior; D) Fotografía de MEB de la región cefálica; E) fotografía de MEB de la región caudal.
Pap= Papilas cefálicas; a= Ano

Machos

Descripción basada en 13 ejemplares adultos.

Nemátodos pequeños y delgados; de tamaño similar a las hembras. La longitud total es de 6.37 ± 1.29 (4.82-8.87) mm y el ancho máximo es de 0.205 ± 0.049 (0.160-0.320) mm. La longitud de la faringe es de 55.96 ± 0.0041 (50.00-62.50) y su ancho es 43.84 ± 0.0063 (35.00-57.50). El corpus esofágico mide 810.00 ± 0.075 (680.00-950.00) de longitud y 63.65 ± 0.006 (47.50-72.50) de ancho; el prebulbo esofágico mide 91.15 ± 0.009 (70.00-105.00) de diámetro anteroposterior y 77.69 ± 0.010 (110.00-145.00) de diámetro transversal; el bulbo esofágico mide 134.03 ± 0.005 (125.00-142.50) de diámetro anteroposterior y 132.50 ± 0.010 (110.00-145.00) de diámetro transversal. La longitud total de las cuatro piezas del esófago es de 1076.15 ± 0.09 (940.00-1250.00). El anillo nervioso se encuentra en la misma posición que en las hembras, a 268.07 ± 0.035 (200.00-340.00) del extremo anterior y el poro excretor de similar morfología, se encuentra a 885.71 ± 0.080 (800.00-1020.00) de la región anterior. La región posterior es curvada ventralmente y se observan bandas de musculatura que se disponen diagonalmente en dirección ventral-dorsal; se encuentran desde la zona de la cloaca y se extienden hacia la región anterior; el número de bandas es de 35.33 ± 4.29 (30-42); inmediatamente posterior a las bandas se encuentra una pseudoventosa que mide 131.15 ± 0.04 (82.50-237.50) de diámetro anteroposterior y se conforma por 12.46 ± 2.36 (10-18) bandas musculares. La cloaca se encuentra a 244.03 ± 0.051 (150.00-360.00) del extremo posterior del cuerpo; se observan dos espículas muy cortas y robustas de morfología similar; su longitud es de 259.03 ± 0.0219 (232.50-305.00) y el ancho máximo es de 57.11 ± 0.01 (37.50-70.00) (**Fig. 15**). Finalmente, el arreglo de papilas es el siguiente: tres pares de papilas mamiformes precloacales, una no pareada adcloacal, un par adcloacal y seis pares postcloacales (**Fig. 16**).

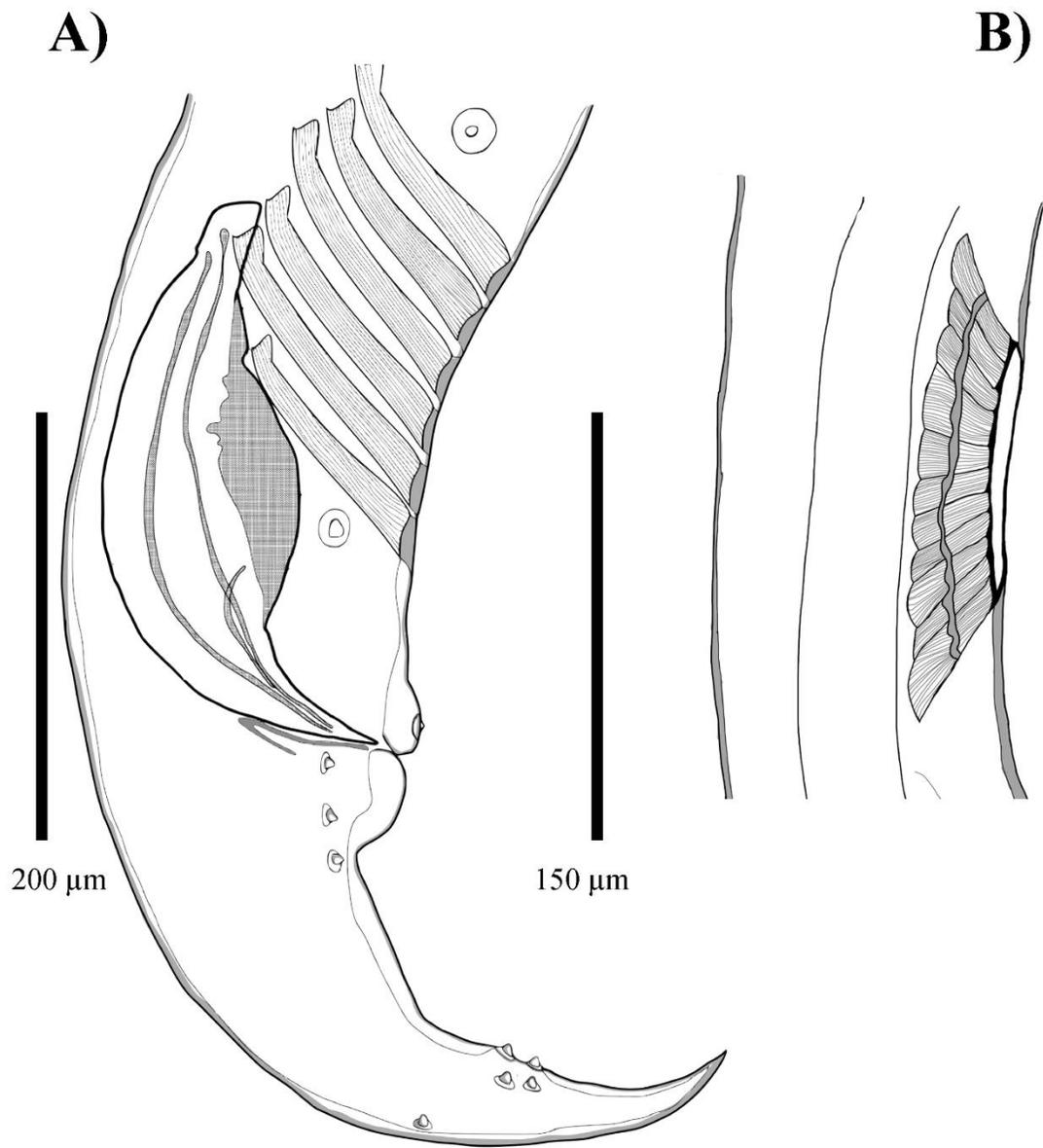


Fig. 16: Esquemas de la morfología de los machos de *F. catesbeiana*.
A) Región posterior, B) Región de la pseudoventosa

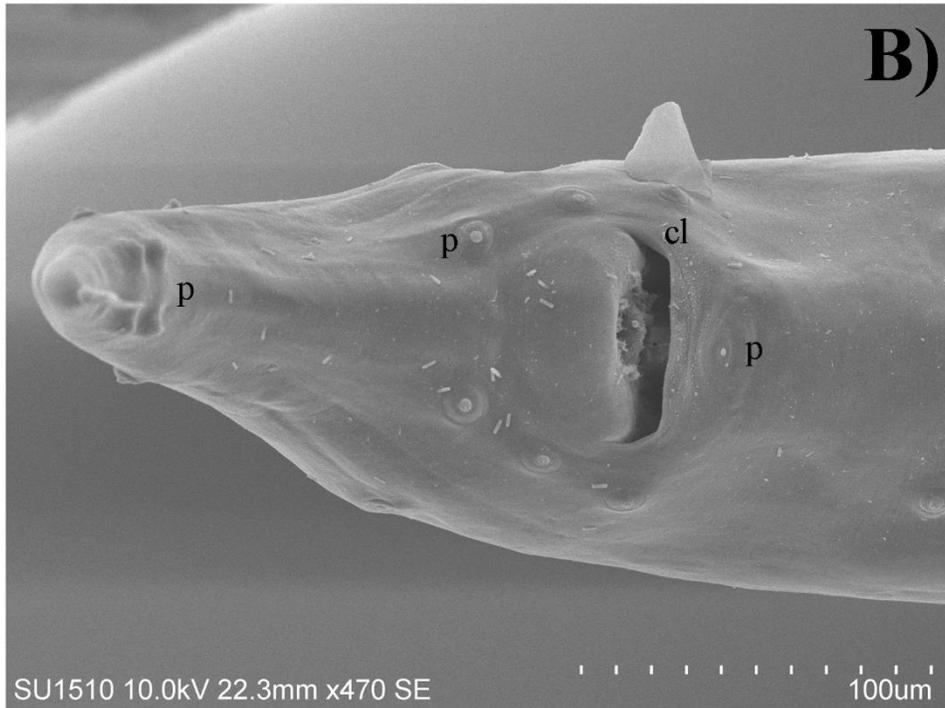
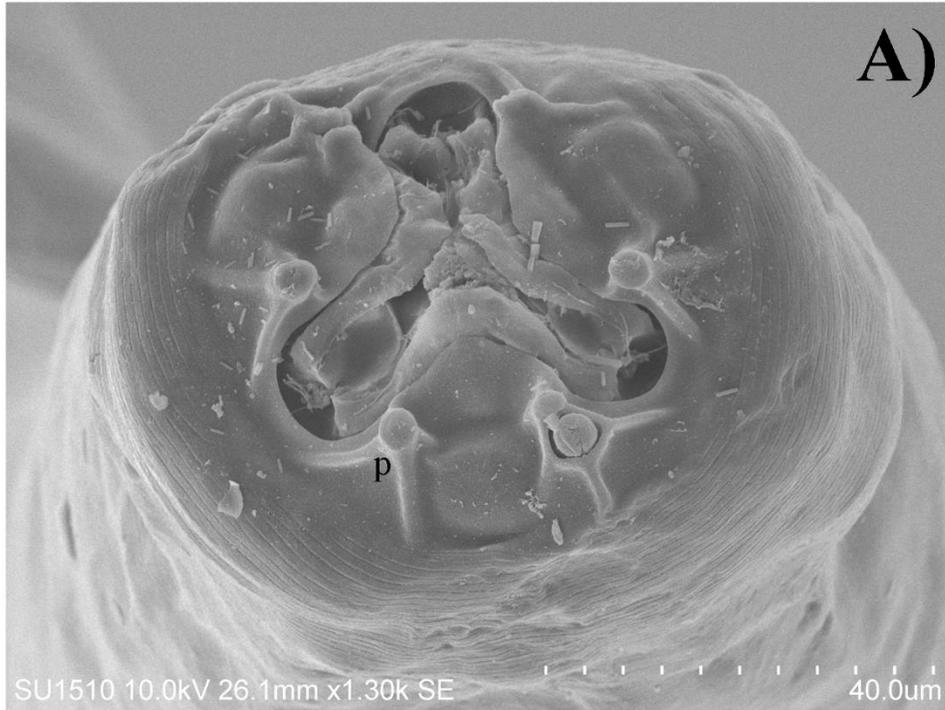


Figura. 16: Fotografías de MEB de un ejemplar macho de *F. catesbeianae*

A) Región cefálica, B) Región posterior. P= papila; cl= cloaca

Comentarios taxonómicos

El género *Falcaustra* contiene más de 50 especies en el mundo; se incluye en la familia Kathlaniidae, la cual contiene nemátodos parásitos de vertebrados; principalmente peces, anfibios y reptiles. Entre los géneros representativos de este grupo se encuentran: *Spectatus*; *Megalobatrachonema*; *Chabaudgolvania* y *Kathlania*; los tres primeros poseen representantes parásitos del tubo gastrointestinal de anuros (Baker, 1986). Este grupo de helmintos ha presentado una serie de cambios y arreglos taxonómicos contante a lo largo de su historia, y debido a esto existe cierto número de sinonimias, lo cual se debe en principio a la falta de descripciones concisas con relación a la estructura cefálica, morfología posterior de los machos y a la variabilidad en dimensiones de los nemátodos adultos; de acuerdo con Freitas y Lent (1941), dentro del género *Falcaustra*, se pueden reconocer las siguientes sinonimias: *Spironoura*; *Spirura*; *Oxysomatium*; *Florencoia*, entre otros; sin embargo, Lane (1915) reacomodó el género con base en la presencia de algunos caracteres, como la pseudoventosa posterior y la composición del esófago.

Los ejemplares recolectados en este estudio se asignaron al género *Falcaustra* por la morfología del esófago, que, como se mencionó en la caracterización morfológica se compone de cuatro regiones: faringe, corpus, prebulbo o istmo y bulbo esofágico; además, el extremo caudal del macho se caracteriza por presentar bandas musculares en disposición ventro-dorsal en un ángulo inclinado y cerca del final del tercio posterior del cuerpo existe una pseudoventosa, lo cual es característico en una gran cantidad de especies de este género (Freitas y Lent, 1941; Baker, 1980; 1986).

Los nemátodos obtenidos en este estudio difieren de la cinco especies del género registradas en el país para anfibios y reptiles (Burse y Goldberg, 2001; Paredes-León et al. 2008), por una serie de rasgos morfológicos: *Falcaustra caballeroi*, se caracteriza por la ausencia de pseudoventosa (Caballero y Caballero, 1935), mientras que los ejemplares colectados en este estudio dicha estructura está presente; por otro lado, los ejemplares de Hidalgo, se pueden diferenciar de *F. intermedia* y *F. mexicana* por el número y arreglo de las papilas caudales (Burse y Goldberg, 2001); el material revisado posee siete pares, mientras que las dos

especies en comparación poseen tres y cuatro pares de papilas postcloacales respectivamente, además, *F. intermedia* únicamente se ha registrado como parásito del intestino de tortugas del género *Kinosternon* (Paredes-León et al. 2008). Por otro lado, los nemátodos estudiados y *F. lowei* poseen un arreglo y número papilar similar; sin embargo pueden distinguirse porque *F. lowei* posee espículas de mayor tamaño (525 (510-556)) de longitud, en acuerdo con la descripción de Bursey y Goldberg, (2002) y de una forma delgada con pocas ornamentaciones, mientras que los ejemplares colectados poseen espículas muy cortas y robustas (259.03 (232.5-305)) de longitud, además de dos ornamentaciones longitudinales, rasgos similares a los referidos para *F. catesbeiana* por walton, (1929) y posteriormente Baker, (1986). Los ejemplares recolectados en este estudio, se asignaron a esta especie porque comparten diversas características diagnósticas con ésta las dimensiones de las espículas: (259.03 (232.5-305) de longitud en el presente trabajo y 286-319 en la descripción original de Walton, (1929), así como la presencia de ornamentaciones longitudinales) y además el número y arreglo de las papilas de los machos, que incluye, siete pares de papilas postcloacales, un par ad-cloacal, una papila precloacal no pareada y tres pares precloacales. De acuerdo con Baker (1986), esta es una de las especies más prevalentes en las poblaciones norteñas de *L. catesbeianus*, lo cual coincide con lo observado en este estudio, la mayor parte de los hospederos revisados albergaban por lo menos un individuo de esta especie. En la **Tabla 9** se detallan caracteres morfológicos y morfométricos de algunas especies de este género que parasitan anuros en México.

Tabla 9: Caracteres morfológicos y morfométricos de algunas especies del género *Falcaustra* que parasitan a *L. catesbeianus* y algunos anuros en México.

Especie	<i>F. catesbeianae</i>		<i>F. catesbeianae</i>		<i>F. catesbeianae</i>		<i>F. lowei</i>	
Sinonimia	<i>Spironoura catesbeianae</i>		<i>S. catesbeianae</i>		<i>S. catesbeianae</i>		-	
Autoridad taxonómica	Walton, 1929		Walton, 1929		Walton, 1929		Burse y Goldberg, 2001	
País	México		Estados Unidos		Estados Unidos		Estados Unidos	
Cita	-		Baker, 1986		Walton, 1929		Burse y Goldberg, 2001	
Hospedero	<i>Lithobates catesbeianus</i>		<i>L. catesbeianus</i>		<i>L. catesbeianus</i>		<i>L. tarahumarae</i>	
Sexo	Machos (13)	Hembras (14)	Machos (4)	Hembras (7)	Machos	Hembras	Machos (10)	Hembras (10)
Longitud total (mm)	6.37 (4.82-8.87)	6.67 (4.32-9.00)	7.1-9.4	8.7-10.3	3.5-4	4-4.5	9.59 (8.50-10.50)	10.17 (9-11)
Ancho máximo	205.38 (16-32)	243.57 (130-380)	-	-	0.175-0.2	225-250	265 (230-290)	353 (310-390)
Longitud faringe	55.96 (50-62.5)	58.03 (50-62.5)	70-75	65-70	75-80	75-80	100 (90-120)	108 (100-120)
Ancho faringe	43.84 (35-57.5)	45.35 (37.5-50)	-	-	-	-	-	-
Long. total esófago	1076 (940-1250)	1108.57 (950-1270)	1170-1320	1320-1530	-	-	-	-
Long. corpus esóf.	810 (680-95)	810 (680-980)	830-985	970-1150	700-750 (Incluyendo el istmo)	800-850	1349 (1280-1430)	1478 (1340-1600)
Ancho esóf.	63.65 (47.5-72.5)	69.10 (50-87.5)	-	-	-	-	-	-
Long prebulbo	91.15 (70-105)	89.28 (75-107.5)	100-105	120-130	-	-	154 (140-180)	154 (140-180)
Ancho prebulbo	77.69 (57.5-95)	82.85 (60-107.5)	-	-	-	-	79 (70-90)	89 (70-100)
Longitud bulbo	134.03 (125-142)	139.46 (117.5-170)	160-170	170-185	100-140	150-180	162 (150-180)	181 (170.-190)
Ancho bulbo	132.5 (110-145)	138.21 (112.5-160)	-	-	-	-	147 (140-150)	173 (150-180)
Poro excretor	885.71 (800-1020)	820 (660-990)	975-1005	1020-1090	-	-	1326 (1220-1433)	1316 (1140-1145)
Anillo nervioso	268.07 (200-340)	273.75 (237.5-310)	315-335	310-325	250-275	300-325	394 (360-450)	386 (330-430)
Arreglo de papilas	3 PRE; 7POST; 1 AD; 1ADNP	-	3 PRE; 7POST; 1 AD; 1ADNP	-	3 PRE; 7POST; 1 AD; 1ADNP	-	3 PRE; 4 POST; 3 AD	-
Longitud espículas	259.03 (232.5-305)	-	286-319	-	300-325	-	525 (510-556)	-
Ancho espículas	57.11 (37.5-70)	-	-	-	-	-	-	-
Longitud gubernáculo	66.92 (57.50-87.5)	-	73-82	-	-	-	78 (70-90)	-
Vulva-extremo posterior	-	2.291 (1.50-3.32)	-	5.5-5.6	-	1.6-1.7	-	3.2 (2.88-3.46)
Longitud huevos	-	75.78 (50-85)	-	86-92	-	60	-	55-77
Ancho huevos	-	54.60 (37.50-62.5)	-	62-68	-	75	-	49-58

Continúa Tabla 9

Especie	<i>F. ranae</i>		<i>F. inglisi</i>		<i>F. caballeroi</i>	
Sinonimia	<i>S. ranae</i>		<i>Oxysomatium inglisi</i>		<i>S. longispiculis; F. longispiculis</i>	
Autoridad taxonómica	Walton, 1941		Anderson, 1964; Baker, 1980		Caballero, 1935	
País	Estados Unidos		Canadá		México	
Cita	Walton, 1941		Baker, 1980		Caballero, 1935	
Hospedero	<i>L. boylii</i>		<i>L. septentrionalis</i>		<i>L. montezumae</i>	
Sexo	Machos	Hembras	Machos (2)	Hembras (1)	Machos	Hembras
Longitud total (mm)	10.8	13.4	14.2-15.3	18.2	10.45	12.65-12.760
Ancho máximo	0.27	0.337	-	-	520	550-660
Longitud faringe	112	90	94-97	107	88	80-88
Ancho faringe	-	-	-	-	40	60
Long. total esófago	-	-	1400-1580	1690	-	-
Long. corpus esóf.	1135	1500	988-1180	1220	1560	1331-1456
Ancho esóf.	-	-	-	-	120	80-88
Long prebulbo	150	150	155-160	183	164	160
Ancho prebulbo	-	-	-	-	120	116-156
Longitud bulbo	175	175	152-160	180	220	212-249
Ancho bulbo	-	-	-	-	232	208-270
Poro excretor	1200	1475	1190-1240	1275	-	-
Anillo nervioso	375	487	395-425	470	-	-
Arreglo de papilas	3 PRE; 5 POST; 1 ADNP; 2 AD		-	-	4 PRE; 3 POST; 1 ADNP	
Longitud espículas	525	-	1200-1315	-	1060	-
Ancho espículas	-	-	-	-	8	-
Longitud gubernáculo	-	-	80-93	-	-	-
Vulva-extremo posterior	-	4.125	-	12	-	4.620-4.950
Longitud huevos	-	5	-	66-69	-	76
Ancho huevos	-	75	-	63-65	-	60-64

Ciclo de vida

Se conoce muy poco con relación al ciclo de vida de las especies incluidas en la familia Kathlaniidae. Existe información acerca del género *Cruzia* (Crites, 1956), que infecta mamíferos de la familia Didelphidae como *Philander* spp. y *Didelphis* spp. y *Rhinella horribilis* (Olvera-Olvera, 2016). Con respecto al género *Falcaustra*, Movarec et al. (1995) describieron por primera vez larvas de una especie indeterminada del género en los siguientes peces de agua dulce: *Etheosoma fonticola*, *E. lepidotum*, *Cichlasoma cyanoguttatum*, *Lepomis auritus*, *Lepomis* sp., y *Gambusia affinis*. Estos autores determinan que la presencia de las larvas y su alta ocurrencia significa que los peces pueden actuar como hospederos paraténicos, en consecuencia, el modo de reclutamiento de estos nemátodos es vía ingestión; lo anterior resulta interesante debido a que una gran cantidad del contenido estomacal encontrado en los hospederos de este estudio estaba compuesto por peces.

Por otro lado, Barlett y Anderson, (1985) reportaron la presencia de larvas de este género en un gasterópodo acuático (*Lymnaea stagnalis*) y realizaron infecciones experimentales aparentemente exitosas en una tortuga de agua dulce (*Chelydra serpentina*); en esta caso en particular existe la hipótesis de que los gasterópodos sirven como hospedero intermediario ya que se encuentran dentro de la dieta regular de estas tortugas. Estas suposiciones se basan además en los datos reportados por Petter y Chabaud, (1971), quienes realizaron infecciones experimentales en tritones, alimentándolos con oligoquetos preinfectados; cabe mencionar que los mismos autores no fueron capaces de realizar las infecciones mediante la exposición de las larvas infectivas directamente a los tritones.

Con base en la literatura, se presume que el ciclo de vida de esta especie de helminto en la localidad de colecta puede incluir por lo menos un hospedero intermediario-paraténico. Es importante mencionar que las larvas encontradas en el estómago de algunos ejemplares, se encontraban inmersas en la muda de piel del anuro, lo que permite sospechar que el proceso de muda interviene en el reclutamiento de este helminto; si es el caso, las larvas infectivas se adhieren a la piel de la rana y cuando esta realiza la muda y la ingiere, se infecta con las larvas adheridas. Resulta importante, en conclusión, que se realice la descripción del ciclo de

vida de este helminto así como a los posibles hospederos intermediarios que se involucren (Fig. 17).

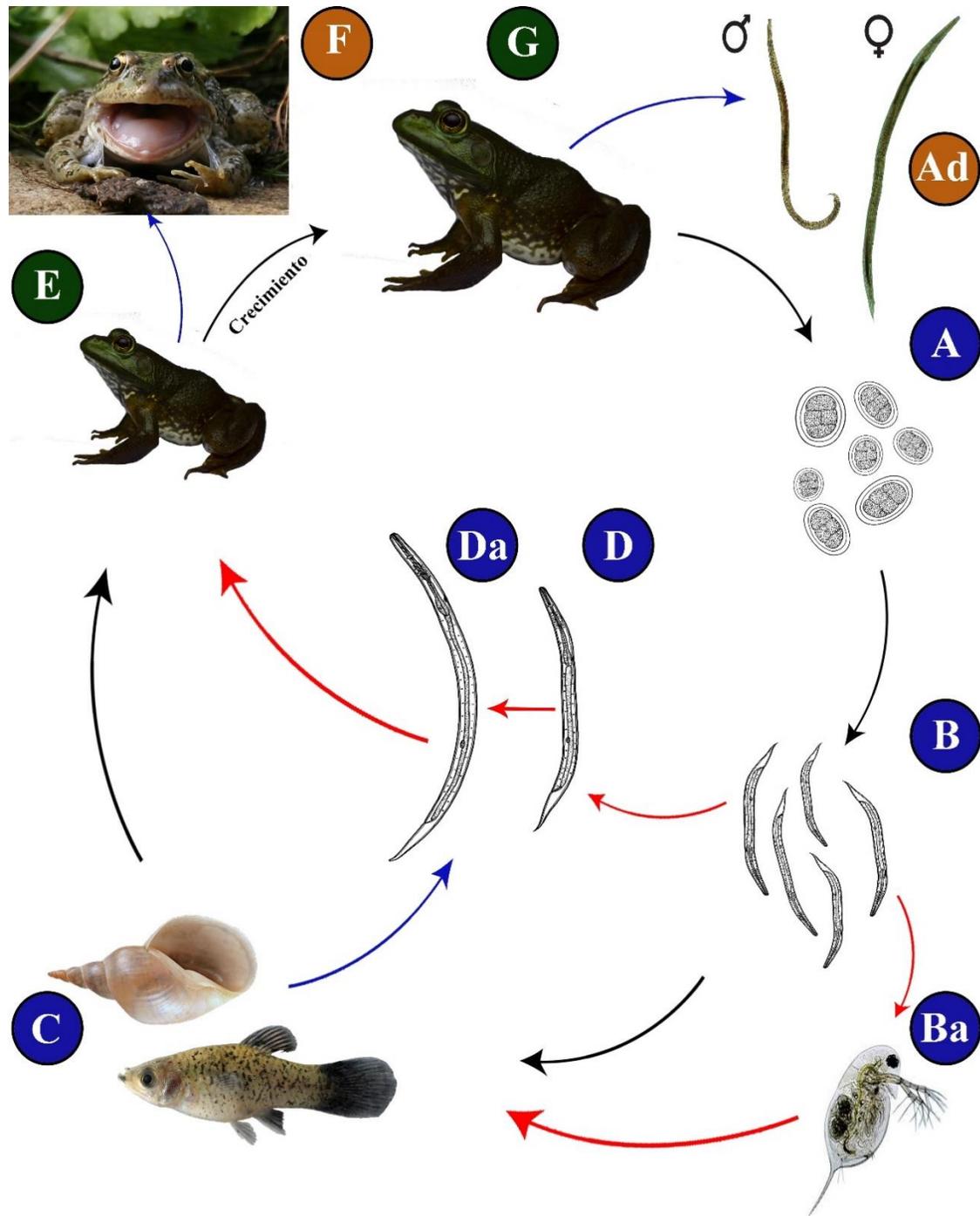


Figura. 17: Esquema del posible ciclo de vida de *F. catesbeianae*, en la localidad de recolecta, basado en los trabajos de Crites, (1956); Movarec et al. (1995), Barlett y Anderson, (1985), Petter y Chabaud, (1971) y Anderson (2000).

A: Huevos liberados en las heces; B: Eclósión del primer estadio larvario; Ba: Entrada en hospedero paraténico (Copépodos); C: Entrada en primer hospedero intermediario (gasterópodo o pez); D: Desarrollo del segundo estadio larvario; Da: Desarrollo del tercer estadio larvario; E: Depredación del primer hospedero intermediario por el hospedero definitivo; G: Hospedero definitivo completa su desarrollo y los helmintos se alojan en el intestino; Ad: Macho y hembra adultos recuperados del intestino; F: Si no existen hospederos intermediarios, las larvas de tercer estadio se adhieren a la piel, y son ingeridas durante la ecdisis. Créditos de las imágenes: Ad; G y E: Cristian Olvera; C (Pez): Fishes of Australia.net; C (gasterópodo): Australian Museum; F: Birgit Kremmer; D, Da y B: Tomadas y modificadas de Movarec et al. (1995).

Registros en México y *Lithobates catesbeianus*

En México, el género *Falcaustra* está bien representado en anfibios y reptiles; específicamente en grupos como las tortugas dulceacuícolas (Kinosternidae y Emydidae) y las ranas verdaderas (Ranidae). Existen hasta la fecha 12 especies del género en el país (Paredes-León, et al. 2008), que son parásitas de estos grupos; particularmente, cinco se han reportado para anfibios: *F. caballeroi*; *F. inglisi*; *F. lowei*; *F. mexicana* y *F. ranae* (Burse y Goldberg, 2001; Paredes-León et al. 2008). En *L. catesbeianus* se han registrado *F. catesbeianae* y *F. inglisi* en localidades de Estados Unidos y Canadá (Mata-López et al. 2010) (**Tabla 10**).

Tabla 10: Registros del género *Falcaustra* en anfibios de México y *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008) y Mata-López et al. (2010).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>F. catesbeianae</i>	Intestino	<i>L. catesbeianus</i>		Ontario	Canadá
				Hasama Oita	Japón
				Arkansas	Estados Unidos
				California	
				Georgia	
				Illinois	
				Luisiana	
				Maryland	
				Michigan	
				Nevada	
				Carolina del Norte	
				Ohio	
				Oklahoma	
				Carolina del Sur	
				Tennessee	
Texas					
<i>F. inglisi</i>				Nueva Brunswick	Canadá
				Ontario	
<i>F. caballeroi</i>		<i>L. tarahumarae</i>	Yecora	Sonora	México
<i>F. lowei</i>		<i>L. montezumae</i>	Lago de Xochimilco	Ciudad de México	
		<i>L. tarahumarae</i>	Yecora	Sonora	
<i>F. mexicana</i>		<i>A. altamirani</i>	Contreras	Ciudad de México	
			La Marquesa	Estado de México	
		<i>A. rivularis</i>	Nevado de Toluca		
		<i>A. loreae</i>	Río Frío		
		<i>A. lermaensis</i>	San Pedro Tlaltizapán		
		<i>A. dumerilli</i>	Lago de Pátzcuaro	Michoacán	
		<i>L. dumni</i>			
	<i>A. andersoni</i>	Lago de Zacapu			
	<i>A. tigrinum</i>	Apizaco	Puebla		
<i>F. ranae</i>		<i>L. montezumae</i>	Ciénega de Lerma	Estado de México	

Spirocercidae Chitwood y Wehr, 1932

Physocephalus Diesing, 1861

Physocephalus cf. sexalatus

Se recolectaron cuatro ejemplares en estadio inmaduro en el intestino.

Caracterización morfológica: Basada en tres ejemplares en estado larvario

Nemátodos pequeños. Cutícula estriada transversalmente, cuerpo delgado y fusiforme; longitud total de 1.741 ± 0.160 (1.625-1.925) mm, ancho máximo de 86.66 ± 0.152 (7.0-10.0), la región anterior está provista de dos protuberancias cónicas que se ubican a los lados de una cápsula bucal con forma de cáliz, que mide 26.66 ± 2.88 (25.0-30.0) de longitud y 11.66 ± 2.8 (1.0-15.0); la capsula bucal desemboca en un esófago muscular delgado y sinuoso que mide 105.83 ± 18.76 (87.50-125.0) de longitud y 20 ± 2.5 (17.50-22.50) de ancho, posteriormente un esófago glandular más largo que mide 666.66 ± 57.77 (600-700) de longitud y $45.83 \pm (32.50-57.50)$ de ancho; el anillo nervioso se encuentra a 111.66 ± 12.82 (97.50-122.50) del extremo anterior del cuerpo y el ano se encuentra a 72.5 ± 13.22 (62.50-87.50) del extremo posterior del cuerpo. No se observa el poro excretor ni estructuras sexuales de ningún tipo (**Fig. 18**).

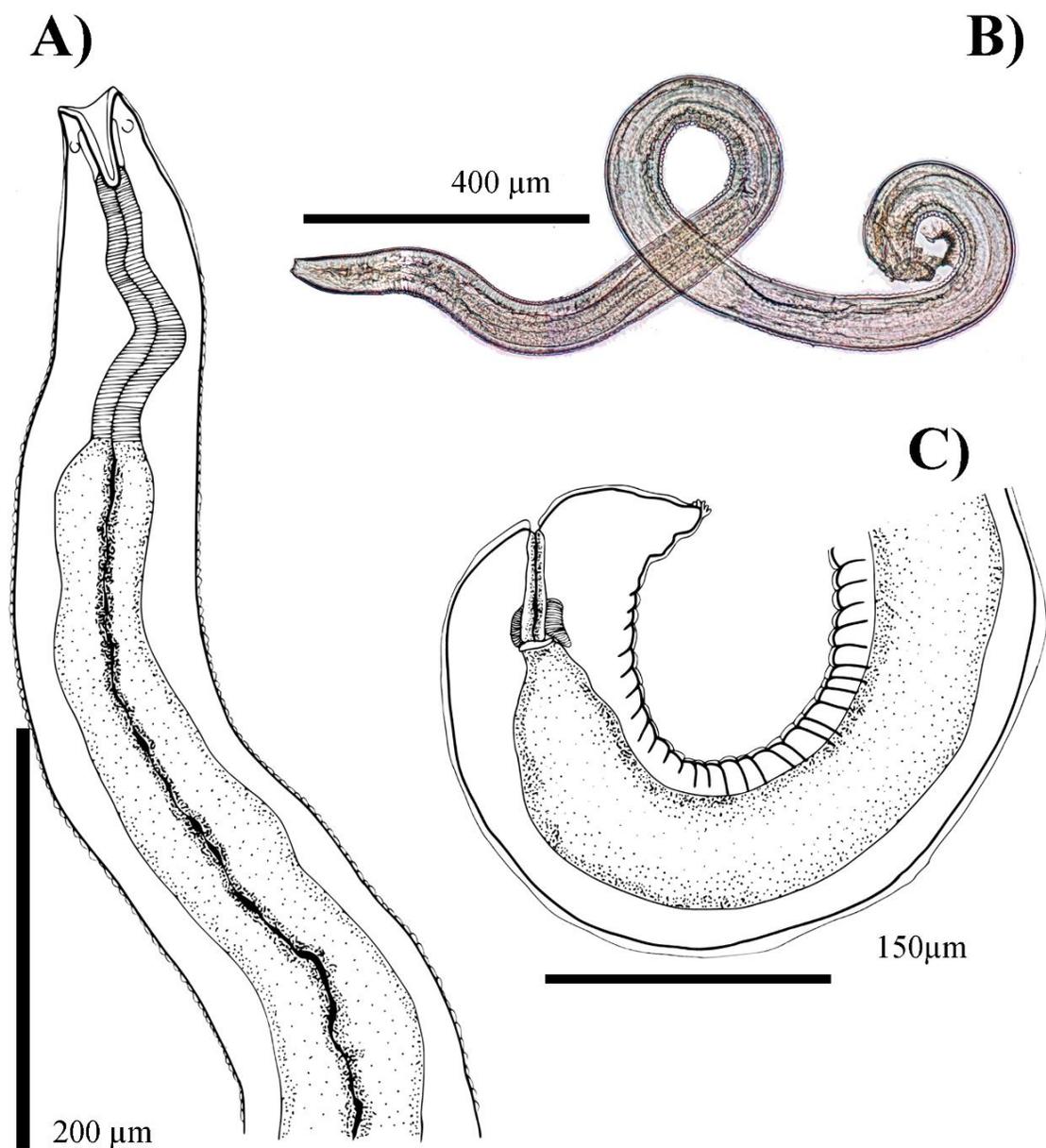


Figura 18: Morfología de *P. cf. sexalatus*.

A) Fotografía de microcopia óptica del cuerpo completo de un ejemplar en estado larvario. B) Región anterior; C) Región posterior.

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares recolectados se asignaron al género *Physocephalus* por la presencia de los siguientes caracteres morfológicos: cutícula marcadamente estriada; presencia de dos protuberancias cónicas en la región apical, cápsula bucal cilíndrica; esófago dividido en una porción muscular corta y delgada y una porción glandular de mayor tamaño que ocupa alrededor de $\frac{1}{2}$ de la longitud del cuerpo; cola con forma cónica que presenta diminutas ornamentaciones con forma de papila en la región distal (Movarec et al, 1995). Vidal-Martínez et al. (2001) así como Espinoza-Jiménez, (2006) mencionan la presencia de dos a tres alas laterales y especifican el número de ornamentaciones en la región distal de la cola; sin embargo, estas estructuras no se observan claramente en los ejemplares recolectados.

El género *Physocephalus* incluye 10 especies; sin embargo, únicamente *P. sexalatus* se ha registrado en México. En la **tabla 11** se proporcionan las mediciones morfométricas de larvas de este género obtenidas en los trabajos de Trejo-Meléndez (2017); Espinoza-Jiménez, (2006) y Movarec et al. (1995). En general, se sobrelapan con las obtenidas en el presente trabajo, lo cual sugiere que las larvas colectadas pertenecen a *P. sexalatus*. A pesar de lo anterior, se considera en este caso, que los ejemplares inmaduros no resultan suficientes para realizar una identificación a nivel específico bien soportada.

Tabla 11 Morfometría de larvas de *Physocephalus* spp. en anuros y una especie de pez en México.

Datos tomados de literatura especializada, las citas se encuentran dentro de la tabla.

Especie	<i>P.cf. sexalatus</i>	<i>Physocephalus</i> sp.	<i>P. sexalatus</i>	
Sinonimia	<i>Spiroptera sexalata</i>			
Autoridad taxonómica	Molin, 1860			
País	México			
Cita	Este estudio	Trejo-Meléndez, 2017	Espinoza-Jiménez, 2006	Movarec et al. 1995
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>	<i>I. marmoreus</i>	<i>R. horribilis</i>	<i>Rhamdia guatemalensis</i>
Número de individuos	3	15	12	9
Longitud total (mm)	1.625-1.925	1.95-3.3	1.9-2.6	1.20-1.26
Ancho máximo	70-100	90-170	7-102	65-75
Long. cápsula bucal	25-30	-	-	85-88
Ancho cápsula bucal	42278	-	-	-
Long. esófago muscular	87.5-125	109-621	84-160	100-148
Ancho esófago muscular	17.5-22.5	18-28	12-22	-
Long. esófago glandular	600-700	491-1019	600-860	408-450
Ancho esófago glandular	32.5-57.5	85-107	42-61	-
Anillo nervioso	97.5-122.5	-	90-150	105-115
Extremo posterior-ano	62.5-87.5	72-91	34-70	48-50

Ciclo de vida

El ciclo de vida de este género de helmintos es indirecto e incluye por lo menos un hospedero intermediario. Los hospederos definitivos son en general mamíferos de la familia Suidae (cerdos y pecaríes); sin embargo, estos helmintos se han registrado en equinos, ganado vacuno y lagomorfos. Los helmintos adultos residen en el intestino del hospedero definitivo y liberan los huevos al medio a través de las heces; posteriormente un hospedero intermediario (en general un coleóptero) ingiere la larva que se enquistada en los túbulos de Malpigio del insecto, cuando este es depredado por un vertebrado se puede generar una infección accidental o paraténica. Se han reportado alrededor de 20 géneros de escarabajos infectados con larvas de este género (Anderson, 2000); lo cual explica el gran rango de hospederos paraténicos que existe hasta la fecha, ya que los coleópteros se incluyen en la dieta numerosos vertebrados; incluyendo los anfibios (**Fig. 19**).

