

00361

14
2ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMUNIDADES DE HELMINTOS DE ALGUNOS
ANUROS DE " LOS TUXTLAS", VERACRUZ

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(**B I O L O G I A**)

P R E S E N T A :
SERGIO GUILLEN HERNANDEZ



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

INDICE

I.- INTRODUCCION.....	1
i) Distribución geográfica de los hospederos.....	4
ii) Hábitos alimenticios.....	6
iii) Habitat y datos sobre la distribución de las especies estudiadas.....	8
iv) Objetivos.....	11
II.- AREA DE ESTUDIO.....	12
III.- METODOLOGIA.....	14
a) Muestreo.....	14
b) Análisis de datos.....	15
i) Riqueza (índice de Margalef).....	16
ii) Distribución de abundancias.....	18
iii) Dominancia e Importancia de las especies.....	18
iv) Diversidad.....	19
v) Similitud.....	20
IV.- RESULTADOS.....	23
i) Biología de los helmintos.....	23
ii) Estructura de la comunidad.....	29
iii) Riqueza.....	33
iv) Dominancia.....	45
v) Importancia de las especies.....	49
vi) Diversidad.....	53
vii) Similitud.....	57
V).- DISCUSION.....	60
VI).- LITERATURA CONSULTADA.....	84

I.- INTRODUCCION

La literatura publicada sobre comunidades de helmintos parásitos de reptiles y anfibios, incluye 155 especies de hospederos registrados en 393 trabajos de investigación (Aho, 1990). De esta revisión, así como de otros trabajos recientes (Muzzall, 1991 a, b; Muzzall y Peebles, 1991) se destaca lo siguiente :

a).- Las comunidades de helmintos de anfibios son pobres, tienen abundancia y diversidad bajas comparativamente con las que se encuentran en otros grupos de vertebrados. Esto sugiere que las interacciones entre las especies que las constituyen son limitadas.

b).- Existe una gradación en la riqueza de estas comunidades, de los hospederos acuáticos (más ricas), hasta los hospederos terrestres (menos ricas).

c).- Los estudios ecológicos de las comunidades de helmintos en anfibios, son pocos y todos ellos se han realizado en zonas templadas del norte. En el trópico, no se han realizado hasta el momento este tipo de estudios.

En México el estudio taxonómico de helmintos de 15 especies de anfibios ha demostrado la presencia de cuatro especies de monogéneos, 25 de tremátodos, seis de céstodos, un acantocéfalo y 22 nemátodos (Catálogo de la Colección Helmintológica del Instituto de Biología), lo cual evidencia una helmintofauna rica.

El gradiente latitudinal de diversidad, con mayor riqueza de especies hacia el Ecuador, es un patrón general en ecología bien documentado (Mac Arthur 1984; Kricker, 1989). Las explicaciones propuestas como causa de este fenómeno son varias: mayor estabilidad en el medio, mayor diversidad de nichos, mayor productividad, menor tasa de extinción (Pianka, 1978; Mac Arthur, 1984; Kricker, 1989).

Rhode (1982) al estudiar este gradiente latitudinal de diversidad en tremátodos y monogéneos de peces marinos, concluyó que si bien en los tremátodos este patrón no es muy evidente, en los monogéneos sí lo es: hay más monogéneos por especie de pez en los mares tropicales que en los templados. Rhode (1982) sugirió que esto es debido al incremento en el número de especies de hospederos y a su mayor abundancia. Por lo que este gradiente latitudinal de diversidad se presenta en algunos grupos de parásitos.

La mayor diversidad de anuros se encuentra en los tropicos (Dullman y Trueb, 1986), pero poco se conoce de la riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos que los parasitan. Desde esta perspectiva, resulta interesante comprobar si las comunidades de helmintos presentes en anuros de las zonas tropicales son más ricas que las registradas para las regiones templadas.

Estudiar la helmintofauna de los anfibios, ofrece grandes ventajas: como hospederos ocupan una gran variedad de habitats y sus relaciones tróficas y tamaño corporal son

muy variados (Aho, 1990).

En el Estado de Veracruz, particularmente en el área de "Los Tuxtlas", existe una gran variedad de anuros, ya que se han registrado 34 especies, algunos de los cuales son muy abundantes; ocupan asimismo varios tipos de habitats (Pérez-Higareda *et al.* 1987) y su distribución en el espacio y el tiempo, aunque no se conoce con exactitud, permite plantear trabajos de investigación muy interesantes.

Con estas bases nos pareció importante el estudio de la riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos de algunos anuros que habitan en la región de "Los Tuxtlas", Ver., para compararlas con las de las regiones templadas. Adicionalmente, este trabajo pretende aportar datos para examinar la hipótesis propuesta por autores como Goater *et al.* (1987), Aho (1990) y Muzzall (1991b), quienes sugieren que los hospederos acuáticos tienen comunidades más ricas que aquellos que viven en el medio terrestre. Goater *et al.*, (1987); Muzzall (1991b); Muzzall y Peebles (1991), consideraron a todos los parásitos presentes en el hospedero dentro de sus estudios, mientras que el análisis hecho por Aho (1990), considera únicamente los parásitos presentes en el intestino de los hospederos.

A continuación, dentro de la introducción, desarrollaré algunos puntos sobre la biología de los anfibios considerados importantes para explicar la riqueza de las comunidades de helmintos que los parasitan, en

especial, describiré datos de las especies de hospederos que examiné.

i) Distribución geográfica de los hospederos

Los anuros son cosmopolitas, se les encuentra en todo el mundo excepto en las altas latitudes del Artico , La Antartida, algunas islas oceánicas y algunos desiertos extremadamente secos. Sin embargo, la mayor diversidad de anuros se encuentra en los trópicos (Noble, 1931; Dullman y Trueb, 1986; Kricker, 1989)

Los hospederos examinados en este trabajo se ubican en tres familias:

Bufo: Se distribuye ampliamente en regiones templadas y tropicales, excepto en el Australo-papua, Madagascar y regiones oceánicas. Bufo marinus ha sido introducido en Australia, Nueva Guinea y muchas otras Islas (Dullman y Trueb, 1986). Su distribución en América va desde el extremo sur de Texas en los Estados Unidos de Norteamérica pasando por México y Centroamérica hasta el norte de Sudamérica (Zug y Zug, 1979). En la República Mexicana, se ha registrado para los Estados de Campeche, Chiapas, Coahuila, Colima, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosi, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Ramírez-Bautista, 1977). Bufo valiceps

tiene una distribución más restringida : habita en montañas de Veracruz, Oaxaca y Chiapas (Porter, 1963; Frost, 1985).

Hylidae: Se distribuye en las zonas templadas de Norteamérica, en el área trópic de Sudamérica y en Australia, Tasmania, Nueva Guinea y las islas Solomon. *Hyla picta* se encuentra en las partes bajas del Atlántico, en el Golfo de México (Veracruz, Tabasco, Campeche y también en los Estados de Chiapas, Oaxaca, Puebla y San Luis Potosí) Guatemala y Honduras (Duellman, 1970). *Hyla ebraccata* se distribuye desde América central hasta el noreste de Colombia; se presenta en las tierras bajas del sureste de la República Mexicana, en los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco y particularmente Veracruz, se ha registrado en Catemaco, Coyame, Encinal y Las Choapas (Duellman, 1970). La especie *Smilisca baudinii* se distribuye desde Texas (USA) , Sureste de Sonora Hasta América central (Costa Rica). Dentro de la República Mexicana, además se le ha registrado en los estados de Campeche, Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Smith y Taylor, 1966; Duellman, 1970).

Ranidae.— La familia está ampliamente distribuida, excepto en Sudamérica y la región Australiana. *R. vaillanti*, se encuentra desde el sur de la República Mexicana (Veracruz, Oaxaca, Chiapas) pasando por Centroamérica hasta las costas del Pacífico de Colombia y Ecuador (Hillis y Da

Sá, 1988). Rana berlandieri se presenta desde el centro y oeste de Texas, sureste de Nuevo México en los Estados Unidos de América, hasta el sureste de Veracruz y Oaxaca en México (Frost, 1985).

ii) Hábitos alimenticios

Por sus hábitos alimenticios los anfibios son considerados como oportunistas o generalistas, comen lo que encuentran o lo que está disponible en el medio, mientras el tamaño de su boca se los permita, aunque Simon y Troft (1971), han demostrado que en algunos grupos de anfibios ("sapos") se presenta especialización en los hábitos alimenticios. El límite superior en el tamaño de la presa está determinado por el tamaño de la boca del animal, y el inferior, por su capacidad de percepción. Algunos animales pequeños como los ácaros y las hormigas llegan a ser ingeridos debido a sus hábitos gregarios (Simon y Troft, 1991).

El hábitat que ocupan, la época del año y la fauna de la localidad determinan el tipo de presas que pueden consumir. En tanto que la edad, el sexo y las condiciones climáticas influyen en el tamaño y la cantidad de organismos que ingieren. Por ejemplo, los juveniles de Rana clamitans consumen más alimento durante la época de hibernación, sin embargo los papeles se invierten en los meses cálidos

(Jenssen y Klimstra, 1966). Las hembras al presentar boca de mayor tamaño, consumen presas más grandes y mayor cantidad de estas, sobre todo en la época de reproducción.

Casas y Ramírez-Bautista (en prensa), examinaron los hábitos alimenticios de Rana vaillanti y R. berlandieri de la región de "Los Tuxtlas", Ver., observando que R. vaillanti presenta hábitos más acuáticos. El grupo taxonómico que se encontró en mayor volumen en el contenido estomacal de este anfibio fue el de los dipteros, pero los organismos que se registraron con mayor frecuencia fueron los decápodos. R. berlandieri se encontró en sitios más alejados de los cuerpos de agua, hacia los márgenes de éstos o en los bordes de la selva. Esta segunda especie ingiere con mayor frecuencia insectos: ortópteros, coleópteros e himenópteros, y con menor frecuencia, arácnidos y lepidópteros. Estos datos denotan que los hábitos alimenticios de estos organismos son variados y no estrictamente limitados a insectos acuáticos, sino también a terrestres.

Los "sapos", se ubican en el ambiente terrestre más que en el acuático. Algunos estudios relacionados con sus hábitos alimenticios (Hamilton, 1930; Berry y Boullock, 1962; Zug y Zug, 1979) describen la preferencia de estos organismos por alimentarse de una fauna básicamente terrestre, como larvas y adultos de dípteros, ácaros, himenópteros, isópteros, coleópteros, milípedos, ortópteros

y gastrópodos (babosas), entre otros.

Johnson y Buy, (1965), analizaron el contenido estomacal de Hyla regilla, encontrando que los insectos constituyen la base principal de su dieta. La mayoría de los cuales fueron preferencialmente presas voladoras. Al igual que en el caso de los "bufos", de las "hilas" se carece de datos referentes a la dieta y biología dentro de la zona de estudio.

iii) Hábitat y datos sobre la distribución y abundancia de las especies estudiadas

Las especies de anuros que he estudiado fueron recolectadas en los cuerpos de agua que se encuentran dentro del área de la Estación de Biología Trópicos de "Los Tuxtles". Sin embargo, no existen estudios detallados sobre los hábitos, distribución y abundancia de los anuros de "Los Tuxtles", Ver.. Los datos que referiré a continuación, provienen de las observaciones de diferentes personas (Ramírez Bautista; Flores Villela; Pastian Cinaca) que han estudiado o recolectado anfibios en el área de estudio.

Rana vaillanti

Es una especie que siempre esta en relación con ambientes acuáticos. Se encuentra en los márgenes de laguna Escondida, donde es muy abundante durante todo el año, en El

Zacatal es poco abundante y en la laguna Azul, no se le encuentra. Se aparea en el agua y deposita sus huevos en una masa de cordones gelatinosos que flotan en la superficie del cuerpo de agua.

Rana berlandieri

Se encuentra en la laguna El Zacatal, donde es abundante durante todo el año, aún en época de secas.

Se reproduce durante la época de lluvias, el apareamiento se lleva a cabo dentro del agua y deja una masa gelatinosa de huevos que en dos semanas aproximadamente se transforman en renacuajos.

Bufo marinus

Tiene una amplia distribución, puede llegar a vivir hasta cinco años y se desplaza con gran rapidez; tiene hábitos gregarios muy acentuados. Es difícil encontrarlos cuando desciende la temperatura, pero durante la época de secas son abundantes. Se reproducen hacia el final de las lluvias y principios de las secas, el apareamiento se da en cualquier charco o en los márgenes de los cuerpos de agua mayores como son la laguna Escondida, El Zacatal o laguna Azul; los huevos eclosionan en una o dos semanas. Algunos animales como los cangrajos y las garzas depredan a los sapos pequeños; también los mapaches y tlacuaches se alimentan de ellos.

Rufa valiceps

Esta especie es poco visible, se interna en la selva y se localiza entre la hojarasca. Solo se reproduce en El Zacatal. La época de reproducción coincide con las primeras lluvias, cuando la laguna del Zacatal comienza a llenarse. Las parejas que se forman en el agua van depositando un rosario de huevos de color café claro que flota sobre el agua, y aproximadamente en cuatro semanas estos huevos se transforman en renacuajos.

Smilisca baudinii

Se encuentra ampliamente distribuida en el área, es abundante en la época de lluvias, pero no es visible en la época de secas. Esta rana dispersa sus huevos en el agua donde flotan de manera individual, ya que la capa gelatinosa que los cubre no es muy resistente.

Hyla ebraccata e H. picta

Es común observarlas en la época de lluvias, viven en los árboles y no bajan con frecuencia al agua. Se les encuentra por toda el área, en la proximidad de los arroyos pequeños o en la periferia de laguna Escondida. Su reproducción puede incluso llevarse a cabo en los árboles, pegan la masa de los huevos (entre 100 y 150) en el anverso de las hojas y al eclosionar los renacuajos caen al agua, donde se desarrollarán en adultos.

iv) Objetivos

Puesto que no existen estudios sobre las características de las comunidades de helmintos de anfibios en los tropicos, los objetivos del presente trabajo fueron los siguientes :

1.- Describir la riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos de siete especies de anuros de "Los Tuxtlas", Ver.

2.- Comparar la diversidad de estas comunidades con relación al hábitat que ocupan los hospederos.

3.- Comparar la riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos de anuros de "Los Tuxtlas", referida como una zona tropical, con la de las zonas templadas del norte registradas en la bibliografía.

II.- AREA DE ESTUDIO

La región de "Los Tuxtlas" se encuentra ubicada en el sureste del estado de Veracruz, en las proximidades de Lerdo de Tejada en su extremo sur, y desde el litoral del Golfo de México hasta el Río San Juan en el oeste (Pérez-Higareda *et al*, 1987). La Estación de Biología Trópicale "Los Tuxtlas" comprende aproximadamente 700 hectáreas, y se encuentra dentro de la sierra del mismo nombre. Se localiza entre los $95^{\circ} 04'$ y $95^{\circ} 09'$ de longitud oeste y entre los $18^{\circ} 34'$ y $18^{\circ} 36'$ de longitud norte (Lot-Helgueras (1976) Fig. 1). En las partes bajas de Los Tuxtlas (menos de 400 m) el clima varía notablemente comprendiendo todos los subtipos del clima tipo cálido de Köppen modificado por García (1970). Las partes más húmedas tienen precipitaciones anuales hasta de 5000 mm, y se encuentran en la vertiente del Golfo de México bajo la influencia de los vientos Alisios y los "nortes". En la estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", se presenta una precipitación de 4700 mm (Pérez-Higareda, *et al*, 1987). La temperatura media anual en la región varía de una máxima de 25.9°C en Tres Zapotes a una mínima de 23.3°C en Catemaco.

La vegetación de esta región, representa la situación más norte de la selva trópicale húmeda. Se pueden encontrar once tipos diferentes de vegetación (Souza, 1968), asociados con la heterogeneidad orográfica y climática, así como con

la presencia de la costa y sus lagunas salobres. La selva alta perennifolia, se encuentra hasta los 700 msnm, con clima cálido húmedo. Los bosques de encinos, pinos y caducifolios se ubican por arriba de los 600 msnm y entre los 1550 y 1700 msnm, en los volcanes de San Martín Tuxtla y Santa Martha. Asimismo, se encuentra selva baja perennifolia, y bosques de musgo y helechos (Gómez-Pompa, 1982).

Dentro de la Estación de Biología, se presentan tres cuerpos de agua: la laguna Escondida es de los tres, el más importante por sus dimensiones; es de forma irregular y mide 1381 m en su parte más larga, la más ancha se ubica en el norte y mide 274 m, se estrecha en su porción media y en el sur tiene 239 m de ancho. El Zacatal es un cuerpo de agua temporal que mide 575 m de largo, de ancho tiene 142 m en su parte norte y 212 m en su porción sur, al igual que laguna Escondida, se estrecha en la parte media. Por otro lado, la laguna Azul es la más pequeña de las tres, tiene forma de triángulo isósceles dividido por un pequeño canal de 100 m aproximadamente, mide 155 m en sus lados y 88 m en su base (Rangel-Ruiz, 1984).

En la región de Los Tuxtlas se han registrado 9 familias, 21 géneros con 43 especies de Anfibios y 21 familias, 73 géneros con 106 especies de Reptiles. Pérez-Higareda *et al* (1987) distinguen seis especies de anfibios de origen neártico, 46 sudamericano y 48

mesoamericanos; considerando el habitat en el que se encuentran los divide en 30 especies de alta montaña, 25 especies de zonas bajas y 5 especies acuáticas.

III.- METODOLOGIA

a) Muestreo

Los muestreos se llevaron a cabo dentro del área de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas", Ver. durante los meses de noviembre de 1990, enero, febrero y junio de 1991. Los tres primeros muestreos corresponden a la época de secas, y el último a la de lluvias. Las recolectas fueron nocturnas y los hospederos se capturaron manualmente. Se examinaron ejemplares de siete especies de hospederos (ver Tabla II): *Rana berlandieri*, *R. vaillanti* (de hábitos acuáticos), *Bufo marinus*, *R. valiceps* (terrestres), *Hyla picta*, *H. ebraccata* y *Smilisca baudini* (arborícolas). Los sitios de recolecta para *R. berlandieri* y *R. vaillanti* fueron, El Zacatal, Laguna Escondida y Laguna Azul. *R. marinus*, se recolectó de Laguna Escondida y los alrededores de la Estación de Biología; *S. baudinii* de laguna Escondida y El Zacatal y *R. valiceps*, *H. ebraccata* e *H. picta* únicamente del Zacatal.

A todos los ejemplares se les aplicó un examen helmintológico completo, el cual implicó la revisión externa

e interna de todos los órganos y tejidos excepto la sangre y los huesos, que no se examinaron.

Todos los helmintos encontrados fueron contados in situ y se determinó el hábitat preciso en el que se ubicaron. Para su estudio se procesaron con las técnicas utilizadas comunmente en helmintología, los tremátodos fueron conservados en preparaciones permanentes, en tanto que los nemátodos fueron aclarados en Lactofenol. Para la identificación de los tremátodos se emplearon las claves de Yamaguti (1971), Schell, (1985) y las descripciones originales de cada especie. Para los nemátodos utilizamos las claves de Yamaguti (1961) y la literatura original de cada especie .

b) Análisis de datos

La descripción de las comunidades se hizo con base en el número de especies y de gusanos. Las comunidades se analizaron a dos niveles, infracomunidad: son todos los parásitos de cada uno de los hospederos estudiados, y componente de comunidad: que son todas las infracomunidades de helmintos en una población de hospederos (Holmes y Price, 1984; Esch et al. 1970) .

Con los datos obtenidos a partir de la revisión de

hospederos, desarrollé un análisis de riqueza, distribución de abundancias de las especies, diversidad, dominancia, importancia de las especies y similitud entre y dentro de las comunidades de helmintos, aplicando los siguientes procedimientos.

i) Riqueza (índice de Margalef)

Debido a que el número de helmintos en las distintas especies de hospederos no fue el mismo, no es posible hacer la comparación directa de la riqueza de las comunidades de gusanos en los hospederos examinados, por lo que utilicé el índice de Margalef (Peet, 1974; Magurran, 1988). Este índice relaciona el número total de individuos recolectados con el número de especies presentes:

$$Img = (S - 1) / \ln N$$

donde Img = Índice de Margalef

N = al número total de gusanos en la muestra.

S = al número de especies.

Ya que el examen preliminar de los datos mostraron que los parásitos que pueden llegar a los hospederos que tienen el mismo hábitat son los mismos, comparé la riqueza de las comunidades entre los hospederos que ocupan hábitats

similares usando el método de rarefacción (Hulbert, 1971). Las comparaciones se realizaron entre *Rana berlandieri* y *R. vaillanti*; *Rufa marinus* y *R. valiceps*; *Smilisca baudinii* e *Hyla picta* y *S. baudinii* e *H. ebraccata*. La comparación se realizó con el fin de determinar si la riqueza de las comunidades de los hospederos que se encuentran en el mismo habitat, pero en los cuales encontramos un número diferente de gusanos, es la misma.

$$E(S_n) = \sum_{i=1}^N \frac{1}{N} \left(1 - \frac{N - N_i}{n} \right) / (N \cdot n)$$

donde $E(S_n)$ = Número esperado de especies en una muestra azarosa de n individuos.

S = Número total de especies en la colección completa.

N_i = Número de individuos en la especie i .

N = Número total de individuos en la colección = $\sum N_i$.

n = Valor del tamaño de la muestra (No de individuos) elegidos para la estandarización ($n \leq N$)

$(N \cdot n)$ = Número de combinaciones de n individuos que pueden ser elegidos de un grupo de individuos = $N! / n! (N - n)!$

ii) Distribución de abundancias

Estudié la distribución de abundancias de las especies de helmintos, graficando la proporción (P_i = número de gusanos de la especie i / número total de gusanos) de cada una de ellas con respecto al total registrado en cada especie de hospedero (nivel de componente de comunidad). Utilicé los valores (P_i) de cada una de ellas para construir las gráficas de dominancia - abundancia.

iii) Dominancia e importancia de las especies

Examiné la dominancia numérica de las especies calculando el índice de Berger-Parker, que mide la proporción de las especies más abundantes con respecto al total de los individuos recolectados (May, 1975; Southwood, 1978):

$$d = N_{\text{máx.}} / N$$

donde $N_{\text{máx.}}$ = Número de individuos de la especie más abundante.

N = Número total de individuos en la muestra.

La importancia de cada especie para la estructura de la comunidad se estudió mediante el método de I_2 de acuerdo

con Pence y Eason (1980) y Spakulova, et al. (1989). De acuerdo con este índice determiné cuales fueron las especies dominantes, codominantes y raras. El I_2 fue calculado mediante la siguiente función.

$$I_2 = \text{abundancia} = \frac{\text{No de gusanos}}{\text{No total de hospederos}}$$

cuando $I_2 > 1$ la especie es considerada como dominante.

$1 > I_2 > 0.1$ la especie se considera codominante

$0 > I_2 > 0.1$ la especie es considerada rara

Las especies dominantes son consideradas características de la comunidad y son las que la estructuran; las especies codominantes contribuyen significativamente en la composición de la comunidad, y las raras se presentan ocasionalmente dentro del hospedero, son consideradas parte de otra(s) comunidad(es).

iv) Diversidad

La diversidad fue estudiada y comparada con base en el índice de Simpson y de Brillouin y la equidad para el índice de Brillouin. El índice de Simpson es una medida de la heterogeneidad de la comunidad y no es sensible a la

presencia de especies raras (Peet (1974)), se calculó con base en la siguiente función.

$$D = \sum \frac{n(n-1)}{N(N-1)}$$

donde D = Índice de Simpson

N = número total de individuos en la muestra.

ni = número de individuos de la especie i.

El valor alto de D, implica que la diversidad es baja, sin embargo, el complemento de este índice (1 - D) si es una medida directa de la diversidad. (Krebs, 1989).

El índice de Brillouin, es una medida de la homogeneidad de la comunidad y es muy sensible a la presencia de especies raras.

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln ni!}{N}$$

donde HB = Índice de Brillouin

N = número de individuos en la muestra

ni = número de individuos de la especie i

v) Similitud

Si encontramos que los mismos parásitos pueden llegar a los hospederos que se encuentran en el mismo habitat, esperaríamos que sus abundancias también lo fueran, por lo

que, la similitud se midió utilizando el porcentaje de similitud (Krebs, 1990), entre las infracomunidades de un mismo componente de comunidad y entre las infracomunidades de diferentes componentes de comunidad.

$$P = \sum \text{mínimos } (p_1, p_2) i$$

donde P = Porcentaje de similaridad entre la muestra 1
y 2

p_1 = Porcentaje de la especie i en la comunidad 1

p_2 = Porcentaje de la especie i en la comunidad 2

Todo el análisis de datos se realizó a dos niveles, uno tomando en cuenta todas las especies presentes dentro de la comunidad, y otro, considerando únicamente las especies registradas a nivel intestinal. Esto último para poder hacer la comparación con estudios anteriores.

Las abreviaturas utilizadas en las gráficas y tablas son las siguientes: RBER = Rana berlandieri, RVAI = R. vaillanti, BMAR = Bufo marinus, BCAV = B. cavifrons, HPIC = Hyla picta, HEBR = H. ebraccata, SBAU = Smilisca baudinii, META = Metacercaria, GORG = Gorgoderina attenuata, GOR1 = Gorgoderina sp., CEPH = Cephalogonimus americanus, HAEM = Haematolechus (Ostiolum) medioplexus, GLYP = Glythelmins californiensis, MESO = Mesocoelium monas, LANG = Langeronia maccicirrus, CIST = Cistacanto, RHAB = Rhabdias sp., OSWA = Oswaldocruzia sp., COSM = Cosmocerca sp., APLE = Aplectana sp., FILA = Filaria, NEM1 = Nemátodo 1, NEM2 = Nemátodo 2, NEM3 = Nemátodo 3.

IV.- RESULTADOS

El total de hospederos examinados de las 7 especies de anuros arrojó un registro de 16 especies de helmintos (Tabla I). Cinco de éstas fueron estadios larvarios : una metacercaria, un cistacanto y tres larvas de nemátodos. Tanto los nemátodos adultos como las formas larvarias fueron caracterizados morfológicamente y su determinación específica está en proceso. En otros casos la identificación no se ha completado por no haber encontrado los adultos (metacercaria) o por contar con poco material (*Gorgoderina* sp).

Los ejemplares identificados a nivel específico están depositados en la Colección Helmintológica del Instituto de Biología con los siguientes números: 248-4 al 248-6 *M. monas* ; del 248-7 al 248-9 *L. macrocirrus*; *G. californiensis*, 248-10; *C. americanus* 248-11 y *H. (D.) medioplexus*, 248-12.

i) Biología de los helmintos registrados

A continuación describiré en forma de un listado algunos aspectos de la biología de las especies de helmintos, me interesa particularmente su distribución

TABLA I. HELMINTOS RECOLECTADOS EN 7 ESPECIES DE ANUROS
DE "LOS TUXTLAS", VERACRUZ.