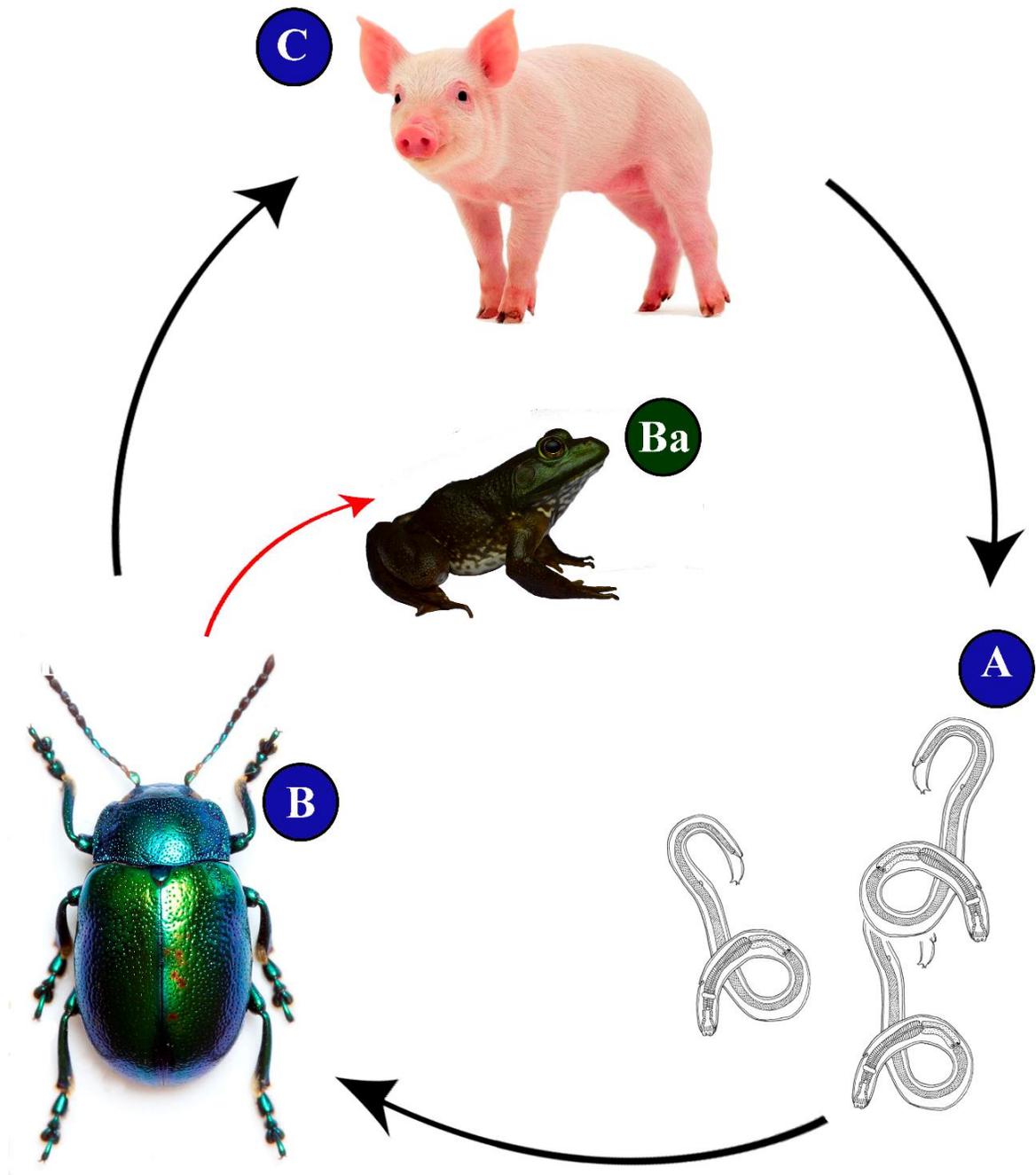


Figura 19: Esquema del posible ciclo de vida de *P. cf. sexalatus*, basado en la información proporcionada por Anderson (2000).

A= Los huevos eclosionan en el medio; B= Las larvas entran al hospedero intermediario y se alojan en el sistema respiratorio; Ba= Un hospedero accidental consume al hospedero intermediario y se infecta; C= El hospedero intermediario es ingerido por el hospedero definitivo y las larvas maduran en el intestino.

Registros en anuros de México y en *Lithobates catesbeianus*

En México, se han reportado larvas del género *Physocephalus* en *Incilius marmoreus*, *I. mazatlanensis*, *R. horribilis*, *Smilisca cyanosticta*, y *L. vaillanti*, en los estados de Veracruz, Sonora y Jalisco (Paredes-León et al. 2008); además Espinoza-Jiménez et al. (2007) reportan la presencia de larvas de *P. sexalatus* enquistados en los tejidos del intestino, mesenterio y estómago de *R. horribilis*. En *L. catesbeianus*, no se han reportado nemátodos de este género; por lo que el presente registro es nuevo para el hospedero (**Tabla 12**).

Tabla 12: Registros de *Physocephalus* spp. en anuros de México

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>Physocephalus</i> sp.	Cavidad del cuerpo	<i>I. marmoreus</i>	Emiliano Zapata	Jalisco	México
	Intestino	<i>I. mazatlanensis</i>	N/D	Sonora	
	Mesenterio	<i>S. cyanosticta</i>	Estación Biológica Los Tuxtlas	Veracruz	
	Estómago	<i>R. horribilis</i>	Lago de Catemaco		
<i>L. vaillanti</i>		Laguna Escondida			
<i>P. sexalatus</i>	Vejiga urinaria	<i>R. horribilis</i>	Presa Cerro de oro	Oaxaca	
			Presa de Temascal		

Ascaridida Skrjabin y Schultz, 1940

Cosmocercidae Railliet, 1916

Cosmocerca Diesing, 1861

Cosmocerca sp.

Se recolectaron 152 ejemplares: 151 hembras y un macho adulto en el intestino.

Caracterización morfológica

Hembras: Basada en nueve ejemplares adultos

Nematodos pequeños; extremo anterior del cuerpo redondeado y extremo posterior puntiagudo y cuerpo robusto y fusiforme, con una longitud total de 3.86 ± 0.45 (3.05-4.50) mm y un ancho máximo de 0.32 ± 0.04 (0.28-0.40) mm. La cutícula es delgada y posee finas estriaciones transversales y un ala lateral que corre desde el extremo anterior al nivel de la faringe hasta el extremo posterior al nivel del ano. El esófago mide en total 101.66 ± 6.95 (90.00-115.00) de longitud y se compone de tres regiones: la faringe, que se encuentra en el extremo anterior y consiste en un pequeño cuerpo con una constricción inconspicua que lo conecta con el resto del esófago, en algunos organismos se encuentra retraída y mide 44 ± 3.84 (37.50-50.00) de longitud y 44.16 ± 10.00 (30.00-62.50), el corpus mide 277.77 ± 24.82 (237.50-322.50) de longitud y 41.11 ± 3.77 (37.50-47.50) de ancho, finalmente, el bulbo esofágico mide 85.83 ± 5.00 (80.00-92.50) de diámetro anteroposterior y 96.94 ± 7.88 (87.50-110.00) de diámetro transversal. El anillo nervioso se ubica en la porción media anterior del corpus esofágico, a 198.12 ± 22.19 (162.50-240.00) del extremo anterior del cuerpo; el poro excretor es difícil de observar, se encuentra cerca de la región anterior del bulbo esofágico, a 543 ± 282 (262.50-820.00). La vulva es ecuatorial e inconspicua, se encuentra a 1895 ± 263 (1500.00-2150.00) del extremo posterior del cuerpo, el oviyector se encuentra poco desarrollado y el útero es anfidelfo, ocupando el 80% del cuerpo. La mayor parte de los

huevos encontrados en las asas uterinas son embrionados. El ano se encuentra a 671.25 ± 78.45 (550.00-780.00) del extremo posterior del cuerpo (**Fig. 20 y 21**).

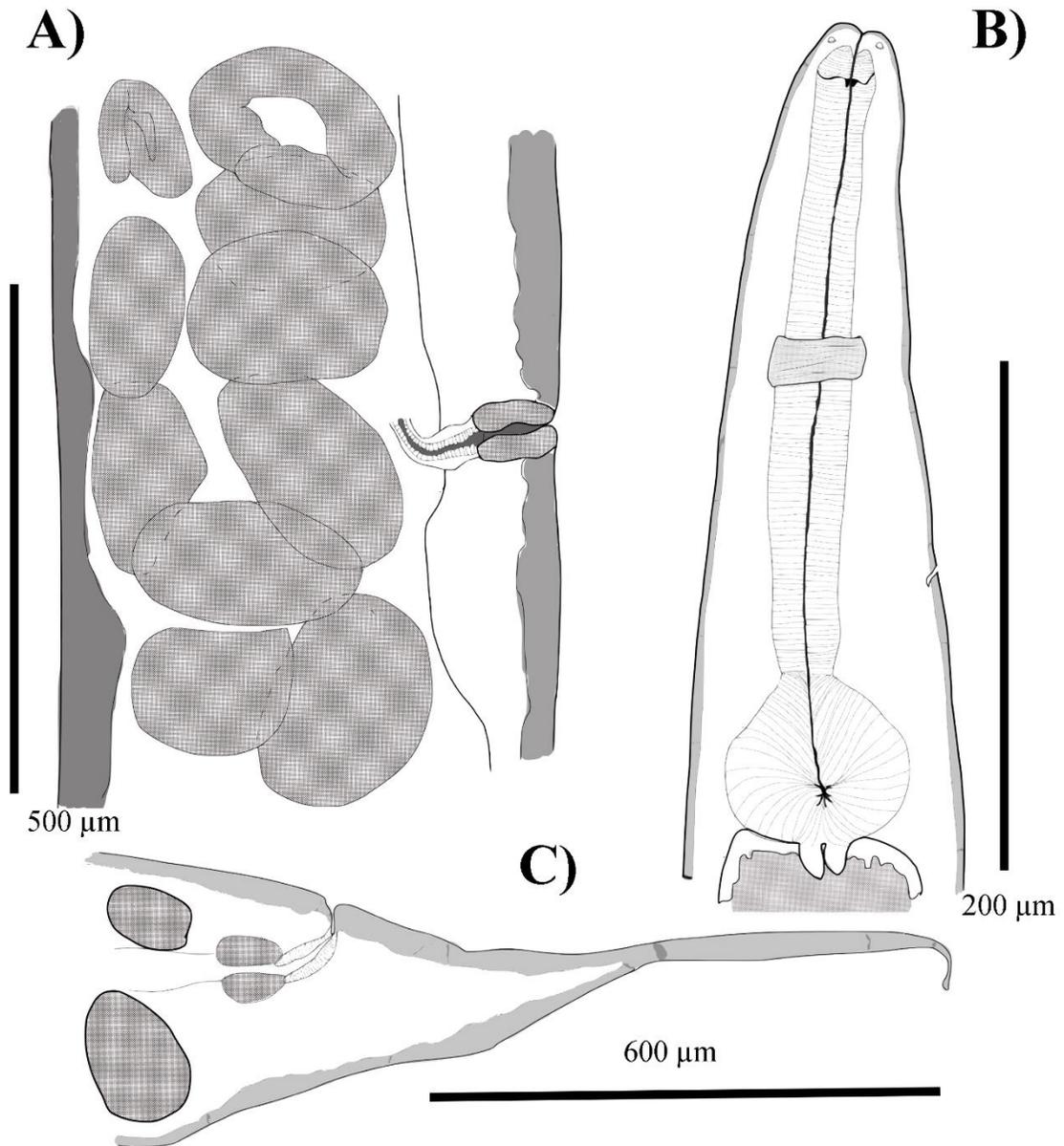


Figura 20: Esquemas de las estructuras de una hembra de *Cosmocerca* sp.

A) Vulva; B) Región anterior; C) Región posterior.

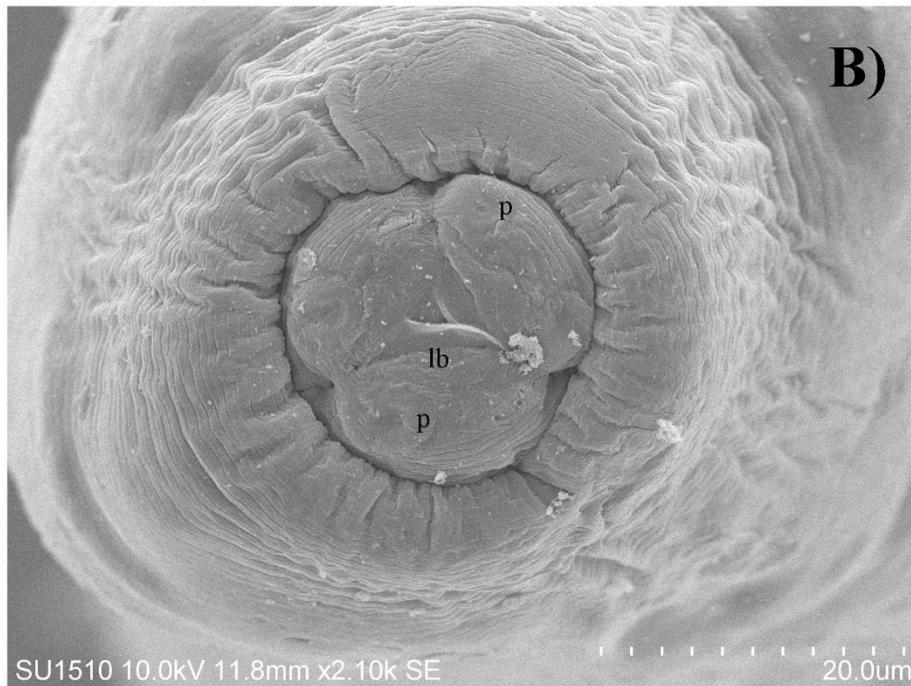


Figura 21: Fotografías de MEB de un ejemplar hembra de *Cosmocerca* sp.

A) Ano y detalles de la cutícula en la región posterior. B) Región cefálica. Se observa una invaginación de esta región y tres labios. An= ano, p= papila, lb= labio.

Machos: Descripción basada en un ejemplar adulto encontrado

Cuerpo fusiforme, delgado, con una longitud total de 2.125 mm, un ancho máximo de 0.11 mm, con estriaciones cuticulares evidentes y con la región caudal retraída ventralmente. El esófago mide 222.00 de longitud total y se divide en tres regiones: la faringe, que mide 20.00 de longitud y 15.00 de ancho, el corpus, que mide 187.50 de longitud y 32.50 de ancho y el bulbo esofágico que mide 47.50 de diámetro anteroposterior y 50.00 de diámetro transversal. El anillo nervioso se encuentra en el tercio anterior del corpus esofágico, a 137.50 del extremo anterior del cuerpo respectivamente. El poro excretor se encuentra cerca del extremo distal del corpus esofágico y a 212.50 del extremo anterior del cuerpo. La cloaca se encuentra a 35.00 del extremo posterior del cuerpo. El aparato reproductor consiste en dos testículos largos y cilíndricos y dos espículas delgadas, cortas y dimórficas, la derecha mide 35.00 de largo y la izquierda 100.00 de longitud, no se observa gobernáculo. Las papilas se encuentran rosetadas y el arreglo papilar es de un par de papilas postcloacales y seis pares de papilas precloacales, además se observan numerosas papilas somáticas (**Fig. 22**).

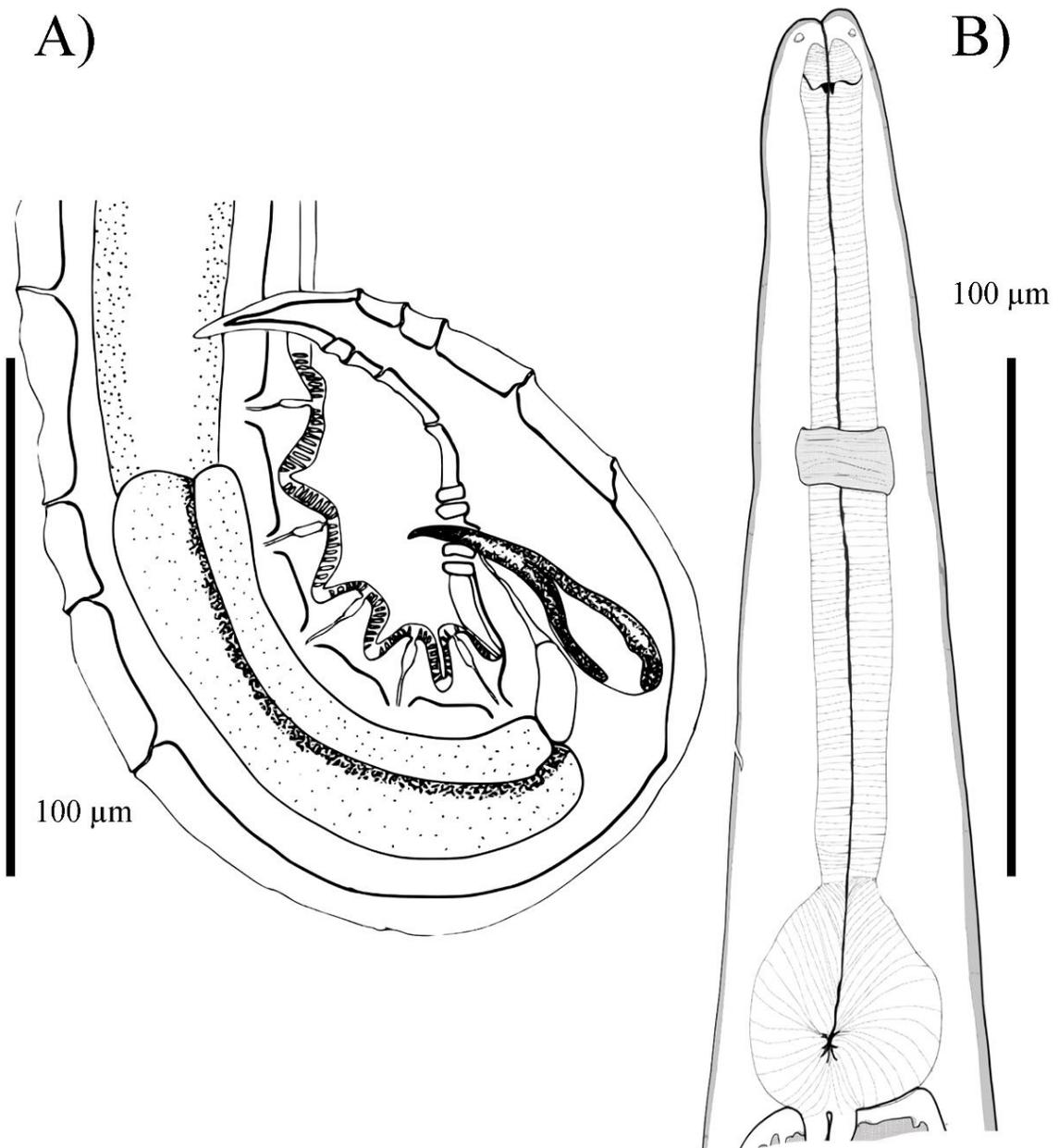


Figura 22: Esquemas de la morfología del ejemplar macho de *Cosmocerca* sp.

A) Región posterior; B) Región anterior.

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares recolectados se asignaron a la familia Cosmocercidae por la morfología de la región cefálica, provista de tres labios. Poro excretor en forma de corte. El esófago se divide en tres regiones, una pequeña faringe, corpus esofágico, y bulbo (Chabaud, 1974). La familia se divide en tres subfamilias: Cosmocercinae, Maxvachoniinae y Gyrimicolinae, y los ejemplares recolectados se asignaron a Cosmocercinae, por la ubicación de la vulva posterior al esófago, así como por la ausencia de filamentos en los huevos. Los representantes de la subfamilia Maxvachoniinae se diferencian por la posición de la vulva (al nivel del esófago) así como por la longitud de la cola en las hembras, que es cerca de $\frac{1}{4}$ de la longitud total del cuerpo; por otro lado, la subfamilia Gyrimicolinae se caracteriza por tener representantes parásitos de renacuajos, además, el útero se encuentra modificado en un saco que contiene a los ejemplares machos (Yamaguti, 1961; Chabaud, 1974).

En anuros de México se han registrado cinco géneros de Cosmocercinae que infectan anuros: *Aplectana*, *Cosmocerca*, *Cosmocercoides*, *Cosmocercella* y *Raillietnema* (Paredes-León et al., 2008). Los ejemplares de este estudio se diferencian de *Cosmocercella* y *Raillietnema* por el número y tamaño de los huevos en las hembras, que en estos dos géneros son muy escasos (2-10) y de gran tamaño ($>100\mu\text{m}$ en algunos casos) (Hasewaga, 1989; Bursey et al. 1998). Por otro lado, los ejemplares de este estudio poseen alas laterales bien desarrolladas, que se observan desde la zona del anillo nervioso y corren hasta alcanzar la zona caudal; el poro excretor se encuentra anterior al bulbo esofágico y el macho posee papilas rosetadas en la región caudal, mientras que el género *Aplectana* se caracteriza por la ausencia (o reducción significativa) de alas laterales, el poro excretor es posterior al bulbo y la vulva es claramente postecuatorial en las hembras (Falcón-Ordaz et al 2014).

Los ejemplares recolectados guardan similitud morfológica con los adultos de *Cosmocerca* y *Cosmocercoides*; a pesar de que ambos géneros poseen papilas rosetadas, *Cosmocercoides* no posee alas laterales, la vulva es postecuatorial y la cola en las hembras es muy corta mientras que los ejemplares recolectados poseen alas laterales bien desarrolladas, la vulva es

ecuatorial, y la cola de las hembras es larga, lo cual indica que los ejemplares recolectados pertenecen al género *Cosmocerca*.

Ciclo de vida

En general, el ciclo de vida de los cosmocercidos es directo, por lo cual, inicia en el intestino, donde ocurre la liberación de los huevos o en este caso, las larvas que posteriormente salen al medio a través de las heces. Una vez ahí se produce una serie de mudas hasta el estadio infectivo que es ingerido por otra rana, los helmintos migran al intestino y maduran (Anderson, 2000) (Fig. 23).

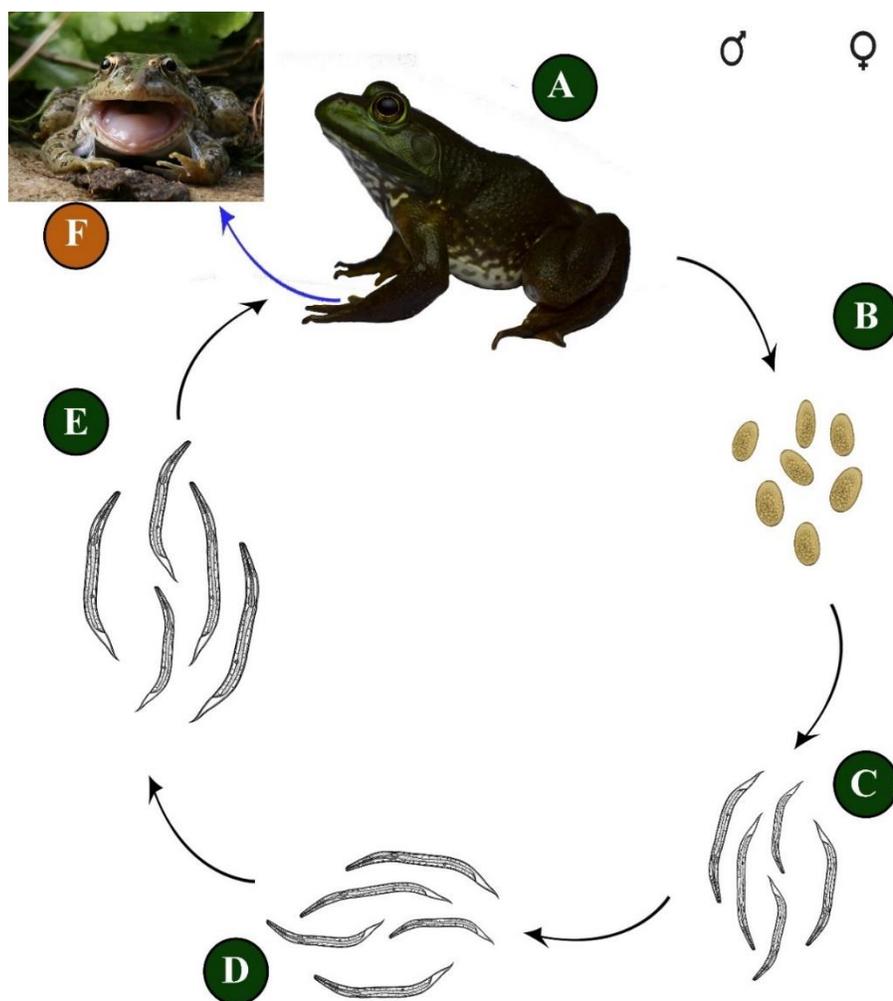


Figura 23: Ciclo de vida de la familia Cosmocercidae.

A= los adultos liberan huevos al intestino, que posteriormente B= se liberan hacia el medio a través de las heces del hospedero, posteriormente eclosionan y C,D,E= las larvas sufren una serie de mudas hacia el estadio infectivo; una vez sucedido esto, se acoplarán a la piel de otro hospedero que al mudar ingerirá las larvas junto con la piel (F) y el ciclo se completará.

Registros en México y *Lithobates catesbeianus*

De acuerdo con Paredes-León, et al. (2008) se han registrado 17 especies de Cosmocercidae en los anuros de México, las cuales incluyen los géneros de: *Aplectana*, *Cosmocerca*, *Cosmocercoides*, *Cosmocercella* y *Raillietnema*. Particularmente, en *L. catesbeianus* se ha reportado únicamente el género *Cosmocercoides*, con tres especies. Específicamente, se han registrado tres especies del género *Cosmocerca*: *Cosmocerca* sp.; *C. parva* y *C. podicipinus*, las cuales se registran en anuros de la familia Ranidae, Bufonidae y Leptodactylidae; cabe mencionar que no existen registros hasta la fecha en *L. catesbeianus* (**Tabla 13**).

Tabla 13: Registros de *Cosmocerca* spp. en anuros de México.

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	
<i>Cosmocerca parva</i>	Cloaca	<i>L. vaillanti</i>	Laguna Escondida	Veracruz	
<i>C. podicipinus</i>		Intestino	<i>L. cf. forreri</i>	Carretera Acapulco-Aeropuerto	Guerrero
	San Pedro las Playas (Laguna de Tres Palos)				
	<i>L. forreri</i>		N/D	Sinaloa	
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>		N/D	Sonora	
	<i>Craugastor rhodopis</i>		Los Tuxtlas	Veracruz	
	<i>Smilisca cyanosticta</i>				
	<i>C. rhodopis</i>		Laguna Escondida		
	<i>L. melanonotus</i>				
	<i>C. rhodopis</i>		Laguna el Zacatal		
	<i>Cosmocerca</i> sp.		Intestino	<i>R. horribilis</i>	Presa Cerro de Oro
Presa de Temascal					
<i>Dendropsophus ebraccatus</i>		Estación Biológica Los Tuxtlas		Veracruz	
					<i>L. berlandieri</i>
					<i>L. vaillanti</i>
<i>R. horribilis</i>		Lago de Catemaco		Veracruz	
<i>Incilius valliceps</i>					

Ascaridida Skrjabin y Schultz, 1940

Anisakidae Skrjabin & Karokhin, 1945

Contracaecum Railliet y Henry, 1912

***Contracaecum* sp.**

Se recolectaron 72 ejemplares en estado larvario enquistados en el estómago, vejiga urinaria y mesenterio.

Diagnosis

La región bucal está provista de uno o dos pequeños dientes en forma triangular; el aparato digestivo es complejo; se conforma por un esófago muscular largo y delgado y provisto de piezas esclerotizadas; posteriormente bajo la comisura esófago-intestino un divertículo digitiforme se proyecta hacia la región posterior; además, existe un divertículo intestinal que se proyecta hacia la región anterior y alcanza la zona posterior al anillo nervioso. No se observan gónadas ni el anillo nervioso. La cola es muy corta y la apertura anal se encuentra muy cerca del extremo posterior.

Caracterización morfológica

Basada en 14 ejemplares en estado larvario:

Nemátodos de tamaño pequeño y engrosados; la cutícula es gruesa, poseen estriaciones transversales muy marcadas cerca de los extremos del cuerpo. El cuerpo tiene una longitud total de 10.33 ± 4.20 (5.95-14.10) mm y un ancho máximo de 0.345 ± 0.088 (0.25-0.43) mm; la región bucal está provista de uno o dos pequeños dientes en forma triangular, la longitud de esta estructura es de 18.75 ± 0.004 (7.50-17.50) y tiene un ancho en la base de $18.75 \pm$

0.007 (12.50-25.00); la longitud de esófago es de 1277.50 ± 0.432 (900.00-1700.00) y su ancho es de 51.87 ± 0.022 (27.50-75.50); el apéndice ventricular mide 354.37 ± 7.37 (250.00-420.00) de longitud y 57.50 ± 21.69 (30.00-82.50) de ancho. El ciego intestinal mide 1511.30 ± 538.04 (600-2670) de longitud; 314.61 ± 102.92 (110-450) de ancho en el ápice y 101.25 ± 54.02 (55.00-157.50) de ancho en la base. El anillo nervioso se encuentra a 215.00 ± 19.68 (187.50-232.50) del extremo anterior del cuerpo; el poro excretor se encuentra en el extremo anterior del cuerpo. La apertura del ano se ubica a 134.37 ± 9.43 (127.50-147.50) del extremo posterior (**Fig. 24**).

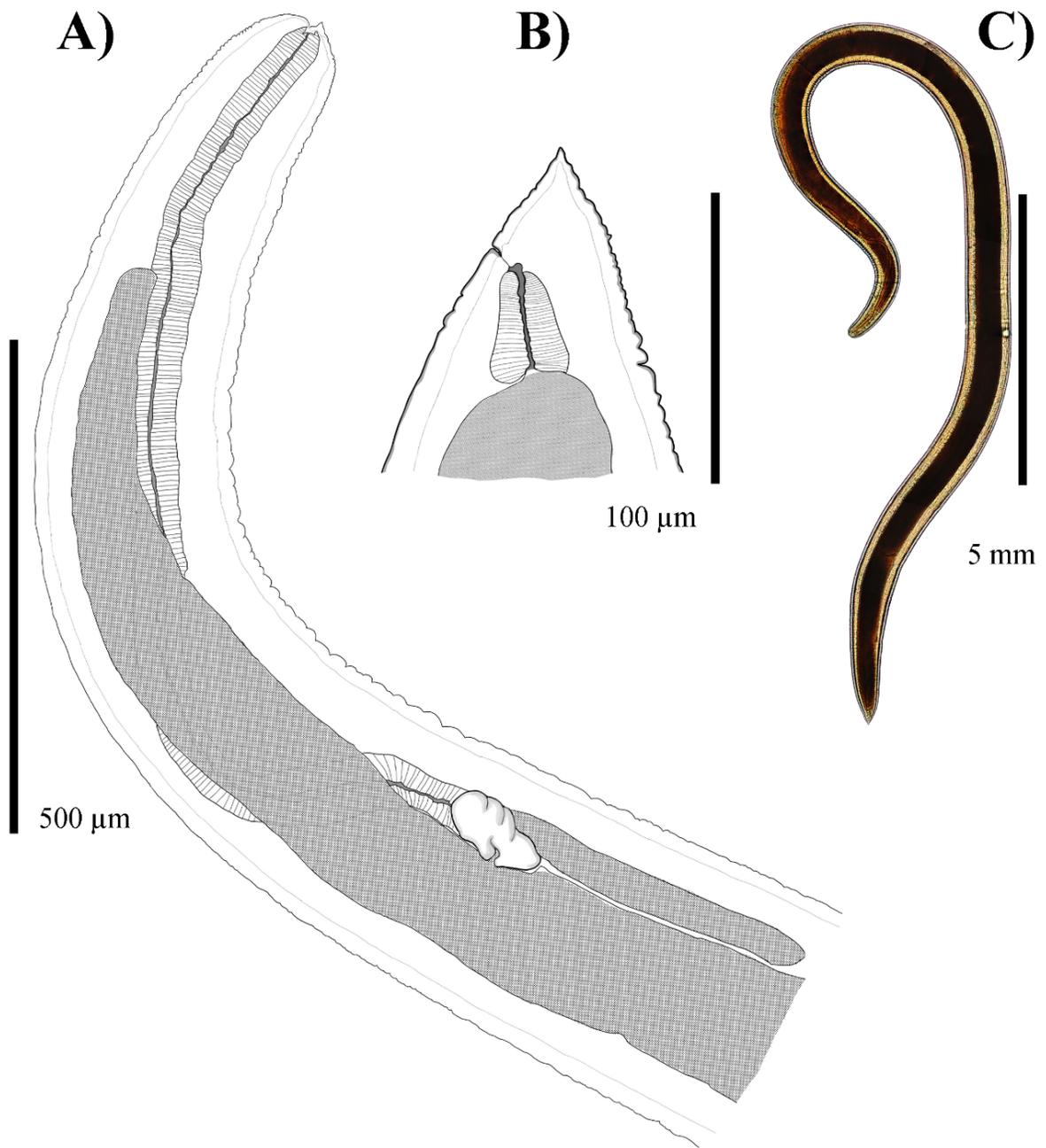


Figura 24: Estructuras morfológicas de *Contracaecum* sp.

A) Región anterior; B) Región posterior; C) Fotografía de microscopio óptico de cuerpo completo de un individuo en estado larvario.

Comentarios taxonómicos

La familia Anisakidae fue establecida por Railliet y Henry en 1912. Comprende unos 15 géneros de nemátodos parásitos de vertebrados marinos en su mayoría. Esta familia es de interés médico debido a las zoonosis que potencialmente pueden causar en el ser humano. Uno de los géneros más importantes en este grupo es *Contracaecum*, que incluye aproximadamente 130 especies parásitas de peces marinos, dulceacuícolas, y aves ictiófagas (Espinoza-Jiménez, 2006; Shamsi et al. 2009), sin embargo, se han registrado en mamíferos y anfibios; y particularmente en el género *Lithobates* como infecciones accidentales (Paredes-León et al. 2008; Mata-López et al. 2010).

Los ejemplares recolectados fueron asignados al género *Contracaecum* por la presencia de un ciego intestinal largo que se proyecta hacia el extremo anterior del cuerpo, así como un esófago largo con un pequeño ventrículo y un apéndice ventricular que se proyecta hacia la región posterior (Salgado y Barquin, 1978; Chávez y Montoya, 1988; Juárez y Salgado, 1989 y Méndez, 1993; Lira-Guerrero, 1997; Anderson, 2000); se pueden diferenciar de las larvas del género *Hysterothylacium* (similares morfológicamente) por la ubicación del poro excretor, que se encuentra a la altura del anillo nervioso, mientras que en *Contracaecum* se encuentra a la altura de los labios en el extremo anterior (Movarec, 1998; Cabrera-Guzmán, 2002). No fue posible determinar la especie de estas larvas, debido que se requieren los caracteres morfológicos de los adultos. En la **tabla 14** se proporciona información comparativa de morfometría de algunas larvas del género *Contracaecum* provenientes de anuros y de peces en México; las mediciones de los ejemplares de este estudio son similares a las del trabajo de Espinoza-Jiménez, 2006, quien describe larvas de este género provenientes del sapo *R. horribilis*, mientras que las mediciones obtenidas por Cabrera-Guzmán, (2002); Paredes-Calderón, (2002); Velarde-Aguilar, (2014); y Lira-Guerrero, (1997); presentan variación; esto puede ser explicado por la distribución de los hospederos revisados en estos trabajos, que con excepción de Paredes-Calderón, (2002) (Esta variación se debe, probablemente a que solo se proporcionan las medidas de un ejemplar) pertenecen a la Vertiente del Pacífico, lo cual posiblemente implique la presencia de dos o más especies distintas de este nemátodo y/o distintos estadios larvarios.

Tabla 14: Morfología de larvas del género *Contracaecum*, provenientes de algunos anuros y peces de México.

Especie	<i>Contracaecum</i> sp.					
País	México					
Cita	Este estudio	Espinoza-Jiménez, 2006	Cabrera-Guzmán, 2002	Paredes-Calderón, 2002	Velarde-Aguilar, 2014	Lira-Guerrero, 1997
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>	<i>R. horribilis</i>	<i>L. forreri</i>	<i>L. vaillanti</i>	<i>L. megapoda</i>	<i>Mugil cephalus</i> ; <i>M. curema</i>
Número de individuos	14	4	1	72	10	10
Longitud total (mm)	10.33 ± 4.20 (5.95-14.10)	23.78 (17.65-27.5)	5.76	5.598 (4.756-6.775)	21.80 ± 4.0 (16.64-27.66)	19-30
Ancho máximo	0.345 ± 0.088 (0.25-0.43)	640 (580-700)	200	244 (198-275)	690 ± 0.09 (580-830)	720-1100
Long diente larvario	18.75 ± 0.004 (12.50-25.0)	12.7 (10.2-13.6)	10	8 (7-11)	9.11 ± 0.91 (8.68-10.85)	12-25
Long. Esófago (mm)	1.277 ± 0.432 (0.90-1.70)	2.43 (2.1-2.7)	752	626 (550-697)	2.18 ± 0.31 (1.84-2.72)	2.37-3.65
Long. Apéndice ventricular	354.37 ± 7.37 (250.00-420.00)	560 (410-700)	-	-	410 ± 0.007 (330-530)	710-1250
Ancho apéndice ventricular	57.50 ± 21.69 (30.00-82.50)	96 (82-109)	-	-	80 ± 10 (60-90)	125-212
Long. Ciego	1511.30 ± 538.04 (600-2670)	2241 (1677-2535)	510	618 (581-682)	1650 ± 280 (1260-1950)	1750-2740
Ancho ciego	314.61 ± 102.92 (110-450)	96 (82-109)	-	38	170 ± 20 (120-222)	-
Anillo nervioso - extremo anterior	215.00 ± 19.68 (187.50-232.50)	340 (320-360)	199	-	290 ± 20 (240-330)	-
Ano	134.37 ± 9.43 (127.50-147.50)	130 (96.00-164)	-	140 (131-151)	120 ± 10 (100-160)	87-200

Ciclo de vida

El ciclo de vida de *Contracaecum* es indirecto y por lo general existe un hospedero intermediario. Debido a que no se conoce la identidad de la especie en este estudio, el ciclo vital se infiere a partir de otras especies del género con el ciclo de vida descrito.