HELMINTO	HABITAT	HOSPEDERO
METACERCARIA †	PARED INTESTINAL	RBER, RVAI, HPIC, HEBR.
<i>Gorgoderina attenuata</i> (STAFFORD, 1902) STAFFORD, 1905	VEJIGA URINARIA	RVAI.
<i>Gorgoderina</i> sp.	VEJIGA URINARIA	RBER.
<i>Cephalogonicolus ascarinus</i> STAFFORD, 1902	INTESTINO ANTERIOR	RVAI, RBER, BMAR.
<i>Haematolochus (Ostiolus) radioplexus</i> (STAFFORD, 1902) PRATT, 1903	PULMONES	RVAI, RBER, BMAR, BVAL.
<i>Glythelmins californiensis</i> (COPT, 1919) MILLER, 1930	INTESTINO ANTERIOR	RVAI, RBER.
<i>Mesocotilia conae</i> (RUD, 1819) FREITAS, 1952	INTESTINO ANTERIOR	BMAR, SPAU.
<i>Lagarosia sacrorivus</i> CASALLERO Y BRAVO-HOLLIS, 1949	INTESTINO ANTERIOR	RVAI, RBER, BMAR, SPAU.
<i>Centrotynchus</i> sp. †	MESENTERIOS	RVAI, RBER, BMAR, BVAL.
<i>Rhabdias</i> sp.	PULMONES	RBER, RVAI, BMAR, BVAL, SPAU.
<i>Desmoldarcusia</i> sp.	INTESTINO ANTERIOR	RBER, RVAI, BMAR, BVAL, SPAU.
<i>Cassidanea</i> sp.	INTESTINO POSTERIOR	RBER, RVAI, BMAR, BVAL, HEBR.
<i>Spicaria</i> sp.	INTESTINO	RBER, RVAI, BMAR.
FILARIA	CAVIDAD CORPORAL	BMAR, SPAU.
NEMATODO 1 †	PARED INTESTINAL	RBER, RVAI, BVAL.
NEMATODO 2 †	PARED INTESTINAL	RBER, BMAR, BVAL, HEBR.
NEMATODO 3 †	CAVIDAD CORPORAL	RBER, RVAI, BMAR.

† ESPECIES INTESTINALES

geográfica, el registro de hospederos, y el patrón de infección en el anuro. Se señalan los nuevos registros en "Los Tuxtlas" .

TREMATODOS

Gorgoderina attenuata

- 1er Hospedero intermediario: Bivalvo Sphaerium occidentale.
- 2º Hospedero intermediario: Renacuajo (en piel) o en larvas de insectos acuáticos.
- Hospederos definitivo: Rana catesbiana, R. virescens, R. pipiens en Canada. Rana pipiens, R. clamitans, R. catesbiana, R. septentrionalis, R. blairi y Bufo sp en Estados Unidos. Triturus viridens Guatemala. Ambystoma tigrinum y R. montezumae en México. R. vaillanti, en "Los Tuxtlas", Ver. (Nuevo registro)
- Referencias: Stafford, 1905; Bravo-Hollis, 1943; Caballero y Caballero, 1941; Smith y Smith, 1980.

Cephalogonimus americanus

- 1er Hospedero intermediario: Helisoma trivolium.
- 2º Hospedero intermediario: Renacuajo (en piel) de Ambystoma maculatum, R. clamitans y Bufo sp.
- Hospedero definitivo: Rhyacosiredon altamirani en

México y R. clamitans en los Estados Unidos de Norteamérica.

R. berlandieri, R. vaillanti y Bufo marinus, en "Los Tuxtlas". (Nuevos registros)

- Referencias: Lamothe-Argumedo, 1964; Lang, 1968; Smith y Smith, 1980.

Haematoloechus (Ostiolum) medioplexus

- 1er Hospederos intermediario : Planorbula armigera
- 2º Hospedero intermediario : Sympetrum obstrusum (odonato)
- Hospedero definitivo : Bufo lentiginosus (= americanus), Rana viriscens (= pipiens) en Canada ; R. septentrionalis, R. clamitans, R. pipiens y R. palustris en Estados Unidos de Norteamérica; Rana montezumae y R. pipiens en México; R. palmipes en Colombia. R. berlandieri, R. vaillanti, R. marinus y R. valiceps en "Los Tuxtlas", Ver. (Nuevos registros, excepto R. vaillanti)
- Referencia : Stafford, 1905; Caballero y Caballero, 1941; Freitas y Lent, 1939; Uribe-Piedrabita, 1948; Brooks, 1976; Smith y Smith, 1980.

Glypthelminis californiensis

- 1er Hospedero intermediario : Gastrópodo
- 2º Hospedero intermediario: La metacercaria se enquista en

la piel del Anfibio.

- Hospedero definitivo : Rana aurora y R. hoyli en California; Rana pipiens y R. montezumae en México; R. berlandieri, R. pipiens y R. marinus en "Los Tuxtlas", Ver. México (Nuevos registros).
- Referencia : Miller, 1930; Caballero y Sokoloff, 1934; Caballero y Caballero, 1942.

Mesocoelium monas

- 1er Hospedero intermediario : Molusco
- 2º Hospedero intermediario : La metacercaria se desarrolla dentro del mismo molusco.
- Hospedero definitivo : Amphishaena sp. y Siphonops annulatus en Brazil ; Ichthyophis glutinosus en Sumatra; R. marinus y Smilisca baudinii en "Los Tuxtlas", Ver. México (Nuevos registros).
- Referencia : Freitas, 1958; Wong y Bundy, 1985; Kennedy et al. 1989.

Langeronia macrocirrus

- 1er Hospedero intermediario: Neuróptero.
- Hospedero definitivo: Rana pipiens en México; Bufo sp. y Rana sp en Costa Rica; R. pipiens en Florida; R. berlandieri, R. vaillanti, R. marinus en "Los Tuxtlas",

Ver. México (Nuevos registros).

- Referencia : Caballero y Bravo-Hollis, 1949; Brenes y Arroyo, 1959; Christian, 1970.

NEMATODOS

Rhabdias sp.

- Hospederos definitivo: Rana vaillanti, R. berlandieri, Rufa marinus y R. valiceps en "Los Tuxtlas", Ver. México.
- Modo de infección: Las larvas penetran via cutánea.
- Referencia : Smith y Smith, 1980.

Oswaldocruzia sp.

- Hospedero definitivo: R. vaillanti, R. berlandieri, R. marinus y R. valiceps, en "Los Tuxtlas", Ver. México
- Modo de infección: Las larvas penetran via cutánea.
- Referencia : Baker, 1978; 1984.

Cosmocerca sp.

- Hospedero definitivo: R. vaillanti, R. berlandieri, R. marinus, R. valiceps e Hyla ebraccata, en "Los Tuxtlas", Ver. México.
- Modo de infección: Las larvas penetran via cutánea.

- Referencia : Fotedar y Tikov, 1975.

Aplectana sp.

- Hospedero definitivo: R. vaillanti, R. berlandieri y R. marinus en "Los Tuxtlas", Ver. México.

- Modo de infección: El hospedero se infecta al consumir larvas que se encuentran en el agua.

- Referencia : Smith y Smith, 1980.

Todas las especies de tremátodos se encuentran ampliamente distribuidas en el Continente Americano y se han registrado entre dos y cuatro géneros diferentes de anuros. Todos los nemátodos también presentan una distribución geográfica amplia y en "Los Tuxtlas" parasitan de tre a cinco especies distintas de hospederos. De acuerdo con esto puedo señalar que las comunidades en estudio estan constituidas enteramente por especies generalistas.

ii) Estructura de la comunidad

En el total de 30 individuos Rana berlandieri y 46 de R. vaillanti registré 13 y 14 especies de helmintos respectivamente. En ambas comunidades encontré tremátodos, acantocéfalos y nemátodos, y en las dos fue evidente la ausencia de céstodos. De las especies presentes en R.

berlandieri, los tremátodos y los nemátodos representaron cada uno 46.1% y los acantocéfalos el 7.6% restante. En R. vaillanti las proporciones fueron de 50% para los nemátodos, 42.8% para tremátodos y el restante 7.6% para acantocéfalos. Por el número de helmintos recolectados, en R. berlandieri el grupo taxonómico que dominó fue el de los tremátodos (que representaron el 58.8% del total de los gusanos recolectados) siguieron los nemátodos (40%) y los acantocéfalos solo tuvieron el 0.2%. En R. vaillanti el 58.1% de los gusanos fueron tremátodos el 40% nemátodos y el 1.1% acantocéfalos.

En 50 ejemplares de R. marinus, registré 12 especies, el 58.3% de estas fueron nemátodos, el 33.3% tremátodos el 8.3% acantocéfalos. Del total de los helmintos, el 89% fueron nemátodos, el 10.8% tremátodos y el 0.06% acantocéfalos. En 16 R. valiceps se presentaron siete especies, el 71.42% de ellas fueron nemátodos y los tremátodos y acantocéfalos representaron cada uno de ellos el 14.2%. Los nemátodos constituyeron el 99% del total de los gusanos, los acantocéfalos el 0.48% y los tremátodos el 0.32%.

En Hyla picta el único parásito registrado fue una metacercaria, en tanto que en H. ebraccata recolecté dos especies de nemátodos y en Smilisca baudinii el 40% de las cinco especies fueron tremátodos y el 60% restante nemátodos; en este hospedero, el 96% de los gusanos

encontrados fueron tremátodos.

A partir de estas observaciones se hace evidente que, los hospederos acuáticos se caracterizan por tener un mayor número de especies y por el ligero predominio en número de individuos de los tremátodos sobre los nemátodos, y en los hospederos terrestres los nemátodos fueron el grupo predominante tanto taxonomica como numericamente. Dentro de los hospederos arborícolas, en particular en S. baudinii, los nemátodos tienen más número de especies, pero la abundancia de los tremátodos fue mayor (Tabla II).

Las infracomunidades intestinales, estuvieron estructuradas por dos grupos de helmintos: los tremátodos y los nemátodos. En R. berlandieri, R. vaillanti y R. marinus encontramos seis especies intestinales. En los tres casos, el 50% fueron tremátodos y el otro 50% nemátodos. Por el número de individuos, los tremátodos predominaron en R. berlandieri (61.7%) y R. marinus (78.7%), pero en R. palmipes los nemátodos fueron ligeramente más abundantes (49.6%). El 100% de los gusanos encontrados en el intestino de R. valiceps fueron nemátodos, en tanto que en S. baudinii el 98.8% fueron tremátodos.

En H. ebraccata registramos unicamente una especie de nemátodo y en H. picta no encontramos especies intestinales (Tabla II). De esta forma a nivel intestinal los tremátodos predominan numericamente en tres especies de hospederos y los nemátodos en dos.

TABLA II. ABUNDANCIA ABSOLUTA DE LOS HELMINTOS RECOLECTADOS EN SIETE ESPECIES DE ANUROS DE "LOS TUXTLASA", VRACRUZ.

	REER	RVAI	BYAR	BVAL	HPIC	HEER	SBPJ
HOSP. EXAM.	(45)	(30)	(50)	(16)	(11)	(11)	(6)
META	38	228			11		2
GORG		2					
GORG 1	6						
CEPH *	130	1	149				
HAEM	12	68	1	2			
GLYP *	80	78					
MESO *			4				441
LANE *	22	22	21				
CENT	1	8	1	3			
RHAB	49	135	827	13			10
OSWA *	57	46	2	194			5
COEK *	70	21	20	339		6	
APLE *	17	57	1				
FILA			82				3
NEM1	3	13		36			
NEM2		5	473	32		2	
NEM3	4	2	12				
TOTAL DE BUSANDOS	485	681	1617	619	11	8	461

* ESPECIES INTESTINALES

iii) Riqueza

Para explicar la riqueza en el texto, maneje promedios y desviación estandar, mientras que en la figura 1, se representa la distribución de los valores. En los hospederos con hábitos acuáticos, *R. vaillanti* y *R. berlandieri*, el promedio de especies que constituyen la infracomunidad fue 1.86 ± 2.11 y 1.86 ± 1.49 (promedio \pm desviación estandar) respectivamente. Los hospederos terrestres presentaron un promedio de 3.25 ± 1.18 de especies de helmintos en *R. valiceps* y 1.5 ± 1.27 en *R. marinus*. Para los hospederos arborícolas, el promedio de especies de helmintos fue de 1 ± 1.19 en *S. baudinii*, de 0.45 ± 0.52 en *H. ebraccata* y de 0.18 ± 0.40 en *H. picta*.

El promedio de especies de gusanos registrados en el intestino de *R. berlandieri*, *R. vaillanti* y *R. valiceps* fue respectivamente de 1.16 ± 1.1 , 1.13 ± 1.19 y 1.75 ± 0.44 . Les siguió *R. marinus* con 0.43 ± 0.81 y *S. baudinii* con 0.25 ± 0.7 ; en *H. ebraccata* encontramos 0.27 ± 0.46 .

En la figura 2A se observa que las distribuciones más homogéneas del número de especies de parásitos en los hospederos se presentaron en *R. valiceps* y en *R. berlandieri*. En cambio, en *Rufu marinus* y en *R. vaillanti*, se observaron hasta cinco y nueve especies de helmintos en un solo hospedero.

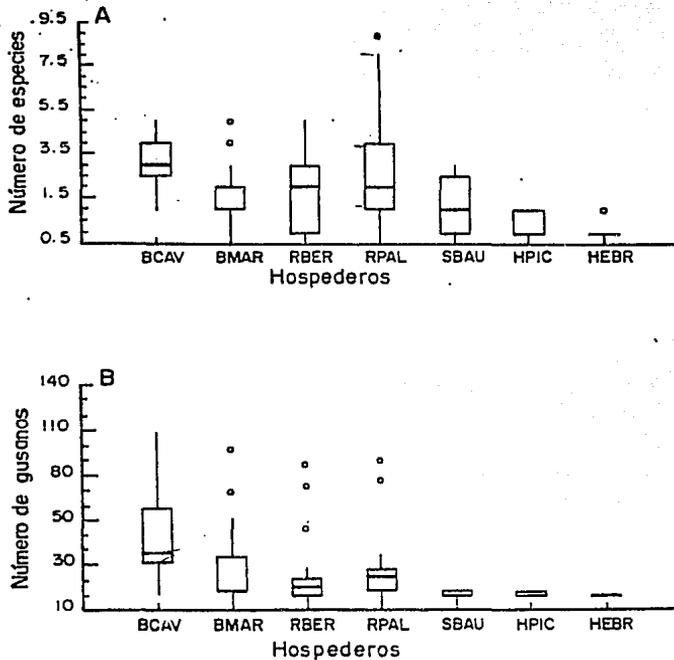


Fig 2. Distribución del número de especies (A) y gusanos (B) dentro de los hospederos examinados. En la gráfica B, se excluyen los hospederos con más de 140 gusanos. Dentro de las cajas se encuentran el 50% de los valores, la barra representa la mediana.

La figura 2B muestra la distribución del número de gusanos entre los hospederos. En R. berlandieri se presentó un promedio de 16.3 ± 29.1 y en 14.9 ± 19.16 en R. vaillanti. En R. valiceps se registró un promedio de 38.6 ± 29.8 gusanos por sapo y en Bufo marinus 33.68 ± 59.6 . La infracomunidad en los hospederos arborícolas se compuso de 57.6 ± 159.7 gusanos por hospedero en S. baudinii, en Hyla picta de 1 ± 3 y 0.72 ± 0.9 en H. ebraccata. En S. baudinii fue donde registramos el promedio más alto, esto se debió a la presencia de un hospedero con 441 parásitos; si quitamos este hospedero, el promedio baja hasta 1.14. También en Bufo marinus al eliminar los hospederos más parasitados, el promedio de gusanos por hospedero baja de 33.6 a 17.8; lo mismo sucede en el caso de R. berlandieri (de 16 a 4.8) y en R. vaillanti (de 14 a 10.3) Así pues, los hospederos con mayor promedio de especies y de gusanos en orden de importancia fueron R. valiceps, R. vaillanti, R. berlandieri y R. marinus.

La proporción de la muestra de los hospederos que tuvieron al menos una especie de helminto fue más alta en R. vaillanti que en R. berlandieri. En R. valiceps todos los hospederos estuvieron parasitados y en R. marinus el 83% tuvo al menos una especie; los hospederos que presentaron el mayor porcentaje de individuos no parasitados fueron los arborícolas (Fig.3).

En R. marinus recolecté la mayor cantidad de gusanos y

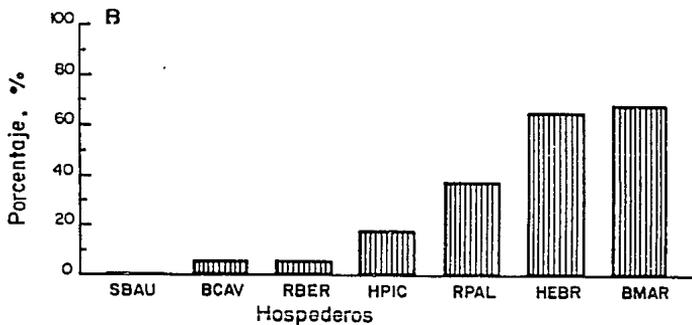
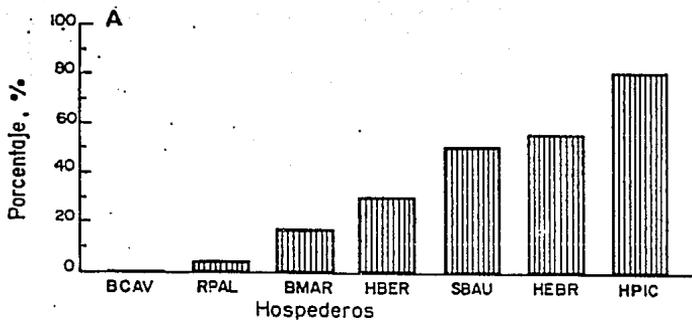


Fig. 3. Porcentaje de individuos dentro de las especies de hospederos con cero (A) y una especie (B) de parásitos.

también un número alto de especies. Le siguieron en importancia R. vaillanti y R. berlandieri (Fig. 4).

El número de especies encontradas en una muestra dependerá del número de gusanos recolectados en ella. Dado que el tamaño de la muestra (número de gusanos) fue variable entre los distintos hospederos examinados para poder hacer las comparaciones entre ellos calculé el índice de Margalef, que relaciona el número de especies con el número de helmintos recolectados (Fig. 5). Las comunidades más ricas se encuentran en los hospederos con hábitos acuáticos, después están los terrestres y por último los arborícolas. Es notorio que a pesar de haber encontrado más gusanos en E. marinus que en R. vaillanti, la comunidad presente en el último hospedero fue más rica que la del primero; lo mismo sucedió en el caso de R. valiceps y R. berlandieri.

La diferencia entre la cantidad de gusanos encontrados en R. berlandieri (489) y S. baudinii (461) no es muy grande, sin embargo, la riqueza es mucho mayor en la primera.

Con relación a las comunidades registradas en el intestino, los valores más altos del índice de Margalef, se presentan en los hospederos acuáticos y en E. marinus. Las infracomunidades más pobres se presentaron en S. baudinii y E. valiceps.

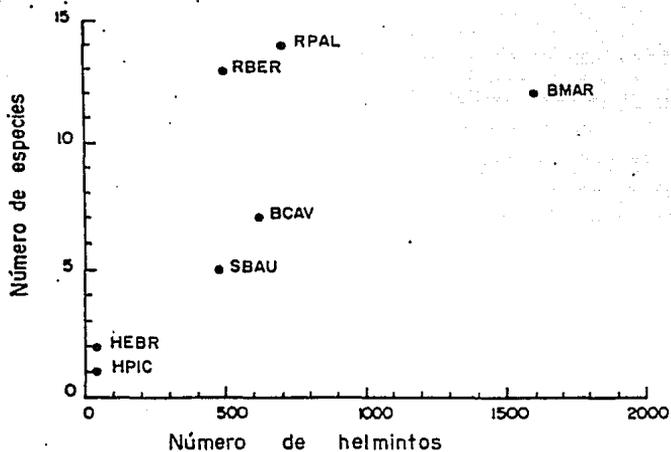


Fig. 4. Relación del número de gusanos con el número de especies registradas en cada hospedero.

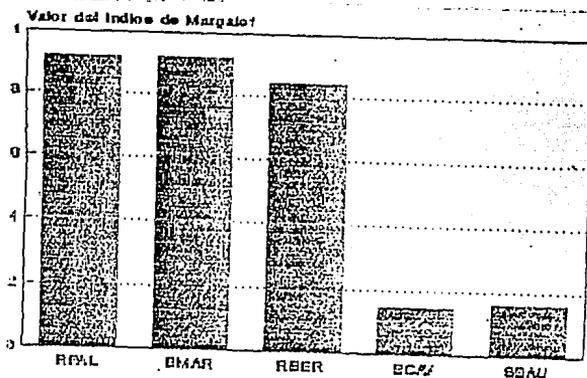
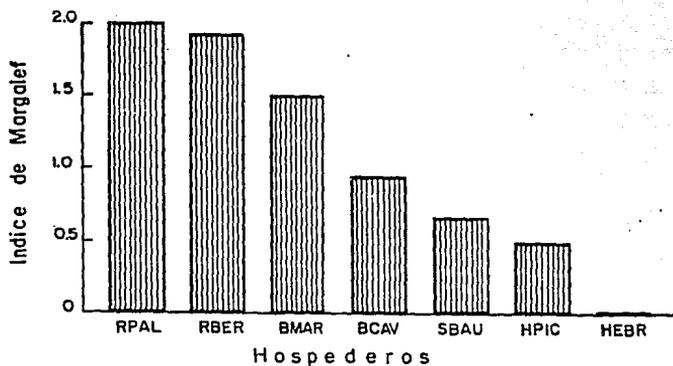


Fig. 5. Valor del índice de Margalef para cada especie de hospedero estudiado (A) y en las comunidades de helmintos del intestino (B).

Dado que las especies de helmintos estudiadas pueden llegar indistintamente uno u otro hospedero de los que ocupan el mismo habitat (Tabla II), comparé la riqueza entre estos hospederos utilizando el método de rarefacción (Hurlbert, 1971, Simberloff, 1973).

Con la pareja *E. vaillanti* - *E. berlandieri*, el tamaño de la muestra se estandarizó a 489 gusanos, que fue el número registrado en *E. berlandieri*. El número esperado de especies en *E. vaillanti* con este tamaño de muestra fue de 13.5 y el observado en *E. berlandieri* fue de 14. En el caso de la pareja formada por *E. marinus* y *E. valiceps*, se estandarizó el tamaño de la muestra a 619, cantidad registrada en el segundo hospedero; el número de especies esperado en *E. marinus* fue de 10 y el observado en *E. valiceps* fue de 7. En *S. baudinii* y las "hilas", se estandarizó el tamaño muestra a 11 y 8 número de helmintos recolectados en *H. picta* e *H. obraccata* respectivamente. Los números esperados fueron 1.4 y 1.3 y los observados fueron 1 para el primer hospdero y 2 para el segundo (Fig. 6).

Los resultados muestran que los valores de riqueza de las comunidades de helmintos presentes en los dos hospederos acuáticos son similar, al igual que en al caso de los hospederos arborícolas, pero no así en el caso de los hospederos terrestres, donde se observa que *E. marinus* tiene una comunidad más rica que la de *E. valiceps*.

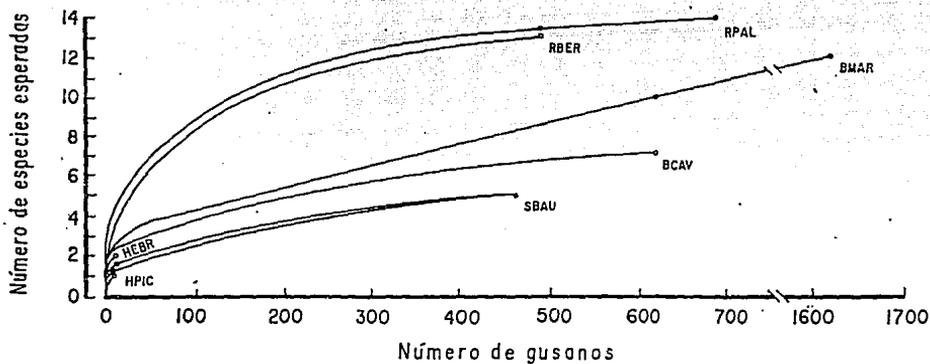


Fig. 6. Número esperado de especies de gusanos en RVAI comparado con el número de gusanos recolectados en RBER, BMAR comparado con BVAL y SBAU comparado con HBR y HPIC.

Distribución de abundancias

Las proporciones relativas de cada una de las especies de helmintos dentro de cada componente de comunidad se muestran en una gráfica de dominancia - abundancia (Fig. 7).

Las curvas con pendientes más pronunciadas denotan la presencia de especies que dominan en la comunidad, en tanto que las curvas con menor pendiente corresponden a comunidades con mayor equidad, donde las especies tienen abundancias más homogéneas.

Las curvas con mayor pendiente las registramos en hospederos con hábitos arborícolas, y las que tienen más equidad, en los que se encuentran asociados a cuerpos de agua. Los hospederos terrestres presentaron curvas intermedias entre estos extremos.

Las comunidades de helmintos intestinales con especies muy abundantes se presentaron en S. baudinii y R. valiceps (Fig.7). En R. marinus observamos una especie que domina ampliamente, en tanto que en los hospederos acuáticos, no fue evidente esta situación.

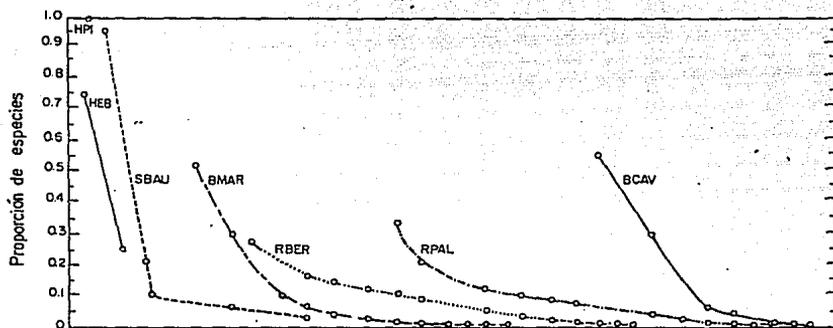


Fig. 7. Proporción de cada una de las especies de helmintos registradas dentro de cada uno de los componentes de comunidad.

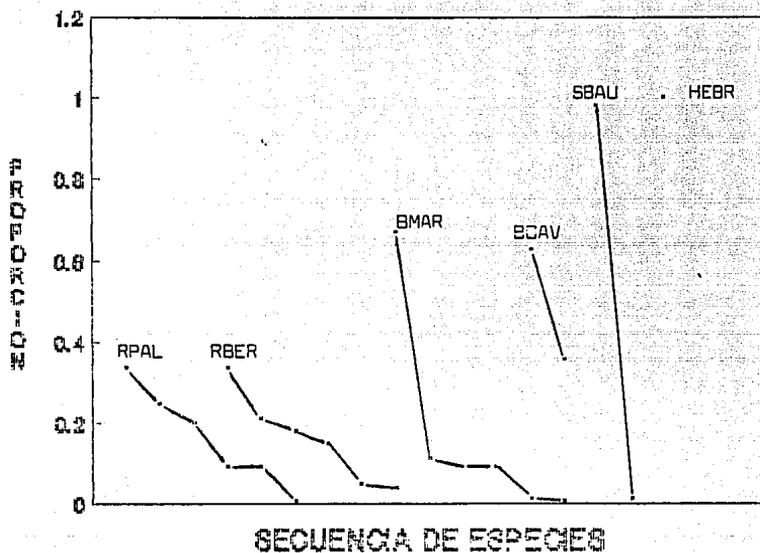


Fig. 8. Proporción de cada una de las especies de helmintos presentes en el intestino de seis de los siete hospederos examinados. *H. picta* no presentó gusanos intestinales.

Dominancia

En *R. berlandieri*, los helmintos que se presentaron con mayor prevalencia fueron los nemátodos adultos y *H. (Q.) medioplexus*. Las especies que con más frecuencia dominan las infracomunidades de este hospedero son *Cosmocerca* sp. y *H. (Q.) medioplexus*. En *R. vaillanti*, al igual que el hospedero anterior, las prevalencias más altas fueron las de los nemátodos adultos, *H. (Q.) medioplexus*, la metacercaria, *L. macrocirrus* y *G. californiensis* también exhiben prevalencias altas. La mayor dominancia se debió a *Rhabdias* sp. y después a *H. (Q.) medioplexus* (Tabla III).