De acuerdo con Anderson, (2000), los hospederos definitivos de este grupo de helmintos son aves ictiófagas y mamíferos asociados con agua dulce o salada, parasitan el estómago y consumen una parte del alimento ingerido por el hospedero; se mantienen adheridos a la pared del estómago mientras no se alimentan. El ciclo de vida comienza cuando los huevos embrionados son expulsados por el hospedero definitivo a través de las heces; posteriormente se genera el primer y segundo estadio larvario dentro del huevo; después de esta etapa se produce la eclosión y la larva es ingerida por el primer hospedero intermediario (en general un copépodo o algún otro invertebrado); una vez dentro, migran al hemocele, en el cual se observa crecimiento considerable o ligero, dependiendo la especie. Subsecuentemente el copépodo es ingerido por un pez, que actúa como el segundo hospedero intermediario; en esta fase, la larva realiza una muda hacia el tercer estadio y presenta un crecimiento sustancial antes de encapsularse en el mesenterio; en este punto, el segundo hospedero intermediario puede ser depredado por un pez más grande o bien por un ave o mamífero, en el primer caso, las larvas reinvasen el tejido y se encapsulan nuevamente en el hospedero paraténico, en el segundo caso, las larvas rompen el quiste y permanecen en el estómago donde realizan la muda final, maduran y se reproducen.

Los hospederos de este estudio pueden resultar incidentales o paraténicos, en función de la especie de *Contracaecum* que los infectó; en el primer caso los parásitos no alcanzarán al hospedero definitivo por barreras como el tamaño o los hábitos alimenticios de dicho hospedero. En el segundo caso, el hospedero definitivo es capaz de depredar a las ranas y las larvas de este helminto pueden llegar a su destino final por este medio. Sin embargo, se requiere un estudio detallado del ciclo de vida de esta especie en el sitio de colecta con el fin de dilucidar que organismos se involucran en él. Cabe mencionar la presencia de aves ictiófagas de los géneros *Ardea*, *Egretta*, *Butorides*, *Plegadis*, entre otras en los cuerpos de

agua de las zonas de colecta, las cuales tienen potencial como hospederos definitivos para esta especie de helminto (**Fig. 25**).

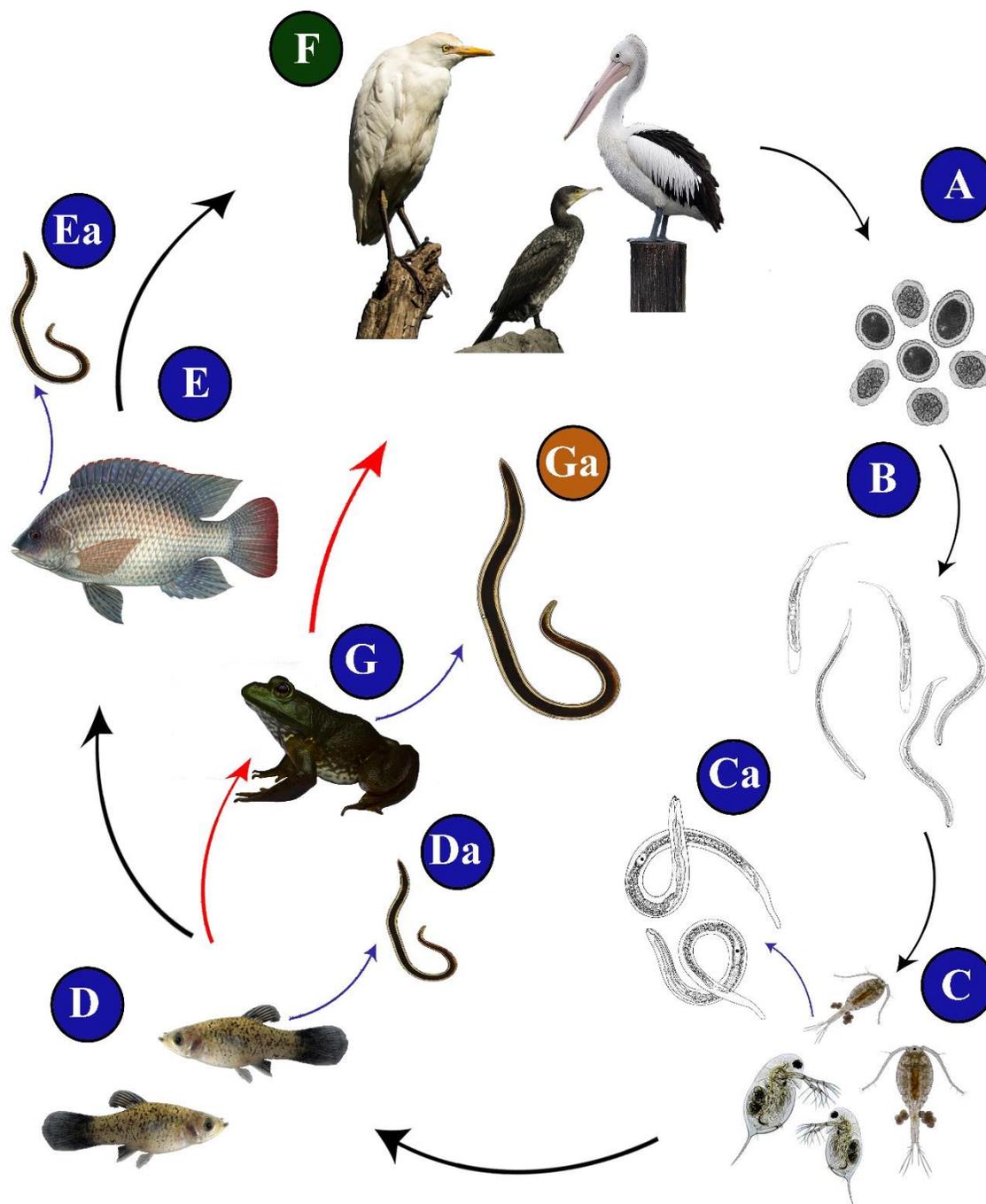


Figura 25: Esquema del posible ciclo de vida de *Contracaecum* sp. en la localidad de recolecta, basado en la información proporcionada por Anderson, (2000).

A: Los huevos son expulsados a un medio acuático por medio de las heces; B: Eclosión del segundo estadio larvario; C: Larvas entran en el primer hospedero intermediario (copépodo); Ca: Crecimiento del segundo estadio dentro del hemocele del primer hospedero intermediario; D: El segundo hospedero intermediario ingiere copépodos infectados; Da: Desarrollo del tercer estadio larvario dentro del segundo hospedero intermediario; E: Depredación del segundo hospedero intermediario por un tercer hospedero intermediario; Da: Larva del tercer estadio se enquistada en tejidos; G: Rana toro (Hospedero paraténico) depreda segundo hospedero intermediario; Ga: Larva del tercer estadio enquistada en tejidos; F: Aves ictiófagas depredan a los hospederos intermediarios o el paraténico y adquieren la infección, los adultos residen en el estómago. Créditos de las imágenes: F (Garza), G, Ga, Ea: Cristian Olvera; F (Cormorán): Fred Scoffier; F (Pelicano): Melissa Windell; B: Huizinga (1967), B, Ca: Tomadas y modificadas de Barlett (1996); E: Monterrey Bay Aquarium. com.

Registros en México y en *Lithobates catesbeianus*

En México, el género *Contracaecum* se ha registrado en cuatro especies de anuros: *L. megapoda*; *L. cf. forreri*; *L. vaillanti* y *R. horribilis*. Además, se ha reportado en cocodrilos y serpientes acuáticas (Paredes-León et al. 2008). Las especies involucradas en estos registros se encuentran sin determinar debido a que se trata de individuos en estado larvario. Por otro lado, en *L. catesbeianus*, el género se ha registrado en una localidad en Cuba y en los estados de California y Pensilvania, Estados Unidos; estas infecciones se consideran como accidentales de acuerdo con los autores (Mata-López et al. 2010) (**Tabla 15**).

Tabla 15: Registros del género *Contracaecum* en anuros de México y *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008), y Mata-López et al. (2010)

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País	
<i>Contracaecum</i> sp.	Estómago	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Provincia Pinar del Río	Cuba	
	Celoma			California	Estados Unidos	
	Músculos			Pennsylvania		
	Intestino					
	Mesenterio		<i>L. cf. forreri</i>	San Pedro las Playas	Guerrero	México
			<i>L. megapoda</i>	Lago de Cuitzeo	Michoacán	
			<i>R. horribilis</i>	Presas Cerro de Oro	Oaxaca	
		<i>L. vaillanti</i>	Laguna Escondida	Veracruz		

Onchocercidae Leiper, 1911

Foleyellides Caballero, 1935

Foleyellides flexicauda (Schacher y Crans, 1973)

Se recolectaron 54 ejemplares en el mesenterio y cavidad corporal.

Caracterización morfológica

Hembras: Basada en 11 ejemplares adultos

Nemátodos grandes y filiformes, extremo cefálico con un par de estructuras parastomales y cuatro pares de papilas cefálicas. La longitud total del cuerpo es de 31.03 ± 7.92 (16.125-44.5) y el ancho cerca de la mitad del cuerpo es de 577.72 ± 202.93 (200.00-925.00), al nivel del esófago glandular es de 493.18 ± 183.40 (175.00-800.00) y a nivel del esófago muscular es de 203.63 ± 67.56 (100.00-320.00). La cutícula es lisa y se presenta un ala lateral, que corre desde el extremo anterior del cuerpo hacia el extremo posterior. El esófago mide 2272.72 ± 337.72 (1900.00-2900.00) de longitud total y se compone por dos regiones, la porción muscular delgada y corta, que mide 272.95 ± 59.38 (200.00-357.50) de longitud y una porción glandular que mide 1995.45 ± 239.01 (1750.00-2460.00) de longitud y 164.54 ± 106.33 (100.00-480.00) de ancho. El anillo nervioso se encuentra cerca de la unión esófago muscular-glandular a 221.59 ± 61.38 (90.00-312.50) del extremo anterior del cuerpo. Las asas uterinas ocupan cerca de 90% del cuerpo; la vulva es preecuatorial y se encuentra a 130.62 ± 30.93 (72.50-175.00) del extremo anterior del cuerpo y el ano a 227.50 ± 49.54 (172.50-317.50) de extremo posterior del cuerpo (**Fig. 26**).

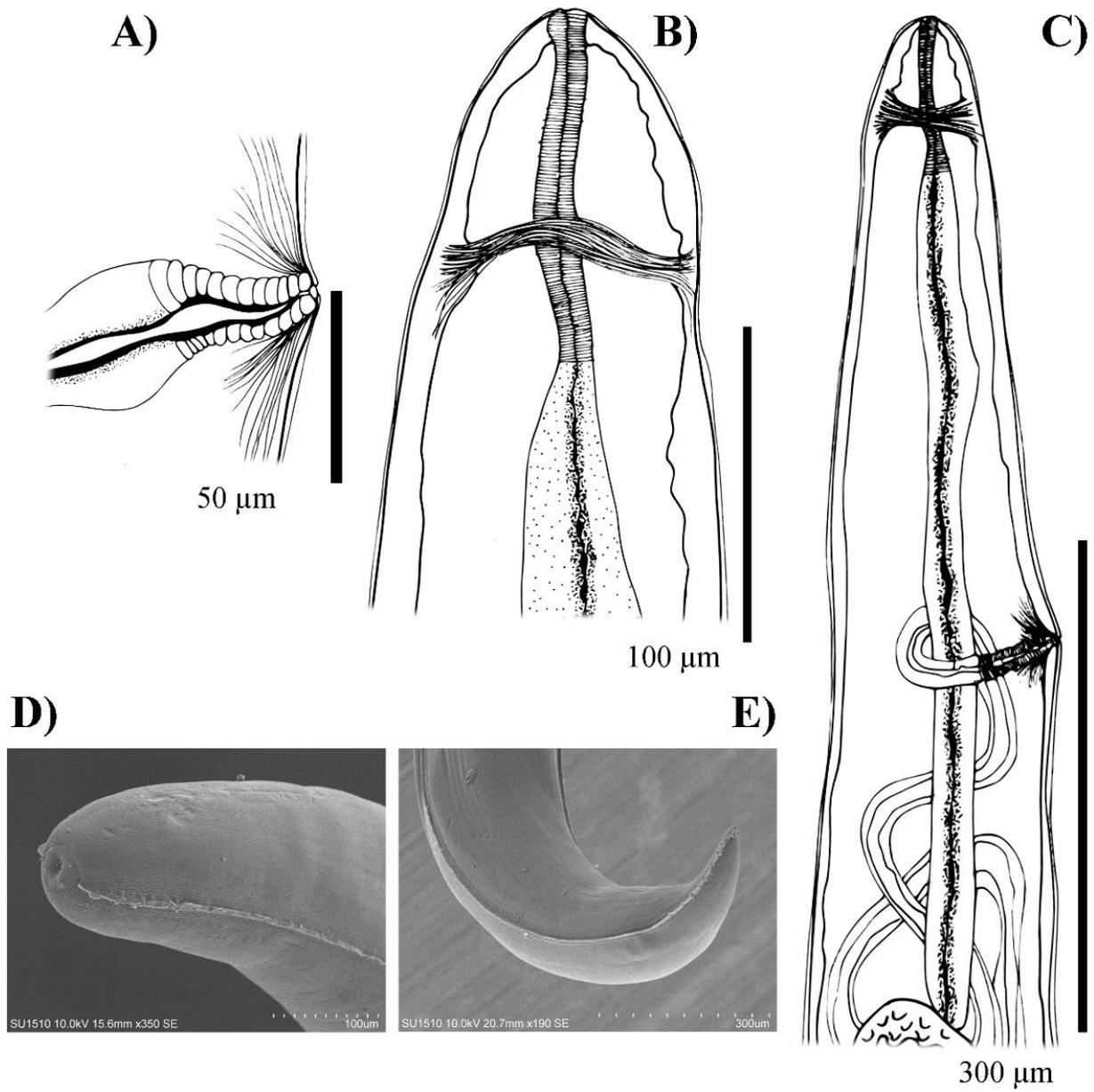


Figura. 26: Morfología de las hembras de *Fo. flexicauda*.

A)Vulva; B) Región cefálica; C) Región anterior hasta intestino; D) Fotografía de MEB, de la región anterior E) Región posterior.

Machos: Basada en 10 ejemplares adultos

Nemátodos alargados y filiformes con el extremo posterior enrollado ventralmente, más pequeños que las hembras; longitud total de 16.105 ± 2.88 (8.50-18.62) mm, 292.50 ± 81.69 (150.00-425.00) de ancho máximo, 158.00 ± 40.77 (70.00-200.00) de ancho a nivel del esófago muscular y 332.50 ± 108.04 (125.00-500.00) a nivel del esófago glandular. Longitud total del esófago 1812.50 ± 259.60 (1425.00-2075.00), compuesto de una región muscular que mide 245.25 ± 31.27 (200.00-287.50) de longitud y 39.50 ± 6.54 (25.00-47.5) de ancho y una porción glandular que mide 1511 ± 228.83 (1240.00-1760.00) de longitud y 127.00 ± 96.95 (80.00-400.00). El anillo nervioso se encuentra a 185.25 ± 42.35 (95.00-230.00) del extremo anterior del cuerpo y el ano se encuentra a 69.50 ± 11.65 (55.00-92.50) del extremo posterior del cuerpo. Las espículas son dimórficas: la derecha es larga, delgada y en la porción distal posee de 2-4 ondulaciones, mide 413.05 ± 127.90 (302.50-675.00) de longitud, 100 ± 26.72 (75.00-150.00) de ancho en el extremo proximal y 2.50 en el extremo distal; la espícula izquierda por otro lado es corta y robusta y mide 157.50 ± 16.32 (137.50-185.00) de longitud y 13.00 ± 2.83 (10.00-17.50). Finalmente, el patrón papilar consiste en una placa cuticularizada un par precloacal y cinco pares postcloacales (**Fig. 27**).

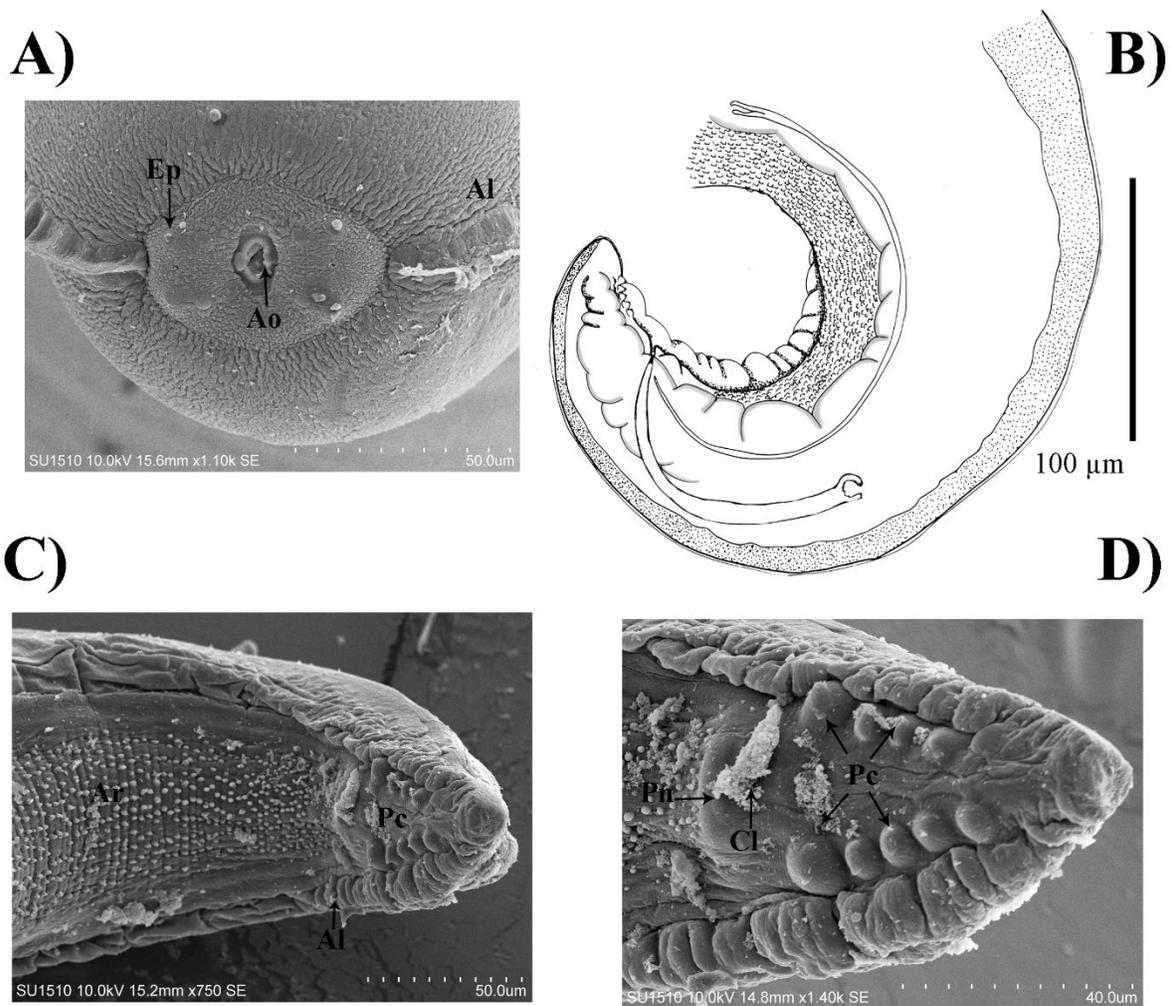


Figura 27: Morfología de los machos de *Fo. flexicauda*.

A) Región cefálica en MEB, se observan las estructuras parastomales, la apertura oral y el ala lateral; B) Región caudal; C) Región caudal, se observa el área rugosa, característica únicamente presente en los machos ; D) Región cloacal, se observan las papilas caudales. Ar= área rugosa; Al= Ala lateral; Pc= Papilas caudales; Ao= Apertura oral; Ep: Estructuras parastomales.

Comentarios taxonómicos

La familia Onchocercidae fue descrita por Leiper (1911) y Chabaud y Anderson (1959); incluye aproximadamente 80 géneros de nemátodos que causan zoonosis en el ser humano y son parásitos del sistema circulatorio, cavidad corporal y mesenterio de una gran cantidad de vertebrados de vida libre, como *Loa*, *Wuchereria*, y *Onchocerca*, *Ochoterenella*, *Waltonella*,

Foleyella y *Foleyellides*. Los ejemplares recolectados se incluyeron en este grupo por el tamaño y dimorfismo del cuerpo entre machos y hembras (hembras por lo menos dos veces mayores que los machos) la posición anterior de la vulva, la presencia de larvas “microfilarias” en las asas uterinas terminales de las hembras y por el sitio de infección (Cavidad del cuerpo y mesenterio) (Anderson, 2000).

Los ejemplares recolectados tienen similitud morfológica con las filarias de los géneros *Ochoterenella* y *Foleyellides*; sin embargo, se pueden diferenciar de *Ochoterenella* por la presencia de alas laterales, la ausencia de estructuras cuticulares en forma de bacilo que se disponen longitudinalmente en el cuerpo y el arreglo del área rugosa en los machos (carentes de patrón y conformada por estructuras granulares). Igualmente, es importante resaltar que el género *Ochoterenella*, es en general parásito (No exclusivamente) de la familia Bufonidae (Paredes-León et al. 2008), mientras que el género *Foleyellides* es parásito de la familia Ranidae (Esslinger, 1986; Paredes-León et al, 2008).

Hasta la fecha, existen tres especies del género *Foleyellides* que infectan anuros en México (Paredes-León et al. 2008; García-Prieto et al. 2014 Romero-Mayen y León-Règagnon, 2016): *F. striatus*, *F. rhinellae* y *F. mayenae* parásitas de ránidos del complejo *pipiens* y *Rhinella horribilis*; los ejemplares recolectados se pueden diferenciar morfológicamente de las tres especies por el patrón de papilas caudales en los machos (Un par precloacal+ 5-6 pares postcloacales) así como por la relación de tamaño de las espículas (1:2.23): *F. striatus* posee cuatro pares (un par precloacal + tres pares postcloacales) y una relación de longitud espicular de 1:2.05; *F. rhinellae* posee cinco pares (dos pares precloacales + tres pares postcloacales) y una relación de longitud espicular de 1:1.5 y *F. mayenae* posee cinco pares (un par precloacal + un par adcloacal + tres pares postcloacales) y una relación de longitud espicular de 2.1. Por otro lado, Mata-López et al, (2010) reportan tres especies que infectan a *L. catesbeianus*: *F. americana*, *Fo. flexicauda* y *F. ranae*; los ejemplares recolectados se pueden diferenciar de *F. americana* y *F. ranae*, por el número y arreglo de las papilas caudales y la relación de longitud entre las espículas: la primera posee siete pares de papilas (cuatro pares precloacales + tres pares postcloacales) y la tercera seis (tres pares precloacales + cuatro pares postcloacales) y una relación de longitud espicular de 1:3.9.

Morfológicamente, *Fo. flexicauda* es la especie que guarda mayor similitud con los ejemplares recolectados, en ambos casos el número y arreglo de las papilas caudales en los machos es de un par precloacal y cinco a seis pares postcloacales y una estructura queratinizada precloacal; cabe mencionar que la morfología de las espículas, así como la longitud de cada una entra en el rango de esa especie; además de la relación de tamaño entre las espículas, es 2.3:1 en *Fo. flexicauda* y 2.23:1 en los ejemplares recolectados y en general, la ubicación de la vulva, el anillo nervioso y la morfología del esófago es similar (**Tabla 16**).

Tabla 16: Morfología del género *Foleyellides*, en anfibios de México.

Especie	<i>Fo. flexicauda</i> (Este estudio)		<i>Fo. flexicauda</i>		<i>Foleyellides americana</i>	
Sinonimia	<i>Foleyella flexicauda</i> ; <i>Waltonella flexicauda</i>		<i>Foleyella flexicauda</i>		<i>Foleyella americana</i>	
Autoridad taxonómica	Schacher y Crans, 1973		Schacher y Crans, 1973		Walton, 1929	
País	México		Estados Unidos		Estados Unidos	
Cita	-		Schacher y Crans, 1973		Walton, 1929; Schacher y Crans, 1973	
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>					
Sexo	Machos (10)	Hembras (11)	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Longitud total (mm)	1.61 (8.5-18.62)	3.103 (1.612-4.45)	21 (15-26)	3.3 (1.8-4.7)	2.3	5
Ancho máximo	292.5 (150-425)	577.27 (200-925)	338	548	450	660
Longitud esófago muscular	245.25 (200-287.5)	272(200-357)	-	-	-	-
Ancho esófago muscular	39.5(25-47)	45.68(35-57)	-	-	-	-
Longitud esófago glandular	1511 (1240-1760)	1995.45(1750-2460)	-	-	-	-
Ancho esófago glandular	127 (80-400)	164.45(100-480)	-	-	-	-
Longitud total esófago (mm)	1.812 (1425-2075)	2.272 (1.9-2.9)	2.292	2.479	2.5	1.425
Anillo nervioso	185.25 (95-230)	221.59 (90-312)	230	209	200	200
Long. espícula der.	413.05 (302.50-675)	-	416 (350-484)	-	400	-
Longitud espícula izq.	157.50 (137.50-185)	-	183 (172-211)	-	110	-
Ancho espícula izq.	13 (10-17)	-	-	-	-	-
Proporción espículas	2.23:1	-	2.3:1	-	3.6:1	-
Papilas prec. (pares)	1 doble	-	1 doble	-	4	-
Papilas post. (Pares)	5-6	-	5-6	-	3	-
Long. Vulva-extremo anterior	-	130.62 (175-725)	-	1549 (1184-2016)	-	1800
Cola	69 (55-92)	227(172-317)	-	-	75	260

Continuación tabla 16

Especie	<i>F. ranae</i>		<i>F. striatus</i>		<i>F. mayenae</i>		<i>F. rhinellae</i>	
Sinonimia	<i>Foleyella ranae</i>		<i>Waltonella striatus</i>		-		-	
Autoridad taxonómica	Walton, 1929		Caballero y Caballero, 1935; Esslinger, 1986		Romero-Mayén y León- Régagnon		García-Prieto et al. 2014	
País	Estados Unidos		México		México		México	
Cita	García-Prieto et al. 2014		Esslinger, 1986		Romero-Mayén y León- Régagnon, 2016		García-Prieto et al. 2014	
Hospedero	<i>L. pipiens</i>		<i>L. montezumae</i>		<i>L. pustulosus</i> ; <i>L. psilonota</i>		<i>R. horribilis</i>	
Sexo	Machos	Hembras	Machos (20)	Hembras (18)	Machos (23)	Hembras (17)	Machos (4)	Hembras (4)
Longitud total (mm)	800	1650	1.53 (0.98- 1.92)	5.5 (3.8-7.4)	2.144 (1.82- 2.88)	6.831(4.150- 9.380)	1.7(14.5- 19.5)	4.19(3.85- 4.45)
Ancho máximo	230	400	277 (216-366)	583(416-811)	310 (200- 410)	620(410-850)	280-290	380(310- 430)
Longitud esófago muscular	-	-	274(178-347)	307 (235-356)	210(160-270)	240(180-350)	0.25(0.24- 0.29)	270(250- 290)
Ancho esófago muscular	-	-	34(26-43)	40(28-60)	40(30-49)	40(20-49)	43(41-49)	30-40
Longitud esófago glandular	-	-	873(713-980)	1113(980- 1297)	900(660- 1210)	900(660- 1210)	1200(910- 1350)	1730(1710- 1770)
Ancho esófago glandular	-	-	77(60-96)	90(70-108)	91(69-130)	100(71-140)	12(9-15)	13(12-14)
Longitud total esófago (mm)	1.14	1.495	1.149(0.977- 1.297)	1.422(1.242- 1.604)	1.120(0.830- 1.460)	1.380(0.920- 1.850)	1.45 (1.14- 1.6)	2.05 (1.98- 2.14)
Anillo nervioso	150	230	204(132-228)	181(130-234)	179(120-210)	170(140-240)	180(170- 190)	220(200- 260)
Long. espícula der.	350	-	383(336-465)	-	380(280-440)	-	200(160- 230)	-
Longitud espícula izq.	113	-	189(144-218)	-	150(130-180)	-	130(120- 140)	-
Ancho espícula izq.	-	-	7-12	-	-	-	24(21-26)	-
Proporción espículas	3.1:1	-	2.05(1.71- 2.67)	-	-	-	1:0.51	-
Papilas prec. (pares)	3	-	1	-	1	-	2	-
Papilas post. (Pares)	4	-	3	-	1 ad+ 3	-	3	-
Long. Vulva-extremo anterior	-	1100	-	1275(574- 2,624)	-	1024(1020- 1490)	-	2060(1950- 2200)
Cola	-	150	-	489(156-718)	60(47-71)	180(110-260)	950(750- 1140)	220(200- 250)

Ciclo de vida

De acuerdo con Anderson (2000), este género se incluye en la subfamilia Waltonellinae; que son parásitos comunes de anuros, principalmente de las familias Bufonidae, Leptodactylidae, Rhacophoridae y Ranidae. El ciclo de vida es indirecto e incluye a un vector como vía de entrada al hospedero definitivo.

Crans, (1970) describió el ciclo de vida para esta especie, que es similar al del ciclo de vida general de la familia Onchocercidae salvo algunas modificaciones: Los adultos son parásitos de la cavidad del cuerpo y el mesenterio de *L. catesbeianus*; las hembras liberan a las microfilarias y estas migran al torrente sanguíneo del hospedero, posteriormente son absorbidas por un díptero hematófago; en este caso *Culex territans* ha demostrado ser un hospedero adecuado para este helminto. Una vez dentro del díptero, las microfilarias invaden los tejidos grasos, donde el desarrollo del segundo y tercer estadio larvario se lleva a cabo después de 7 y 13 días respectivamente, posteriormente las larvas migran a la cabeza del mosquito, cerca de la proboscis; las infecciones se llevan a cabo cuando el mosquito se alimenta de un anuro sano y las microfilarias utilizan la proboscis para viajar al torrente sanguíneo del hospedero. Una vez dentro del hospedero no está claro cómo se desarrolla el proceso de migración y maduración de las larvas en la cavidad corporal del hospedero definitivo (Benach y Crans, 1973) (**Fig. 28**).

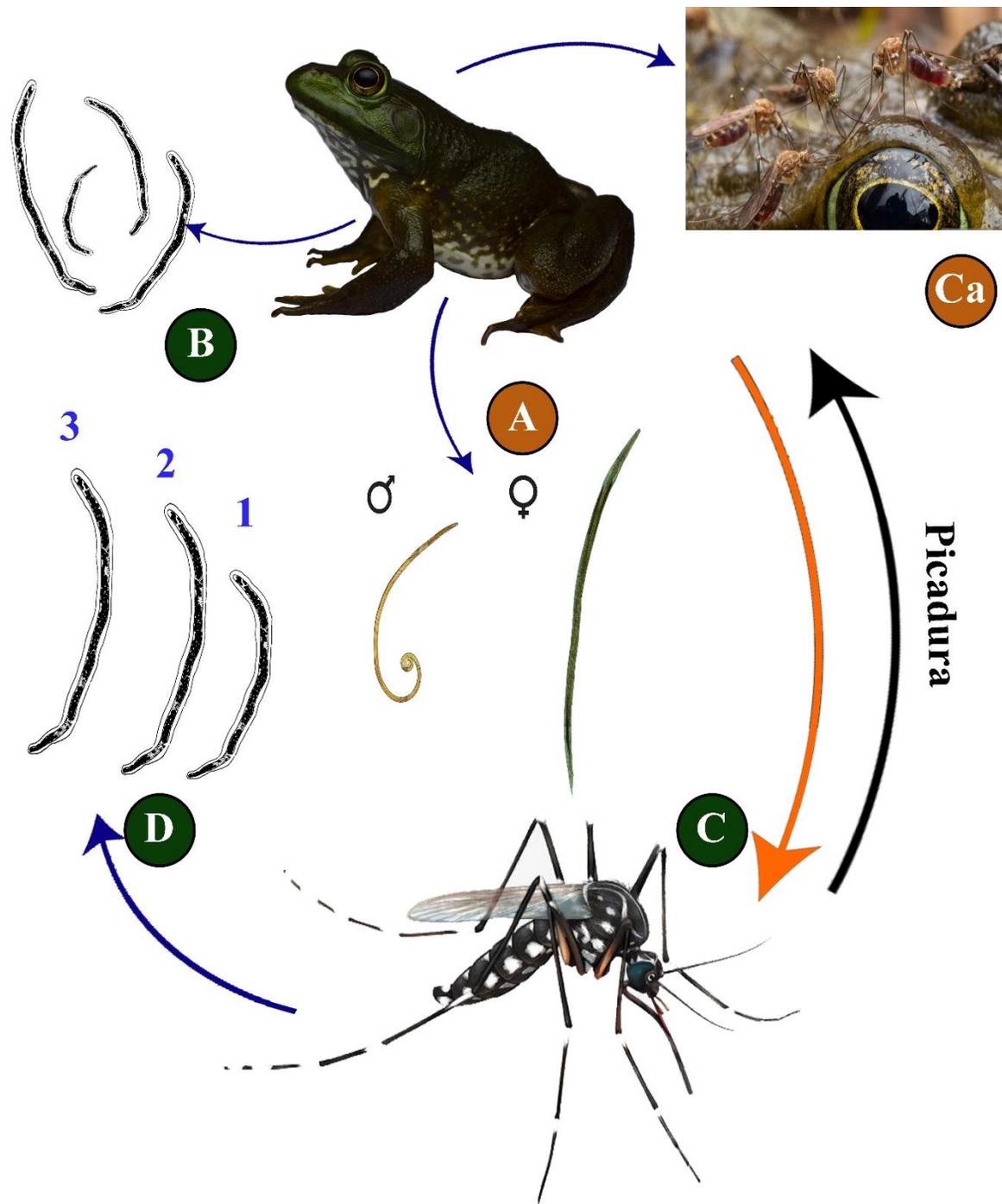


Figura 28: Diagrama del posible ciclo de vida de *Fo. flexicauda* en la localidad de recolecta, basado en Anderson (2000), Crans, (1970) y Benach y Crans, (1973).

A: Helmintos adultos en el mesenterio y cavidad corporal, se reproducen y liberan larvas filaroides; B: Larva del primer estadio en el torrente sanguíneo del hospedero; C, Ca: Vector (díptero hematófago) se alimenta del anuro infectado; D (1,2,3): Crecimiento y muda hasta el tercer estadio larvario dentro del hemocele del vector, infección de un nuevo hospedero mediante la picadura. Flecha negra y

naranja ejemplifican la transmisión de helmintos de una rana infectada hacia el díptero y viceversa. Créditos de las imágenes: A (Adultos y rana toro): Cristian Olvera; C: Ruurd Jelle Van Der Leij y Buiten Beeld; B y D: Tomadas y modificadas de Crans, (1970).

Registros en México y en *Lithobates catesbeianus*

En México se reportan tres especies del género *Foleyellides* que parasitan anuros: *F. striatus*, *F. rhinellae* y *F. mayenae*; la primera se registra en seis especies de *Lithobates* a lo largo del país (Paredes-León et al. 2008) y *F. mayenae* se ha encontrado en *L. pustulosus* y *L. psilonota* en algunas localidades del estado de Jalisco, *F. rhinellae* es la única especie del género que se ha descrito en un bufónido (*R. horribilis*) en una localidad de Oaxaca (**Tabla 17**).

Tabla 17: Registros del género *Foleyellides* en anuros de México y en *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008) y Mata-López et al. (2010)

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>F. americana</i>	Mesenterio	<i>L. catesbeianus</i>	N/D	Texas	Estados Unidos
	Cavidad corporal			Carolina del Norte	
	Vejiga			Virginia	
	Ohio				
<i>Fo. flexicauda</i>	Sangre			Nueva Jersey	
	Cavidad corporal				
	Mesenterio				
<i>F. ranae</i>	Cavidad corporal			Luisiana	
	Mesenterio			Carolina del Norte	
<i>F. striatus</i>	Cavidad corporal			<i>L. montezumae</i>	
		Ciénega de Lerma	Estado de México		
		<i>L. cf. forreri</i>	Carretera Acapulco-Aeropuerto	Guerrero	
			San Pedro las Playas		
	Mesenterio		<i>L. megapoda</i>	Lago de Cuitzeo	Michoacán
			<i>L. dunni</i>		
			<i>L. forreri</i>	N/D	Sinaloa
			<i>L. magnaocularis</i>	N/D	
<i>F. mayenae</i>		<i>L. tarahumarae</i>	Yecora	Sonora	
<i>F. rhinellae</i>		<i>R. horribilis</i>	N/D	Oaxaca	

Spirurida Chitwood, 1933

Camallanidae Railliet y Henry, 1915

Procamallanus sp. Baylis, 1923

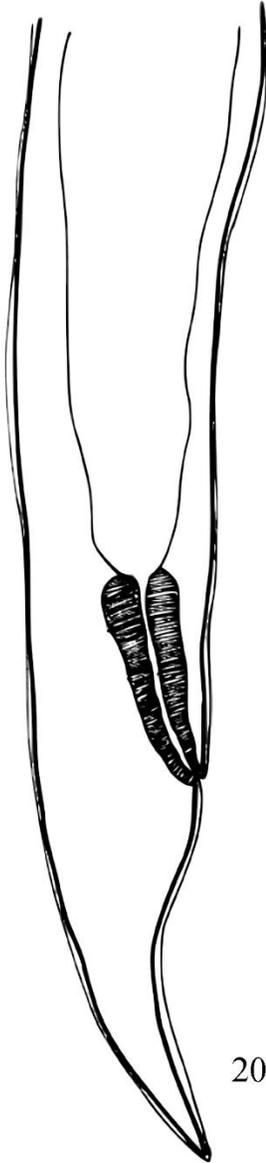
Se recolectó un individuo en estado larvario en el intestino delgado.