En los hospederos terrestres, *R. marinus* y *R. valiceps*, las prevalencias más altas las registraron los nemátodos. Destaca por su frecuencia y dominancia *Rhabdias* sp. en *R. marinus* y *Oswaldocruzia* sp. y *Cosmocerca* sp. en *R. valiceps*.

De esta forma en estas cuatro comunidades, que son las más ricas de las estudiadas, las especies de parásitos más frecuentes dentro de los hospederos son las que más dominan.

A nivel de componente de comunidad el valor del índice Berger-Parker denota que, en *R. berlandieri* las especies dominantes fueron *C. americanus* y *G. californiensis* y en *R. vaillanti*, la metacercaria y *Rhabdias* sp.. En el caso de los hospederos terrestres, en *R. marinus* las especies dominantes fueron *Rhabdias* sp. y el Nemátodo 2 y en *R. valiceps*,

TABLA III. DOMINANCIA DE LAS DISTINTAS ESPECIES DE HELMINTOS EN 7 ESPECIES DE ANUROS DE "LOS TUXTLAS", VER.. SE ANOTA (a) EL NUMERO DE HOSPEDEROS EN QUE EL PARASITO SE PRESENTA Y (b) EL NUMERO DE HOSPEDEROS EN LOS QUE DOMINA.

	<i>R. baelandieri</i>		<i>R. vaillanti</i>		<i>R. varinus</i>		<i>R. valiceps</i>		<i>S. bairdini</i>		<i>H. picta</i>		<i>H. ebraccata</i>	
	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
META	1	0	9	5					1	1	2	2		
EDRO			2	1										
EDRI	3	1												
CEPH *	4	2	1	0	1	1								
HAEM	6	4	21	10	1	0								
SLVF *	2	1	7	2										
MESG *					3	0			1	1				
LANS *	5	3	7	2	2	1								
CENT	1	0	5	1	1	0	2	0						
RHAP	9	3	28	15	35	27	7	0	4	1				
OSWA *	9	2	17	3	8	0	16	8	1	0				
COSM *	7	5	7	3	5	2	13	8					3	3
APLE *	6	3	13	4	4	1								
FILA					4	7			1	1				
NEM1	1	1	5	1			11	1					2	2
NEM2			5	1	6	3	2	1						
NEM3	2	1	2	0	2	0								

* ESPECIES INTESTINALES

Cosmocerca sp. y Oswaldocruzia sp. (Tabla IV) . No se presentó algún patrón en cuanto a la dominancia de alguna(s) especie(s) de parásito(s) dentro de las comunidades. Las especies dominantes a nivel de infracomunidad en los hospederos acuáticos no son las mismas que a nivel de componente , sin embargo en R. valiceps, si coinciden las especies en ambos niveles.

Las especies intestinales dominantes fueron G. californiensis, Aplectana sp. y Oswaldocruzia sp en R. vaillanti. En R. berlandieri fueron C. americanus, G. californiensis y Cosmocerca sp.. En R. marinus dominaron L. macrocirrus y C. americanus, mientras que en R. valiceps y S. haudinii la especie que dominó fue Cosmocerca sp (Tabla IV). De esta forma, tres de las siete especies presentes en el intestino dominaron en las cinco comunidades; no es posible generalizar nada más con respecto a algún patrón de dominancia en la estructura de las comunidades intestinales.

Dentro de cada uno de los hospederos, las especies más frecuentes , son las que más dominan, excepto en el caso de R. berlandieri, donde observamos especies con mayor prevalencia que las que más dominan. Es particularmente notoria la alta frecuencia y dominancia de Aplectana sp y Oswaldocruzia sp. en R. palmipes y de Oswaldocruzia sp. y Cosmocerca sp. en R. valiceps.

TABLA IV. ESPECIES DOMINANTES EN CADA COMPONENTE DE COMUNIDAD ESTUDIADO, SEGUN EL VALOR DEL INDICE DE BERGER-PARKER PARA ESPECIES TOTALES E INTESTINALES.

	RBER	PVAI	BNA	BVAL	HPIC	HBER	SBAU
META	0.07	0.33			1.0		0.004
BORG	0.01						
GORI		0.002					
CEPH *	0.26	0.001	0.09				
HAEM	0.02	0.05	0.0004	0.003			
GLYP *	0.16	0.11					
MESC *			0.002				0.95
LANG *	0.04	0.03	0.01				
CENT	0.002	0.01	0.0004	0.004			
RHAE	0.10	0.19	0.51	0.02			0.02
OSKA *	0.11	0.04	0.01	0.31			0.01
COSM *	0.14	0.03	0.01	0.54		0.75	
APLE *	0.03	0.08	0.0004				
FILA			0.05				0.004
NAM1	0.006	0.01		0.05			
NEM2		0.007	0.29	0.05		0.25	
NEM3	0.008	0.002	0.007				

* ESPECIES INTESTINALES

v) Importancia de las especies

Adicionalmente, el método de I_2 permite determinar la importancia de las especies para la estructura de la comunidad; las especies dominantes son características y estructuran la comunidad, mientras que las codominantes y las raras no lo son.

Es importante hacer notar que cuatro (META, GLYP, RHAB, OSWA) de las I_2 especies que comparten los dos hospederos con hábitos acuáticos. cuatro son dominantes en ambos (Tabla IV).

De las seis especies que comparten los hospederos terrestres sólo una de ellas es dominante en los dos hospederos. Y para el caso de los hospederos arborícolas, comparten una sola especie, pero esta no es responsable de la dominancia. El número de especies de hospederos en los que se repitió la presencia de una especie de helminto varía entre una y cinco. De los que se encuentran en cinco especies de hospederos *Rhabdias*.sp. es el que más domina (Tabla V). La metacercaria y *G. californiensis*, fueron dominantes donde se presentaron y *L. macrocirrus* fue codominante donde se presentó.

TABLA V. IMPORTANCIA DE LAS ESPECIES DE HELMINTOS PARA LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD EN 7 ESPECIES DE ANUROS DE "LOS TUXTLAS", VER. D = ESPECIES DOMINANTES, C = ESPECIES CODOMINANTES Y R = ESPECIES RARAS.

	<i>R. berlandieri</i>	<i>R. vaillanti</i>	<i>R. marinus</i>	<i>R. valiceps</i>	<i>S. baudini</i>	<i>H. picta</i>	<i>H. ebraccata</i>
META	D	D			C	D	
LAVE	C	C	C				
MESO			R		D		
HAEM	C	D	R	C			
GLYF	D	D					
CEPH	D	R	D				
GORG		R					
GORI	C						
CIST	R	C	R	C	D		
RHAE	D	D	D	D	D		
OSWA	D	D	C	D			D
COGM	D	C	C	D			
APLE	C	D	R				
FILA			D		C		
NEM1	C	C		D			D
NEM2		C	D	D			
NEM3	C	R	C				

De esta forma, las especies más distribuidas dentro de los hospederos, son las más dominantes (Rhabdias sp. y Oswaldocruzia sp. y Cosmocerca sp.).

El método de I_2 nos proporciona datos con respecto a la importancia de las especies de acuerdo a su abundancia. Otro punto en el análisis de la importancia de las especies es la distribución de éstas, para lo cual obtuvimos la relación varianza/media de las especies más importantes de parásitos (Tabla VI); ésto nos permite leer qué tan agregada se encuentra una especie en la muestra de hospederos. Sobresalen, dentro de los tremátodos, H. (O.) medioplexus y G. californiensis en R. vallanti. En las dos "ranas" y en B. marinus, Rhabdias sp. y Oswaldocruzia sp. y en B. valiceps, Oswaldocruzia sp. y Cosmocerca sp. G. californiensis, mencionada como una especie importante en R. vallanti por su relación varianza/media, no lo es de acuerdo a su dominancia, sin embargo es más abundante que H. (O.) medioplexus. La especie más importante de acuerdo a su dominancia, relación varianza/media y abundancia dentro de este hospedero sea Rhabdias sp.

TABLA VI. RELACION VARIANZA/MEDIA DE LAS ESPECIES DE HELMINTOS MAS IMPORTANTES EN LAS 7 ESPECIES DE ANIJOS ESTUDIADOS DE "LOS TUXTLAS", VER.

	<i>B. vellanti</i>	<i>R. beclandieri</i>	<i>E. varians</i>	<i>E. valiceps</i>	<i>S. bandini</i>
NETA	53.5	38.7			
LANS	5.3				
MESC					4.1
HAEM	4.2				
GLYP	48.3	73.3			
CEFH		51.1	146		
RHAD	6.9	4.3	39.6		4.5
OSWA	4.3	13.9	5.9	2.7	
COSK	6.5	21.5		28.7	
APLE	7.0				
FILA				9.4	
NEP2					29.5

vi) Diversidad

Utilicé el complemento del Índice de Simpson ($1 - D$) como medida directa de la diversidad dentro de la comunidad; este complemento se interpreta como el número de especies igualmente abundantes requeridas para lograr la heterogeneidad observada en la muestra (Fig. 9A).

El valor más alto para el promedio del complemento de Simpson a nivel de infracomunidad lo registré en *R. berlandieri* (0.61 ± 0.26), le siguieron *R. vaillanti* (0.63 ± 0.29) y *R. valiceps* (0.49 ± 0.17). El valor promedio de este índice en *R. marinus* fue de 0.43 ± 0.24 y en *S. baudinii* de 0.4 ± 0.31 . De esta forma la mayor diversidad la registramos en los hospederos acuáticos, les siguieron los terrestres y por último los arborícolas. En este punto cabe resaltar el hecho de que, a pesar de que el número de especies dominantes no varía entre los hospederos acuáticos y los terrestres, las proporciones de cada una de éstas dentro del total de helmintos marca una diferencia notoria en sus comunidades. Por ejemplo, mientras que las dos especies más abundantes dentro de *R. vaillanti* representan el 52% y en *R. berlandieri* el 43% del total de gusanos, en *R. valiceps* dos especies constituyen el 82% y en *R. marinus* el 71%, lo cual marca la diferencia en la diversidad de las comunidades.

El valor del índice de Simpson está directamente

relacionado con las especies dominantes pero el índice de Brillouin es sensible en términos generales a todas las especies que se encuentran dentro de la comunidad; el uso de este segundo índice permite además, una comparación con datos previos en la literatura. A nivel de infracomunidad, los valores promedio más altos (1.05 ± 0.4) y que fueron más homogéneos los observé en *R. valiceps*. En *R. berlandieri* el promedio fue de 0.96 ± 0.4 , en *R. vaillanti* de 0.85 ± 0.57 , en *R. marinus* de 0.73 ± 0.4 y en *S. baudinii* de 0.4 ± 0.18 .

A nivel de componente de comunidad, los valores fueron de 0.85 y 0.81 para *R. berlandieri* y *R. vaillanti* respectivamente. En *R. marinus* y *R. valiceps* los valores registrados fueron de 0.64 y 0.59 y de 0.42 para *H. picta* y 0.08 para *S. baudinii*.

Entonces, las comunidades más diversas de acuerdo al índice de Brillouin a nivel de infracomunidad se presentan en los hospederos acuáticos y en *R. valiceps*, les siguió la de *R. marinus* y las más pobres se presentaron en los hospederos arborícolas (Fig. 9B). A nivel de componente se presenta la misma situación excepto que *R. marinus* es tiene comunidades más diversa que *R. valiceps*.

Con respecto a la equidad, a nivel de infracomunidad en *R. berlandieri* fue de 0.77 ± 0.22 , en *R. vaillanti* de 0.76 ± 0.25 y en *R. valiceps* de 0.76 ± 0.33 (Fig 9C). A nivel de componente de comunidad, la equidad más alta la obtuvimos en *R. berlandieri* con 0.81, le siguieron *H. ebraccata* con 0.78,

R. vaillanti con 0.74, R. valiceps 0.58, R. marinus 0.52, S. baudinii 0.13 y en H. picta la equidad fue de cero. La diversidad más alta a nivel de infracomunidad intestinal de acuerdo al índice de Brillouin la observamos dentro de los hospederos acuáticos, R. berlandieri (0.83 ± 0.37) y R. vaillanti (0.73 ± 0.33), después se encuentran R. valiceps (0.72 ± 0.16) y R. marinus (0.701 ± 0.30). En S. baudinii se registró la comunidad menos diversa. Asimismo, la equidad más alta se presentó en R. berlandieri (0.81 ± 0.25), le siguió R. valiceps (0.75 ± 0.17), R. vaillanti (0.77 ± 0.24) y R. marinus (0.75 ± 0.17); La menor equidad la observamos en S. baudinii (0.084). De esta forma, las comunidades intestinales más diversas se presentaron en los hospederos acuáticos y las infracomunidades con mayor equidad en R. berlandieri y R. marinus.

Para los componentes de comunidad intestinales, las más diversas se encuentran en los hospederos acuáticos: R. berlandieri ($1-D = 0.774$, $H = 2.25$). Posteriormente se encuentran los terrestres, siendo más altos los valores registrados en R. marinus ($1-D = 0.51$, $H = 1.45$) que en R. valiceps ($1-D = 0.46$, $H = 0.93$). Por último se encuentra S. baudinii ($1-D = 0.022$, $H = 0.083$). La equidad más alta la registramos en R. valiceps (0.99), después se encuentran los hospederos acuáticos (R. berlandieri = 0.89 y R. vaillanti = 0.84), R. marinus (0.58) y en S. baudinii (0.084) registramos la menor equidad.