Caracterización morfológica

Basada en un ejemplar en estado larvario

Nematodo pequeño, con el extremo cefálico redondeado y el posterior fino. Cuerpo delgado y fusiforme, longitud total de 3.05 mm y ancho máximo de 280. Cutícula delgada, sin estriaciones transversales. El extremo anterior del esófago está provisto de una capsula bucal grande y globosa con un solo compartimento, que mide 32.50 de diámetro anteroposterior y 27.50 de diámetro transversal, inmediatamente posterior se encuentra un esófago claviforme que mide 280 de longitud, 22.50 de ancho en el extremo anterior y 190.00 en el extremo posterior. El anillo nervioso se encuentra a 170.00 del extremo anterior del cuerpo y el ano a 100.00 del extremo posterior respectivamente. No existen estructuras sexuales desarrolladas debido al estado larvario del espécimen colectado (**Fig. 29**).

A)



B)

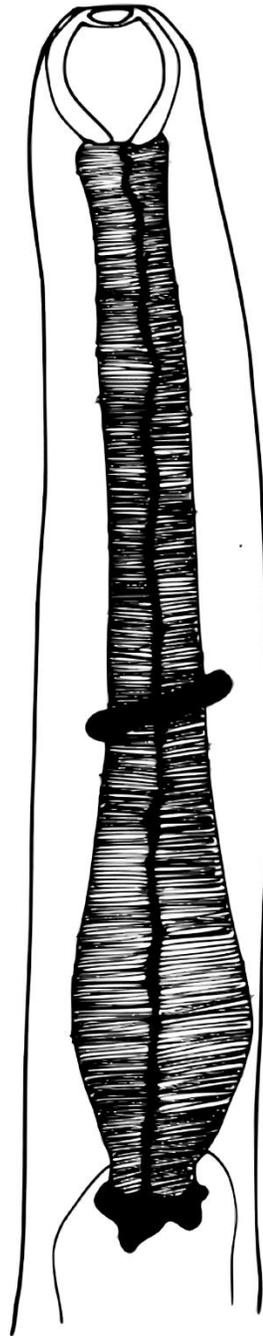


Figura 29: Esquemas del ejemplar recolectado de *Procamlanus* sp.

Comentarios taxonómicos

La familia Camallanidae se conforma por ocho géneros: *Camallanus*, *Camallanides*, *Spirocamallanus*, *Procamallanus*, *Paracamallanus*, *Neocamallanus*, *Onchofora* y *Serpinema*, parásitos del estómago e intestino de vertebrados. De acuerdo con Anderson (2000), existen aproximadamente 150 especies, de las cuales 40 se han reportado en anfibios y reptiles (en general tortugas) (Baker, 1987), y el resto en peces marinos y de agua dulce.

El ejemplar recolectado se asignó a este grupo por la presencia de una cápsula bucal grande y globosa y el sitio de infección (intestino delgado). Los géneros que se han reportado como parásitos de anfibios de América son: *Camallanus*, *Spirocamallanus*, *Procamallanus*, y *Serpinema* (Baker, 1987; Muzzall, 1991; González y Hamann, 2007; Paredes-León et al. 2008; Mata-López et al. 2010); mientras tanto, *Paracamallanus* y *Onchofora* únicamente se han reportado en peces; *Camallanides* y *Neocamallanus* únicamente se ha reportado en reptiles y algunos anuros del viejo mundo (Baker, 1987). El ejemplar recolectado se puede diferenciar de *Camallanus* y *Serpinema* por la ausencia de pliegues en la cápsula bucal, así como ausencia de dos compartimentos en dicha estructura, mientras que los dos géneros mencionados poseen una cápsula bucal grande, dividida en una superior, globosa y provista de numerosos pliegues cuticulares longitudinales y una parte inferior, en general de menor tamaño y de aspecto anguloso (Baker, 1979; Gibbons, 2010; Wiles y Bolek, 2015). Por otro lado, el ejemplar recolectado se puede diferenciar del género *Spirocamallanus* por la ausencia de pliegues cuticulares en disposición espiral dentro de la cápsula bucal; en consecuencia, se consideró que el género con mayor parentesco al ejemplar recolectado es *Procamallanus*, que se caracteriza por presentar una cápsula bucal sin estriaciones (Sahay, 1966; Stromberg y Crites, 1973); sin embargo, no existe material suficiente para determinar la especie ya que no se cuenta con machos ni ejemplares adultos.

El género *Procamallanus* incluye parásitos de peces marinos y dulceacuícolas así como en anfibios; fue propuesto por Baylis (1923) con el propósito de incluir a *Cucullanus (Procamallanus) laeviconchus* Wedl, 1862 (especie tipo), parásito de peces siluriformes de agua dulce, con base en la morfología de la cápsula bucal (Gallas et al. 2015). Posteriormente se propuso *Spirocamallanus* con base en la presencia de engrosamientos cuticulares en espiral dentro de la cápsula bucal; sin embargo, Movarec y Sey (1988) lo consideraron un subgénero de *Procamallanus* basados en la presencia de la cápsula bucal con espirales en los machos y hembras. Algunos autores consideran que existen por lo menos cuatro subgéneros dentro de este grupo (*Spirocamallanus*, *Procamallanus*, *Monospiculus*, *Isospiculus*) En la actualidad el género posee aproximadamente 70 especies.

Ciclo de vida

El ciclo de vida del género, es similar al ciclo general de los camalanidos e incluye por lo menos un hospedero intermediario. Debido a que no se conoce la especie se proporciona información en relación al ciclo de vida descrito por Anderson (2000) para la familia.

Las larvas del primer estadio eclosionan dentro del útero de las hembras, posteriormente son expulsadas y se liberan al exterior por medio de las heces, una en el ambiente realizan movimientos que atraen a los copépodos y otros microcrustáceos, y estos los ingieren. Las larvas se desarrollan hasta el tercer estadio dentro del hemocele del crustáceo (en esta fase es posible reconocer la característica cápsula bucal de los camalanidos). Los hospederos definitivos de pueden infectar depredando el copépodo infectado con las larvas; sin embargo, en los camalanidos se ha observado un amplio rango de hospederos paraténicos, en general peces que se alimentan del copépodo pero que no son viables para el parásito, en este caso la larva se enquistaba en los tejidos esperando al hospedero viable, lo cual puede ocurrir después de numerosas ingestas por peces depredadores (Anderson, 2000).

En la zona de estudio, las ranas pueden adquirir la infección ingiriendo copépodos infectados accidentalmente. La infección se puede considerar accidental en este caso en particular (**Fig. 30**).

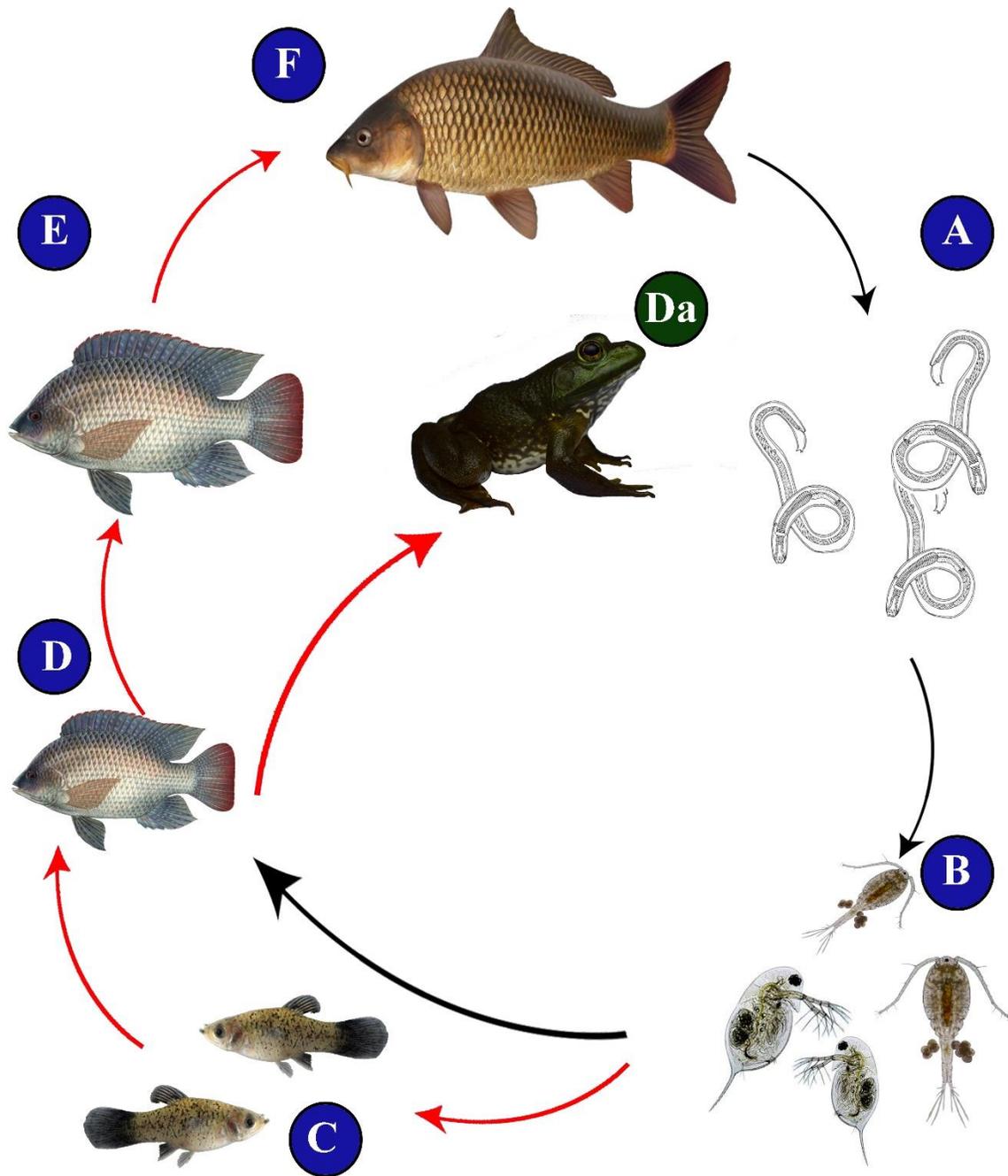


Figura 30: Diagrama del posible ciclo de vida de *Procamallanus* sp. de la localidad de recolecta, basado en Anderson (2000).

A: Las larvas del segundo estadio salen por medio de las heces; B: Las larvas penetran un primer hospedero intermediario (copépodo); C: Los copépodos son ingeridos por un hospedero paraténico (pez plactófago) no viable para el desarrollo completo; D: Los copépodos son ingeridos por un segundo hospedero intermediario (pez carnívoro), los helmintos pueden alcanzar su madurez en esta etapa, o bien ser depredados por un pez de mayor tamaño que funcionará como el hospedero definitivo (E y F); Da: El segundo o tercer hospedero intermediario puede ser depredado por las ranas (hospedero accidental) y así estas adquieren la infección. Créditos de las imágenes: Da: Cristian Olvera; A: Movarec et al. (1995); D, E: Monterrey Bay Aquarium. Com; C: Fishes of Australia.com; F: pescaprofesional.net.

Registros en México y *Lithobates catesbeianus*

En México, existe un número reducido de registros de la familia Camallanidae; los únicos géneros con infecciones confirmadas hasta la fecha, son de *Paracamallanus* y *Serpinema*, en *L. neovolcanicus* y *L. cf. forreri*, respectivamente (Paredes-León et al. 2008). En *L. catesbeianus* no existen registros de este género, sin embargo, Mata-López et al (2010) reportan *Camallanus* sp. parasitando el intestino de esta especie, y consideran que se trata de una infección accidental por la ingestión de un copépodo infectado. El presente corresponde al primer registro de este género en *L. catesbeianus*.

Serpinema Yeh, 1960

Serpinema trispinosum Leidy, 1852

Se recolectó un individuo inmaduro adherido al intestino delgado.

Caracterización morfológica

Basada en un ejemplar.

Cuerpo pequeño y delgado con una longitud de 1.312 mm; un ancho al nivel del esófago muscular de 0.24 mm y un ancho medio de 0.18 mm. La longitud total de la cápsula bucal es de 57; la capsula apical tiene forma de cáliz y su longitud es de 35.00 su ancho de 32.50 de ancho máximo y mide 20.00 de ancho mínimo. El esófago muscular es claviforme y mide 25.00 de longitud, 25.00 de ancho apical y 37.50 de ancho basal, se define claramente del esófago glandular que mide 17.00 de longitud y 15.00 de ancho. El anillo nervioso se encuentra cerca de la zona anterior-media del esófago muscular, a 90.00 del extremo anterior del cuerpo; el poro excretor se encuentra en la zona inmediatamente posterior a esta estructura, aproximadamente a 135.00 del extremo anterior del cuerpo. La apertura anal se encuentra a 290.00 del extremo posterior del cuerpo, que consiste en tres espinas que miden 75.00 de longitud y 5.00 de ancho en su base (**Fig. 31**).

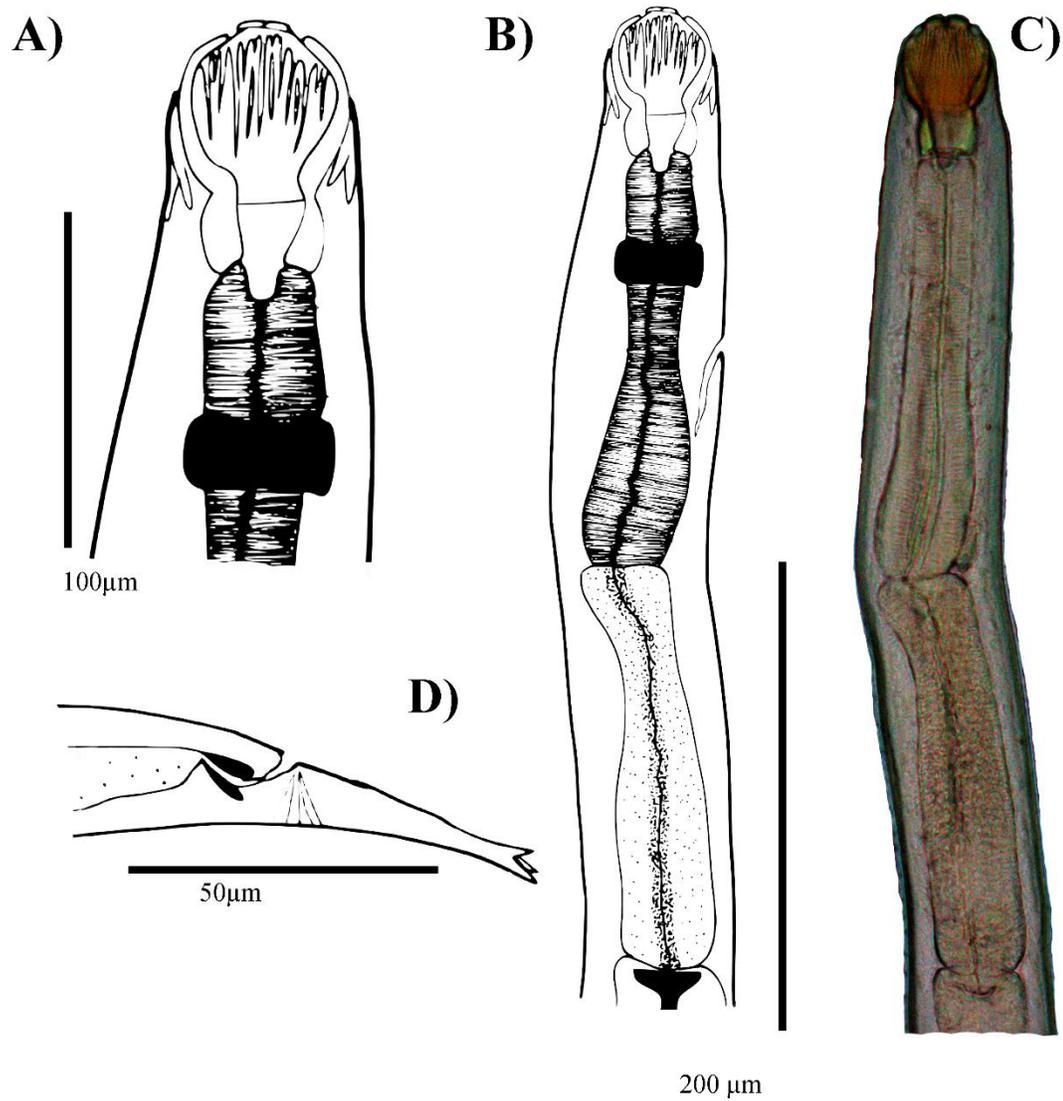


Figura 31: Morfología de *S. trispinosum*.

A) Región cefálica enfatizando cápsula bucal ; B) Esquema de la región anterior hasta intestino; C) Fotografía de microcopia óptica de la región anterior; D) Región posterior.

Comentarios taxonómicos

Serpinema es un género de nemátodos parásitos de tortugas de agua dulce, pertenece a la familia Camallanidae, que incluye ocho géneros, principalmente parásitos de peces óseos (WoRMS, 2019). Existen dos especies: *S. microcephalus* y *S. trispinosum*, la primera es parásita de tortugas del Viejo Mundo y la segunda se ha registrado en tortugas dulceacuícolas de las familias Emydidae, Kinosternidae y Dermatemydidae, en Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Tabasco, Veracruz y la Península de Yucatán (Paredes-León et al. 2008). Los límites entre las dos especies del género son difíciles de definir; sin embargo, Baker (1979) argumenta caracteres como el número y arreglo de los pliegues de la cápsula bucal y los tridentes que soportan la cápsula, aunado a esto se considera la distribución geográfica mencionada anteriormente. En México, esta especie es similar con *Camallanus parvus* parásito de *Kinosternon hirtipes* y *Dermatemys mawii* (Caballero, 1939, 1943); sin embargo, Movarec, et al (1998), mencionan que, debido a las similitudes morfológicas, estas dos especies se pueden considerar sinónimos.

El ejemplar recolectado en este estudio se asignó a *Serpinema* por la presencia de una cavidad bucal con forma esferoide provista de pliegues transversales, acompañada de una cavidad accesoria de forma rectangular, además del extremo posterior del cuerpo provisto de tres puntas. Existen dos especies similares morfológicamente con el ejemplar recolectado: *S. trispinosum* y *S. microcephalus*; cabe mencionar que las separaciones morfológicas entre especies han sido sumamente inconsistentes en la literatura. De acuerdo con Baker, (1979) la separación entre *S. trispinosum* y *S. microcephalus* radica en el número y morfología de pliegues en la cápsula bucal; la primera contiene 15-21 conformados por pliegues alargados y cortos intercalados, mientras que la segunda posee una cápsula bucal de menor tamaño y con 8-12 pliegues aproximadamente; cabe mencionar que en el mismo trabajo se hace énfasis en que no existen diferencias morfológicas contundentes entre otros caracteres de importancia taxonómica, como el número y arreglo de papilas (15 pares en ambas especies, con arreglos similares) caudales en los machos, la morfología y tamaño de las espículas (indistinta en ambas especies) así como en la morfología general de las hembras (**Tabla 18**). Por lo tanto, el ejemplar recolectado se identificó como *S. trispinosum*, por las características

mencionadas anteriormente y tomando en consideración la distribución paleártica de *S. microcephalus*.

Tabla 18: Morfología de *S trispinosum* en estadio larvario de en distintos hospederos de América.

Especie	<i>S. trispinosum</i>					
Sinonimia	<i>Camallanus pipientis</i> (Walton, 1935)					
Autoridad taxonómica	Leidy, 1852					
País	México	México	-	Argentina	México	Estados Unidos
Cita	Este estudio	Movarec et al. 1998	Barlett y Anderson, 1985	González y Hamann, 2007	Movarec y Vargas-Vázquez, 1998a	Wiles y Bolek, 2015
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Gasteropoda	<i>Lysapus limellum</i>	<i>Trachemys scripta</i>	<i>Enallagma civile</i> ; <i>Ischnura hastata</i> ; <i>I. verticalis</i> ; <i>Lestes disjunctus</i>
Número de individuos	1	5	2	11	1	6
Longitud total	1312.5	980-1295	1200-1300	1170-1930	1400	881-1009
Ancho máximo	180	50-75	68-76	46-80	95	51-63
Long. cápsula buc. ant	35	33-48	30-36	37-42.5	45	25-33
Ancho cápsula buc. ant	32.5	33-40	-	25-43	48	25-33
Long. cápsula buc. post.	17.5	18-20	16-20	16-22	36	20-28
Ancho cápsula buc. post.	17.5	25-28	-	14-29	33	13-15
Long. esófago muscular	172.5	175-225	216-220	198-305	258	146-202
Ancho esófago muscular	37.5	-	-	-	-	-
Long. esófago glandular	170	130-175	174-190	184-275	190	108-134
Ancho esófago glandular	150	-	-	-	-	-
Anillo nervioso	90	95-118	84-88	85-135	126	73-91
Posición de poro excretor	135	120-145	140-144	127-159	159	92-98
Extremo posterior-ano	90	60-70	64	53-115	70	43-63

Ciclo de vida

El ciclo de vida de esta especie no se ha descrito por completo; sin embargo, las primeras hipótesis lo relacionaron con los ciclos de vida de los camalanidos (debido a su similitud morfológica), quienes incluyen copépodos como hospederos intermediarios, además de numerosos hospederos paraténicos, vertebrados e invertebrados y un amplio intervalo de hospederos definitivos (Baker 1979; Barlett y Anderson, 1985; Movarec y Vargas-Vázquez 1998; Movarec et al. 1998). La amplia variedad de hospederos paraténicos registrados para *S. trispinosum* incluyen a la mojarra del sureste *Cichlasoma urophthalmus* en México; cuatro especies de anuros, que incluyen a *Lysapsus limellum*, *Lithobates clamitans*, *L. cf. forreri* y *L. pipiens* de algunas localidades de Norte, Centro y Sudamérica y el gasterópodo acuático *Lymnaea stagnalis* de Canadá (Barlett y Anderson, 1985; Movarec y Vargas-Vázquez, 1998; Movarec et al, 1998; Cabrera-Guzmán et al. 2007, 2010; González y Hamann, 2007). Aunque Wiles y Bolek (2015) incluyen a *L. catesbeianus* en la lista de hospederos paraténicos de este helminto, el trabajo de Muzzall, (1998) en el que se basaron únicamente menciona a *L. clamitans* como hospedero paraténico de este helminto con 1% de prevalencia sobre 120 ranas revisadas, mientras que las ranas toro obtuvieron 0% de prevalencia sobre 127 revisadas. Por otro lado, los hospederos definitivos registrados incluyen aproximadamente 18 especies de tortugas dulceacuícolas distribuidas en las familias Kinosternidae, Emydidae y Dermatemydidae (Paredes-León et al. 2008; Wiles y Bolek, 2015).

Hasta la fecha, existen dos publicaciones que aportan información detallada acerca del ciclo de vida de esta especie: Movarec et al, (1998) y Wiles y Bolek, (2015), los primeros, usaron larvas de *S. trispinosum* colectadas de helmintos adultos del intestino delgado de *Trachemys scripta*, y realizaron infecciones experimentales en copépodos (*Macrocylops albidus*); los resultados incluyen el desarrollo de larvas del segundo estadio dentro del hemocele de los copépodos, lo cual sugiere que son componentes importantes del ciclo de vida de estos helmintos. Por otro lado, Wiles y Bolek, (2015) reportan por primera vez la presencia de larvas del tercer estadio en cuatro especies de odonatos (Zygoptera): *Enallagma civile*; *Ischnura hastata*, *I. verticalis* y *Lestes disjunctus australis*. Resulta importante destacar que los cuatro grupos de hospederos paraténicos que se han registrado hasta la fecha forman parte de la dieta de las especies de hospederos definitivos conocidos; incluso, se ha encontrado que el tipo de alimento más abundante en el estómago de estas tortugas, son odonatos en estado

larvario y adulto; además, los copépodos reportados como hospederos intermediarios de *S. trispinosum* forman parte importante de la dieta de los odonatos en estado larvario (Bolek et al. 2010) lo cual sugiere que estos insectos se exponen a nemátodos que son transmitidos por microcrustáceos, como los copépodos (Wiles y Bolek, 2015).

A pesar de que este helminto se ha reportado en gasterópodos acuáticos, peces y anfibios, la prevalencia en estos grupos en general es muy baja, lo cual indica que no se exponen frecuentemente al parásito (Baker, 1987; Zimmermann et al. 2011). Una posible explicación a la baja prevalencia de *S. trispinosum* en anfibios es la alimentación: Las larvas y adultos de anuros usualmente se alimentan de algas y artrópodos pequeños a medianos, por lo tanto, la ingestión de copépodos puede ser accidental y, en consecuencia, la infección con este nemátodo se desarrolla en prevalencias sumamente bajas (Wiles y Bolek, 2015). En la localidad de recolecta, únicamente una rana resultó infectada con una larva del tercer estadio, por lo tanto, es posible que durante la alimentación hay consumido por error un copépodo infectado. Cabe mencionar que en la zona existen tortugas como *Kinosternon herrerae* y *Trachemys venusta* (Ramírez-Bautista et al. 2014), que son hospederos definitivos viables para esta especie de helminto; sin embargo, la depredación sobre esta especie de anfibio es improbable debido a su gran tamaño, por lo que puede resultar como un hospedero paraténico hasta alcanzar una determinada talla (**Fig. 32**).

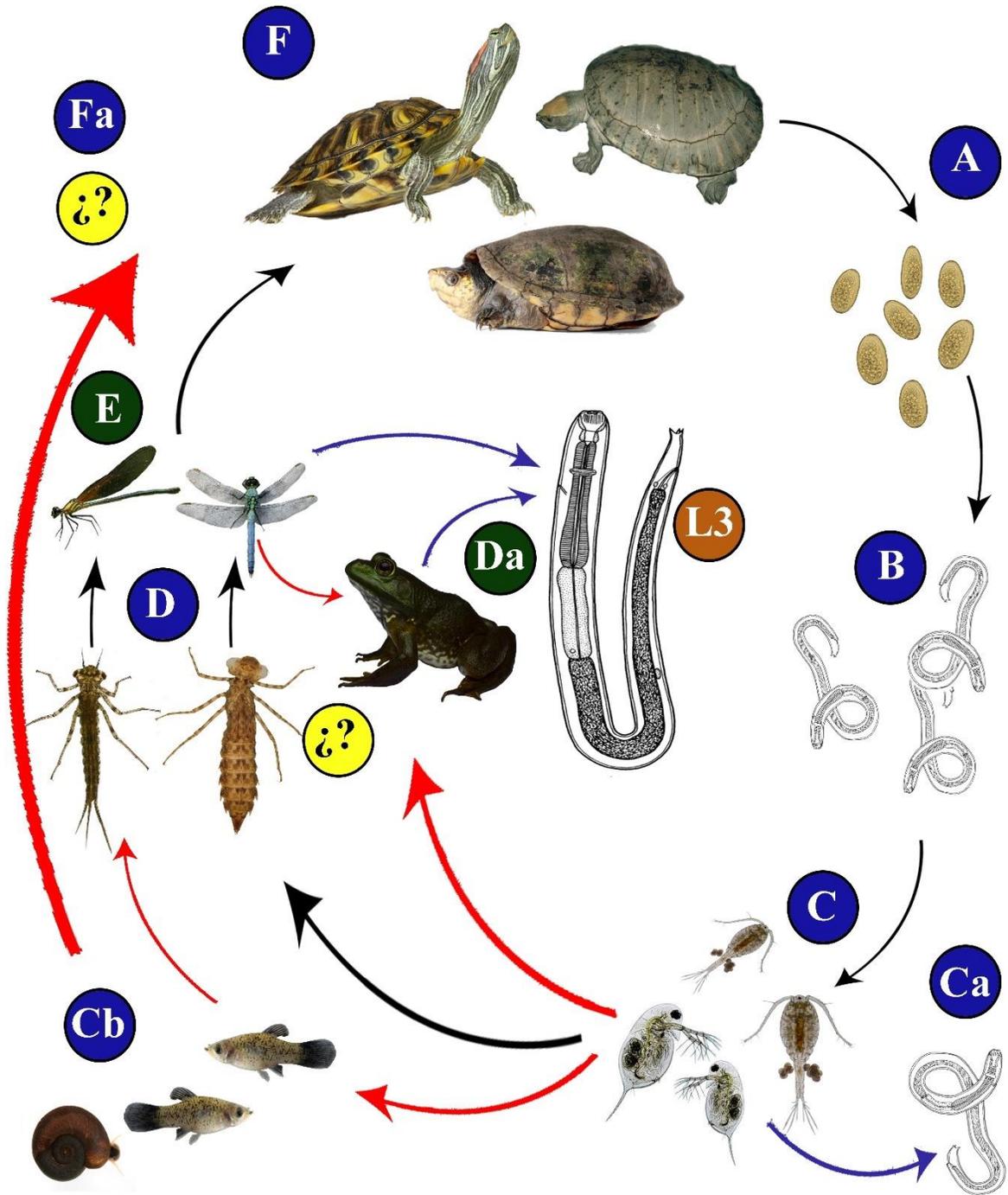


Figura 32: Esquema del posible ciclo de vida de *S. trispinosum* en la localidad de recolecta, basado en: Baker (1979); Barlett y Anderson, (1985); Movarec y Vargas-Vázquez (1998); Movarec et al. (1998), Cabrera-Guzmán et al. (2007, 2010); González y Hamann, (2007), Wiles y Bolek (2015) Muzzall, (1997), Paredes-León et al. (2008); Bolek et al. (2010); Baker, (1987); Zimmermann et al. (2011).

A: Los huevos se expulsan al medio acuático mediante las heces; B: Eclosionan larvas del segundo estadio; C: Las larvas son ingeridas por el primer hospedero intermediario (copépodos); Ca: Larva del segundo estadio en el hemocele; Cb: Peces o gasterópodos ingieren accidentalmente copépodos infectados; D: Segundo hospedero intermediario (larvas de odonatos) ingiere al primero hospedero intermediario; ¿?: No existe evidencia concreta sobre el reclutamiento en esta fase; Da: *L. catesbeianus* ingiere accidentalmente copépodos, odonatos, peces o gasterópodos infectados (¿?); L3: Larva del tercer estadio en segundo hospedero intermediario o accidental; E: Se produce la metamorfosis del segundo hospedero intermediario; F: Depredación del segundo hospedero intermediario por el hospedero final; adultos parasitan el intestino; Fa: Los peces o gasterópodos pueden ser ingeridos por el hospedero final (¿?). Créditos de las imágenes: Da, E: Cristian Olvera, B: Movarec et al. (1998); González y Hamann (2006).

Registros en México y de *Lithobates catesbeianus*

Esta especie ha sido registrada principalmente en tortugas dulceacuícolas de los géneros *Dermatemys*, *Trachemys*, *Terrapene*, *Rhinoclemmys* y *Kinosternon*, serpientes del género *Thamnophis* y en *Lithobates* cf. *forreri* de Guerrero, México. Hasta la fecha, no existían registros de *S. trispinosum* en *L. catesbeianus*, en consecuencia, se reporta por primera vez la presencia de este parásito en esta especie de hospedero. Se considera que las infecciones de *S. trispinosum* en anfibios son accidentales o paraténicas (Paredes-León et al. 2008; Wiles y Bolek, 2015) (**Tabla 19**).

Tabla 19: Registros de *S. trispinosum*, en anuros de México.

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>S. trispinosum</i>	Intestino	<i>L. cf. forreri</i>	Carretera Acapulco- Aeropuerto	Guerrero	México

Enoplea, Inglis, 1983

Diectophymatida, Baylis y Daubney, 1926

Diectophymatidae Railliet, 1915

Eustrongylides Jägerskiöld, 1909

Eustrongylides sp

Se encontraron cinco ejemplares en estado larvario, el sitio de infección fue el mesenterio y el tejido conectivo.

Caracterización morfológica

Basado en cinco ejemplares en estado larvario

Cuerpo cilíndrico, extremo posterior romo y anterior puntiagudo. Cutícula provista de finas estriaciones transversales. Longitud total de 60.58 ± 14.54 (47.15-81.25) mm, y ancho máximo de 725 ± 255 (525.00-1100.00). La región anterior posee una cápsula bucal alargada de 183.75 ± 32.17 (147.50-225.00) de longitud y 36.87 ± 10.28 (25.00-50.00) de ancho, posteriormente un esófago largo de 10.84 ± 1.55 mm (8.80-12.50) de longitud y $86.60 \pm$ (300.00-500.00) de ancho. El anillo nervioso se encuentra en la región de la cápsula bucal, a 382.5 ± 76.75 (300.00-470.00) del extremo anterior del cuerpo. La región posterior cuenta con un tubo anal que mide 215.00 ± 52.20 (180.00-275.00) (**Fig. 33**).

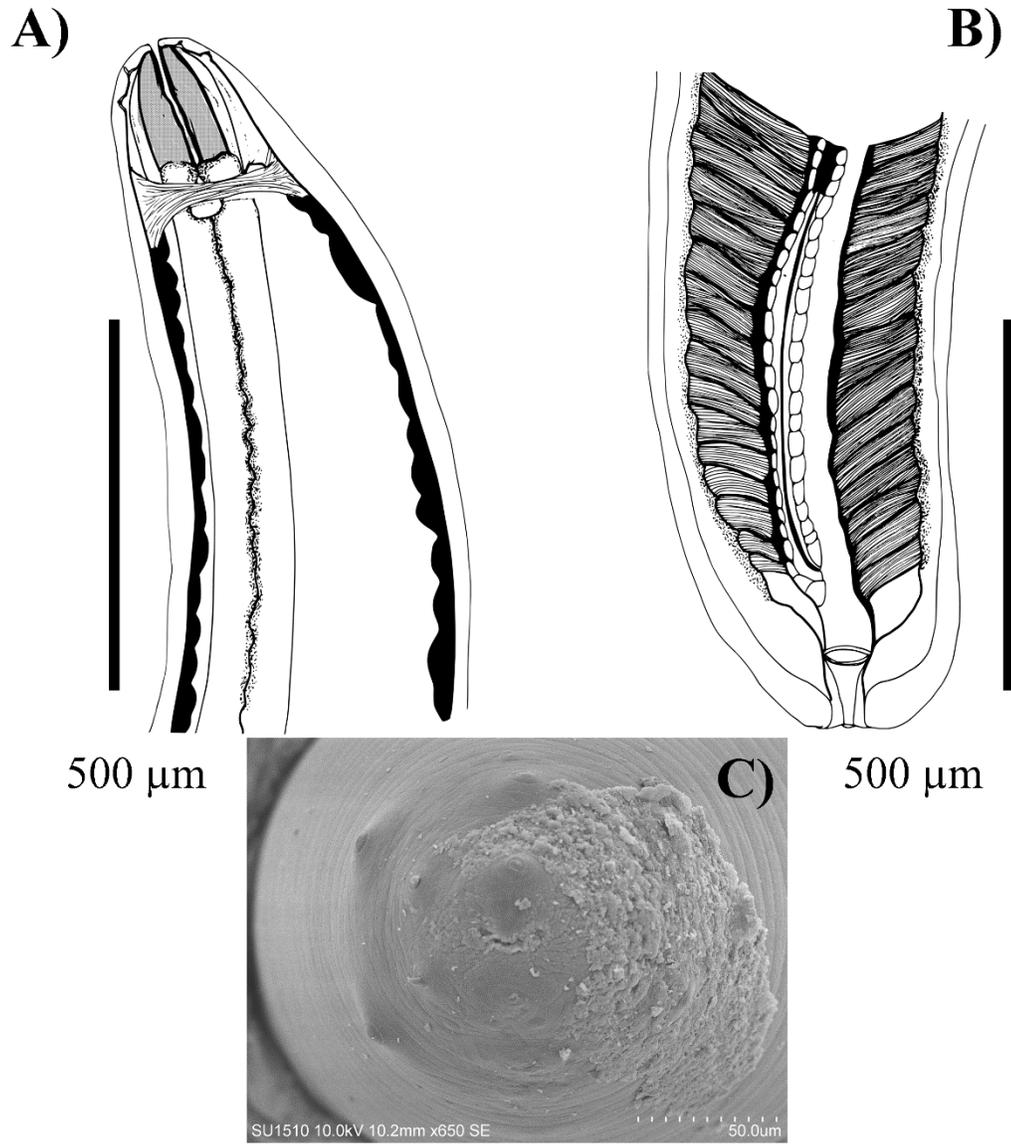


Figura 33: Morfología de *Eustrongylides* sp.

A) Región anterior; B) Región posterior; C) Fotografía de MEB, de la región cefálica, se observan las papilas cefálicas del ejemplar.

Comentarios taxonómicos

La familia Dioctophymatidae fue establecida por Railliet en 1919, incluye tres géneros, *Dioctophyma*, *Histrichis* y *Eustrongylides*, el primero, es parásito de mamíferos acuáticos o de hospederos relacionados con ambientes húmedos (Mustelidae, Canidae, Procyonidae); el segundo incluye parásitos de aves passeriformes e ictiófagas; mientras que el tercero incluye parásitos del proventrículo de aves ictiófagas en su etapa adulta, y parásitos de peces anfibios y reptiles en su etapa larvaria. Los ejemplares recolectados se asignaron a la familia Dioctophymatidae por poseer una boca hexagonal, rodeada de círculos concéntricos de seis papilas; esófago simple muy largo, presencia de un tubo anal en hembras y bursa sin rayos en machos; y la localización terminal del ano (Measures, 1988).

El género *Dioctophyma* se puede diferenciar de los ejemplares recolectados por la ubicación de la vulva, que es anterior en los primeros y posterior en los segundos, mientras que se pueden diferenciar de *Histrichis* por la presencia de espinas cuticulares y un solo anillo de seis papilas cefálicas (Hendricks et al. 1969). Por lo tanto, los ejemplares recolectados se asignaron al género *Eustrongylides* por la presencia de 12 papilas cefálicas en un arreglo de dos círculos con seis papilas cada uno, la ubicación de la vulva cerca del extremo posterior y la ausencia de espinas cuticulares (Panesar y Beaver, 1979; Measures, 1988).

El género *Eustrongylides* posee tres especies aceptadas hasta la fecha *E. tubifex*, *E. excisus* y *E. ignotus*. La separación morfológica en las formas larvarias entre estas especies consiste en el tamaño ya arreglo de las papilas de la región cefálica principalmente; las tres especies poseen dos anillos de seis papilas; sin embargo, en *E. tubifex* las papilas del círculo exterior son de mayor tamaño que las del círculo interior, mientras en las especies restantes el patrón es inverso. Además, *E. tubifex* posee en la región posterior, una serie de proyecciones cuticulares en el borde de la ventosa caudal, *E. excisus* posee en esta región únicamente un doblez y carece de proyecciones cuticulares y *E. ignotus* posee un doblez poco conspicuo, así como proyecciones cuticulares en el círculo interior de la ventosa caudal, así como una depresión ventral marcada en esa zona (Measures 1988). Es importante mencionar que únicamente *E. tubifex* y *E. excisus* poseen registros en América, mientras que la especie

restante posee registros únicamente en países del Viejo Mundo (Europa, Asia, Medio Oriente).

Tomando en consideración lo anterior, los ejemplares recolectados en este estudio guardan similitud morfológica con *E. tubifex*, ya que en las fotografías de MEB obtenidas de la región cefálica (**Fig. 33, C**), se observa que las papilas cefálicas del círculo exterior son de mayor tamaño que las del círculo interior, sin embargo no se obtuvo una imagen nítida de la región caudal y las mediciones de los aparatos reproductores de machos o hembras, debido al estado larvario en el que se encontraron. Igualmente, los ejemplares recolectados son similares morfológicamente a los reportados por Vasconcelos-Melo et al. (2016), en *Rhinella marina* de Brasil, quienes recolectaron el segundo estadio larvario del nematodo en este anuro. Cabe mencionar que los ejemplares caracterizados brevemente por Canavan, (1929), posteriormente por Panesar y Beaver, (1979) y registrados por Modzelewsky y Culley (1974) son similares morfológicamente a los ejemplares de este estudio, sin embargo, se clasificaron como *E. wenrichi*, la cual, de acuerdo con las observaciones de Measures, (1988) se sugiere como *species inquirenda* ya que las descripciones que se proporcionan, son con base en organismos en estado larvario y no en adultos. Siguiendo las recomendaciones de Measures, (1988) y Vasconcelos -Melo et al. (2016) se sugiere que los ejemplares recolectados permanezcan identificados en género hasta que se proporcione evidencia molecular y morfológica que se complemente con organismos adultos (**Tabla 20**).

Tabla 20: Morfología de *Eustrongylides* spp. de algunos anuros de América.

Especie	<i>Eustrongylides</i> sp.				<i>E. Wenrichi</i> *	
Autoridad taxonómica	-				Canavan, 1929	
País	México	Brasil	México		Estados Unidos	
Cita	Este estudio	Vasconcelos-Melo et al., 2016	Velarde-Aguilar, 2014		Panesar y Beaver, 1979	
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>	<i>R. marina</i>	<i>L. megapoda</i>		<i>Amphiuma tridactylum</i>	
Número de individuos	5	10	10 M	4 H	3 M	3 H
Longitud total (mm)	60.58 ± 14.54 (47.15-81.25)	8.68 mm ± 0.52 (7.46-8.46)	9.05 ± 1.23 (6.1-10.4)	12.62 ± 2.22 (10.4-15)	8.7-10.8	10.2-12.6
Ancho máximo	255.76 ± 255 (525.00-1000.00)	90 ± 4 (80-90)	740 ± 60 (660-830)	830 ± 180 (640-1004)	650-750	720-880
Long. Cápsula bucal	183.75 ± 32.17 (147.50-225.00)	520 ± 70 (420-660)	-	-	250	250
Long. Esófago glandular (mm)	10.84 ± 1.55 (8.80-12.50)	1.55 ± 0.14 (1.22-1.73)	15.43 ± 1.98 (11.56-18.01)	17.42 ± 1.70 (15.2-19.95)	1800	1800
Ancho esófago glandular	86.60 ± (300.00-500.00)	50-70	-	-	-	-
Anillo nervioso	382.5 ± 76.75 (300.00-470.00)	800 ± 100 (540-910)	260 ± 50 (170-330)	300 ± 50 (230-370)	300	300
Tubo anal	215.00 ± 52.20 (180.00-275.00)	1650 ± 190 (1280-2000)	970 ± 60 (870-1006)	1110 ± 350 (620-1450)	880	1300

Ciclo de vida

El ciclo de vida de este grupo de nemátodos es indirecto e incluye un hospedero intermediario y por lo menos un hospedero paraténico. Se conoce el ciclo de vida de tres especies: *E. tubifex*; *E. ignotus* y *E. excisus* (Anderson, 2000). A pesar de que se desconoce la especie a la que pertenecen los ejemplares recolectados, se presume que el ciclo de vida es similar a los descritos para el género.

Durante la etapa adulta, los hospederos definitivos son aves ictiófagas; en general, el sitio de infección es el proventrículo donde producen tumores con aberturas que se comunican con el lumen de este órgano. Los huevos son expulsados por medio de las heces, en este punto la larva está poco desarrollada y posee un estilete, posteriormente son ingeridos por un oligoqueto; dentro del cual migran hacia el vaso sanguíneo central y se desarrollan hasta el tercer estadio. El desarrollo en esta etapa se lleva a cabo durante 2-4 meses aproximadamente. Si un pez (hospedero paraténico) depreda al oligoqueto infectado, las larvas migran hacia los tejidos intestinales o el mesenterio y se enquistan con el fin de desarrollar el cuarto estadio larvario. Finalmente, cuando un ave ingiere al pez, los helmintos migran al proventrículo donde perforan la pared de tejido y forman los tumores arriba mencionados. La maduración al estado adulto puede llevarse a cabo durante los próximos 10 días a la infección, debido a que las especies de aves que suelen infectar son migratorias, por lo tanto, el tiempo que permanecen en la zona donde se infectaron suele ser limitado. Durante este tiempo, los adultos se aparean y las hembras generan huevos de manera masiva, los liberan y mueren (Anderson, 2000).

Cabe mencionar que las infecciones en anuros son escasas; sin embargo, la mayor parte incluye especies de la familia Ranidae. Vasconcelos-Melo et al (2016) reportaron la presencia de larvas del segundo estadio en el sapo gigante *Rhinella horribilis* en Brasil y reportaron una prevalencia de 21% en 14 especímenes de este anuro. Yildiriham et al (2012) reportan la presencia de *E. excisus* y *Eustrongylides* sp. en ranas del género *Phelophylax* (Anura: Ranidae) en Turquía. Kuperman (2004) por otro lado, reporta la presencia de larvas de este

género en *Xenopus laevis*, especie originaria de África, introducida en California, Estados Unidos.

En México, únicamente *L. dunni* y *L. megapoda* se reportan con infecciones de este helminto (Paredes-León et al. 2008); en *L. megapoda*, se encontraron lesiones en el músculo esquelético, provocados por este helminto (Ramírez-Lesama y Osorio-Sarabia, 2002). Modzelewsky y Culley (1974); describieron larvas del tercer estadio de *E. wenrichi* en *L. catesbeianus* infectadas experimentalmente (Estados Unidos); sin embargo, los autores no proporcionan esquemas de los helmintos encontrados; además, reportan una prevalencia del 75% en 25 ranas, de las cuales, siete murieron antes de las necropsias, los autores sugirieron que las lesiones causadas por la migración de las larvas a diversos tejidos, provocan la muerte de las ranas. Finalmente, Goldberg (2002) reportó infecciones en *L. catesbeianus* de California, E.U.A., y sugiere que la presencia de quistes de helmintos de este género en anuros es un indicio de un posible papel como hospederos paraténicos. Tomando en consideración los reportes de este grupo de helmintos en anuros, se retoma la sugerencia de Goldberg (2002), ya que los anuros, incluyendo la especie de este estudio, son susceptibles a la depredación por aves, específicamente Pelecaniformes, que se reportan como hospederos habituales de *Eustrongylides* spp (Measures, 1988; Goldberg, 2002; Vasconcelos-Melo et al 2016) (**Fig. 34**).

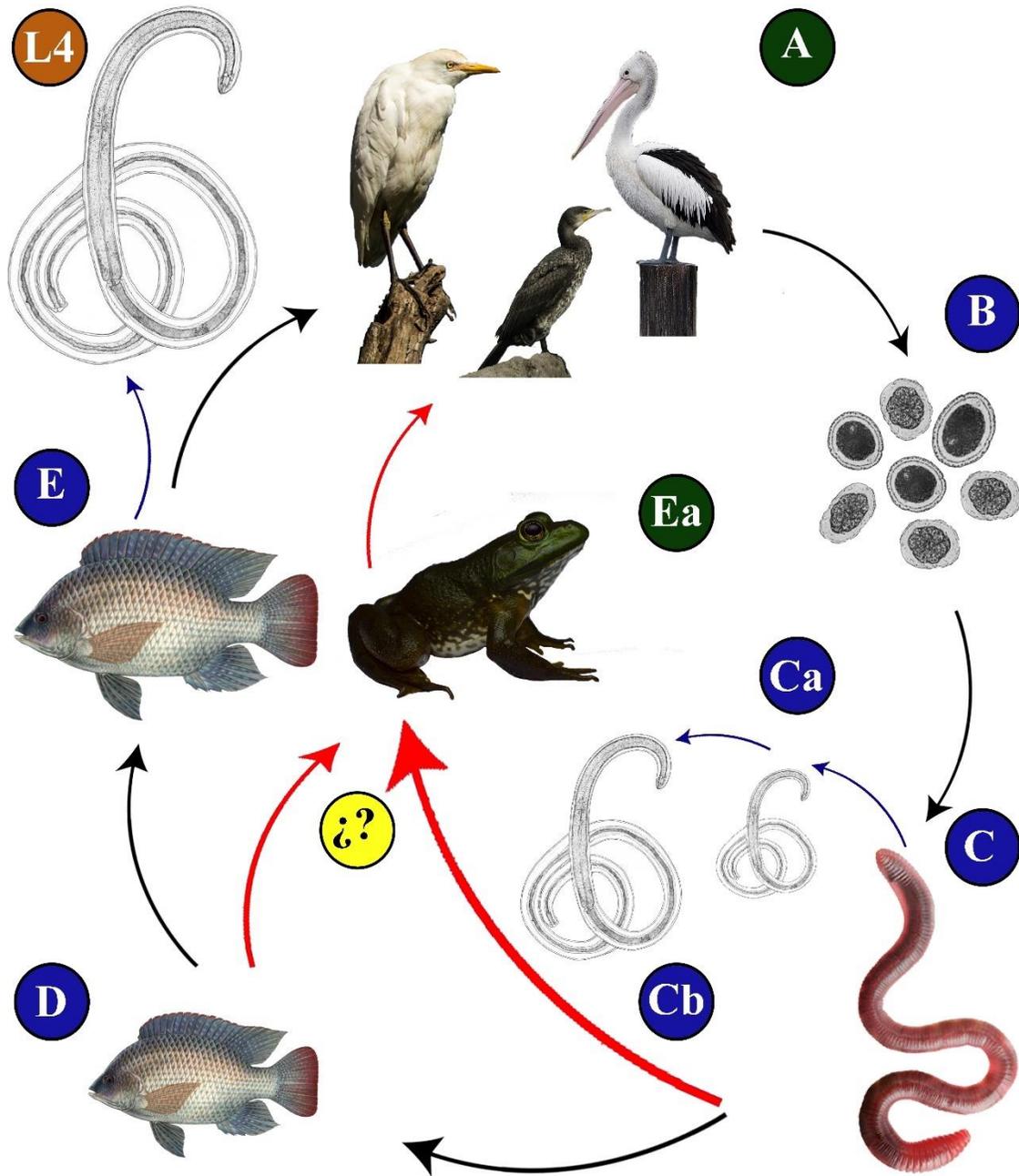


Figura 34: Esquema del posible ciclo de vida de *Eustrongylides* spp., en la localidad de recolecta, basado en la información proporcionada por Anderson, (2000).

A: Los adultos residen dentro del proventrículo de aves ictiófagas; B: Huevos expulsados al medio acuático en las heces; C: Huevos consumidos por el primer hospedero intermediario (oligoqueto); Ca: Desarrollo de larva del segundo estadio; Cb: Desarrollo de larva del tercer estadio; D: Pez se alimenta del primer hospedero intermediario; E: Pez se alimenta de segundo hospedero intermediario o existe crecimiento del mismo; Ea: Rana toro se alimenta de pez u oligoqueto infectado (¿?); L4: Larva enquistada en los tejidos del segundo hospedero intermediario o el paraténico. Crédito de las imágenes: Créditos de las imágenes: A (Garza), Ga: Cristian Olvera; A (Cormorán): Fred Scoffier; A (Pelicano); B: Huazinga, (1967); Ca, Cb, L4: Vasconcelos-Melo et al. (2016); D, E: Monterreybayaquarium.com

Registros en México y en *Lithobates catesbeianus*

En México, el género *Eustrongylides* se ha registrado en la cavidad corporal, mesenterio y musculatura de una especie de ránido en Michoacán: *Lithobates megapoda*. Además, existen reportes en *Crocodylus moreletii*, *Thamnophis eques* y *T. melanogaster* (Paredes-León, et al. 2008). En *L. catesbeianus*, particularmente se reporta *Eustrongylides* sp. en una localidad de Cuba y en California, Estados Unidos, mientras que *Eustrongylides wenrichi* se reporta en Luisiana, Nevada y Pennsylvania. Los sitios de infección reportados incluyen una gran cantidad de tejidos: Ojos, riñones, hígado, mesenterio, musculatura, piel y estómago (Mata-López et al. 2010) (**Tabla 21**).

Tabla 21: Registros del género *Eustrongylides* en anuros de México y *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al. 2008 y Mata-López et al, 2010.

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
<i>Eustrongylides</i> sp.	Mesenterio Bajo piel Cavidad del cuerpo	<i>L.</i> <i>catesbeianus</i>	N/D	N/D	Cuba
				California	Estados Unidos
		<i>L.</i> <i>megapoda</i>	Lago de Cuitzeo	Michoacán	México
<i>L. dunni</i>	Lago de Pátzcuaro				
<i>E. wenrichi</i>	Ojos, riñones, hígado, musculatura, peritoneo, piel, estómago	<i>L.</i> <i>catesbeianus</i>	N/D	Luisiana	Estados Unidos
				Nevada	
				Pensilvania	
				N/D	

IX.2.4 **Acantocephala, (Koelreuter, 1771); Rudolphi, 1808**

Archiacanthocephala, Meyer, 1931

Oligacanthorhynchida, Petrochenko, 1956

Oligacanthorhynchidae, Southwell y Macfie, 1925

Oncicola Travassos, 1916

Oncicola sp.

Se recolectaron dos cistacantos enquistados en el mesenterio de *L. catesbeianus*.

Caracterización morfológica

Hembra

Basada en un ejemplar inmaduro (cistacanto).

Cuerpo ligeramente curvado con una longitud total de 4.74 mm y ancho máximo 1.3 mm; la longitud del tronco es de 4.0, mm, el cuello es corto y ancho y mide 280 de longitud y 300 de ancho; mientras que la proboscis es semiesférica y mide 440 de longitud y 520 de ancho; se encuentra armada por 40 ganchos con raíces grandes, en un arreglo cinco hileras transversales dispuestas en espiral; la longitud del gancho más grande, que se ubica cerca del ápice de la proboscis es de 150 y la raíz mide 150 de longitud y se proyecta hacia la proboscis con un arco bien definido, mientras que el gancho más pequeño que se ubica cerca del cuello

mide 80 de longitud y el arco que forma posee un ángulo casi recto. El receptáculo de la proboscis posee una capa muscular gruesa y mide 1009 de longitud y 450 de ancho. Se observan dos lemniscos alargados que se pliegan sobre si mismos, miden 2.4 mm de longitud y 2.0 mm de ancho; además, se observan algunos núcleos teñidos dentro de ellos (**Figs. 35 y 36**).

Macho

Basada en un ejemplar inmaduro (cistacanto)

La longitud total del cuerpo es de 3.64 mm, el ancho medio es de 840. El tronco mide 2.8mm de longitud, el cuello mide 240 de longitud y 130 de ancho; la proboscis mide 420 de longitud y 380 de ancho. El receptáculo de la proboscis mide 830 de longitud y 400 de ancho. Los lemniscos miden 2200 de longitud y 140 de ancho. El número total de ganchos es de 37. En la región posterior del cuerpo se pueden observar dos testículos de forma elipsoide y en disposición vertical, separados por un pequeño espacio intertesticular; el testículo anterior mide 245 de longitud y 60 de ancho; mientras que el posterior mide 220 de longitud y 70 de ancho y el espacio entre ellos es de 150.

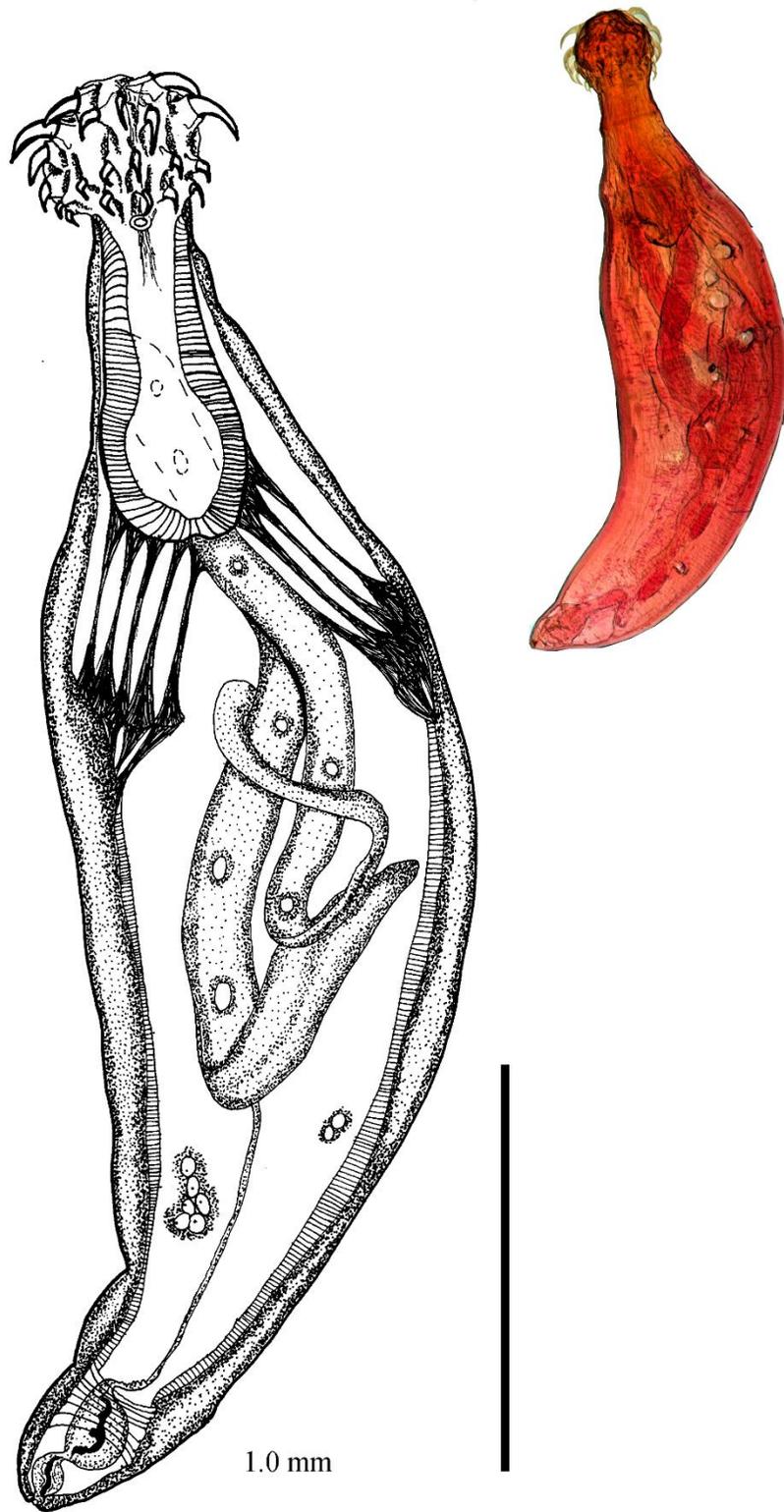


Figura 35: Morfología del cestacanto de *Oncicola* sp. en vista completa.

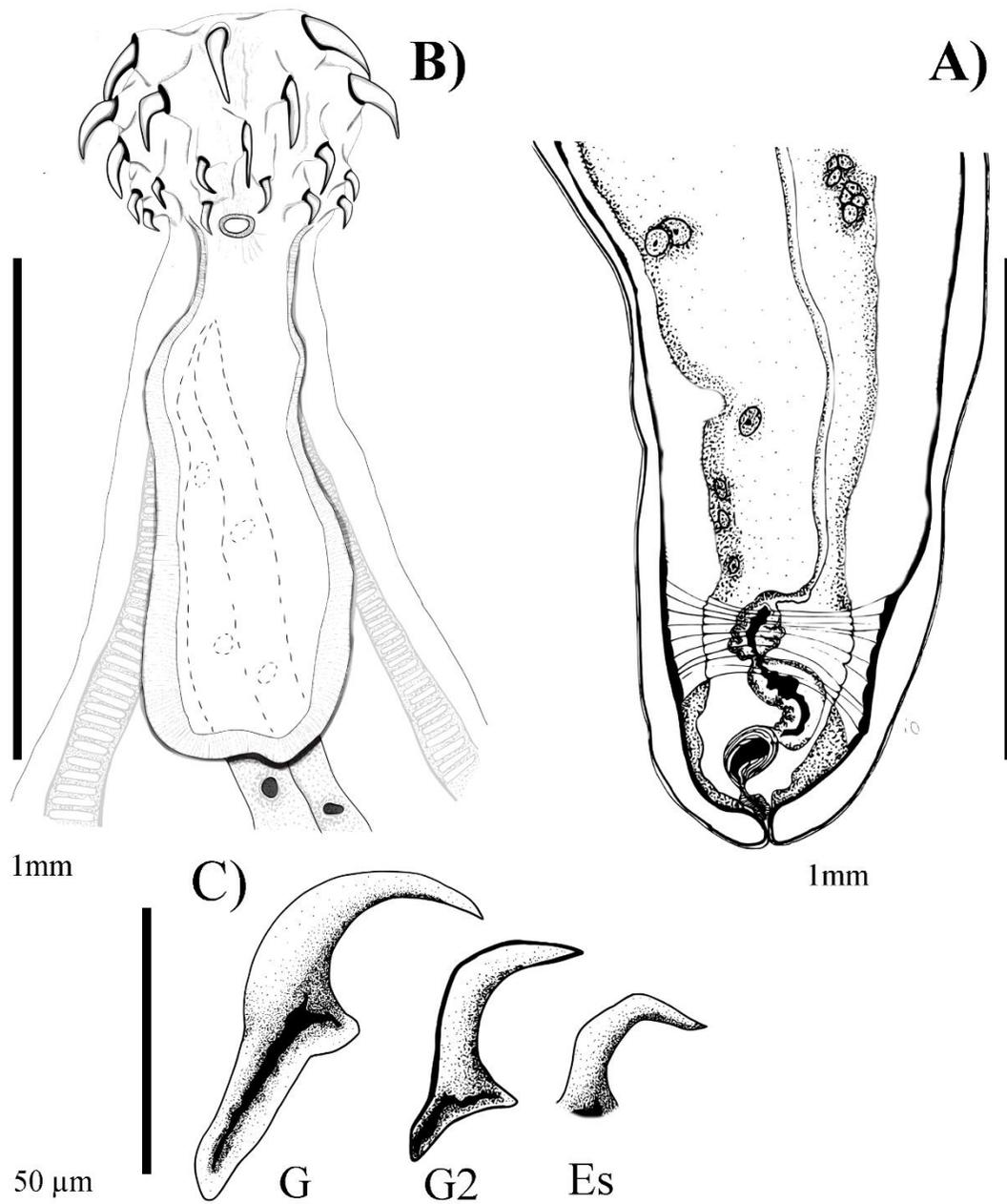


Figura 36: Morfología de la región anterior, posterior y ganchos de un cestacanto de *Oncicola* sp.

A) Región posterior; B) Región anterior; C) Morfología de ganchos y espinas.

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares se ubicaron dentro de la familia Oligacanthorhynchidae por la forma de la proboscis y los ganchos; estos se caracterizan por poseer un manubrio anterior y raíces robustas; igualmente, la disposición de los ganchos es en filas espirales y el receptáculo de la proboscis posee una pared muscular gruesa (Schmid, 1972; Amin, 1987). Los ejemplares recolectados son morfológicamente similares al género *Oncicola*; principalmente por poseer ganchos con manubrio y raíz robusta (con excepción de las espinas basales), cuello liso y lemniscos muy largos, así como la presencia de dos testículos (Santos et al, 2016). Además, Cabrera-Guzmán, (2002) y Paredes-Calderón (2002) reportan cistacantos de este género parasitando a *L. cf. forreri* y *L. vaillanti*, y en general, las descripciones morfológicas que proporcionan son similares a la proporcionada en este estudio, incluyendo la morfología globosa de la proboscis, el número y distribución de los ganchos y espinas (36-40; distribuidos en hileras de 3-4), ausencia de espinas en tronco y cuello, presencia de dos lemniscos muy alargados, y dos testículos en los ejemplares machos (**Tabla 22**)

La familia Oligacanthorhynchidae posee siete géneros además de *Oncicola* (*Oligacanthorchynchus*, *Nephridorhynchus*, *Prostenorchis*, *Macracanthorhynchus*, *Pachysentis*, *Neonnicola* y *Tchadorhynchus*), en su mayoría, todos poseen un arreglo, morfología y número similar de ganchos: Ganchos con raíz y manubrio robustos (con excepción de las espinas basales); 12 hileras con dos o tres ganchos cada una. Las principales diferencias morfológicas radican en las gónadas y, además, recientemente la distribución geográfica se usa como un carácter válido (Schmidt, 1972; Santos et al, 2016). Tomando en consideración lo anterior, los ejemplares recolectados se pueden diferenciar de *Nephridorhynchus* por la distribución (Europa, Asia y África) así como por la presencia de estriaciones transversales conspicuas en la cutícula; de *Pachysentis* por el número de ganchos en la proboscis (42-102) mientras que los ejemplares recolectados poseen 37 y 40. *Prostenorchis*, se puede diferenciar por la presencia de un collar festonado conspicuo, así como por la forma del tronco (no presenta hinchazón en la región anterior). *Neonnicola* se puede diferenciar por la presencia de púas en los ganchos y la forma del tronco (muy ancho en la región anterior); además la distribución de este género no incluye Norteamérica, sino

la porción ecuatorial de Sudamérica, además de África, y Rusia. Finalmente, *Macracanthorhynchus* se puede diferenciar de los ejemplares recolectados por la presencia de testículos preecuatoriales mientras que en los organismos recolectados son postecuatoriales.

De acuerdo con Schmidt (1972) y subsecuentemente Gomes et al, (2015) la familia Oligacanthorhynchidae requiere una revisión taxonómica exhaustiva debido a las pobres descripciones y continuas interpretaciones erróneas en la morfología de las especies. En consecuencia, y tomando en consideración el estado inmaduro de los ejemplares recolectados, la identificación a nivel de especie no fue posible.

Tabla 22: Caracteres morfológicos de cistacantos del género *Oncicola* sp. en algunos anuros de México.

Especie	<i>Oncicola</i> sp.			
	País	México		
Cita	Este estudio	Paredes-Calderón, 2002	Cabrera Guzmán, 2002	
Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>	<i>L. vaillanti</i>	<i>L. cf. forreri</i>	
Número de individuos	1 M	1 H	1	13
Longitud total (mm)	3.64	4.74	5.123	3.26
Ancho máximo (mm)	0.84	1.3	0.917	0.998 (0.8-1.28)
Long. Tronco (mm)	2.8	4.0	-	2.407 (1.76-2.72)
Long. Cuello	240	80	-	-
Long. Proboscis	420	440	611	630
Ancho proboscis	380	520	611	548
Receptáculo long.	830	1009	-	1.461 (1301-1644)
Receptáculo ancho	400	450	-	477 (411-561)
Número de ganchos	37	40	36	36
Long. Lemniscos	2200	2.4	841	2835 (2493-3260)
Long. Testi anterior	245	-	-	290
Ancho testi anterior	60	-	-	115
Long testi posterior	220	-	-	255
Ancho testi posterior	70	-	-	108
Espacio intertesticular	150	-	-	115

Ciclo de vida

Los hospederos definitivos de este género de helmintos son integrantes del orden Carnivora, como Canidae y Felidae, además se han encontrado en Primates. Sin embargo, poco se sabe en relación al ciclo de vida completo de estos helmintos (Schmidt, 1972; Crompton y Nickol, 1985). Se sabe que el ciclo de vida es indirecto y utilizan uno o dos hospederos intermediarios y se han reportado hospederos paraténicos. Los cistacantos se han encontrado en aves y mamíferos, así como en algunos anfibios e insectos (Yamaguti, 1963; Crompton y Nickol, 1985).

Tomando en cuenta lo anterior, *L. catesbeianus*, al igual que el resto de los anfibios en los cuales se han reportado larvas de este género, son hospederos paraténicos, ya que no forman parte del ciclo de vida natural del helminto (sus prevalencias son sumamente bajas); sin embargo, pueden albergar las larvas hasta que un hospedero adecuado depreda las ranas e ingiera a las larvas (**Fig. 37**).

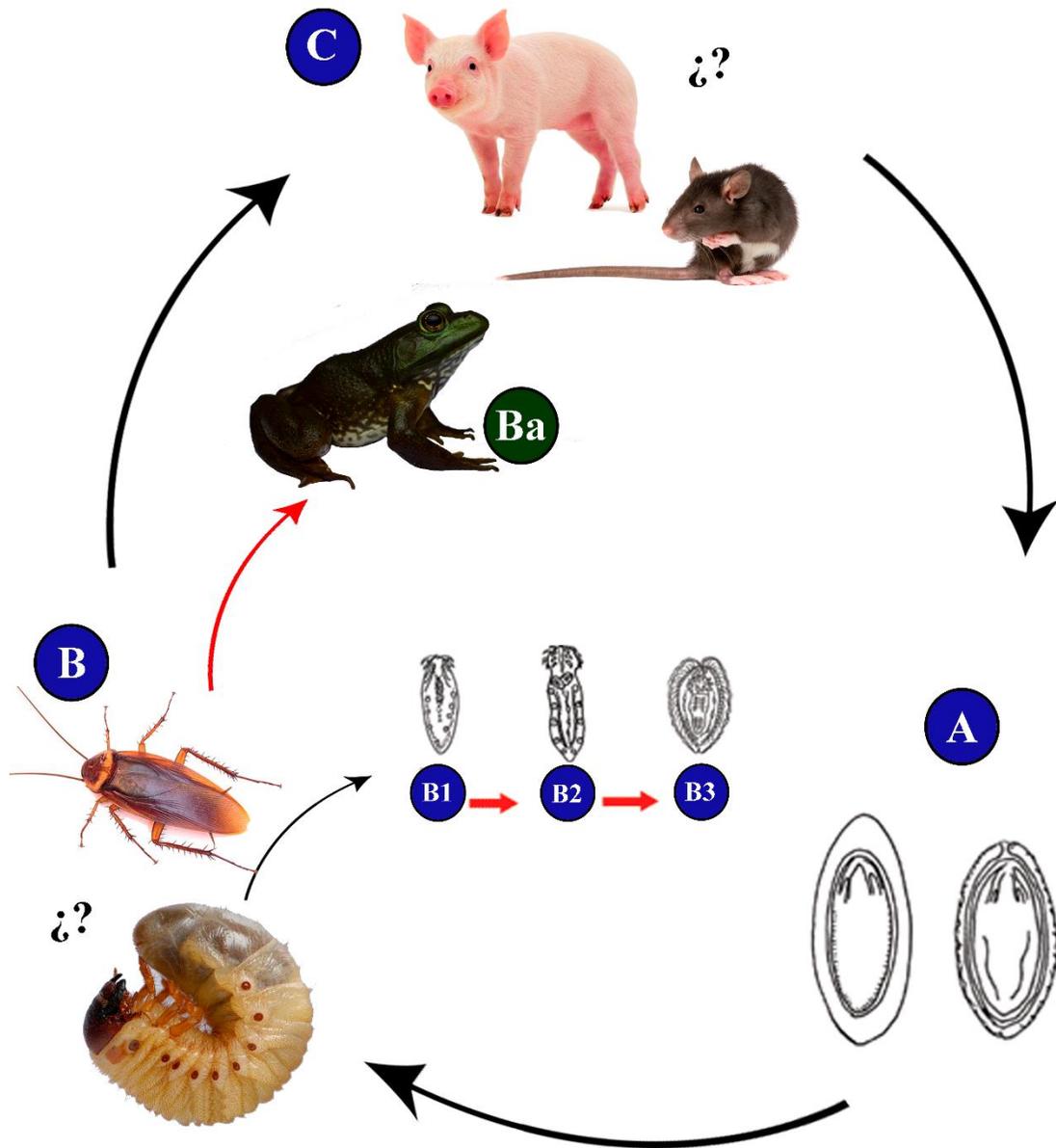


Figura 37: Esquema del posible ciclo de vida de *Oncicola* sp. en la localidad de recolecta, basado en la información proporcionada por Yamaguti, (1963) y Crompton y Nickol, (1985).

A= Los huevos salen al medio a través de las heces del hospedero definitivo; B= Los huevos son ingeridos por un hospedero intermediario (artrópodo), en donde eclosionan y se desarrollan hasta el estadio infeccioso; B1= Acantor; B2= Acantela; B3= Cistacanto; Ba= Los hospederos intermediarios son depredados por un hospedero accidental, donde permanecen los cistacantos; C= los hospederos intermediarios son ingeridos por el hospedero definitivo y las larvas maduran en el intestino; ¿?= Se desconoce el grupo al que pertenece el hospedero.

Registros en anfibios de México y *Lithobates catesbeianus*

En México, se ha registrado *Oncicola luehei* en *S. cyanosticta* de Veracruz, mientras que *Oncicola* sp. se ha registrado en *Lithobates* cf. *forreri* en Guerrero y en *L. vaillanti* en Veracruz y recientemente Ramírez-Cruz (2019) reporta este género en *L. spectabilis* en el estado de Hidalgo. Además, existen registros de Oligacanthorhynchidae gen. sp. en *Agalychnis dacnicolor* y *L. tarahumarae* de Sonora (Paredes-León et al. 2008), lo cual sugiere la posible presencia de *Oncicola* u otro género perteneciente a esta familia, en las especies mencionadas. *Lithobates catesbeianus*, por otro lado, no posee registros de este género de acantocéfalos, en consecuencia, el presente constituye un nuevo registro para el hospedero en estudio (**Tabla 23**).

Tabla 23: Registros del género *Oncicola* en anuros de México y en *L. catesbeianus*.

Datos tomados de Paredes-León et al. (2008) y Mata-López et al. (2010).

Helminto	Sitio de infección	Hospedero	Localidad	Estado	País
Oligacanthorhynchidae gen. sp.	Cavidad del cuerpo	<i>Agalychnis dacnicolor</i>	N/D	Sonora	México
		<i>L. tarahumarae</i>	Yecora		
<i>O. luehui</i>	Mesenterio	<i>S. cyanosticta</i>	Estación Biológica Los Tuxtlas	Veracruz	
<i>Oncicola</i> sp.		<i>Lithobates</i> cf. <i>forreri</i>	San Pedro las Playas (Laguna de Tres Palos)	Guerrero	
		<i>L. vaillanti</i>	Laguna Escondida	Veracruz	

IX.3 Caracterización de la infección

Los parámetros de la caracterización de las infecciones indican que el digéneo *H. longiplexus* y el nematodo *F. catesbeiana*, muestran prevalencias que superan el 35%; sin embargo, *F. catesbeiana* muestra los valores más altos de abundancia e intensidad promedio. Mientras que *Contracaecum* sp., *Fo. flexicauda* y *Cosmocerca* sp. tienen prevalencias moderadas (que se encuentran en el intervalo de 14- 28%); posteriormente se observa una caída en los parámetros, donde se encuentran las especies que están representadas con cuatro, dos y un solo individuo en la muestra (*G. attenuata*, Onchoproteocephalidea I gen. sp., *S. trispinosum*; *Procamallanus* sp.).

Por otro lado, los parámetros de infección en la temporada de lluvias muestran un patrón similar a los resultados totales; sin embargo, la especie con mayor prevalencia en este caso es *H. longiplexus*, seguido de *Contracaecum* sp. y *F. catesbeiana*; no obstante, esta última obtuvo abundancias e intensidades superiores. Las especies para las que se registraron menores parámetros en este caso fueron Cyclophyllidea gen. sp. y *P. cf. sexalatus*, las cuales infectaron únicamente un hospedero, con uno y cuatro individuos respectivamente. Cabe mencionar que, de las 13 especies de taxones obtenidos, únicamente se encontraron ocho en esta temporada.

Finalmente, el patrón de infecciones se altera en la temporada de secas. La especie preponderante en esta temporada es *F. catesbeiana* (que obtiene abundancias e intensidades altas al igual que en la temporada de lluvias), seguida de *H. longiplexus*. Se observa una disminución importante en los parámetros de infección de *Contracaecum* sp. y un alza importante en los parámetros de *Cosmocerca* sp. Además, se observan cuatro especies adicionales con parámetros sumamente bajos (tan solo un ejemplar en la muestra) en contraste con la temporada de lluvias: *G. attenuata*, Onchoproteocephalidea I gen. sp., *S. trispinosum* y *Procamallanus* sp.

Cabe mencionar que se registraron tres modos de reclutamiento: la ingestión de hospederos intermediarios, la penetración directa y mediante vectores; el primero conforma la mayor

parte de la helmintofauna registrada (11 taxones), mientras que el segundo y tercero incluyen dos y un taxon respectivamente. Por otro lado, 12 taxones poseen ciclos de vida indirectos. **(Tabla 24).**

Tabla 24: Lista de especies de helmintos de *L. catesbeianus* colectados en San Felipe Orizatlán, Hidalgo.