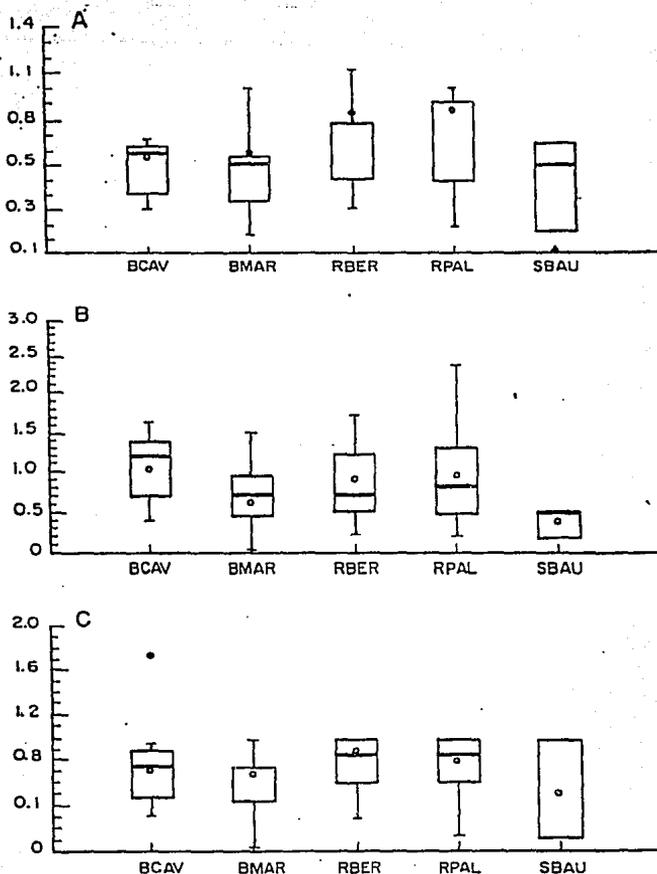


Fig. 9. Distribución de los valores del complemento de Simpson (A), índice de Brillouin (B) y Equidad para Brillouin (C). Dentro de las cajas se encuentra el 50 de los valores, la barra representa la mediana y el círculo, el promedio a nivel de componente.

vii) Similitud

En el la Tabla VI, se muestra la similitud entre las infracomunidades de las cuatro especies de hospederos y la similitud dentro de las infracomunidades de cada especie, se anotan solo las cuatro especies de hospederos con más riqueza, debido a que en las otras tres especies la similitud es mínima dada la pobreza de su composición. R. valiceps, fue el hospedero en el que se registraron las infracomunidades más parecidas entre si y las menos parecidas las encontramos en R. berlandieri. La similitud más alta entre diferentes especies de hospederos se obtuvo entre R. berlandieri y R. valiceps, la menor se presentó entre R. marinus y R. berlandieri. Entre los dos hospederos acuáticos y entre R. vaillanti y R. marinus se presentaron valores de similitud muy parecidos. En la figura 10 se muestra el fenograma derivado de los datos de similitud. R. berlandieri y R. valiceps forman un grupo, al que R. marinus es el más cercano, R. vaillanti fue la que presentó menor similitud.

TABLA VI. SIMILITUDA DENTRO (EN LA DIAGONAL) Y ENTRE (SOBRE LA DIAGONAL) DE LAS INFRACOMUNIDADES DE CUATRO ESPECIES DE ANUROS DE LOS TUXTLAS", VER. (\pm DS)

	<i>R. berlandieri</i>	<i>R. vaillanti</i>	<i>R. garinus</i>	<i>R. valiceps</i>
<i>R. berlandieri</i>	16.17	15.3 \pm 17.9	12.2 \pm 18.7	25.4 \pm 25.9
<i>R. vaillanti</i>		19.4	15.0 \pm 17.0	14.9 \pm 18.6
<i>R. garinus</i>			27.8	17.9 \pm 21.6
<i>R. valiceps</i>				60.3

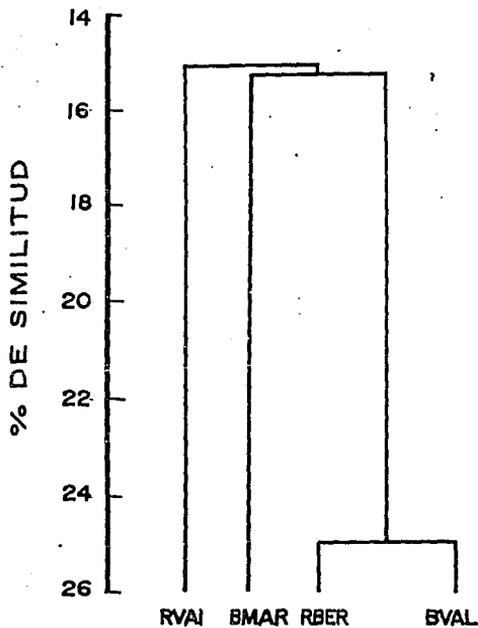


FIG. 10. Fenograma del porcentaje de similitud entre las cuatro comunidades de helmintos más diversas.

V).- DISCUSION

Estructura de la comunidad y procesos de infección de los hospederos.

Los resultados que he presentado demuestran que los nemátodos estructuran las comunidades de anuros estudiados, y los tremátodos las enriquecen. Tanto los hospederos terrestres como los acuáticos tienen las mismas especies de nemátodos, aunque hay un mayor número de individuos en los terrestres, y los tremátodos enriquecen las comunidades de helmintos de las ranas acuáticas.

En las regiones templadas, por el número de especies y de gusanos los nemátodos dominan la composición de las comunidades de helmintos en anfibios (Aho, 1990). Sin embargo, los estudios de Muzzal y Peebles (1991c) y Goater, *et al.* (1987), han evidenciado el predominio de los tremátodos (organismos con ciclo de vida indirecto) en los hospederos acuáticos y los nemátodos (parásitos con ciclo de vida directo) en los terrestres. En algunos casos, los tremátodos pueden llegar a dominar también en las comunidades de hospederos terrestres, dependiendo de factores ecológicos (Muzzal, 1991b). Los céstodos son un grupo igualmente importante, en hospederos estrictamente acuáticos y pueden llegar a dominar la comunidad de parásitos (Muzzal, 1991a); en mis resultados es notoria la ausencia de céstodos, si bien, en muestreos posteriores, he podido

comprobar la presencia de estos en algunos hospederos. Entonces, su ausencia en los muestreos que ahora discuto puede deberse a una estacionalidad en su presencia, pero su ausencia en estos datos muestra que no son abundantes, ni dominantes en las especies que estudie durante la época del año de las recolectas.

El hecho de que mi análisis demuestre que la estructura de la comunidad la dan los nemátodos, propone una diferencia con la opinión de Kennedy *et al.* (1986), quienes sugirieron que la estructura de una comunidad de helmintos, refiriéndose a aves y peces como hospederos, las dan aquellos que ingresan por ingestión con el alimeto de sus hospederos.

Mis datos en cambio, apoyan la hipótesis de Goater *et al.* (1987), quienes sugieren que la estructura de una comunidad de anfibios la da aquellos helmintos que penetran directamente.

De acuerdo a la forma de entrar al hospedero, se presentan dos grupos de parásitos entre las comunidades de helmintos que estudié: los que tienen ciclo de vida directo por penetración a través de la piel en la mayoría de los casos, y que están más distribuidos entre los hospederos de diferentes habitats (los nemátodos), y los que tienen un ciclo de vida indirecto, presentes principalmente en los hospederos con hábitos acuáticos (los tremátodos) y que

están (en la mayoría de los casos) relacionados directamente con sus hábitos alimenticios.

Las condiciones del hábitat ocupado, la época del año y la fauna presente en la localidad determinan el tipo de presa que las especies de anuros pueden consumir (Zug y Zug, 1979). Los hospederos del género *Rana*, se alimentan de insectos que se encuentran en o cerca del agua (Casas y Ramírez-Bautista, en prensa), esto explica que sus comunidades de helmintos esten estructuradas con parásitos que utilizan larvas de insectos, insectos acuáticos o renacuajos como medio para llegar a sus hospederos. La frecuencia con que aparece *H. (O.) madinplexus* en *R. vaillanti* denota que las larvas de odonato forman parte importante de su dieta. Y el registro de los otros tremátodos adultos señala que los hospederos habitualmente consumen renacuajos o ingieren su piel en el momento de la metamorfosis.

La transmisión a través de la alimentación (interacción depredador-presa) no es tan importante en los anfibios y reptiles, como en el caso de ciertas aves y mamíferos, debido sobre todo a las demandas metabólicas de los distintos grupos (Aho, 1990): un organismo que necesita regular su temperatura (endotermo), tendrá más demanda energética y por lo tanto necesitará consumir mayor cantidad de alimento que un organismo que no lo hace (ectotermo). Si bien es cierto que se puede presentar especialización en la

dieta de algunos anfibios (Simon y Trof, 1991), la cantidad de alimento que las aves y los mamíferos consumen es mucho mayor que en los anfibios y reptiles, situación que incrementa la posibilidad de que los endotermos ingieran hospederos intermediarios entre los organismos que consumen.

De acuerdo con los datos expuestos, tanto en los hospederos acuáticos como en los terrestres, la transmisión de los parásitos con ciclo de vida directo es mayor que la de los que llegan a través de la ingestión de presas, esto ratifica lo expuesto por Aho, (1990) y Goater *et al* (1987), pero no concuerda con los resultados de Muzzall, (1991a, b).

Riqueza e influencia del hábitat del hospedero en la estructura de las comunidades de sus helmintos.

La influencia del hábitat del hospedero en la estructura de la comunidad de sus helmintos ha sido comprobada por varios autores (Goater, *et al*, 1987; Muzzall, 1991; Bush, *et al*, 1990); han demostrado que las comunidades de hospederos acuáticos son más ricas que las de los terrestres. Mis resultados, concuerdan con lo obtenido por los autores arriba citados, pero las comunidades de los hospederos arborícolas son aún más pobres que las de los terrestres. La diferencia en la riqueza de las comunidades entre los hospederos acuáticos y terrestre, se debe a la presencia de un mayor número de especies de tremátodos en

los hospederos acuáticos, dado que los nemátodos se presentan en ambos hospederos.

Se pueden presentar diferencias en el tipo y la cantidad de presas que un anfibio consume, de acuerdo al hábitat en el que se encuentra (Dullman, 1986) y a la fauna local (Zug y Zug 1979). El medio acuático provee de una mayor cantidad de organismos que pueden funcionar como hospederos intermediarios, y que llegan a los hospederos que se encuentran en él, comparativamente con los hospederos terrestres (Goater et al. 1987)

R. marinus se alimenta principalmente de artrópodos terrestres, pero también pueden consumir caracoles, lombrices y pequeños vertebrados (Zug y Zug, 1979), y por los resultados obtenidos, también de insectos acuáticos que funcionan como hospederos intermediarios de tremátodos. En R. valiceps, son pocos los registros de tremátodos, pero muy importantes los de nemátodos, debido a que este hospedero pasa más tiempo en el medio terrestre que en el acuático.

Las comunidades de helmintos de las ranas del género Hyla son muy pobres. Esto se debe a que el hábitat arborícola no es muy favorable para la transmisión de nemátodos, ni de tremátodos. S. bavidinii fue el hospedero en el que encontré más especies, ya que ocupa tanto el hábitat arborícola como el terrestre.

El registro ocasional de tremátodos en R. marinus y la ausencia casi total en R. valiceps, señalan diferencias en

el comportamiento de ambos hospederos, al parecer R. valiceps, se acerca mucho menos a los cuerpos de agua que R. marinus. De la misma forma la presencia de tremátodos en H. picta y S. baudinii, denota la necesidad de los anfibios de estar en relación con el agua durante alguna etapa de su vida.

De los tres grupos de hospederos que examiné, el de los arborícolas resultó ser el menos parasitado, sus comunidades fueron las menos ricas. Las "hilas" habitan principalmente en las copas de los árboles que están al rededor de los cuerpos de agua, incluso en la selva y en muy pocas ocasiones bajan. Se alimentan principalmente de insectos voladores, que al parecer, no funcionan como hospederos intermediarios de parásitos. Los registros esporádicos de helmintos en las "hilas" sugieren su presencia ocasional en el agua, (la metacercaria en H. picta) y en la tierra (Oswaldocruzia sp y el Nemátodo 2 en H. ebraccata). Si bien me refiero a S. baudinii como un hospedero arborícola, éste a diferencia de las dos "hilas" frecuentemente está en la tierra, y así lo muestra su parasitofauna, dado que de las cinco especies de parásitos registrados en él, tres se transmiten en el medio terrestre, uno en el agua y M. monas se adquiere por la ingestión de organismos terrestres (hormigas) o semiacuáticos (caracoles).

De esta manera, el medio es un factor determinante en la riqueza de las comunidades. Aún así, ciertas condiciones

particulares conducen al desarrollo de una comunidad pobre en un medio acuático. Por ejemplo, Goater *et al.*, (1987) sugieren que la comunidad de Leuroghnatus marmorata (salamandra) es pobre debido a que vive en arroyos de corriente fuerte, donde es difícil que los parásitos se transmitan.

Estos dos puntos pueden explicar la pobreza de las comunidades de parásitos en este grupo de hospederos. Me inclino a considerar como mucho más importante el aspecto ecológico que el filogenético para explicar mis resultados.

El examen de los datos por rarefacción sugiere que los hospederos que se presentan en habitats similares también presentan riqueza parecidas en sus comunidades. Sin embargo, este análisis mostró mayor riqueza en la comunidad de R. marinus que en la de R. valiceps, lo que sugiere que hay factores adicionales que influyen en la riqueza. En este último caso en particular, el tamaño del hospedero es importante. Los hospederos más grandes al poseer una mayor área susceptible de ser colonizada por los helmintos soportan una parasitofauna más rica que los pequeños (Holmes y Price, 1980); el tamaño de R. marinus fue de 12.6 cm (\pm 2.6) y el de R. valiceps de 6.5 cm (\pm 0.21). Adicionalmente otros factores como los mecanismos de defensa son también importantes para explicar la riqueza de las comunidades de R. marinus; sus glándulas parotidas y las que se presentan

en todo el cuerpo, reducen la tasa de depredación (Zug y Zug, 1979) incrementando su longevidad, esto permite un mayor tiempo de exposición a los parásitos con ciclo de vida directo y aumenta la probabilidad de ingerir hospederos parasitados; consecuentemente, la comunidad de los hospederos de mayor edad es más rica.