Se anexa el número total de individuos encontrados por especie; los resultados de la caracterización de la infección total y por temporada: P=Prevalencia; A=Abundancia; I= Intensidad. Igualmente se anexan los sitios de infección abreviados: Mes= Mesenterio; Int= Intestino; Es=Estómago; Veg= Vejiga urinaria; P= Pulmones; TejCon= Tejido conectivo. Se incluye el ciclo de vida: Ind=Indirecto;

	Helminto	Hospederos infectados	Reclutamiento/ Ciclo de vida	Caracterización de la infección total				Temporada de lluvias				Temporada de secas			
				P	A	I	INT	P	A	I	INT	P	A	I	INT
Digenea	<i>H. longiplexus</i> (129) P	27	Ing/Ind	42.19	2.02	4.78	1-18	42.11	2.45	5.81	1-18	42.31	1.38	3.27	1-10
	<i>G. attenuata</i> (1) Veg	1	Ing/Ind	1.56	0.02	1.00	1	-	-	-	-	3.85	0.04	1.00	1
Cestoda	Onchoproteocephalidea I gen. sp. (1) Int	1	Ing/Ind	1.56	0.02	1.00	1	-	-	-	-	3.85	0.04	1.00	1
	Cestoda cf. Cyclophyllidea (2) Mes	1	Ing/Ind	1.56	0.03	1.00	1	5.26	0.05	1.00	1	-	-	-	-
Nematoda	<i>Contraecum</i> sp. (71) Int; Es; Mes	18	Ing/Ind	28.13	1.11	3.94	1-14	36.84	1.50	4.07	1-14	15.38	0.54	3.50	1-10
	Cosmocercidae gen. sp. (159) Int	9	Pn/Dir	14.06	2.48	17.67	1-73	7.89	0.29	3.67	1-7	23.08	5.69	24.67	1-73
	<i>F. catesbeianae</i> (998) Int, Es	22	Pn/Dir	34.38	15.59	45.36	1-250	23.68	13.89	58.67	1-250	50.00	18.08	36.15	1-165
	<i>F. flexicauda</i> (56) Mes	15	Vec/Ind	23.44	0.91	3.87	1-15	23.68	1.08	4.56	1-15	23.08	0.65	2.83	1-5
	<i>S. trispinosum</i> (1) Int	1	Ing/Ind	1.56	0.02	1.00	1	-	-	-	-	3.85	0.04	1.00	1
	<i>Eustrongylides</i> sp. (5) Mes TejCon	5	Desc	7.81	0.08	1.00	1	10.53	0.11	1.00	1	3.85	0.04	1.00	1
	<i>Procamallanus</i> sp. (1) Int	1	Ing/Ind	1.56	0.02	1.00	1	-	-	-	-	3.85	0.04	1.00	1
<i>Physocephalus</i> cf. <i>sexalatus</i> (4) Int	1	Ing/Ind	1.56	0.06	4.00	4	2.63	0.11	4.00	4	-	-	-	-	
Acanthocephala	<i>Oncicola</i> sp.(2) Mes	2	Ing/Ind	3.13	0.03	1.00	1	-	-	-	-	7.69	0.08	1.00	1

Dir= Directo y el modo de reclutamiento: Ing=Ingestión; Pn=Penetración, Vec=Vector .

IX.4 Extrapolación, rarefacción y curvas de acumulación hospedero parásito

El análisis con base en la cobertura de la muestra arroja un valor de 0.9928 para la temporada de secas, 1.0 para la temporada de lluvias y 0.9972 para la muestra total. Lo anterior indica que, en general, las muestras alcanzaron cerca del 100% de completitud para el inventario de helmintos de la localidad de El Naranjal, en ambas temporadas. Las curvas de extrapolación muestran que la temporada de lluvias alcanza la asíntota con ocho especies observadas y ninguna especie adicional extrapolada, mientras que la temporada de secas muestra una línea con tendencia ascendente (11 especies observadas), y no una asíntota evidente, además, la extrapolación arroja un aproximado de cuatro especies adicionales en la muestra. En el caso de la rarefacción, se observa que, a pesar de la diferencia de especies observadas y extrapoladas, las temporadas no son estadísticamente diferentes entre sí, en términos de riqueza de especies (**Fig. 38**).

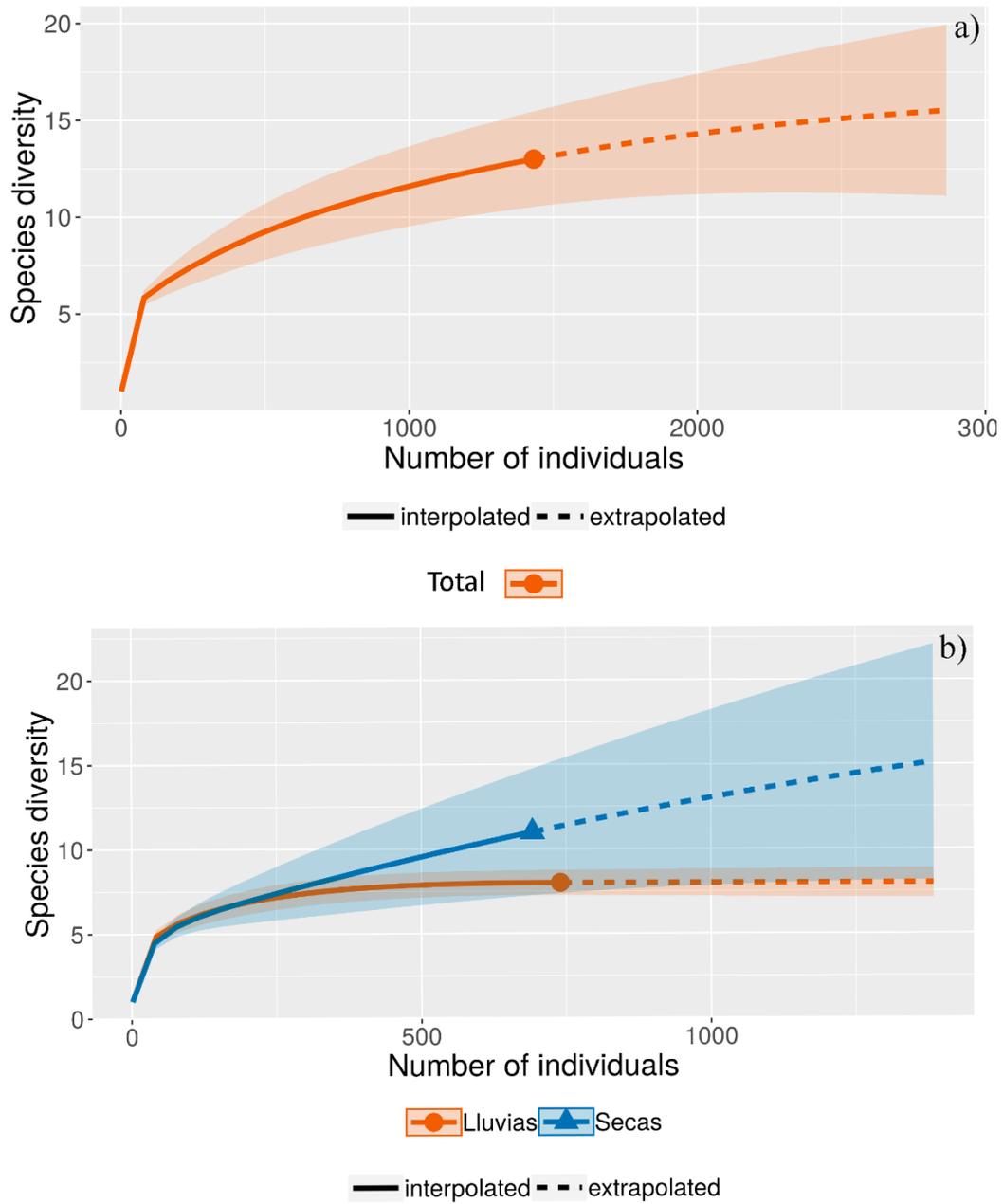


Figura 38: Curvas de extrapolación y rarefacción con base en la cobertura de la muestra.

Realizadas a partir del software On-line iNEXT (Chao et al. 2016). a) Curva de interpolación y rarefacción de la muestra total; b) Curvas de rarefacción y extrapolación de la temporada de lluvias y secas.

Las curvas de acumulación hospedero parásito, muestran una asíntota clara en la temporada de lluvias al llegar al hospedero número 15, con una riqueza total de ocho especies de helmintos en la muestra (**Fig. 39, a**). Por otro lado, la temporada de secas muestra una tendencia ascendente continua y no alcanza una asíntota definida. (**Fig. 39, b**). Cabe mencionar que las especies adicionales en la muestra, a partir del hospedero número 12 son helmintos representados con un solo individuo en la muestra (*G. attenuata*, *S. trispinosum*, y *Procamallanus* sp.).

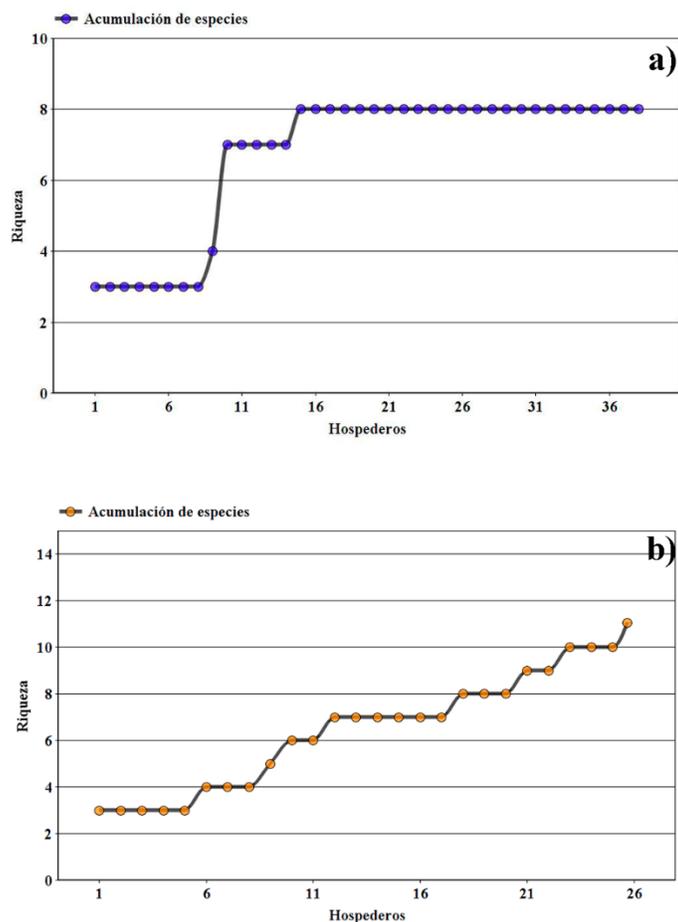


Figura 39: Curvas de acumulación hospedero parásito.

a) Temporada de lluvias; b) Temporada de secas.

IX.5 Componente de comunidad

Para el componente de comunidad, la mayor riqueza de especies se puede observar en la temporada de secas (11 especies vs 8 en lluvias); sin embargo, con respecto al resto de los atributos analizados, es la temporada de lluvias la que posee los valores más altos. De manera general, el componente de comunidad en este estudio posee una diversidad baja (qD; y Brillouin); con 2.9 especies efectivas de una riqueza de 13 en el caso de la diversidad verdadera y con un valor bajo de 1.05 del índice de diversidad de Brillouin, lo cual sugiere que, además, las abundancias de las especies de helmintos obtenidas, presentan distribuciones sumamente inequitativas. Lo anterior se hace evidente con los resultados obtenidos en el índice de equidad de Brillouin, que registró valores bajos (0.4148) y el índice de dominancia de Berger-Parker, el cual registró 0.695, lo cual indica una dominancia alta ejercida por una especie (*F. catesbeiana*) y por lo tanto una equitatividad baja en las especies de helmintos que conforman el componente de comunidad (**Tabla 25**).

Tabla 25: Parámetros del componente de comunidad en el presente estudio.

	TOTAL	Lluvias	Secas
Hospederos revisados	64	38	26
Hospederos infectados	50	27	23
Riqueza	13	8	11
Abundancia	1432	740	692
Diversidad q=1	2.9	2.69	2.66
Diversidad Brillouin	1.05	0.9724	0.9562
Equidad de Brillouin	0.4148	0.4741	0.4057
índice de Berger-Parker	0.6959	0.7135	0.6792
Especie dominante	<i>F. catesbeiana</i>		

La obtención de valores de diversidad y equidad bajos, se atribuye a la distribución de las abundancias de los helmintos en cada temporada, siendo este parámetro homogéneo durante las lluvias, ya que el número de especies representadas con menos de 20 individuos es de cuatro especies (*Cyclophyllidea* gen. sp.; *Eustrongylides* sp. y *Physocephalus* cf. *sexalatus* y *Cosmocerca* sp.); mientras que en la temporada de secas el número de especies con una abundancia menor a 20 individuos es de ocho (*G. attenuata*; *Onchoproteocephalidea* I gen. sp., *Contracaecum* sp, *Fo. flexicauda*, *S. trispinosum*, *Eustrongylides* sp., *Procamallanus* sp., y *Oncicola* sp.). Sin embargo, la mayor parte de los individuos observados en ambas temporadas se agrupan en dos especies principalmente (*F. catesbeiana* y *Cosmocerca* sp.). Esto se puede observar gráficamente en el perfil de diversidad, en los valores de $q=1$ y $q=2$ que muestran un patrón descendente en las curvas (en ambas temporadas y la muestra total), lo cual indica una baja diversidad y equidad debida a la presencia de una o más especies dominantes y una gran cantidad de especies con abundancias bajas confirmando los valores obtenidos en la **Tabla 26 (Fig. 40)**.

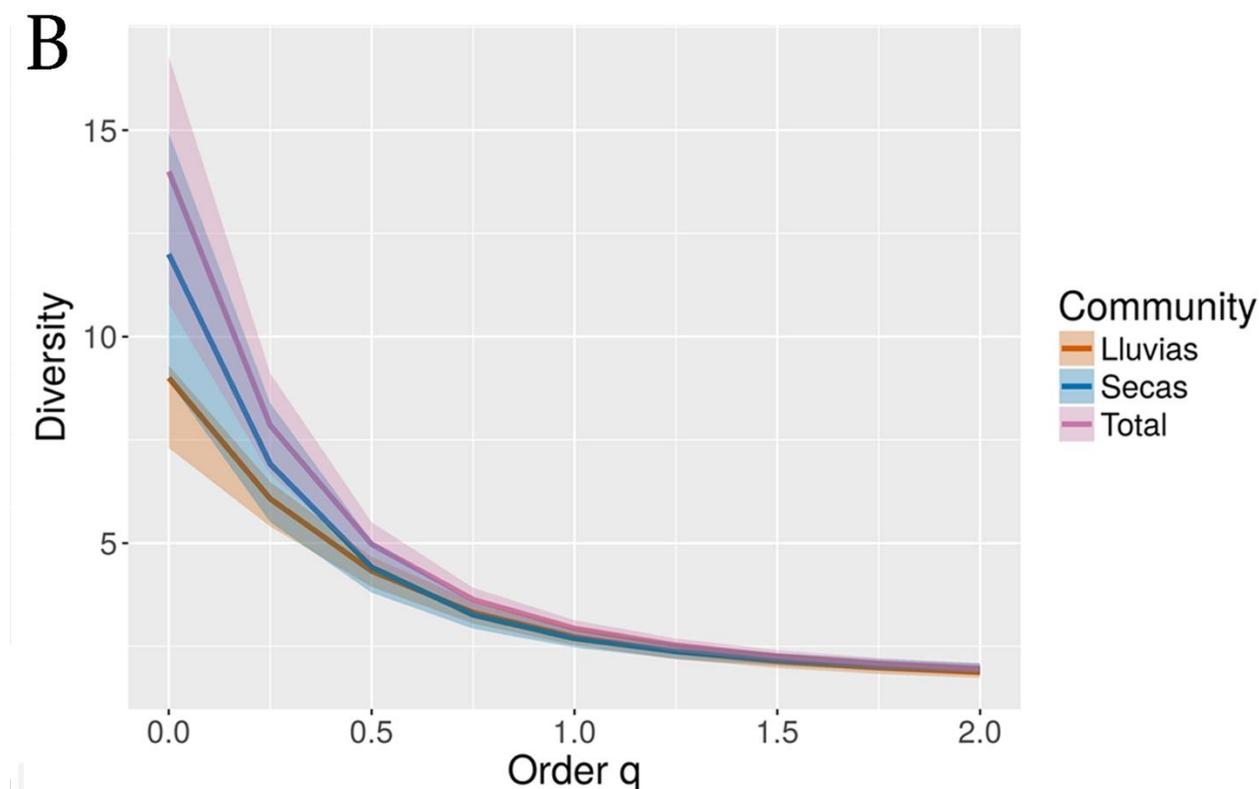


Figura 40: Perfil de diversidad empírico con los números de Hill ($q=0$) de las dos temporadas de muestreo y la comunidad completa.

En el caso de las gráficas de Whittaker (**Fig. 41**), la estructura del componente de comunidad por temporadas muestra un patrón similar; sin embargo, si se observan con detalle existen cambios importantes en las abundancias de algunas especies: En ambos casos *F. catesbeiana* es el taxón dominante, mientras que, en la temporada de lluvias, la dominancia es compartida con *H. longiplexus*, *Contracaecum* sp., y finalmente *Fo. flexicauda*; adicionalmente, cuatro taxones están ausentes de esta muestra. En la temporada de secas, este patrón cambia: la abundancia de *Cosmocerca* sp, se dispara hasta alcanzar el segundo lugar en dominancia, seguida muy por debajo por *H. longiplexus*, igualmente se observan cambios importantes en las abundancias de *Fo. flexicauda* y *Contracaecum* sp. entre ambas temporadas, así como la aparición de taxones accidentales (*Cyclophyllidea* gen sp., *Onchoproteocephalidea* I gen sp., *Procamallanus* sp., *Oncicola* sp. y *S. trispinosum*.

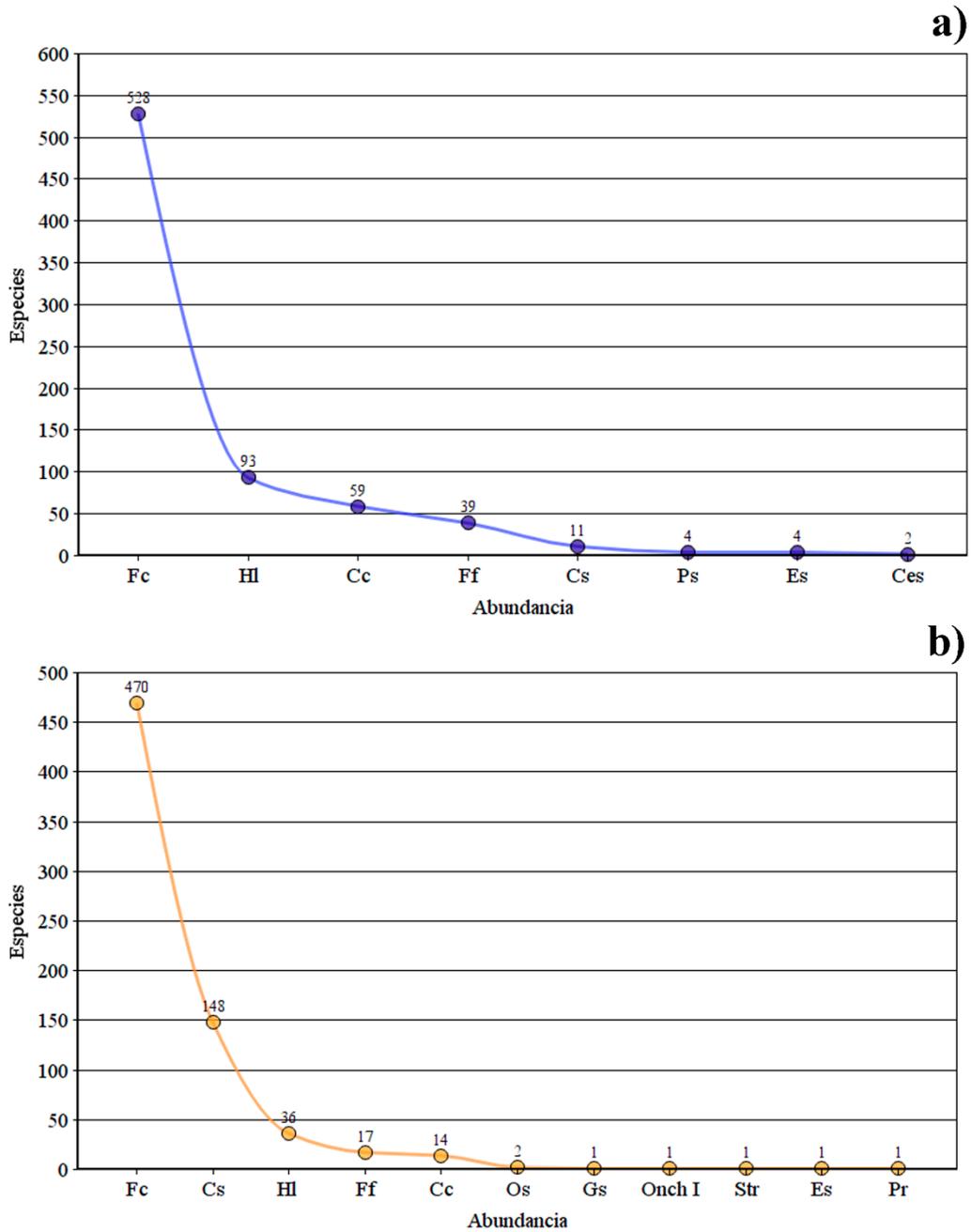


Figura 41: Curvas de rango-abundancia de Whittaker para las temporadas de muestreo.

Se abrevian las especies de la siguiente manera: *F. catesbeiana* = Fc; *H. longiplexus* = HI; *Cosmocerca* sp.= Cs; *Contraecaecum* sp.= Cc; *Fo. flexicauda*= Ff; *Eustrongylides* sp.= Es; *Physocephalus* cf. *sexalatus*= Ps; Cyclophyllidea gen. sp. = Ces, Onchoproteocephalidea I gen sp= Onch I; *Procamallanus* sp.= Pr; *S. trispinosum*= Str; *Oncicola* sp = Os.

IX.6 Infracomunidades

Los cálculos de infracomunidades se incluyen en la **Tabla 26**, ambas temporadas, así como los resultados totales muestran un patrón similar.

Tabla 26: Valores de las infracomunidades totales y por temporada.

	TOTAL	Lluvias	Secas
Hospederos revisados	64	38	26
Hospederos infectados	47	27	23
Número de especies por infracomunidad	2 (1-5)	2 (1-5)	2 (1-3)
Abundancia	28 (1-255)	27(1-255)	30 (1-174)
Riqueza	1.67± 1.27 (0.00-5.00)	1.88 ± 1.77 (0.00-5.00)	1.52 ± 1.33 (1.00-5.00)
Diversidad q=1	1.14 ± 0.89 (0.00-3.36)	1.26 ± 0.75 (1.00-2.61)	1.05 ± 0.98 (1.00-3.36)
Diversidad de Brillouin	0.3088 ± 0.278 (0-0.9152)	0.3275 ± 0.288 (0-0.9152)	0.286 ± 0.27135 (0-0.79)
índice de Berger-Parker	0.7829 ± 0.216 (0.333 - 1)	0.7768 ± 0.214 (0.333-1)	0.79 ± 0.223 (0.476 - 1)
Equidad de Brillouin	0.678 ± 0.322 (0.067-1)	0.7112 ± 0.301 (0.0674-1)	0.6387 ± 0.315 (0.879 - 1)
Especie dominante	<i>F. catesbeiana</i>		

La riqueza de especies fue mayor en la temporada de lluvias; sin embargo, el mayor número de taxones encontrado en un solo hospedero fue de cinco en ambas temporadas, mientras que la abundancia fue mayor en promedio durante lluvias. En ambas épocas el taxón dominante fue *F. catesbeiana*, mientras que en la temporada de lluvias el taxón con menor abundancia fue *Onchoproteocephalidea* I gen sp. y en la temporada de secas los taxones con menor abundancia fueron *G. attenuata*, *Cyclophyllidea* gen. sp., *S. trispinosum*, *Procamallanus* sp.

y *Eustrongylides* sp. Los valores de diversidad y equidad, en general son bajos en ambas temporadas, lo cual se debe a la distribución heterogénea de las abundancias de los helmintos por infracomunidad además de la dominancia de *F. catesbeiana* y *Cosmocerca* sp. A pesar de lo anterior, la temporada de lluvias posee valores más altos que la de secas, esto se puede atribuir a una mejor distribución de abundancias por infracomunidad, además del bajo número de especies representadas con un solo ejemplar. Cabe mencionar que durante la temporada de secas, el número de infracomunidades con 0-1 especie fueron 10, mientras que en la temporada de lluvias fueron 19.

X. DISCUSIÓN

X.1 Registro helmintológico

La helmintofauna de *L. catesbeianus* en la zona de estudio se conforma por 13 taxones de helmintos: dos digéneos (*H. longiplexus* y *G. attenuata*), dos céstodos (Cyclophyllidea gen. sp., Onchoproteocephalidea I gen sp.), ocho nemátodos (*F. catesbeiana*, *Fo. flexicauda*, *Contraecum* sp., *Cosmocerca* sp., *S. trispinosum*, *Procamallanus* sp., *P. cf. sexalatus* y *Eustrongylides* sp.) y un acantocéfalo (*Oncicola* sp.). Los sitios de infección observados durante el presente trabajo son: el intestino (6 taxones y 861 individuos), el estómago (3, 323), los pulmones (1, 129), la vejiga urinaria (2, 2), el mesenterio (5, 116) y el tejido conectivo (1, 1); de los cuales, el intestino fue el más parasitado, lo cual equivale al 46.15% de taxones encontrados y al 60% del total de individuos recolectados, el sitio con menor número de taxones e individuos registrados fue el tejido conectivo, lo que equivale al 0.069% de individuos totales recolectados; esto es consistente, con los registros previos para anuros de México, y particularmente para *L. catesbeianus* (Paredes-León et al. 2008; Mata-López et al. 2010) los cuales incluyen una gran cantidad de helmintos gastrointestinales; sin embargo, en los pulmones únicamente se recolectó el digéneo *H. longiplexus* a diferencia de registros previos en los cuales se mencionan más de dos especies en dicho órgano (McAlpine, 1997; Mata-López, 2010); otros sitios de infección comúnmente registrados en anuros semiacuáticos son: el canal auditivo, la boca, los riñones y la cloaca (Muzzall, 1991; McAlpine, 1997; Cabrera-Guzmán et al. 2004; Paredes-Calderón et al. 2004). A pesar de que

esta especie cuenta con un registro helmintológico amplio, cuatro nemátodos (*Cosmocerca* sp., *S. trispinosum*, *Procamallanus* sp y *P. cf. sexalatus*) y el acantocéfalo (*Oncicola* sp.) representan registros nuevos para el hospedero (particularmente *Procamallanus* sp. se puede considerar como una infección accidental ya que únicamente se había registrado en peces), el resto de taxones obtenidos en el estudio, habían sido registrados con anterioridad. Es importante destacar que en México este estudio representa el primer registro de fauna helmintológica de *L. catesbeianus*; aunado a esto, la mayor parte de registros helmintológicos de esta especie se encuentran restringidos dentro de los territorios de Estados Unidos y Canadá (distribución nativa), lo cual sugiere que el inventario de helmintos de esta especie aún no se encuentra completo (Mata-López et al. 2010).

La identificación de algunos taxones a nivel específico no fue posible por la ausencia de los estadios adultos, que poseen los caracteres morfológicos necesarios para realizar las identificaciones. Los taxones obtenidos en este estudio se pueden dividir en dos grupos principales de acuerdo a su afinidad biogeográfica: de manera particular, cuatro taxones se han reportado en la región Neártica (*F. catesbeiana*, *H. longiplexus*, *Fo. flexicauda*)(.), seis en la región Neotropical y Neártica regiones (*G. attenuata* , *Contracaecum* sp., *Cosmocerca* sp., *Eustrongylides* sp.; *Procamallanus* sp., *S. trispinosum*); cuatro taxones no se incluyeron debido a la identificación a nivel supraespecífico (*P. cf. sexalatus* y *Oncicola* sp, Cyclophyllidea gen sp. y Onchoproteocephalidea I gen sp.) por lo cual sus afinidades no se pueden definir. Esta heterogeneidad se puede explicar por la ubicación de la zona de colecta, la cual se encuentra cerca de la zona de transición entre ambas regiones biogeográficas (Morrone, 2005); igualmente, la distribución natural de *L. catesbeianus* se localiza dentro de la región Neártica y, por lo tanto, la translocación de ranas provenientes de esa región, puede favorecer la presencia de helmintos de afinidad neártica (Brooks et al. 2006b).

X.2 Caracterización de la infección

Los patrones de infección obtenidos muestran cambios entre las temporadas: por un lado, en la temporada de lluvias se obtuvieron ocho taxones de helmintos; de los cuales, *H. longiplexus* es el que mostró mayor prevalencia (42.11 %), seguido por *Contracaecum* sp.

(36.84%); sin embargo, *F. catesbeiana* fue el taxón con mayor abundancia e intensidad, lo cual implica que a pesar de infectar una menor cantidad de hospederos, la abundancia de nemátodos por hospedero infectado fue mayor; estos resultados se pueden contrastar con los obtenidos por Muzzall (1991) para *L. catesbeianus* en Michigan, Estados Unidos quien obtuvo parámetros similares para *F. catesbeiana* (P=84%; A=18.37 ; I=21.8), que resulta ser el helminto con mayores parámetros de infección generales en ese estudio; sin embargo, los digéneos poseen una mayor representación en cuanto a riqueza específica (8 taxones vs. 4 nemátodos) y particularmente, *Megalodiscus temperatus* es el taxon mejor representado de este grupo en cuanto a los parámetros de infección (P= 66%; A=2.81; I= 4.3); cabe mencionar que igualmente se registra *H. longiplexus* en ese estudio, no obstante, posee una baja representación en estos parámetros (P=3%; A= 0.08; I=2.8). Por otro lado, los taxones con los parámetros más bajos durante esta temporada fueron: Cyclophyllidea gen. sp. (P=5.26%; A=0.05; I=1) y *P. cf. sexalatus* (P=2.63%; A= 0.11; I=4), lo cual se atribuye a que estos taxones son el resultado de infecciones accidentales. Durante la temporada de secas, se observa una mayor riqueza (11 taxones); el taxón con mayor prevalencia, abundancia e intensidad en esta temporada es el nematodo *F. catesbeiana* (P=50.00%; A=18.08; I=36.15), seguido por digéneo *H. longiplexus*, el cual no presenta cambios evidentes en sus patrones de infección. Los taxones que resgistraron los parámetros más bajos en esta temporada, fueron aquellos representados con un solo individuo: el digéneo *G. attenuata*, el cestodo Onchoproteocephalidea I gen. sp., y los nemátodos *Procamallanus* sp., *S. trispinosum* y *Eustrongylides* sp., con P=3.85%; A=0.04; I=1.00, respectivamente. Cabe mencionar, que se observan cambios importantes en los parámetros de algunos taxones de helmintos, particularmente en *Contracaecum* sp. y *Cosmocerca* sp.; el primero, muestra una disminución considerable de parámetros (lluvias: P=36.84%; A=1.50; I=4.07; secas: P=15.38%; A=0.54; I=3.50) mientras que en el segundo ocurre lo contrario (lluvias: P=7.89; A=0.29; I=3.67; secas: P=23.08%; A=5.69; I=24.67). Los cambios en los parámetros de ambos taxones se pueden relacionar con las variaciones estacionales de humedad y temperatura (Baker, 1978; Velarde-Aguilar, 2014; Trejo-Meléndez, 2017); en el caso de *Contracaecum* sp., la reducción de los cuerpos de agua durante la temporada de secas, supone a su vez una alta mortalidad y una consecuente reducción del número de hospederos intermediarios (peces y copépodos) que pueden ser infectados. Por otro lado, *Cosmocerca*

sp. es un parásito que se transmite de manera directa, principalmente por el contacto con el suelo (Anderson, 2000), es por esto que las tasas de desplazamiento del hospedero pueden aumentar durante esta temporada, en busca de cuerpos de agua de mayor profundidad (se observaron algunos adultos lejos de los estanques, en caminos y en la carretera), lo cual provoca una mayor exposición potencial a este helminto. Con relación al punto anterior, Vhora y Bolek (2015) indican una correlación positiva entre la precipitación mensual y la abundancia de *Rhabdias joaquinensis*, un nematodo que se recluta por medio del contacto directo con el suelo; resultados similares se han observado en Lees (1962); Bolek y Coggins (2000) y Langford (2010). En contraste, el porcentaje de helmintos que se adquieren por medio de la dieta disminuyeron mientras las lluvias se intensificaban, por lo que sugieren que las condiciones abióticas como la temperatura y humedad pueden influenciar directa o indirectamente en los ciclos de vida de los helmintos y en consecuencia, alterar su abundancia a lo largo del año.

El patrón general observado en este estudio indica que los nemátodos fueron el grupo mejor representado en términos de prevalencia, abundancia e intensidad; esto es inconsistente con lo reportado en algunos ránidos del Neotrópico (Paredes-Calderón et al. 2004; Romero-Mayen et al. 2016) quienes indican valores elevados de infección en los digéneos; por otro lado, Muzzall, (1991) y McAlpine (1997) obtuvieron resultados similares a los de este estudio en *L. catesbeianus*, estos autores relacionan la alta carga de digéneos con los hábitos acuáticos del hospedero, en relación con otros anuros de la misma familia que exhiben conductas predominantemente terrestres. Por otro lado, los resultados obtenidos en este estudio, son similares a los obtenidos por Cabrera-Guzmán et al (2007), para *L. forreri*, y los de Velarde-Aguilar, (2014) para *L. megapoda*; la baja prevalencia de los digéneos se puede atribuir a la baja abundancia de hospederos intermediarios para completar los ciclos de vida de este grupo de helmintos Esta ausencia puede deber al alto grado de perturbación en el hábitat de los hospederos intermediarios (Monks et al. 2013). Cabe mencionar que otros estudios (Torres et al. 2018; Ramírez-Cruz, 2019) realizados en ránidos del centro de México (*L. montezumae* y *L. spectabilis* respectivamente) indican proporciones similares en cuanto a los taxones dominantes (nematodos y digéneos), sin embargo, los digéneos poseen en promedio parámetros mayores.

Cinco taxones de helmintos se encontraron en estado adulto: Dos digéneos (*H. longiplexus*; y *G. attenuata*) y tres nemátodos (*F. catesbeiana*, *Fo. flexicauda*, y *Cosmocerca* sp.), lo cual equivale al 38.46% de la helmintofauna registrada; por otro lado, los céstodos (Cyclophyllidea gen sp. y Onchoproteocephalidea I gen sp.), cinco nemátodos (*Contracaecum* sp., *S. trispinosum*, *Procamallanus* sp, *P. cf. sexalatus* y *Eustrongylides* sp.) y el acantocéfalo (*Oncicola* sp.) se encontraron en estado larvario, lo que equivale al 61.53% de la helmintofauna registrada. Esto sugiere que el hospedero en estudio posee distintos roles: hospedero paraténico en el caso de *Eustrongylides* sp. y *Contracaecum* sp. (los hospederos intermediarios son peces de agua dulce Anderson, 2000), definitivo en el caso de *H. longiplexus*, *G. attenuata*, *F. catesbeiana*, *Fo. flexicauda* y *Cosmocerca* sp. (maduran y se reproducen dentro de las ranas) (Anderson, 2000) y accidental en el caso de Cyclophyllidea gen sp. y Onchoproteocephalidea I gen sp. (Mata-López, 2010) *S. trispinosum*, *Procamallanus* sp, *P. cf. sexalatus* y *Oncicola* sp., los cuales no utilizan anfibios como hospederos intermediarios ni definitivos (Crompton y Nikol, 1985; Anderson, 2000; Wiles y Bolek, 2015). Mata-López et al (2010) sugieren que la presencia de algunos taxones de helmintos accidentales en este hospedero se relacionan con el solapamiento de nichos entre los hospederos intermediarios de esos helmintos (peces) y *L. catesbeianus*. En este sentido, los taxones de helmintos colectados en las ranas de Hidalgo, se pueden dividir en alogénicos (aquellos que utilizan peces u otros vertebrados acuáticos como hospederos intermediarios, pero que finalizan sus ciclos de vida en aves o mamíferos que no son residentes permanentes de entornos acuáticos) y autogénicos (aquellos que finalizan su ciclo de vida en hospederos directamente relacionados los entornos acuáticos y que a su vez son residentes permanentes de dichos sitios) (Esch et al. 1990); el primer grupo es el más diverso y en el se encuentran: *Contracaecum* sp., *Eustrongylides* sp., *P. cf. sexalatus*, Cyclophyllidea gen sp., Onchoproteocephalidea I gen sp., y *Oncicola* sp. , mientras que en el segundo grupo se encuentran *H. longiplexus*, *G. attenuata*, *F. catesbeiana*, *Cosmocerca* sp., *Procamallanus* sp., *S. trispinosum*, *Fo. flexicauda*.

El reclutamiento de los helmintos recolectados es de tres tipos: aquellos que entran por medio de la ingestión de un hospedero intermediario/paraténico; los que ingresan por medio de la penetración directa en la piel y los que utilizan un vector (díptero hematófago). En el primer

tipo de reclutamiento se encuentran los digéneos *H. longiplexus* y *G. attenuata*, los céstodos Onchoproteocephalidea I gen. sp. y Cyclophyllidea gen sp., los nemátodos *F. catesbeiana*, *P. cf. sexalatus*, *Contracaecum* sp., *Procamallanus* sp. *Eustrongylides* sp. y *S. trispinosum*, y *Oncicola* sp (Movarec et al. 1995; Anderson, 2000; Wiles y Bolek, 2015; Crompton y Nikol, 1985) CITA., en el segundo tipo se encuentra *Cosmocerca* sp. (Anderson, 2000) y facultativamente *F. catesbeiana* (Muzzall, 1990) y *G. attenuata* (Paredes-Calderón et al. 2004); mientras que en el tercer tipo se encuentra *Fo. Flexicauda* (Benach y Crans, 1970; Anderson, 2000). Lo anterior equivale al 84.61, 15.38 y 7.69% de la fauna helmintológica del hospedero en estudio respectivamente.

En este sentido, la dieta es un importante determinante de la comunidad de helmintos de *L. catesbeianus* en la zona de estudio y es consistente con los hábitos generalistas que exhibe este anuro (Lemos-Espinal et al. 2015); cabe mencionar que algunos de los elementos encontrados en el contenido estomacal incluyen peces pequeños (probablemente de la familia Poeciliidae); artrópodos (Arácnidos, larvas de lepidópteros, zygopteros en estado juvenil y adulto, coleópteros variados, etc.); y restos de pequeños vertebrados (principalmente otros anuros, como *Leptodactylus* sp.; *Lithobates* sp. y juveniles de *L. catesbeianus*, restos de una lagartija, probablemente *Sceloporus* sp.), algunos de los cuales se involucran en los ciclos de vida conocidos para la helmintofauna observada (Anderson, 2000; Wiles y Bolek, 2015; Mata-López et al, 2005; Snyder y Janovy, 1996).

Cabe mencionar la infección con *S. trispinosum* que es provocada por la ingestión accidental de copépodos (la cual ocurre probablemente con la entrada de agua con estos crustáceos a la boca de la rana), que sirven como hospederos intermediarios para este nematodo; de manera similar, las infecciones de *Contracaecum* sp., *Procamallanus* sp. y *Eustrongylides* sp. son posiblemente ocasionadas por la depredación de peces pequeños que contienen larvas del segundo estadio de estos nemátodos (Movarec et al, 1998, Wiles y Bolek, 2015).

X.3 Extrapolación, rarefacción y curvas de acumulación

El análisis de extrapolación con base en la cobertura de la muestra arrojó resultados de completitud de 1.0 en la temporada de lluvias y de 0.9972 en la temporada de secas, con la riqueza y abundancias observadas, sin embargo, la predicción indica que durante la temporada de secas se pueden encontrar dos especies más si se duplica el número de individuos censados; de manera similar, este patrón se observa en las curvas de acumulación hospedero parásito, donde la asíntota se alcanza en el hospedero número 16 en la temporada de lluvias, mientras que en la temporada de secas no se observa una asíntota. Lo anterior se deriva de la aparición constante de taxones con un solo individuo en esta temporada. A pesar de esto, se considera que el inventario de helmintos de la zona de colecta se encuentra correctamente representado (valor de $SC = 0.99$). Por otro lado, de acuerdo con las curvas de rarefacción mostradas en los resultados (**Fig. 38**), no existe diferencia significativa entre la riqueza observada entre ambas temporadas, ya que los intervalos de confianza se sobrelapan en todo momento (Chao et al. 2016).

X.4 Componente de comunidad

Dentro del componente de comunidad de este estudio se observa una riqueza de especies de 13 y una abundancia de 1432; la diversidad con el exponente $q=1$, arroja un valor de 2.9 especies efectivas en la muestra total, mientras que en la temporada de lluvias el resultado es de 2.69 y en la temporada de secas de 2.66, respectivamente; lo cual indica que el componente de comunidad es poco diverso y además posee una distribución de abundancias poco equitativa entre los taxones de helmintos obtenidos (Chao et al. 2016). Los resultados obtenidos en este estudio se pueden contrastar con el trabajo de Ramírez-Cruz, (2019) para *L. spectabilis* en la Barranca de Metztitlán, Hidalgo, donde se obtuvo una diversidad de 5.75 especies efectivas en la localidad de Las Pilas y 2.87 especies efectivas en la localidad de Metznoxtla.

De acuerdo con Chao y Jost, (2015), una comunidad obtendrá un mayor número de especies efectivas (mayor diversidad), mientras las abundancias de las especies que la conforman sean

mayormente equitativas. En este sentido, los helmintos obtenidos de las ranas de este estudio, muestran abundancias poco equitativas en ambas temporadas, mientras que en la localidad de Las Pilas, en el trabajo de Ramírez-Cruz (2019), presentan abundancias equitativas y en la localidad de Metznoxtla las abundancias son poco equitativas. Las diferencias en diversidad por especies efectivas en las ranas del trabajo de Ramírez-Cruz (2019) y las del presente trabajo, se pueden atribuir a la dieta de ambas especies mientras que *L. spectabilis* se alimenta en general de invertebrados pequeños, *L. catesbeianus* es un generalista que se alimenta de un gran número de vertebrados e invertebrados pequeños lo cual propicia susceptibilidad a infecciones con especies de helmintos accidentales (que en este trabajo incluyen más del 50% de la helmintofauna documentada, para las ranas del Naranjal) que presentan abundancias muy bajas y por ende influyen en los cálculos de diversidad.

Por otro lado, Paredes-Calderón et al. (2004) mencionan que las diferencias climáticas entre la región Neártica y Neotropical influyen en la riqueza de especies de algunos ránidos mexicanos, como *Lithobates vaillanti*, siendo la región Neotropical favorecida con regímenes de lluvia y temperatura estables en contraste con la región Neártica. En este sentido, el patrón anterior no se observa en este estudio, ya que las condiciones climáticas en la zona norte del estado de Hidalgo, donde se encuentra *L. catesbeianus*, se caracterizan por ser poco variables, y están conformadas principalmente por ecosistemas tropicales, con un régimen de lluvias y temperatura relativamente estable (INEGI, 2009), mientras que *L. spectabilis* en el trabajo de Ramírez-Cruz (2019), se encuentra en una región árida (Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlán) la cual presenta lluvias esporádicas y oscilaciones térmicas importantes (CONANP, 2003). Resulta importante mencionar que el sitio de colecta en este estudio presenta un alto grado de perturbación en contraste con el de Ramírez-Cruz, (2019), (75% de la vegetación original utilizada para actividades agrícolas) (INEGI, 2009), lo cual puede influir directamente en la presencia de hospederos intermediarios (Monks, 2013) y por ende en la disponibilidad local de helmintos y su capacidad de colonización, que es uno de los factores que influyen de manera importante en la riqueza de especies (Poulin, 1995, 1997). Cabe mencionar que estos son los únicos trabajos hasta la fecha, donde la medición de diversidad con los números de Hill se lleva a cabo en un estudio con enfoque helmintológico.

Por otro lado, de acuerdo con la **Tabla 27**, los resultados de la diversidad con el índice de Brillouin muestran un patrón similar a lo anterior cuando se comparan con los trabajos de Velarde-Aguilar, (2014), Cabrera-Guzmán (2002), para *L. megapoda*, *L. forreri*, respectivamente, donde *L. forreri* es la especie de hospedero con mayor diversidad ($HB=2.7$, 2.104) y la especie con menor diversidad es *L. catesbeianus* en este estudio. El patrón es similar si se compara el resto de cálculos (diversidad y equidad de Brillouin y el índice de BP), en los cuales, las comunidades de helmintos de *L. catesbeianus* poseen una equidad baja y una dominancia alta por la influencia del taxón más abundante.

Tabla 27: Componente de comunidad de los helmintos de algunos anuros de México.

Hospedero	<i>L. catesbeianus</i>		<i>L. megapoda</i>		<i>L. forreri</i>	
Estado	Hidalgo		Jalisco		Guerrero	
Localidad	San Felipe Orizatlán, Hidalgo	Lago de Atotonilco	Lago de Cajititlán	Lago de Chapala	San Pedro las playas	Carretera Aeropuerto
Cita	Este estudio	Velarde-Aguilar, 2014			Cabrera-Guzmán, et al. 2007	
Hospederos revisados	64	12	5	13	15	25
Hospederos infectados	50	12	5	13	13	24
Riqueza	13	6	3	6	11	13
Abundancia	1432	253	289	448	798	890
Diversidad Brillouin	1.05	1.517	1.065	2.29	2.766	2.104

Equidad de Brillouin	0.4148	-	-	-	0.812	0.578
Índice de Berger-Parker	0.6959	0.51	0.59	0.29	0.248	0.461
Especie dominante (Abundancia)	<i>F. catesbeianae</i>	<i>Foleyellides striatus</i>	<i>Eustrongylides</i> sp.	<i>Contracaecum</i> sp.	<i>Oswaldocruzia subauricularis</i>	

Los nemátodos fueron el grupo dominante en términos de riqueza y abundancia (al igual que los patrones observados por Aho, 1990) durante ambas temporadas, siendo importantes en la estructura del componente de comunidad del hospedero en estudio. Lo anterior resulta evidente al observar las curvas de rango-abundancia (**Fig. 41**), donde *F. catesbeianae* domina el componente de comunidad, (mientras que los taxones con abundancias menores a cuatro individuos aportan poco en este sentido). Cabe mencionar que se observan cambios importantes en las abundancias de *H. longiplexus*, *Fo. flexicauda*, *Cosmocerca* sp. y *Contracaecum* sp., los dos primeros son especies abundantes en la temporada de lluvias mientras que durante la temporada de secas sus abundancias bajan, lo contrario ocurre con los dos últimos. Como se discutió en la sección de la caracterización de la infección, los cambios en las abundancias y parámetros de infección entre las temporadas se pueden relacionar con las variaciones de temperatura y humedad y los cambios de conducta del hospedero en respuesta a estas variaciones, lo cual puede propiciar condiciones favorables o desfavorables para distintos taxones de helmintos (Vhora y Bolek, 2015). Cabe mencionar que a pesar de las predicciones de Aho (1990), numerosos estudios realizados en ránidos en la región Neártica y Neotropical muestran una composición dominada por los digéneos (Muzzall; 1991; McAlpine, 1997; Guillén-Hernández, 2000; Bursey y Goldberg, 20001; Pérez-Ponce de León et al. 2000; Bolek y Coggins, 2003; Paredes-Calderón et al. 2004; Cabrera-Guzmán et al. 2007; Yañez-Arenas y Guillén-Hernández, 2010); en este sentido, la dominancia de los digéneos refleja una estrecha relación de los hospederos con los ecosistemas acuáticos (Hillis y Wilcox, 2005); sin embargo, el patrón encontrado en este

trabajo no es consistente con esa afirmación, lo cual resulta similar a las observaciones realizadas para *L. brownorum*, *L. magnaocularis*, y *L. tarahumarae* en los trabajos de Bursey y Goldberg (2001) y Yañez-Arenas y Guillén-Hernández, (2010). Romero-Mayén et al. (2016) argumentan que la historia natural de estas ranas se conoce poco y sus hábitos pueden resultar predominantemente terrestres, en contraste con el resto de ránidos estudiados en el país.

Existen diversas propuestas en cuanto a los factores que intervienen en la estructuración de la comunidad y los determinantes de la diversidad de helmintos; de acuerdo con algunos autores, (Poulin, 1995, 1997) el pool regional de parásitos para el hospedero, a lo largo de su rango de distribución no es un mayor determinante en las comunidades de helmintos, en contraste, la disponibilidad local de helmintos y su capacidad de colonización si es un determinante en la riqueza de especies. Además, se hipotetiza la influencia de otros factores como el tamaño del hospedero, su vagilidad, dieta, hábitos, factores ecológicos y distribución geográfica (Aho, 1990; Esch et al. 1990; García-Altamirano et al. 1993; Mata-López et al. 2002; Paredes-Calderón et al. 2004; Hamann et al., 2006); esto es en parte consistente con los resultados observados, ya que la estructura de la comunidad es una mezcla heterogénea de taxones de helmintos que son característicos de anuros (factores filogenéticos), así como taxones que comúnmente utilizan peces o algunos invertebrados como hospederos intermediarios (*Eustrongylides* sp., *S. trispinosum*, *Contracecum* sp., *Procamallanus* sp.) y mamíferos (ej. *P. cf. sexalatus*, *Oncicola* sp.) que se distribuyen en la zona (factores ecológicos).

De acuerdo con Aho (1990), la estructuración de las comunidades de helmintos en anfibios no responden directamente a la influencia de las cadenas tróficas, debido al bajo requerimiento energético de estos organismos en respuesta a su condición ectoterma; sin embargo, este patrón no se observa en el presente estudio, donde la estructura de la comunidad se basa fundamentalmente en la dieta del hospedero ya que 11 de los 13 taxones recolectados se reclutan obligatoria o facultativamente por medio de la ingestión de un hospedero intermediario, canibalismo o piel con larvas infectivas (Krull, 1930; Snyder y Janovy, 1997; Anderson, 2000; Bolek et al, 2009; Xiong et al. 2009; Wiles y Bolek, 2015),

el resto de las infecciones se adquieren vía vector o penetración (*Cosmocerca* sp. y probablemente *F. catesbeiana* y *G. attenuata* se reclutan por penetración, mientras que *Fo. flexicauda* se recluta por medio de la picadura de un vector) (Anderson, 2000; Paredes-Calderón et al. 2004). Cabe mencionar que algunos estudios como los de García-Altamirano et al. (1993), Mata-López et al. (2002), Paredes-Calderón et al. (2004) Romero-Mayén et al. (2016) y Torres et al. (2018) se refieren a la cadena alimenticia como uno de los procesos estructuradores más importantes en ranas del género *Lithobates* que se distribuyen en el Neotrópico y la zona de transición en México. En este sentido, el componente de comunidad de este estudio se conforma por tres grupos de taxones: los generalistas (que son especies que naturalmente infectan otros vertebrados como hospederos definitivos, pero pueden usar los anuros como hospederos paraténicos), los especialistas (los cuales tienen una relación estrecha con los anuros), y los accidentales (aquellos que no infectan anfibios pero que se adquirieron por ingestión accidental), en el primer grupo se destacan *Eustrongylides* sp., *Contracaecum* sp., *P. cf. sexalatus*, *S. trispinosum*, y *Oncicola* sp., en el segundo grupo se encuentran *F. catesbeiana*, *Fo. flexicauda*, *G. attenuata*, *Cosmocerca* sp. y *H. longiplexus*; y del tercero se destacan *Procamallanus* sp. y probablemente *Cyclophyllidea* gen. sp.; por lo tanto, la especificidad hospedatoria no es un determinante del componente de comunidad de este estudio y es similar a los patrones mencionados por Esch et al. (1990) y Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León (2011), quienes indican que las comunidades de helmintos en ocasiones poseen un porcentaje de especies denominadas “núcleo” con altas ocurrencias y abundancias y un porcentaje de especies “satélite” que se observan con frecuencias y abundancias bajas. De acuerdo con las predicciones de Aho, (1990), los taxones dominantes en las comunidades de helmintos de anfibios son las especies generalistas; sin embargo el patrón observado en este estudio es una mezcla heterogénea de taxones generalistas y especialistas; esto no se observa en los trabajos de García-Altamirano et al. (1993); Mata-López et al. (2002); Paredes-Calderón et al. (2004); Romero-Mayén et al. (2016) y Torres et al. (2018) quienes reportaron un porcentaje mayor de taxones especialistas de anfibios. Como se mencionó anteriormente, los hábitos alimenticios de *L. catesbeianus* pueden jugar un rol esencial en la carga heterogénea de taxones de helmintos especialistas y generalistas de anfibios; específicamente la dieta a base de peces, quienes son hospederos intermediarios de cuatro helmintos no especialistas de anfibios que se recolectaron en este estudio: *Contracaecum* sp.,

Eustrongylides sp., *Serpinema trispinosum* y *Procamallanus* sp. (Anderson, 2000; Wiles y Bolek, 2015). En contraste, se conoce con poco detalle la dieta de algunas ranas del género *Lithobates* de México que obtuvieron una alta carga de helmintos especialistas, como *L. dumni*, *L. vaillanti*, y *L. forreri*; sin embargo, se ha observado que principalmente depredan invertebrados pequeños y en raras ocasiones vertebrados pequeños (Pulido-Flores, 1993; Loc-Barragan et al. 2017; Avalos-Vera y Vázquez-Cruz, 2018); en consecuencia su tamaño y conducta pueden restringirlos a consumir el amplio rango de presas que *L. catesbeianus* es capaz de depredar (Lemos-Espinal et al. 2015).

También, Aho (1990) mencionó que las comunidades de helmintos en hospederos con distribución Neártica son poco diversas con relación a las comunidades observadas en el Neotrópico; sin embargo, el componente de comunidad del presente estudio posee una riqueza similar (13 taxones: dos digéneos, dos céstodos, ocho nemátodos y un acantocéfalo) con respecto al trabajo de Muzzall (1990) para *L. catesbeianus* (13 taxones: ocho digéneos y cinco nemátodos) y *L. clamitans* (13 especies: Ocho digéneos, un cestodo y cuatro nemátodos) (Michigan, Estados Unidos) y al de Mata-López et al. (2010) para *L. catesbeianus* (nueve taxones: cuatro digéneos y cinco nemátodos) (Nebraska, Estados Unidos). Cabe mencionar que a pesar de que la riqueza es similar, existen dos diferencias principales en estos estudios: la primera es la diversidad de grupos taxonómicos, que es mayor en el presente estudio; además, la estructura de la comunidad está dominada por los digéneos en las ranas del neártico. Estas diferencias en composición y estructura se pueden explicar por la disponibilidad diferencial de helmintofauna en las zonas de estudio, igualmente, se debe tomar en consideración que las zonas de colecta de los estudios de Muzzall, (1990) y Mata-López, et al (2010) corresponden a sitios geográficos donde *L. catesbeianus* se distribuye de manera natural, por lo que, la disponibilidad de algunos taxones puede variar, ya sea en función de su tolerancia a las condiciones abióticas o la presencia de hospederos intermediarios adecuados para su transmisión. En este sentido, cabe mencionar, el trabajo de Paredes-Calderón et al. (2004) para *L. vaillanti*, que es una rana con distribución neotropical, para la cual se obtuvo una riqueza específica alta (24 taxones) dentro de un amplio rango de grupos taxonómicos (13 digéneos, ocho nemátodos y tres acantocéfalos) así como *L.cf. forreri* en el trabajo de Cabrera-Guzmán et al (2007) donde se reportaron 19

taxones correspondientes a cinco digéneos, dos céstodos, dos acantocéfalos y 10 nemátodos; esta alta riqueza en estos estudios es atribuída por las condiciones ecológicas del lugar, como los hábitos alimenticios y la ausencia de estacionalidad marcada, mientras que la composición de especies se vio fuertemente influenciada por factores evolutivos. En relación a los trabajos de la región neártica, estos obtuvieron un componente de comunidad de mayor riqueza y diversidad, es recomendable por lo tanto, realizar una mayor cantidad de estudios de comunidades de helmintos en ranas del Neotrópico, con el fin de contar con información útil para comparar los patrones de composición de ambas regiones biogeográficas.

X.5 Infracomunidades

Con base en los patrones propuesto por Aho (1990), las infracomunidades de helmintos de *L. catesbeianus* en la localidad de estudio son de carácter depauperado y poco diversas, por la riqueza y abundancia de helmintos es muy variable en este nivel; el promedio de riqueza por infracomunidad fue de 2.9 taxones, mientras que el mayor número de taxones obtenidos fue de cinco y el menor fue de uno. La diversidad promedio con el exponente $q=1$ arrojó resultados bajos (Total: 1.14, Lluvias: 1.26; Secas: 1.05 especies efectivas respectivamente) lo cual indica una baja diversidad y equitatividad, al igual que la diversidad con el índice de Brillouin ($HB_{total}=0.3088$; $HB_{lluvias}= 0.3275$; $HB_{secas}= 0.286$) sin embargo, la dominancia ($BP_{total} = 0.7829$; $BP_{lluvias}= 0.776$; $BP_{secas}= 0.790$) es altas.

Los resultados de las infracomunidades descritos en este estudio se pueden contrastar con diversos trabajos realizados en anuros de la región Neártica y Neotropical (**Tabla 28**). El patrón observado aquí, es similar en algunos casos al propuesto por Aho (1990); ya que los hospederos de la región Neártica (salvo algunas excepciones) poseen una riqueza y diversidad de helmintos menores que las ranas Neotropicales. Resulta importante resaltar el trabajo de Muzzall, (1990) (*L. catesbeianus*), en el cual, las infracomunidades poseen una mayor riqueza específica; sin embargo, los resultados de la diversidad y equidad de Brillouin son menores; se obtuvo una composición de comunidades dominada por digéneos de afinidad principalmente neártica (ej. *Gorgoderina amplivava*; *Gorgoderina* spp.; *Haematoloechus parviplexus*, *H. longiplexus*), de los cuales, *Gorgoderina attenuata* y *H. longiplexus* forman

parte de las infracomunidades del hospedero en este estudio; cual sugiere que estos helmintos poseen una fuerte asociación con *L. catesbeianus* y puede formar parte de la helmintofauna núcleo (en acuerdo a lo observado por Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2011, para peces siluriformes en México) de este hospedero en la zona de estudio (Muzzall, 1991); estas observaciones son consistentes con lo que se ha reportado para algunas ranas del neártico, incluyendo *L. catesbeianus* (Muzzall, 1991; Yolder y Coggins, 1996; McAlpine, 1997; Bolek y Coggins, 2001; Muzzall et al. 2001), y para algunos ranidos mexicanos, que incluyen a *L. brownorum*, *L. magnaocularis*, y *L. tarahumarae* (Burse y Goldberg, 20001; Yañez-Arenas y Guillén-Hernández, 2010). Las diferencias en riqueza y diversidad en estas regiones biogeográficas se han relacionado con las variaciones climáticas irregulares de la región neártica, por lo cual, algunos anuros se ven obligados a hibernar o bien, reducen su demanda energética y modifican conductas de forrajeo y tasas de consumo de presas, lo cual influye en el potencial de reclutamiento de helmintos y en consecuencia, reducir la diversidad en las infracomunidades; en contraste, el Neotrópico se caracteriza por poseer una temporalidad menos marcada, lo cual permite que los helmintos completen sus ciclos de vida con mayor facilidad a lo largo del año (Paredes-Calderón et al. 2004).

Tabla 28: Infracomunidades de helmintos de algunas especies de anuros distribuidas en la región Neártica y Neotropical.

Cita	Hospedero	Distribución	N° hospederos revisados	Abundancia	Riqueza	Diversidad de Brillouin	Equidad de Brillouin
Este estudio		Hidalgo, México	64	28 (1-255)	1.67± 1.27 (0.00-5.00)	0.3088 ± 0.278 (0- 0.9152)	0.678 ± 0.322 (0.067-1)
Muzzall (1991)	<i>L. catesbeianus</i>	Michigan, Estados Unidos	127	26.6 ± 28.8	2.9 ± 1.2	0.23 ± 0.14	0.47 ± 0.23
McAlpine (1997)		Nueva Brunswick, Canadá	268	14.4	2.1	-	-
Rhoden y Bolek (2012)		Nebraska, Estados Unidos	50	104.9 ± 65.6	2.0 ± 0.8	-	-
Muzzall (1991)				120	24.8 ± 29	2.7 ± 1.5	0.19 ± 0.15
	<i>L. clamitans</i>		59	153.7 ± 206.6	5.2 ± 2.7	0.84 ± 0.46	0.58 ± 0.24

Muzzall et al. (2001)		Michigan, Estados Unidos	35	122.4 ± 293.8	3.9 ± 2.5	0.68 ± 0.48	0.56 ± 0.27
			63	82.7 ± 196.1	4.1 ± 2.3	0.72 ± 0.43	0.55 ± 0.27
			24	57.4 ± 46.6	4.8 ± 1.5	0.88 ± 0.39	0.6 ± 0.24
			37	69.6 ± 107.4	2.5 ± 2.2	0.38 ± 0.41	0.31 ± 0.33
			21	86.1 ± 135.8	3.9 ± 2.1	0.66 ± 0.42	0.52 ± 0.26
García-Altamirano et al. (1993)	<i>L. dunni</i>	Michoacán, México	66	878.4 ± 2010	3.3 ± 1.5	0.54 ± 0.43	0.38 ± 0.33
Muzzall y Peebles (1991)	<i>L. sylvaticum</i>	Michigan, Estados Unidos	100	3.5 ± 4.7	1.1 ± 0.8	0.043 ± 0.08	0.119 ± 0.22
Yolder y Coggins (1996)		Wisconsin, Estados Unidos	20	2.1 ± 1.7	4.90 ± 6.94	0.38 ± 0.35	-

Continuación tabla 28

Cita	Hospedero	Distribución	N° hospederos revisados	Abundancia	Riqueza	Diversidad de Brillouin	Equidad de Brillouin
Cabrera-Guzmán, 2002	<i>L. forreri</i>	Guerrero, México	15	53.2 (0-148)	3.2 (0.5-6)	0.915 ± 0.621	0.516 ± 0.323
			25	35.6 (0-113)	3.32 (0-7)	1.077 ± 0.510	0.731 ± 0.285
Paredes-Calderón, 2004	<i>L. vaillanti</i>	Laguna Escondida, Veracruz	76	16.1 ± 16.3 (1-102)	3.49 ± 0.22 (1-7)	1 ± 0.55 (0.37-2.04)	0.70 ± 0.31 (0.47-1)
Velarde-Aguilar, 2014	<i>L. megapoda</i>	Jalisco, México	12	19.58 ± 10.68 (4-44)	2.75 ± 0.75 (2-4)	0.82 ± 0.38 (0.23-1.35)	-
			5	57.8 ± 15.41 (40-77)	2.4 ± 0.54 (2-3)	0.79 ± 0.34 (0.18-1.01)	-
			13	36.46 ± 54.42 (1-202)	2.30 ± 0.85 (1-3)	0.70 ± 0.44 (0-1.31)	-
Romero-Mayén, 2011	<i>L. psilonota</i>	Jalisco, México	10	5.8 (2-7)	1.3 (1-3)	0.264 (0.464 - 1.03)	0.332 (0.69-1)
			10	10 (5-17)	1.6 (1-5)	0.439 (0.464-1.639)	0.357 (0.614-0.828)
Torres et al. 2018	<i>L. montezumae</i>	Estado de México, México	30	183.1 ± 296.7	2.4 ± 1.1	0.42 ± 0.36	0.4 ± 0.38

Ramírez-Cruz, 2019	<i>L. spectabilis</i>	Hidalgo, México	40	14.56 ± 20.64	2.27 ± 1.22	0.37 ± 0.32	-
			37	20.97 ± 33	1.91 ± 0.86	0.31 ± 0.30	-

Se desconoce si existen fenómenos de intercambio de fauna entre *L. catesbeianus* y los anuros con los que coexiste en la zona de recolecta; sin embargo, es plausible que las especies de ranidos nativas sean mayormente susceptibles a este fenómeno, que el resto de grupos de anuros (Brooks y Ferrao, 2005). En este sentido, cabe mencionar que en la zona de estudio, por lo menos dos especies de ranidos (*Lithobates berlandieri* y *L. johni*) muestran hábitos similares a los de esta rana (Lemos-Espinal et al. 2015), al igual que dos especies de la familia Leptodactylidae, (*Leptodactylus melanonotus* y *L. fragilis*) (Ramírez-Bautista et al. 2014); con excepción de *L. johni*, todos los anteriores han sido observados coexistiendo directamente con el anfibio en estudio. Romero-Mayén et al, (2016), sugieren que las faunas helmintológicas de los ranidos mexicanos se ven influenciadas por dos fenómenos: la ingestión de huevos o larvas y la dependencia del ambiente acuático de los hospederos. En consecuencia, la helmintofauna de las especies arriba mencionadas puede ser similar.

.De manera similar, Brooks y Ferrao (2005) sugieren que las interacciones parásito hospedero se caracterizan por la utilización (ecológicamente especializada y conservadora filogenéticamente hablando) de un recurso que se distribuye temporal y espacialmente; en consecuencia, la habilidad de los parásitos para rastrear el mismo recurso distribuido a lo largo de distintas especies de hospederos se denominó flexibilidad ecológica (Janzen, 1985) y se propuso como uno de los mecanismos que les permite a los helmintos cambiar de hospederos (*Host switching*) (Brooks et al. 2006 a,b). Tomando en consideración lo anterior, se recomienda realizar análisis de las comunidades de helmintos en los anuros que coexisten con *L. catesbeianus* en la zona de estudio (*Leptodactylus* spp., *Lithobates* spp., *Incilius nebulifer*, entre otras) con el fin de corroborar si existe un fenómeno de transferencia de helmintos hacia las ranas nativas, esto resulta imprescindible ya que la entrada de nuevos patógenos a una zona donde anteriormente no estaban presentes, puede resultar catastrófica para las especies nativas (Daszak et al., 1999, 2000, 2003; Prenter et al., 2004). Por último,

se sabe que *L. catesbeianus*, actúa como reservorio natural del hongo patógeno *Batrachochytrium dendrobatidis*, (Mazzoni et al. 2003; Rizkalla, 2009; Miaud et al. 2016; Borzée et al. 2017) el cual es una de las mayores amenazas para las poblaciones de anfibios a nivel mundial (Hasselmann et al. 2004) y existe evidencia de que este anuro ha introducido especies de parásitos dentro de sitios geográficos lejanos a su distribución nativa (Brooks et al, 2006a; Hamann et al. 2006), por lo que su presencia como especie introducida no debe tomarse a la ligera.

XI. CONCLUSIONES

El registro helmintológico de *L. catesbeianus* en la localidad del Naranjal, San Felipe Orizatlán, Hidalgo; consta de 13 taxones, pertenecientes a cuatro grupos: Dos digéneos (*H. longiplexus* y *G. attenuata*); dos céstodos (Onchoproteocephalidea I gen sp. y Cyclophyllidea gen sp.); ocho nemátodos (*F. catesbeianae*, *Fo. flexicauda*, *P. cf. sexalatus*, *S. trispinosum*, *Contracaecum* sp., *Cosmocerca* sp., *Eustrongylides* sp. y *Procamallanus* sp.) y un acantocéfalo (*Oncicola* sp.).

Cuatro representan nuevos registros para el hospedero: los nemátodos *Cosmocerca* sp., *Physocephalus* cf. *sexalatus*, *Serpinema trispinosum* y el acantocéfalo *Oncicola* sp., lo cual sugiere que el inventario de helmintofauna de *L. catesbeianus* no se ha completado.

Dos representan nuevos registros para México; los nematodos *Faulcastra catesbeianae* y *Foleyellides flexicauda*. Los cuales han sido reportados con anterioridad en poblaciones de *Lithobates catesbeianus* en Estados Unidos.

Se registraron seis sitios de infección (Intestino, estómago, mesenterio, pulmones, vejiga urinaria y tejido conectivo), de los cuales el intestino fue que obtuvo la mayor cantidad de especies e individuos (6, 861 respectivamente), lo cual es congruente con el patrón observado en anuros neárticos y neotropicales.

Los taxones obtenidos conforman una mezcla de afinidades Neártica y Neotropical, lo cual se asocia a la ubicación de la zona de colecta (cercana a la zona de transición de estas regiones biogeográficas) así como al origen de *L. catesbeianus* (Neártico).

No se identificaron seis taxones a nivel específico por la ausencia de adultos, los cuales poseen características morfológicas diagnósticas para su identificación. Los parámetros de infección están dominados por *F. catesbeiana* y *H. longiplexus*, lo cual es consistente con observaciones previas en este hospedero; sin embargo, existe una gran cantidad de taxones con bajas prevalencias (*Cyclophyllidea* gen sp.; *Procamallanus* sp.; *Contraecum* sp., *S. trispinosum*; *Oncicola* sp.; *P. cf. sexalatus*), esto indica, la presencia de especies núcleo y satélite, lo cual es congruente con patrones observados en otros vertebrados.

Los helmintos obtenidos se clasifican en tres grupos de acuerdo a su modo de reclutamiento: aquellos que se adquieren por la ingestión de un hospedero intermediario, los que se adquieren por la picadura de un vector, y los que ingresan al hospedero por vía de penetración directa. En este sentido, el primer grupo fue el más diverso, incluyendo el 84.61% de la helmintofauna registrada; seguida por el segundo grupo con 15.38% y el tercer grupo con 7.69%.

Se observaron cambios en los patrones de infección de algunas especies (que se reclutan por ingestión de peces y artrópodos, así como por penetración), lo cual sugiere que los cambios en las variables climáticas, y subsecuentemente en la conducta del hospedero pueden afectar estos parámetros.

El componente de comunidad y las infracomunidades son depauperadas y poco diversas, lo cual es consistente con los patrones observados en el Neártico, y los estudios que se han llevado a cabo con esta especie de anfibio. Cabe mencionar, que se encuentran dominadas en gran medida por los nemátodos (abundancia y riqueza), lo cual es inconsistente con los patrones observados en ránidos acuáticos, donde los digéneos abundan. En este sentido las comunidades de helmintos observadas en sapos (*Bufo* spp.) del Neotrópico son más similares.

La estructuración de las comunidades se ve influenciada por la cadena trófica en gran medida y la disponibilidad local de helmintos, ya que cerca del 80% de la helmintofauna ingresa al hospedero por esta vía, ; mientras tanto, la especificidad hospedatoria se observa en menor medida.

La presencia de *L. catesbeianus* en la zona de estudio debe considerarse como una amenaza directa a la biodiversidad de la zona, por sus hábitos depredadores generalistas y capacidad de transmisión de patógenos potenciales a los anuros nativos; por lo tanto, se deben generar propuestas en torno a su control biológico con una visión integral sobre los riesgos intrínsecos de la especie y en perspectiva del riesgo de posibles enfermedades emergentes.

XII. BIBLIOGRAFÍA

Aho, J. M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes. In *Parasite communities: Patterns and processes*, G. W. Esch, A. O. Bush, and J. M. Aho (eds.). Chapman and Hall, London, U.K., p. 157–196.

Amin O. M. 1987: Key to the families and subfamilies of Acanthocephala, with the erection of a new class (Polyacanthocephala) and a new order (Polyacanthorhynchida). *Acta Parasitologica*73: 1216–1219.

AmphibiaWeb. 2017. <http://amphibiaweb.org>. University of California, Berkeley, CA, USA. Consultado 8-XI-17.

Anderson R.C. 2000. *Nematode Parasites of Vertebrates. Their development and Transmission*. 2nd edición. CABI, International Publishing.

Angulo, A., J. V. Rueda-Almonacid, J. V. Rodríguez-Mahecha y E. Lamarca. 2006. Técnicas de inventario y monitoreo para los anfibios de la Región Tropical Andina. *Conservación Internacional. Serie Manuales de Campo N° 2*, Panamericana Formas e Impresiones, Bogotá, Colombia.

Araujo A., A. M. Jansen, F. Bouchet, K. Reinhard y L. F. Ferreira. 2003. Parasitism, the diversity of life and paleoparasitology. *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz*. 98 (1) 5-11.

Avalos-Vela, R. y V. Vazquez-Cruz. 2018. Depredación de *Lithobates vaillanti* sobre *Incilius valliceps* en Veracruz, México. *Boletín de la Asociación Herpetológica Española*. 29 (2).

Baker M. R. 1978. Development and transmisión of *Oswaldocruzia pipiens* Walton, 1929 (Nematoda: Trichostrongylidae) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology*. 5: 1026-1031.

Baker, M. R. 1979. *Serpinema* spp. (Nematoda: Camallanidae) from turtles of North America and Europe. *Canadian Journal of Zoology*. 57: 934-939.

Baker, M. R. 1980. Reclassification of *Oxysomatium inglisi* Anderson, 1964 and *Aplectana gigantea*, Olsen, 1938 (Nematoda: Cosmocercoidea) from North American Frogs. *Systematic Parasitology*. 1 (3/4): 245-253.

Baker, M. R. 1986. *Falcaustra* species (Nematoda: Kathlaniidae) parasites of turtles and frogs in Ontario. *Canadian Journal of Zoology*. 64: 228-238.

Baker, M. R. 1987. Synopsis of the nematoda parasitic in amphibians and reptiles. *MUN Occas. Pap. Niol*. 11: 1-325.

Barlett C., y R. Anderson. 1985. Larval nematodes (Ascaridida and Spirurida) in the aquatic snail *Lymnaea stagnalis*. *Journal of Invertebrate pathology*. 46: 153-159.

Bautista-Hernández, C. E., S. Monks y G. Pulido-Flores. 2013. Los parásitos y el estudio de su biodiversidad: un enfoque sobre los estimadores de la riqueza de especies. *Estudios científicos del estado de Hidalgo y zonas aledañas*. Vol. II. 13-17.

Bautista-Hernández, C. E., S. Monks, G. Pulido-Flores y A. E. Rodríguez-Ibarra. 2015. Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología y su

aplicación en estudios de caso. In Estudios en Biodiversidad, Vol 1. Lincoln NE. Zea Books 11-19.

Benach, J. L., and W. J. Crans. 1973. Larval development and transmission of *Foleyella flexicauda* Schacher and Crans, 1973 (Nematoda: Filarioidea) in *Culex territans*. Journal of Parasitology. 59: 797-800.

Berland, B. 1961. Use of glacial acetic acid for killing parasitic nematodes for collection purposes. Nature. 191:1320-1321.

Biserkov V., y A. Kostadinova. 1997 Development of the plerocercoid I of *Ophiotaenia europea* in reptiles. International Journal Of Parasitology. 27 (12): 1513-1516.

Bolek, M. G., y J. R. Coggins. 2000. Seasonal occurrence and community structure of helminth parasites from the eastern American toad, *Bufo americanus americanus*, from southeastern Wisconsin, USA. Comparative Parasitology 67: 202–209.

Bolek, M. G. y J. R. Coggins. 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., Tracy H. R., y J. Janovy. 2010. The role of damselflies (Odonata: Zygoptera) as paratenic hosts in the transmission of *Halipegus eccentricus* (Digenea: Hemiuridae) to anurans. Journal of Parasitology.96: 724-735.

Bolek M. G., y J. J., Janovy Jr. 2007. Small frogs get their worms first: the role of nonodonate arthropods in the recruitment of *Haematoloechus coloradensis* and *Haematoloechus complexus* in newly metamorphosed northern leopard frogs, *Rana pipiens*, and woodhouose's toad, *Bufo woodhousii*. Journal of Parasitology. 93 (2). 300-312.

Bolek M. G., Snyder S. D., y J. J., Janovy Jr. 2009. Alternative life cycle strategies and colonization of Young anurans by *Gorgoderina attenuata* in Nebraska. *Journal of Parasitology*. 95(3). 604-616.

Borzee A., T. A. Kosch, M. Kim, Y. Jang. 2017. Introduced bullfrogs are associated with increased *Batrachochytrium dendrobatidis* prevalence and reduced occurrence of Korean treefrogs. *PLoS ONE*. 12(5): 1-14.

Bravo-Hollis, M. 1943. Estudio sistemático de los trematodos parásitos de los ajolotes de México. *Anales del Instituto de Biología*. 15 (1): 1-19.

Bravo-Hollis, M. 1948. Descripción de dos especies de trematodos parásitos de *Bufo marinus* L. procedentes de Tuxtepec, Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*. 19 (1):153-161

Bravo-Hollis M. y R. Brenes-Madrigal. 1959. Helminths of the republic of Costa Rica X. Nematoda 4. Sobre la posición taxonómica de los géneros *Ozolaimus* Dujardin, 1845 y *Macracis* Gedoelst, 1916. *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional Autónoma de México. 30: 209-225.