Si bien *R. marinus* es el más grande de los hospederos examinados, y esto se refleja en una mayor riqueza en su comunidad en comparación con la de *R. valiceps*; la influencia del medio acuático es determinante respecto de la riqueza, pues los hospederos acuáticos son más pequeños pero sus comunidades son más ricas. La explicación posible es que el medio acuático funciona como un amortiguador de los cambios ambientales tales como la temperatura y las condiciones de humedad, aumentando la actividad alimenticia de los organismos acuáticos respecto de los terrestres (Aho, 1990), y también la exposición de estos hospederos a los parásitos con ciclo de vida directo.

Aunque consideré a los hospederos examinados dentro de tres habitats, algunos anfibios pueden moverse entre dos medios. Los hospederos con hábitos acuáticos, presentaron una composición similar de sus comunidades. Dos parásitos no se compartieron entre ellos, lo cual puede deberse a la diferencia de comportamiento. *R. berlandieri*, permanece mucho más tiempo en el agua que *R. vaillanti*. Muzzall (1991a) considera que los hospederos con hábitos

semiacuáticos en este caso consideramos a R. berlandieri con tendencias a ser semiacuático, tienen comunidades más ricas que los acuáticos o terrestres, debido a que al moverse entre un medio y otro, pueden ingerir presas terrestres, voladoras y acuáticas adquiriendo parásitos de ambos medios, sin embargo nuestros resultados no apoyan esta hipótesis, pues las riquezas de sus comunidades son iguales.

La mayor distribución geográfica de un organismo implica que ha tenido la oportunidad de adquirir una mayor cantidad de parásitos que los hospederos que tienen una distribución más restringida, ya que conforme van incrementando su distribución reclutan más parásitos (Holmes y Price, 1936). Sin embargo Aho, (1970) ha sugerido que no existen diferencias en cuanto a la riqueza de las comunidades de organismos con mayor o menor amplitud en su distribución, propone que hay una sustitución de las especies de parásitos en las diferentes localidades a las que el hospedero llega, sin darse acumulación de estas.

Los datos examinados pueden explicarse más por la hipótesis de Aho (1970), que por la de Holmes y Price (1936). R. berlandieri, tiene una distribución geográfica mayor que R. vaillanti, y de la misma forma R. marinus se distribuye más ampliamente que R. valiceps, sin embargo, en el primer caso no hay diferencia en cuanto a la riqueza de las dos comunidades y en el segundo considero que, la mejor explicación para la diferencia entre las comunidades de

estos hospederos es el tamaño y la longevidad de R. marinus. Si existiera algún efecto de la distribución geográfica en nuestros resultados, R. marinus tendría la comunidad más rica de las estudiadas, pues es la más ampliamente distribuida, sin embargo no es así.

Las "hilas" y S. baudinii tienen una distribución muy parecida y el método de rarefacción mostró similitud en las tres, las diferencias observadas pueden deberse más a cuestiones de comportamiento o efectos del muestreo.

El tiempo evolutivamente hablando, también ha sido tomado en cuenta para explicar la pobreza de las comunidades de parásitos en algunos grupos de vertebrados (Aho, 1990; Bush, Aho y Kennedy 1990). Evolutivamente, el comportamiento arborícola en los anfibios fue el último en aparecer, respecto del acuático o el terrestre. Los organismos que se encuentran en este medio, han tenido poco tiempo comparativamente con los otros para adquirir parásitos.

Holmes y Price (1986) basados en la hipótesis de coespeciación de Brooks 1980, predicen que la especiación en el hospedero, va acompañada por el mismo proceso en el parásito. Nuestros resultados no evidencian alguna relación estrecha entre parásitos y hospederos, pues no encontramos helmintos asociados a una sola especie de hospedero. Al igual que Goater et al (1987), pienso que los parásitos son adquiridos por asociaciones ecológicas más que por relaciones filogenéticas.

Importancia de las especies

La importancia de las especies dentro de una comunidad puede determinar con base en su abundancia, distribución y biomasa. Las tallas de los grupos de parásitos son diferentes, sin embargo no encontramos parásitos de dos o más grupos en coexistencia, por lo que la biomasa no es considerada en la determinación de las especies importantes.

Por su abundancia y distribución dentro de las especies de hospederos y entre los individuos de cada una de ellas, los nemátodos adultos (Rhabdias sp, Oswaldocruzia sp y Cosmocerca sp) tienen una importancia particular dentro de la composición de las comunidades. Todos ellos tienen ciclo de vida directo y penetran a través de la piel del hospedero.

De las siete especies de hospederos, al menos cuatro se encontraron parasitados por Aplectana sp, y Rhabdias sp; Oswaldocruzia sp y Cosmocerca sp parasitaron a cinco de ellos. Por su abundancia y prevalencia Rhabdias sp sobresale entre estos cuatro gusanos, parasita tanto a hospederos acuáticos como a terrestres, pero es particularmente abundante en los terrestres.

Los tremátodos: C. americanus, H. (O) medioplexus y G. californiensis, son los más importantes y se presentan

principalmente entre los hospederos acuáticos. Los tres helmintos se distribuyen en el norte de América, pero el que presenta una distribución geográfica más amplia es H. (Q.) medioplexus, desde Canadá hasta México; aunque no es la especie más abundante de los tremátodos, sí es la más distribuida y la que más domina a nivel de infracomunidad en los hospederos acuáticos. Las otras dos especies se distribuyen de Estados Unidos de América a México; son más abundantes que la anterior pero están menos distribuidas entre los individuos y su dominancia en la infracomunidad es menor. Es difícil relacionar directamente la mayor distribución geográfica de H. (Q.) medioplexus con la importancia en el área de estudio; pienso que la disponibilidad de los hospederos interemediarios en el medio, juegan un papel muy importante, para que este parásito sea frecuente.

En la mayoría de los casos, no encontré relación entre la importancia de las especies a nivel de componente con lo que se presenta a nivel de infracomunidad. Algunas especies son muy abundantes, pero su grado de agregación fue alto y su dominancia a nivel infracomunidad fue baja, lo cual sugiere que las especies con valores intermedios de abundancia y agregación son de mayor importancia en la comunidad.

En R. berlandieri, las especies más importantes fueron Cosmocerca sp y Rhabdias sp , ambos tienen ciclo de vida

directo. En R. vaillanti fueron H. (D.) medioplexus, Rhabdias sp, Aplectana sp y Oswaldocruzia sp., de los anteriores una especie tiene ciclo de vida indirecto y tres son de ciclo de vida directo. En los dos hospederos son mucho más importantes los nemátodos que los tremátodos, es notorio que esto sucede aún en los hospederos acuáticos, en los que esperaríamos que los tremátodos dominasen. Al parecer, la poca vagilidad de los hospederos es determinante para que los parásitos con ciclo de vida directo estén dominando sus comunidades.

En R. marinus, el parásito más importante por su distribución dentro de la muestra, su abundancia y dominancia tanto en infra y componente de comunidad fue Rhabdias sp.. En R. valiceps los cuatro parásitos más importantes tienen ciclo de vida directo (Cosmocerca sp, Oswaldocruzia sp, Nematodo 1 y 2) .

Así pues, en las comunidades de helminetos de R. vaillanti, R. marinus, y R. valiceps, las especies más importantes tienen ciclo de vida directo, y son generalistas, que se presentan en un amplio intervalo de hospederos (podrían tener una amplia distribución geográfica, pero no podemos ser concluyentes por no tener la identificación específica aun). En R. berlandieri, las especies más distribuidas fueron los nemátodos que tienen ciclo de vida directo; los tremátodos fueron más abundantes y entran al hospedero via la ingestión de otro organismo. De

esta forma en terminos generales, las especies con ciclo de vida directo además de ser las que están estructurando las comunidades, son en la mayoría de los casos las más importantes de acuerdo a su abundancia y distribución.

Comparación entre la Riqueza y Diversidad de las comunidades estudiadas con las comunidades de helmintos de anfibios de las regiones templadas.

Generalmente se asume que existe un gradiente de menor a mayor diversidad y riqueza de las regiones templadas hacia las regiones tropicales (Mac Arthur, 1972; Kricher, 1989; Rhode, 1982), y se considera en el caso particular de los parásitos, que la mayor disponibilidad de hospederos intermediarios (insectos, moluscos) facilitaría la llegada a los hospederos definitivos, enriqueciendo y diversificando la comunidad.

Las comunidades de helmintos intestinales que he estudiado se ubican entre las medianamente ricas en comparación con los estudios realizados en localidades templadas, revisados por Aho (1990). El número medio de especies por hospedero fue de 3.2 ± 2.6 (intervalo de 0 a 6) y el registrado por Aho (1990) es de 3.04 con un intervalo de 0 a 9, en 231 series de datos examinados. La riqueza promedio de especies por hospedero individual (infracomunidad) registrada en el presente estudio fue de

0.704 (\pm 0.63) con un intervalo de 0 a 1.75, el señalado para 143 estudios de localidades templadas es de 0.80 (\pm 0.40) con un intervalo de 0 a 0.83 (Aho, 1990).

La diversidad medida mediante el índice de Brillouin, y considerando a todos los parásitos que se pueden encontrar en el hospedero, fue más alta en mis resultados que en los obtenidos por Goater *et al.* (1987), Muzzall (1991a, b) y Muzzall y Peebles (1991), tanto a nivel general, como comparando hospedero por hospedero de acuerdo al hábitat en el que se encuentran.

Entonces, mis resultados indican que no existen diferencias entre la riqueza de las comunidades de helmintos en anfibios de los trópicos y las que se han estudiado en las regiones templadas, pero sí son más diversa. Esto, posiblemente debido a la mayor variedad y abundancia de organismos disponibles para su alimentación y que están funcionando como hospederos intermediarios.

Por lo general una comunidad rica es una comunidad diversa, y los factores para presentar una comunidad rica, son difíciles de separar, de los necesarios para desarrollarse una comunidad diversa. Holmes y Price (1980); Kennedy *et al.* (1986); Goater *et al.* (1987) han relacionado la diversidad de una comunidad con el hecho de ser aislacionistas o interactivas. Una comunidad aislacionista es aquella donde la prevalencia e intensidad de los

parásitos son bajas y como consecuencia, existe poca probabilidad de interacciones competitivas entre los organismos que la forman; las comunidades interactivas, tienen las características opuestas. Polyanski (1961), consideró como factores importantes que inciden sobre la variedad de la parasitofauna así como en la intensidad e incidencia de la infección de parásitos, el tiempo de vida del hospedero (longevidad), así como la densidad de la población y su tamaño corporal.

Kennedy *et al.* (1986), señalaron los factores que conllevan al establecimiento de una comunidad aislacionista: La presencia de un tubo digestivo simple; la poca vagilidad del hospedero; la presencia de una dieta simple o especializada; que el hospedero se alimente de presas que no estén actuando como hospederos intermediarios de un gran número de parásitos, y la exposición a pocos parásitos con ciclo de vida directo.

El aparato digestivo de los anfibios es sencillo, y básicamente es un tubo recto con un estómago diferenciado, esto se ha interpretado en el sentido de que no hay gran variedad de habitats. De la misma forma, los anfibios son poco ágiles, lo cual limita la posibilidad de alimentarse de diversas presas, pero facilita la invasión de parásitos con ciclo de vida directo, por estas dos características esperaríamos poca diversidad, pero al ser generalistas en cuanto a su alimentación, se esperaría la presencia de

comunidades diversas (Kennedy *et al.*, 1986), aunque también debido a la poca actividad alimenticia como consecuencia de la ectotermia, se limita mucho esta posibilidad. Por otro lado y como lo menciona Goater *et al.* (1987), la presión de selección ejercida sobre las presas para que actúan como hospederos intermediarios es poca, puesto que no hay especialización de hábitos alimenticios y esto evita el establecimiento de una estrecha interacción parásito-hospedero. En algunos anfibios si existe una selectividad en su dieta (Simos y Troft, 1991), en estos casos si las presas de las que se alimentan estuvieran funcionando como hospederos intermediarios de algún gremio de parásitos, se podrían establecer comunidades interactivas, situación que no se presenta en nuestros estudios, pues no encontramos una asociación entre algún grupo de parásitos y sus hospederos.

El hecho de que los anfibios sean hospederos ectotermos, limita mucho su movimiento, tiempo forrajeo y cantidad de alimento consumido (Goater *et al.*, 1987), al parecer la mayor diversidad en los organismos que pueden actuar como hospederos intermediarios de parásitos en las zonas tropicales, provoca una mayor diversidad en las comunidades de helmintos presentes en los anfibios, pero las comunidades siguen siendo aislacionistas.

Ubicamos a las comunidades estudiadas como no interactivas, sin embargo, no excluimos la presencia de componentes predecibles dentro de las comunidades

estudiadas. Debido a la abundancia y distribución de Oswaldocruzia y Cosmocerca en R. valiceps, consideramos a estas especies como el único grupo de componentes predecibles dentro de nuestro estudio.

Especificidad hospedatoria

Los datos mostrados en la Tabla II, confirman los postulados propuestos por Freeland (1983), quien enuncia los puntos siguientes: a).- la mayoría de las especies de parásitos son exitosos en relativamente pocas especies de hospederos; b).- las especies de parásitos comunes en unas especies de hospederos generalmente, no son frecuentes en otras; c).- las especies de hospederos de una misma comunidad, no tienen los mismos parásitos; d).- los parásitos que son compartidos por varias especies de hospederos, son encontrados con diferentes frecuencias estadísticas.

Los hospederos acuáticos y terrestres comparten un número considerable de especies. Sin embargo, la intensidad de cada infección es muy variable, lo que implica las particularidades ya mencionadas de la biología de los hospederos y de los parásitos. Mientras que los tremátodos son más abundantes en los hospederos acuáticos, los nemátodos lo son en los hospederos terrestres. A pesar de esto, los hospederos acuáticos, no comparten dos especies de

parásitos (*G. attenuata* y Nemátodo 2), asimismo los terrestres no comparten cinco especies (Tabla 1). Es claro que los postulados de Freeland con respecto a la especificidad de los parásitos se cumplen plenamente en nuestros resultados.