Bray R. A., D. I. Gibson y A. Jones. 2008. *Keys to the Trematoda: Volume 3*. CAB International y Natural History Museum. 824 p.

Brooks D. R. y A. Ferrao. 2005. The historical biogeography of co-evolution: Emerging infectious diseases are evolutionary accidents waiting to happen. *Journal of Biogeography*. 32. 1291-1299.

Brooks D. R., León-Règagnon V., MacLennan D. A., y D. Zelmer. 2006a. Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. *Ecology*. 87(7) 576-585.

Brooks D. R., McLennan D. A., León-Règagnon, V., y E. Holberg. 2006b. Phylogeny, ecological fitting and lung flukes: Helping solve the problem of emerging infectious diseases. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 77: 225-233.

Brusca, R.C., y G. J. Brusca. 2003. *Invertebrates*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland Massachusetts. 966 p.

Burse C. R. y S. R. Goldberg. 2001. *Falcaustra lowei* n. sp. And other helminths from the tarahumara frog *Rana tarahumarae* (Anura: Ranidae) from Sonora Mexico. *Journal of Parasitology*. 87 (2) 340-344.

Burse C. R. y S. R. Goldberg, G. Salgado-Maldonado y F. R. Méndez de la Cruz. 1998. *Rillietnema brachyspiculatum* sp. n. (Nematoda: Cosmocercidae) from *Lepidophyma tuxtlae* (Sauria: Xantusiidae) from Mexico. *Journal of Helminthology*. 65: 164-168.

Bush, A. O., J. C. Fernández, G. W. Esch, y J. R. Seed. 2001. *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press. Estados Unidos.

Bush A. O., K. D. Lafferty, J.M. Lotz y A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology in its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*. 83:575-583.

Caballero y Caballero, E. 1942a. Trematodos de las ranas de la Ciénega de Lerma, Estado de México III. Redescipción de una forma norteamericana de *Haematoloechus* y algunas consideraciones sobre *Glypthelmins californiensis* (Cort,1919). *Anales del Instituto de Biología*.73.79.

Caballero y Caballero, E. 1942b. Trematodos de la Ciénega de Lerma, Estado de México II, descripción de una nueva especie de *Haematoloechus*. *Revista Brasileira de Biología*. 2 (2). 155-158.

Caballero y Caballero, E. y D. Sokoloff. 1935. Segunda contribución al conocimiento de la parasitología de *Rana montezumae* con un resumen y descripción de una nueva especie y clave del género *Haematoloechus*. Anales del Instituto de Biología. 5 (1): 1-35.

Caballero y Caballero, C.E. y M. Bravo-Hollis. 1949. Description d'un nouveau genre de Pleurogeninae (Trematoda: Lecithodendriidae) de grenouilles du Mexique: *Langeronia macrocirra* n.,g., n.,sp. Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. 24:193-199.

Caballero y Caballero, C.E. 1933. Nemátodos parásitos de los batracios de México II. *Oxysomatium mexicanum* nov. Espec. Anales del instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. 4: 187-190

Caballero y Caballero, E. 1935a. Nemátodos de los batracios de México III, cuarta contribución al conocimiento de la parasitología de *Rana montezumae*. Anales del Instituto de Biología. 6 (2):103-117.

Caballero y Caballero, C. E. 1935b. Nematodes of the reptiles of Mexico II. Anals of Tropical Medicine and Parasitology. 32:225-229.

Caballero y Caballero, E. 1939. A new species of *Camallanus* from the stomach of *Kinosternon hirtipes*. IV. Parasitology. 31: 448-450.

Caballero y Caballero, E. 1943. Nemátodos de los reptiles de México VII. Acerca de la presencia de *Camallanus scabrae* MacCallum, 1918 en las tortugas de agua dulce del sureste de México. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. 14. 195-200.

Caballero y Caballero, E. 1944. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la república de Guatemala. Nematoda: Primera parte. Filarioidea I. Anales del Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México. 15: 87-108.

Caballero y Caballero, C. E., B. L. Flores-Barroeta y R. G. Grocott. 1956. Helminths of the Republic of Panamá. Redescrpciones de algunos trematodos ya conocidos pero nuevos en la fauna helmintológica de este país. *Revista Biológica Tropical*. 4:161-177.

Cabrera-Guzmán E. 2002. Comunidades de helmintos parásitos de *Rana forreri* Boulenger, 1883 (Amphibia: Ranidae) en dos localidades del municipio de Acapulco, Guerrero, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 160 p.

Cabrera-Guzmán, E., Garrido-Olvera, L., y V. León-Règagnon. 2010. Helminth parasites of the leopard frog *Lithobates* sp. (Amphibia: Ranidae) from Colima, México. *Journal of Parasitology*. 96: 736-739.

Cabrera-Guzmán, E., León-Règagnon, V., y L. García-Prieto. 2007. Helminth parasites of the leopard frog *Rana* cf. *forreri* (Amphibia: Ranidae) in Acapulco, Guerrero, México. *Comparative Parasitology*. 74: 96-107.

Canseco-Márquez L. y G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. CONABIO. México. 302 p.

Casas-Andreu G., G. Valenzuela-López y A. Ramírez-Bautista. 1991. Cómo hacer una colección de anfibios y reptiles. Cuadernos 10. Instituto de Biología. UNAM. México.

Comision Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad (CONABIO). 2016. Sistema de información sobre especies invasoras en México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. <http://www.biodiversidad.gob.mx/invasoras>. 8-XI-17.

Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2003. Programa de manejo: Reserva de la Biosfera Barranca de Meztitlán. Mexico. 202 p.

Chabaud, A.G. 1978. Keys to genera of the superfamilies Cosmoceroidea, Seuratoidea, Heterakoidea and Subuluroidea. In CIH keys to the nematode parasites of vertebrates. No 6, Commonwealth Agricultural Bureaux. Londres.

Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. and Chiu, C. H. 2015. Online Program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R). Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/. Última consulta: 10-XI-17.

Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., y R. K. Colwell. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill Numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*. 84. 45-67.

Chao, A. y L. Jost. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 93. 2533-2547.

Chao, A. y L. Jost. 2015. Estimating diversity and entropy profiles via discovery rates of new species. *Methods in Ecology*. 6. 873-882.

Chávez L. R. y Montoya M. J. 1988. Nemátodos y acantocéfalos del tracto digestivo de “lebrancha” *Mugil curema* (Valenciennes, 1836) de la Laguna de Tamiahua, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 67 pp.

Chervy L. 2002. The terminology of larval cestodes or metacestodes. *Systematic Parasitology*. 52: 1-33.

Colwell, R. K., Chao, A., Gotelli, N. J., Lin, S. Y., Mao, C. X., Chazdon, R. L. 2012. Models and estimators linking individual-based and simple-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of Plant Ecology*. 5: 3-21.

Cook M. T., S. S. Heppell, T. S. García. 2013. Invasive bullfrog larvae lack developmental plasticity to changing hydroperiod. *The journal of Wildlife Mnagement*. 4: 655-662.

Cort, W. W. 1915. North American frog lung flukes. Transactions of the American Microscopical Society. 34 (4):203-240.

Crans, W. J. 1970. The blood feeding habits of *Culex territans* Walker. Mosquito News. 30: 445-447.

Crofton, H. D. 1971a. A quantitative approach to parasitism. Parasitology. 62, 179-193.

Crofton, H. D. 1971b. A model of host-parasite relationships. Parasitology. 63, 343-364.

Dzszak, P., L. Berger, A.A. Cunningham, A. D Hyatt, D.E Green, y R. Speare. 1999. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. Emerging Infectious Diseases. 5: 735-748.

Dzszak, P., A.A. Cunningham, y A. D Hyatt. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. Science. 287: 443-449.

Dzszak, P., A.A. Cunningham, y A. D Hyatt. 2003. Emerging infectious diseases and amphibian population declines. Diversity and Distributions. 9: 141-150.

De Chambrier A., T. Scholz, J. Mariaux y R. Kuchta. 2017. ONCHOPROTEOCEPHALIDEA I. En: Planetary Biodiversity Inventory (2008-2017) Tapeworms from vertebrate bowels of the earth. Eds: J.N. Caira y K. Jensen. Estados Unidos. 279-305.

Dixon J. R. y J. A. Lemos-Espinal. 2010. Anfibios y reptiles del estado de Querétaro, México. CONABIO. México. 427 p.

Doubledee R. A., E. B. Muller y R. M. Nisbet. 2003. Bullfrogs, disturbance regimes, and the persistence of California red-legged frogs. The Journal of Wildlife Management. 67: 424-438.

Esch G. W., Bush A. O., y J. M. Aho. 1990. Parasite communities: Patterns and processes. Chapman y Hall. Londres.

Espínola-Novelo J.F., Guillén-Hernández S., González-Salas C. y A. Canto. 2017. Helminth diversity of two anurans: *Rhinella marina* and *Incilius valliceps*. (Anura: Bufonidae) from Lagunas de Yahalu, Yucatán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88(2): 365-371

Espinosa Organista, D., J. Morrone, C. Aguilar y J. Llorente. 2000. Regionalización Biogeográfica de México: Provincias Bióticas. Cap. 2, pp. 619-644. En: Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento Vol. II. F

Espinoza-Jiménez A. F. 2006. Registro helmintológico de *Bufo marinus* en dos localidades de Oaxaca, México. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Espinoza-Jiménez A. F., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia y V. León-Regagnon. 2007. Checklist of helminth parasites of the Cane Toad *Bufo marinus* (Anura:Bufonidae) from Mexico. 93 (4):937-944.

Esslinger J. H. 1986. Redescription of *Foleyellides striatus* (Ochoteren y Caballero, 1932) (Nematoda: Filarioidea) from a Mexican Frog, *Rana montezumae*, with Reinstatement of the genus *Foleyellides* Caballero, 1935. 53(2): 218-223.

Falcón-Ordaz J., S. Monks, G. Pulido-Flores y R. Rodríguez-Amador. 2014. A new species of *Aplectana* (Nematoda: Cosmocercidae) in *Ambystoma velasci* (Amphibia: Ambystomatidae) from Mexico. *Comparative Parasitology*. 81 (2): 220-224.

Fautzkie J. S., y J. L. Crites. 1977. A redescription of *Eustrongylides tubifex* (Nitzsch, 1819) Jagerskiold, 1909 (Nematoda:Dioctophymatidae) from mallards (*Anas platyrhynchos*). *Journal of Parasitology*. 63: 707-712.

Frerebeau N. 2019. Analisis, seriation and visualization of Archaeological count. Paquete del software R. disponible en: <https://cran.r-project.org/web/packages/tabula>.

Ficelota G. F., Thuiller W., Miaud C. 2007. Prediction and validation of the potential global distribution of a problematic alien invasive species: The American Bullfrog. Diversity and distributions. 13 : 476-485.

Freze, V. I. 1965. Essentials of Cestodology. Vol. V. Proteocephalata in fish, amphibians and reptiles. Izdatel'stvo Nauka, Moscow, Russia, 538 pp. (in Russian; English translation, Israel Program of Scientific Translation, 1969, Cat. No. 1853, v + 597 pp.).

Fuller T. E., Pope K. L, D.T. Ashton y H. H. Welsh. 2011. Linking the distribution of an invasive Amphibian (*Rana catesbeiana*) to hábitat conditions in a managed river system in Northern California. Restoration Ecology. 19: 204-213.

Gallas, M. C., Calegaro-Marques, C y S. Benke-Amato. 2015. Supplemental observations on the morphology of *Procamallanus (Spirocamallanus) hilarii* (Nematoda: Camallanidae) parasitizing two species of *Astyanax* (Characiformes: Characidae) and ecological analyses. Revista Mexicana de Biodiversidad. 86: 590-596.

García-Altamirano, I., G. Pérez-Ponce de León, y L. García-Prieto. 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., B. Mendoza-Garfías y G. Pérez-Ponce de León. 2014a. Biodiversidad de Platyhelminthes parásitos en México. Revista Mexicana de Biodiversidad. 85: 164-170.

García-Prieto, L., D. Osorio-Sarabia y M. R. Lamothe-Argumedo. 2014b. Biodiversidad de Nematoda parásitos de vertebrados en México. Revista Mexicana de Biodiversidad. 85: 171-176.

García-Prieto, L., M. García Varela y B. Mendoza-Garfias. 2014c. Biodiversidad de Acanthocephala en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 177-182.

García-Prieto L., Ruiz-Torres N., Osorio-Sarabia, D. y A. Merlo-Serna. 2014 d. *Foleyellides rhinellae* sp. nov. (Nematoda: Onchocercidae) a new filaria parasitizing *Rhinella marina* (Anura: Bufonidae) in Mexico. *Acta Parasitologica*. 59 (3): 478-484.

Gibbons L. M. 2010. Keys to the Nematodes parasites of vertebrates. SV. CABR. USA. 416p.

Gobierno del Estado de Hidalgo, Secretaría de Planeación, Desarrollo Regional y Metropolitano. 2016. Enciclopedia de los municipios del estado de Hidalgo: San Felipe Orizatlán. Disponible en: <http://intranet.e-hidalgo.gob.mx>. Última consulta: 09-XI-2017.

Goldberg S. R. 2002. Helminths of the bullfrog, *Rana catesbeiana* (Ranidae), in California with Revisions to the California Anuran Helminth List. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*. 101 (3): 118-130.

Gomes A. P. N., N. Ollifers, J. G. R. Souza, H. S. Barbosa, P. S. D'Andrea y A. Maldonado Jr. 2012. A new acanthocephalan species (Archiacanthocephala: Oligacanthorhynchidae) from *Cerdocyon thous*, a crab -eating fox in the brazilian Pantanal Wetlands. *Journal of Parasitology*. 101 (1):

González C. E. y M. I. Hamann. 2007. The first record of amphibians as paratenic hosts of *Serpinema* spp larvae (Nematoda: Camallanidae) *Brazilian Journal of Biology*. 67:579-580.

González-Oreja, J. A., A. A. De la Fuente-Díaz-Ordaz, L. Hernández-Satín, D. Buzo-Franco, C. Bonache-Regidor. 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation*. 33 (1): 31-45.

Govindarajulu P., R. Altwegg y B. R. Anholt. 2005. Matrix model investigation of invasive species control: Bullfrogs on Vancouver Island. *Ecological applications*. 15: 2161-2170.

Hamann, M. I., González C. E., y A. I. Kehr. 2006. Helminth community structure of the oven frog *Leptodactylus latinasus* (Anura: Leptodactylidae) from Corrientes, Argentina. *Acta Parasitologica*. 51 (4) 294-299.

Hardwood, P. D. 1933. The helminths parasitic in the amphibia and reptilia of Houston and vicinity. *Proceedings of the United States National Museum*. 81 (17): 1-77.

Hasselman R., A. Rodríguez, M. Lampo, L. Fajardo-Ramos, A. A. Aguirre, A. M. Kilpatrick, J. P. Rodríguez y P. Daszak. 2004. Presence of an emerging pathogen of amphibians in introduced bullfrogs of *Rana catesbeiana* in Venezuela. *Biological Conservation*. 120: 115-119.

Hendricks L. D., R. Harkema y G. C. Miller. 1969. *Hystrichis corvi* sp. n. (Nematoda: Dioctophymatidae) from the crow, and a revised key to the species of *Hystrichis*. *The Journal of Parasitology*. 55 (6): 1201-1204.

Hill, M. O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. 54: 427-432.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 1992. Síntesis geográfica del estado de Hidalgo. INEGI. Hidalgo, México. 136 p.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, San Felipe Orizatlán. Disponible en: <http://orizatlan.hidalgo.gob.mx>. Última consulta: 09-XI-2017.

INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2014. Anuario estadístico y geográfico de Hidalgo. INEGI, México. 611 p.

Irwin, M. 1929. A new lung fluke from *Rana clamitans* Latreille. *Transactions of the American Microsc. Soc.* 48 (1). 74-79.

IUCN SSC Amphibian specialist group. 2015. *Lithobates catesbeianus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2015. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T58565A53969770.en>. Consultado 09-XI-17.

Janzen D. H. 1985. On ecological fitting. OIKOS. 45. 308-310.

Jost L. 2006. Entropy and diversity. OIKOS. 363-375.

Jost, L. 2010. The relation between evenness and diversity. Diversity. 2: 207-232.

Juárez A. J. y M. G. Salgado. 1989. Helminfos de la "lisa" *Mugil cephalus* Lin en Topolobampo, Sinaloa, México. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica. 60(3): 279-298.

Justine, J. L., M. Briand y R. A. Bray. 2012. A quick and simple method, usable in the field, for collecting parasites in suitable condition for both morphological and molecular studies. Parasitology Research, Springer Verlag, Germany. 111: 341-351.

Kennedy, M. J. 1981. A revision of the genus *Haematoleechus* Looss, 1899 (Trematoda: Haematoleechidae) from Canada and the United States. Canadian Journal of Zoology. 59:1836-1846.

Krull, W. H. 1930. The life history of two North American frog lung flukes. Journal of Parasitology 16: 207-212.

Krull, W. H. 1936. Studies on the life history of a frog lung fluke *Haematoleechus complexus* (Seely, 1906).

Kiesecker J. M. y A. R. Blaustein. 1997. Effects of introduced bullfrogs and smallmouth bass on microhabitat use growth and survival of native Red-legged frogs (*Rana aurora*). Conservation Biology (72) 4: 776-787.

Kiesecker J. M. y A. R. Blaustein. 1997. Population differences in responses of red-legged frogs (*Rana aurora*) to introduced bullfrogs. *Ecology*. 78 (6) 1752-1760.

Kiesecker J. M., A. R. Blaustein. Y C.L Miller. 2001. Potential mechanisms underlying the displacement of native red-legged frogs by introduced bullfrogs. *Ecology*. 82 (7) 1964-1970.

Kuperman B. I., V. E. Matey, R. N. Fisher, E. L. Ervin, M. L. Warburton, L. Bakhireva y C. A. Lehman. 2004. Parasites of the African Clawed Frog, *Xenopus laevis*, in Southern California, U.S.A. *Comparative Parasitology*. 71(2): 229-232.

Lamothe-Argumedo, R. 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. AGT Ed. México. 43 p.

Langford GJ. 2010. Ecology and relationships of *Rhabdias* spp. (Nematodea: Rhabdiasidae) from North American amphibians and reptiles. Tesis de Doctorado. University of Nebraska–Lincoln, Lincoln, 129 p.

Lees E. 1962. The incidence of helminth parasites in a particular frog population. *Parasitology* 52:95–102

Lemos-Espinal J., Smith H. M., Dixon J. R., y A. Cruz. 2015. Anfibios y reptiles de Sonora, Chihuahua y Coahuila, México. Vol I. CONABIO, México. 773p.

León-Règagnon, V. 2017. New species of *Haematoloechus* (Digenea: Plagiorchoidea) parasite of *Rana* spp. Of southwestern Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 88:555-559.

León-Regagnon V., y D. R. Brooks. 2003. Molecular phylogeny of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchiidae), with emphasis on north american species. *Journal of Parasitology*. 89 (6): 1206-1211.

León-Regagnon V., D. R. Brooks, y G. Pérez-Ponce de León. 1999. Differentiation of mexican species of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchiformes): Molecular and morphological evidence. *Journal of Parasitology*. 85:935-946.

León-Règagnon, V. y Paredes-Calderón E. L. 2002. *Haematoloechus danbrooksi* n. sp. (Digenea: Plagiorchoidea) from *Rana vaillanti* from los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology*. 88(6):1215-1221.

León-Règagnon, V. y Romero-Mayen, A. R. 2017. A new species of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchoidea: Haematoloechidae), a parasite of *Rana psilonota* Webb and *Rana zweifeli*, Hillis, Frost and Webb (Anura: Ranidae) in México. *Systematic Parasitology*. 94:567-574.

Leung, T. L. F. y Poulin R. 2008. Parasitism, commensalism and mutualism: Exploring the many shades of symbioses. *Vue et Milieu- Life and environment*. 58 (2): 107-115.

Lira-Guerrero, G. 1997. Fauna helmintológica de dos especies de mugilidos (Pisces: Mugilidae) de la Bahía de Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. 120 p.

Loc-Barragán, J. A., Carbajal-Márquez R. A. y M. A. Domínguez de la Riva. 2017. *Lithobates forreri*. *Dieta. Mesoamerican Herpetology*. 4 (3) 622-623.

Lowe S., M. Browne, S. Boudjelas y De Poorter M. 2000. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species Database. IUCN. 12 pp.

López L.O., Woolrich-Piña G. A., y J. A. Lemos-Espinal. 2009. La familia Bufonidae en México. CONABIO. México. 139 p.

Luque J. L. 2008. Parásitos ¿components ocultos de la biodiversidad?. *Biologist* 6:5-7

Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris, y 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.

Mata-López R., y V. León-Règagnon. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from Mexico. *Systematic Parasitology*. 62:185-190.

Mata-López R., León-Règagnon, V. y D. R. Brooks. 2005. Species of *Gorgoderina* (Digenea: Gorgoderidae) in *Rana vaillanti* and *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) from Guanacaste, Costa Rica, including the description of a new species. *Journal of Parasitology*. 91(2) 403-410.

Mata-López R., V. León-Règagnon. y L. García-Prieto. 2010. Helminths of the American bullfrog, *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802), from Pawnee Lake, Lancaster, Nebraska, USA with a checklist of its helminth parasites. *ZOOTAXA*. 2544. 1-53.

Mazzoni R., A. A. Cuninham, P. Daszduk, A. Apolo, E. Perdomo y G. Speranza. 2003. Emerging pathogen of wild amphibians in frogs (*Rana catesbeiana*) farmed for international trade. *Emerging Infectious Diseases*.9(8). 995.

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*. 75: 1883-1890.

Measures L. 1988. Revision of the genus *Eustrongylides* Jägerskiöld, 1909 (Nematoda: Dioctophymatoidea) of piscivorous birds. *Canadian Journal of Zoology*. 66. 885-895.

Méndez V. A. 1993. Contribución al estudio de los parásitos de la lisa *Mugil cephalus* (Linnaeus, 1758) y la “lebrancha” *Mugil curema* (Valenciennes, 1836) en la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. Tesis profesional. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana. 119 p.

Miaud, C., T. Dejean, K. Savard, A. Millery-Vigues, A. Valentini y N. C. G. Gaudin. 2016. Invasive North American bullfrogs transmit lethal fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* infections to native amphibians host species. *Biological invasions*. 18 (8)

Miller, G. T., y S. E. Spoolman. 2009. *Essentials of ecology*. 5th ed. CENGAGE Learning. Estados Unidos. 380 p.

Modelewsky E., D. y D. Culley Jr. 1974. Occurrence of the nematode *Eustrongylides wenrichi* in laboratory reared *Rana catesbeiana*. *COPEIA*. 4: 1000-1001.

Monks, S., G. Pulido-Flores, C. E. Bautista-Hernández, B. Alemán-García y J. Falcón-Ordaz. 2013. El uso de helmintos parásitos como bioindicadores en la evaluación de la calidad del agua: Lago de Tecocomulco vs. Laguna de Metztitlán, Hidalgo, México. *Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas*. Vol II. 25-34.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76 (2): 207-252.

Movarec, F. 1998. *Nematodes of freshwater fishes in the Neotropical Region*. Academy of Sciences of the Czech Republic. 464 p.

Movarec, F., Mendoza-Franco, E., y C. Vivas-Rodríguez. 1998. Fish as paratenic hosts of *Serpinema trispinosum* (Leidy, 1852) (Nematoda: Camallanidae). *Journal of Parasitology*. 84:454-456.

Movarec F. y Sey. 1988. Nematodes of freshwater fishes from North Vietnam. Part 1. Camallanoidea and Habronematoidea. *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacae*. 52: 128–148.

Movarec, F. y J. Vargas-Vázquez. 1998. Some endohelminths from the freshwater turtle *Trachemys scripta* from Yucatan, Mexico. *Journal of Natural History*. 32: 455-468.

Movarec, F., Vivas-Rodríguez, T., Scholz, J., Vargas-Vázquez, E., Mendoza-Franco, J. J., Schmitter-Soto y D. González-Solís. 1995. Nematodes parasitic in fishes of cenotes (=sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part II. *Larvae Folia Parasitologica*. 42: 199-210.

Muzzall, P. M. 1991. Helminth infracommunities of the frogs *Rana catesbeiana* and *Rana clamitans* from Turkey Marsh, Michigan. *Journal of Parasitology*. 77 (3): 366-371.

Novak C. W. y Goater T. M. 2013. Introduced bullfrogs and their parasites: *Haematoloechus longipectus* (Trematoda) exploits diverse damselfly intermediate hosts on Vancouver Island. *Journal of Parasitology*. 99 (1). 59-63.

Olvera-Olvera C. 2016. Estudio helmintológico de *Rhinella horribilis* (Wiegmann, 1833) (Amphibia: Bufonidae) en tres localidades del Estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.

Panesar T. S. y P. C. Beaver. 1979. Morphology of the advanced stage-larva of *Eustrongylides wenrichi* Canavan, 1929, Occurring encapsulated in the tissues of *Amphiuma* in Louisiana. *Journal of Parasitology*. 65 (1). 96-104.

Paredes-Calderón E. L. 2000. Helminths parasites of *Rana vaillanti* Brocchi, 1877 (Anura: Ranidae) en la estación de Biología Tropical, Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Paredes-Calderón, L., León-Règagnon V., y García-Prieto L. 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology*. 90 (4) 692-696.

Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, y U. Razo-Mendivil. 2002. Species richness of helminth parasites in Mexican amphibians and reptiles. *Biodiversity research* 8: 211-218.

Paredes-León R., L. García-Prieto, C. Guzmán-Cornejo, V. León-Regagnon y T. M. Pérez. 2008. Metazoan parasites of Mexican amphibians and reptiles. *ZOOTAXA*. 1904. 166p.

Parra-Olea G., O. Flores-Villela y C. Mendoza-Almeralla. 2014. Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85:460-466.

Pérez-Ponce de León, G., V. León-Regagnon, L. García-Prieto, U. Razo-Mendivil, and a. Sánchez-Álvarez. 2000. Digenean fauna of amphibians from central Mexico: Nearctic and Neotropical influences. *Comparative Parasitology* 67: 92–106

Pérez-Ponce de León, G. y L. García Prieto. 2001a. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. *Biodiversitas*. 37: 7-11.

Pérez-Ponce de León, G. y L. García Prieto. 2001b. Los parásitos en el contexto de la biodiversidad y la conservación. *Biodiversitas* 34:11-15.

Pigulevsky, S. W. 1953. Family Gorgoderidae Looss 1901 (Subfamilies Phyllodistomatinae Pigulevsky 1952 and Plesiochorinae Pugulevsky, 1952). Parte dos, En: Skrjabin K. I. Ed. *Trematodes of animales and man*. 8: 256-618.

Poulin R. 1995. Phylogeny, ecology and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs*. 65 (3) 283-302.

Poulin R. 1997. Species richness of parasite assemblages: Evolution and patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 28: 341-358.

Poulin R., y S. Morand. 2000. The diversity of parasites. *The quaterly review of biology*. 75 (3). 277-293.

Poulin R., y S. Mouillot. 2003. Parasite specialization from a phylogenetic perspective. A new index of host specificity. *Journal of Parasitology*. 91: 511-514.

Prenter J. C., MacNeil J. T., Dick A. y A. M. Dunn. 2004. Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology and Evolution*. 19: 385-390.

Pulido-Flores G. 1993. Helmintos de *Rana dunni* especie endémica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica*. 65 (1). 205-207.

Pulido-Flores, G. y S. Monks. 2008 Especies de helmintos introducidas como bioindicadores de la calidad ambiental en la Laguna de Metztitlán, Hidalgo. En: Pulido-Flores, G., A. López-Escamilla y M. T. Pulido-Silva (Eds.). *Estudios biológicos en las áreas Naturales del estado de Hidalgo. Ciencia al día 7. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo*. 97-105.

Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, F. Mendoza-Quijano, R. Cruz-Elizalde, B. P. Stephenson, V. Vite-Silva y A. Leyte-Manrique. 2010. Lista anotada de anfibios y reptiles de Hidalgo, México. CONABIO. México. 104 p.

Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, R. Cruz-Elizalde, C. Berriozabal-Islas, D. Lara-Tufiño, I. Goyenechea Mayer-Goyenechea, y J. M. Castillo-Cerón. 2014. Los anfibios y reptiles del estado de Hidalgo, México: Diversidad, Biogeografía y Conservación. *Sociedad Herpetológica Mexicana*. México. 387 p.

Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, U. O. García-Vázquez, A. Leyte-Manrique y L. Canseco-Márquez. 2009. *Herpetofauna del Valle de México*. CONABIO. México. 213 pp.

Ramírez-Cruz E. S. 2019. Análisis de la estructura de la comunidad de helmintos de *Lithobates spectabilis* Hillis y Frost, 1985 en dos localidades de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. México.

Ramírez-Lesama J. y D. Osorio-Sarabia. 2002. Lesiones histológicas en músculo esquelético, causadas por larvas de *Eustrongylides* sp. (Nematoda:Dioctophymatidae) en ranas comestibles del Lago de Cuitzeo, Michoacán, México. *Veterinaria México*. 33 (3): 335-341.

Rankin, J. S. 1937. An ecological study of parasites of some North Carolina salamanders. *Ecological Monographs*. 7: 169-269.

Rico-Hernández, G. 2011. Evolución de interacciones parásito-hospedero: coevolución, selección sexual y otras teorías propuestas. *Rev. U.D.C.A. Act. & Div. Cient.* 14 (2):119-130.

Roberts, L. S., y J. J. Janovy Jr. 2009. *Foundations of Parasitology*. McGraw-Hill Education. Columbus, Ohio, United States of America. 728 p.

Rickzalla C. E. 2009. First report de detection of *Batrachochytrium dendrobatidis* in Florida, USA. *Herpetological Review*. 40 (2). 189-190.

Rodríguez-Diego, J. G., J. L. Olivares, J. Arece y E. Roque. 2009. Evolución de los parásitos: Consideraciones generales. *Rev. Salud Anim.* 31 (1): 13-17.

Romero-Mayén, A. 2011. Fauna helmintológica de la rana *Lithobates psilonota* (Webb, 2001) en dos localidades del Occidente de México. Tesis de maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Romero-Mayen A., García-Prieto L. y V. León-Regagnon. 2016. Helminth parasites of the Smooth-backed Frog, *Lithobates psilonota* (Amphibia: Ranidae) from western Mexico. *Comparative Parasitology*. 83 (2) 178-191.

Romero-Mayen A. y V. León-Règagnon. 2016. A new species of *Foleyellides* (Nematoda: Onchocercidae) parasite of *Lithobates* spp. (Amphibia: Ranidae) from Mexico with a key for the species of the genus. *Zootaxa* 4170 (3): 581-586.

Rosas-Valdez R. y G. Pérez-Ponce de León. 2011. Patterns of host specificity among the helminth parasite fauna of freshwater siluriforms: Testing the biogeographical core parasite fauna hypothesis. *Journal of Parasitology*. 97 (2) 361-363.

Ruiz-Torres, N. G. 2013. Fauna helmintológica asociada a *Rhinella marina* en la Laguna de Coyuca, Guerrero, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Sahay, U. 1966. On a new key of the genus *Procamallanus* with a historical review. Japanese Journal of Medical Science and Biology. 19: 165-170.

Salgado M. G. y Barquin A. N. P. 1978. *Floridosentis elongatus* Ward, 1953 y *Contracaecum* sp. Parásitos de *Mugil cephalus* Linnaeus 1758. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoológica. 1: 71-82.

Sánchez, A. A. P. 1997. Helmintofauna de la “chehua” *Allophorus robustus* (Pisces: Goodeidae) del lago de Cuitzeo, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. 95 p.

Santos E. N. G., M. Chane, V. A. Chagas-Moutinho y C. P. Santos. Morphology and molecular analysis of *Oncicola venezuelensis* (Acanthocephala: Oligacanthorhynchidae) from the ocelot *Leopardus pardalis* in Brazil. Journal of Helminthology. 91 (5): 605-612.

Schacher J. F., y W. J. Crans. 1973. *Foleyella flexicauda* sp. n. (Nematoda: Filaroidea) from *Rana catesbeiana* in New Jersey, with a review of the genus and erection of two subgenera. The Journal Of Parasitology. 59(4): 685-691.

Schmidt G. D. 1972. *Oncicola schacheri* sp. n., and other acanthocephala of Lebanese mammals. Journal of Parasitology. 58(2). 279-281.

Sepulveda A. J., M. Layhee D. S. Stagliano, J. Chaffiny, A. Begley y B. Maxwell. 2015. Invasion of American Bullfrogs along the Yellowstone river. REABIC.10 1: 69-77.

Sepulveda, M. S. y J. M. Kinsella, 2013. Helminth collection and identification from wildlife. Journal of Visualized Experiments. 82: 1-5.

Shamsi, S., Norman, R., Gasser, R. y I. Beveridge. 2009. Redescription and genetic characterization of selected *Contracaecum* spp. (Nematoda: Anisakidae) from various host in Australia. *Parasitology Research*. 104: 1507-1525.

Snyder S. D. y J. J. Janovy .1996. Behavioral basis of second intermediate host specificity among four species of *Haematoloechus* (Digenea: Haematoloechidae). *Journal of Parasitology*. 82:94–99

Sutton, D. B., y N. P. Harmon. 2000. *Ecology: Selected concepts*. J. Wiley & Sons. Estados unidos. 291 p.

Stromberg, P. C., y J. L. Crites. 1973. Specialization, body volume, and geographical distribution of Camallanidae (Nematoda). *Systematic Biology*. 25 (2): 189-201.

Texeira de Freitas, J. F. y H. Lent. 1941. Contribución al conocimiento de la subfamilia Kathlaniinae Lane, 1914 (Nematoda: Subuluroidea). *Arquivos de Zoologia*. 2 (2): 13-14.

Thompson, P. 2012. *Wildlife pathology, short course*. Australian Registry of Wildlife Health, Toronga Conservation Society. Australia. 49 pp.

Torres B. A., García-Prieto, L. y R. Mata-López. 2018. Helminth infracommunities of the Montezuma's frog *Lithobates montezumae* (Anura: Ranidae) in the Neartic-Neotropical Transition Zone of Mexico. *Journal of Parasitology*. 104 (5): 544-549.

Trejo-Meléndez V. J. 2017. Análisis de las comunidades de helmintos de *Incilius marmoreus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) en el cerro del Tepescuincle en Tuxtepec, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Vasconcelos-Melo F. T, C. S. Barros-Meolo, L. C. Silva do Nascimento, E. Guerreiro-Giese, A. Penha-Furtado y J. Nascimento dos Santos. 2016. Morphological characterization of *Eustrongylides* sp. larvae (Nematoda, Dioctophymatoidea) parasite of *Rhinella marina*

(Amphibia: Bufonidae) from Eastern Amazonia. *Brasilian Journal of Vertebrate Parasitology*. 25 (2): 235-239.

Velarde-Aguilar, M. G. 2014. Estudio filogenético y helmintológico de *L. megapoda* en el estado de Jalisco. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Velázquez-Urrieta Y., A. Ocegüera-Figeroa y V. León-Regagnon. 2019. Two new species of *Haematoloechus* (Digenea: Plagiorchiidae) parasitizing *Rana brownorum* (Amphibia: Ranidae) from Southeastern Mexico. *Journal of Parasitology*. 105 (5): 724-732.

Villavicencio-Nieto y B.E. Pérez-Escaldón. 2010. Vegetación e inventario de la flora útil de la Huasteca y la zona Otomí-Tepehua de Hidalgo. *Ciencia Universitaria UAEH*. 1: 23-33.

Vhora M. S. y M. G. Bolek. 2015. Temporal occurrence and community structure of helminth parasites in southern leopard frogs, *Rana sphenocephala*, from north Central Oklahoma. *Parasitology Research*. 114: 1197-1206.

Vold T. y D. A. Buffet. 2008. Ecological concepts, principles and applications to conservation. BC. 36 p.

Vidal-Martínez V. M., M. L. Aguirre-Macedo, T. Scholz, D. González-Solis y E. F. Mendóza-Franco. 2001. Atlas of the helminth parasites of ciclid fish of Mexico. Academia. 165p.

Walton, A. C. 1929. Studies on some nematodes of North American frogs I. *Journal of Parasitology*. 15 (4): 227-240.

Walton, A.C. 1941. Notes on some helminths from California Amphibia. *Transac. of the Am. Mic. Soc.* 60 (1) 53-57.

Wetzel E. J., y G. W. Esch. 1996. Influence of odonate intermediate host ecology on the infection dynamics of *Halipegus* spp., *Haematoloechus longiplexus*, and *Haematoloechus*

complexus (Trematoda: Digenea). Journal of the Helminthological Society of Washington 63: 1–7.

Wiles, C. M. y M. G. Bolek. 2015. Damselflies (Zygoptera) as paratenic hosts for *Serpinema trispinosum* and its report from turtle hosts from Oklahoma, USA. Folia Parasitologica. (62) 19. 8 p.

WoRMS Editorial Board. 2019. World Register of Marine Species. Disponible en: <http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accesado 2019-09-23. doi:10.14284/170

Xiong F., Wang G. T., Wu S. G. y P. Nie. 2009 Development of *Eustrongylides ignotus* (Nematoda. Dioctophymatidae) in domestic ducks (*Anas platyrhynchos domestica* (L.)). Journal of Parasitology. 95 (5): 1035-1039.

Yamaguti, S. 1961. Systema Helminthum. Vol. III. The nematodes of Vertebrates. Parte I y II. Interscience Publishers Inc. Nueva York. 669 p.

Yildirimhan H. S., N. Sümer, S. Incedogan, y C. R. Burseý. 2012. Helminth parasites of the lemon-yellow tree frog, *Hyla savignyi* (Hylidae), from Turkey. Turkish Journal of Zoology. 36 (2): 171-184.

Zamparo D., A. Ferrao, D. R. Brooks, J. Bettaso Yr. Mata-López. 2011. New species of *Haematoloechus* (Digenea: Plagiorchidae) in the lung of the foothill yellow legged frog *Rana boylei* (Anura), from Humboldt County, California USA. Revista Mexicana de Biodiversidad. 82: 445-451.

Zander, C. D. 2001. The guild as a concept and a means in ecological parasitology. Parasitology Research 87:484-488.

Zimmermann M. R., Luth K. E., y G. W. Esch. 2011. The unusual life cycle of *Daubaylia potomaca*, a nematode parasitic of *Helisoma aeps*. Journal of Parasitology. 97:430-434.