La ausencia de especificidad hospedatoria en los parásitos registrados, evidencia la carencia de un sistema parásito-hospedero bien definido, lo cual implica que la teoría de coevolución propuesta por Brooks no puede ser aplicada en este sistema. Goater *et al* (1987), proponen la teoría de la captura de hospedero para explicar la estructuración de las comunidades y el hecho de que estas sean aislacionistas o interactivas. Consideran que existen comunidades compuestas por especies no relacionadas filogenéticamente que se estructuran de forma totalmente diferente a las comunidades constituidas con especies que se relacionan filogenéticamente. En las primeras, los parásitos son adquiridos por asociaciones ecológicas, y más tarde se adaptan a los hospederos que van "capturando", pudiendose dar especiación en el proceso. En un principio las comunidades son aislacionistas y más tarde se convierten en interactivas. Desde mi punto de vista y con base en los resultados que presento, las especies que componen las comunidades de helmintos de anuros en "Los Tuxtlas", se forman por asociaciones ecológicas, y no por relaciones filogenéticas preexistentes.

Similitud

De acuerdo con el análisis y discusión previos en torno a la importancia del hábitat en la estructuración de las comunidades, esperaríamos que las comunidades de parásitos presentes en hospederos que se encuentran en un mismo hábitat fueran más parecidas entre sí (Aho, 1970) que entre hospederos de diferentes hábitats como ocurre en otros estudios. Sin embargo, obtuve la mayor similitud entre comunidades de dos especies de hospederos que ocupan hábitats diferentes: *R. berlandieri* y *R. valiceps*. La presencia constante y la abundancia de *Oswaldocruzia* sp. y *Cosmocerca* sp. en ambas especies de hospederos (Tabla III) explica esta similitud. Estos parásitos tienen una amplia distribución entre los medios acuático - terrestre. *R. berlandieri* es entre los hospederos acuáticos, el que tiene un vínculo mayor con el hábitat terrestre, y si bien *R. valiceps* vive más alejado de los cuerpos de agua que *R. marinus*, la época del año (lluvias) en la que se recolectaron casi todos los *R. valiceps* es el tiempo en el que estos anfibios se acercan a los cuerpos de agua para reproducirse, y es en este momento cuando en el mismo hábitat adquieren los mismos parásitos que *R. berlandieri*.

El segundo valor más alto siguiendo el orden de la similitud, es entre *R. marinus* y *R. valiceps*, que se relaciona con la presencia constante de los nemátodos

adultos (excepto Aplectana sp.) en sus infracomunidades, y siendo ambos hospedero terrestres, la explicación de este grado de similitud es directa.

R. vaillanti y R. berlandieri, así como R. vaillanti y R. marinus presentan valores de porcentaje de similitud muy parecidos entre si pero bajos; las tres comunidades comparten nueve especies, sin embargo, sus infracomunidades no son muy semejantes entre si, debido al grado de agregación presente en las especies que componen sus comunidades, y que reduce en gran medida este valor (Tabla VI).

Así, no fueron más parecidas las comunidades de los hospederos que se encuentran en habitats similares.

La baja similitud registrada entre las infracomunidades de la misma especie de hospedero (y también entre especies diferentes) sugieren que la estructuración de las comunidades es aleatoria. La excepción es marcada por R. valiceps, donde registramos la similitud mas alta entre sus infracomunidades y también la similitud más alta con otras especies de hospederos, particularmente con R. berlandieri. Aho (1990) encontró las más altas similitudes en los sitios donde al menos se presentó una especie principal común. La alta similitud observada en R. valiceps se encuentra relacionada directamente con la presencia de Oswaldocruzia sp y Cosmocerca sp. en la mayoría de los individuos revisados de esta especie, de la misma forma las abundancias

de los parásitos deben de ser altas, debido a que el índice utilizado depende de las abundancias.

La coocurrencia observada entre H. (Q.) medioplexus y Rhabdias sp, así como la observada en Aplectana sp y Oswaldocruzia sp, podrían estar señalando una posible interacción entre estos dos pares de especies, sin embargo, la metodología utilizada en el presente trabajo no nos permite hacer mayores inferencias con respecto a este punto.

De la misma forma, los intervalos del número de especies registrado en R. palmipes (14), R. berlandieri (13), R. marinus (12) y R. cavifrom (7), evidencian la presencia de nichos vacantes en los hospederos menos parasitados que potencialmente pueden ser ocupados por otros helmintos.

Estos dos últimos aspectos requieren de una metodología específica para comprobarse y que da abiertos a su estudio.

Conclusiones

Con base en lo anterior, puedo apuntar las siguientes conclusiones:

- a.- Las comunidades de helmintos presentes en anuros de la región de "Los Tuxtlas", están estructuradas principalmente por especies generalistas y con ciclo de vida directo, y se ven enriquecidas con otras especies generalistas con ciclo de vida indirecto.
- b.- El habitat, y los factores ecológicos son los factores que determinan la riqueza y diversidad de las comunidades. Las comunidades más ricas y diversas de helmintos se encuentran en los hospederos con hábitos acuáticos, les siguieron los terrestres y por último se encuentran las arborícolas. Observamos las comunidades más dominadas se las en los hospederos arborícolas, y las menos dominadas se presentaron en los hospederos acuáticos. Los terrestres, tuvieron valores intermedios entre estos extremos.
- c.- Bufo valignens, fue el único hospedero en el que registramos especies de parásitos predecibles en la estructuración de su comunidad, por lo que en él fue donde registramos las similitudes más altas. En los demás hospederos, consideramos que la estructuración es aleatoria.

d.- Nuestros resultados no evidenciaron diferencias en cuanto a la riqueza de las comunidades de helmintos presentes en anfibios de las regiones templadas con las de zonas tropicales, sin embargo, si son más diversas.

LITERATURA CITADA

- AHO, J.M.. 1970. Helminth Communities of Amphibians and Reptiles: Comparative Approaches to Understanding Patterns and Processes. In Parasites Communities: Patterns and Processes. Esch, G., A. Bush and J. Aho (eds.). Chapman and Tall, London.
- BAKER, M.R. 1978. Development and Transmission of Oswaldocruzia pipiens Walton, 1929 (Nematoda: Trichostrongylidae) in Amphibians. Can. J. Zool. 58: 1026 - 1031.
- BAKER, M.R. 1984. Nematode Parasitism in Amphibians and Reptiles. Cna. J. Zool. 62: 747-757.
- BERRY, P.Y. AND J.A. BULLOCK. 1962. The Food of the Common Malayan Toad, Bufo melanostictus Schneider. Copeia. 4: 736-741.
- BRAVO-HOLLIS, M. 1943. Estudio Sistemático de los Trematodos de los "ajolotes" de México. An. Inst. Biol. Univ. Nac. Auto. Mex. 14: 141-159.
- BRENES, R, G. ARROYO, S Y E. DELGADO. F. 1959. Helminths de la República de Costa Rica. XI. Rev. Biol. Trop. 7 (1) : 81-87.
- BROOKS, D.R.. 1976. Parasites of Amphibians of the Great Plains. Part 2 Platyhelminths of Amphibians in Nebraska USA. Bull. Univ. Neb. State. Mus. 10: 1-92.
- CABALLERO y CABALLERO, E. Y D. SOKOLOFF. 1934. Segunda Contribución al Conocimiento de la Parasitología de Rana montezumae. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auto. Mex., 5: 5-40.
- CABALLERO Y CABALLERO, E. 1940. Trematodos de las tortugas de México. Ans. Inst. Biol. Univ. Nal. Auto. Méx., 11: 566-570.
- CABALLERO Y CABALLERO, E.. 1941. Trematodos de las "ranas" de la Ciénega de Lerma, México. I. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auto. Mex., 12: 623-641.
- CABALLERO Y CABALLERO, E. 1942. Trematodos de la Ciénega de Lerma, México. III. Redescripción de una forma Norteamericana de Haematholoechus y Algunas Consideraciones Sobre Glythelmins californiensis (Cort, 1919). An. Inst. Biol. Univ. Nal. Mex., 13: 71-79.
- CABALLERO Y CABALLERO, E. Y M. BRAVO-HOLLIS. 1949. Description D'un Nouveau Genre de Pleurogeninae (Trematoda : Lecithodendriidae) de Grenouilles du Mexique (1) Langeronia macrocirra n.g.n.sp. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée. 24 (3-4) : 193-199.

- CASAS ANDREU, G. AND A. RAMIREZ-BAUTISTA. Observations on the Feeding Habits of Rana palmipes (= R. vaillanti) and Rana herlandieri (= R. brownorum) from "Los Tuxtlas" region. (en prensa)
- CHRISTIAN, F.A. 1970. Langeronia parva sp. n. (Trematoda : Lecithodendriidae) With Revision of the Genus Langeronia Caballero and Bravo-Hollis, 1949. J. Parasitol., 56 (2) : 321-324.
- DUELLMAN, W. E. 1970. The Hylid Frogs of Middle America. I, II. Monograph of The Museum of Natural History. University of Kansas. USA: 753 pp.
- DUELLMAN, W.E. AND L.TRUEB. 1986. Biology of Amphibians. Mc Graw - Hill. USA.: 670 pp.
- ESCH, G. W. A. O. BUSH AND J.M. AHO. 1990. Patterns and Processes in Helminth Communities: An Overview. In: Parasite Communities: Patterns and Processes. Chapman and Hall. London: 1 - 19.
- FREITAS, J.F.T. 1958. Estudos sobre "Oxyascarididae" (Travassos, 1902) (Nematoda; Subuluroidea). Memorias do Instituto Oswaldo Cruz 56 (2): 449 - 460.
- FREITAS, J. F. T. AND LENT, H. 1941. Contribucao ao Conhecimento de Sub-Familia Kathlaniinae, Lane 194 (Nematoda : Subuluroidea). Arq. Zool. Estado S. Paulo .3 : 14 - 42.
- FREELAND, W.J. 1983. Parasites and the coexistence of animal host species. The Amer. Nat. 121 (2).
- FOTEDAR, D.N. AND TIKOV, R. 1975. Further Studies on the Life Cycle of Cosmocerca kushmirensis Fotedar, 1959 Common Oxyurid Nematode Parasite of Bufo viridis in Kashasir. Proce. of the Indian Science Congress Associate (1969) 53 (III) 460.
- FROST, D.R.. 1985. Amphibian Species of the World. Allen Press, Inc. and the Association of Systematics Collections Lawrence Kansas, USA.
- GARCIA, E. 1970. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Kooopen. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- GOATER, T.M.; G.W. ESCH AND A.O.BUSH. 1987. Helminth Parasites of Sympatric Salamanders Ecological Concepts at Infracommunity, Component and Compound Community Levels. Amer. Midl. Nat., 118: 289-300.
- HAMILTON, 1930. Notes on the food of the American toad. Copeia. 2

: 45-46.

- HILLIS, D.M. AND R. DE SA. 1988. Phylogeny and Taxonomy of the Rana palmipes Group (Salientia: Ranidae). Herpetol. Monogr., 2: 1 - 26.
- HOLMES, J.C. AND P.W. PRICE. 1986. Communities of Parasites. In: Community Ecology: Patterns and Processes (eds. Kikkawa and Anderson, D.J.). Blackwell Sci. Publ. London: 187-213.
- HOLMES, J.C. 1990. Helminth Communities in marine fishes. In: Parasite Communities: patterns and processes. (eds. Esch G.W., Bush A.O. and Aho, J.M.) Chapman and Hall. London: 101-130.
- HURLBERT, S.H. 1971. The Non-Concept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters. Ecology, 52: 577-86.
- JENSSEN, T.A. AND W.D. KLIMSTRA. 1966. Food Habits of the Green Frog, Rana clamitans in southern Illinois. Am. Midl. Nat. 76. (1).
- JOHNSON, C.R. AND R.B. BURY. 1965. Food of the Pacific Treefrog Hyla regilla Baird and Girard, in Northern California. Herpetologica 21 (1): 56-58.
- KENNEDY, M.J.; L.M. KILLICK AND M. BEVERLY-BURTON. 1987. Life Cycle on Two Digenea, Paradistomum geckonum (Dicrocoeliidae) and Mesocoelium sociale (Mesocoelidae), in Geckonid Lizards from Indonesia. Can. J. Zool. 65: 2491-2497.
- KENNEDY, C.R., BUSH, A.O. and AHO, J.M. 1986. Patterns in helminth communities: Why are birds and fish different?. Parasitology 93: 205-215.
- KENNEDY, C.R. AND BAKKE, T.A. 1989. Diversity patterns helminth communities in common gulls Larus canus. Parasitology 98: 439-445.
- KRICHER, J.C. 1989. A Neotropical Companion. An Introduction to the Animal, Plants, and Ecosystems of the New World Tropics. Princeton University Press. New Jersey: 436pp.
- KREBS, CH.J. 1985. Ecology. Harper & Row, Publishers. New York: 800 pp.
- KREBS, CH.J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row, Publishers. New York: 654 pp.
- LAMOTHE-ARGUMEDO, R. 1964. Trematodos de los Anfibios de México III, Redescrición de Cephalogonimus americanus Stafford, 1902 Clave para las Especies del Género y Registro de un

- nuevo Hospedero. An. Inst. Biol. Univ. Nal. Auto. Mex. **35** (1-2) : 115-121.
- LANG, B.Z..1968. The life Cycle of Cephalogonimus americanus, Stafford, 1902. J. Parasitol. **54**: 945-949.
- LOT-HELGUERAS, A..1976. La Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" : Pasado, presente y futuro. En Gómez-Pompa, A., (eds). Regeneración de Selvas. CECSA, México.
- MAC ARTHUR, R. H. 1972. Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species. Princeton University Press. New Jersey; 269 pp.
- MAY, R.M.1975. Patterns of species abundance and diversity. In : Ecology and Evolution of Communities (eds. Cody, M.L. and Diamond, J.M.) Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge : 81-120.
- MAGURRAN, A.E..1988. Ecological Diversity and Its Measurement. Croom Helm. London : 179 pp.
- MILLER, E.L. 1930. Studies of Glythelmins quieta Stafford. J. Parasitol. **16**: 237-243.
- MUZZALL, P.M. 1991a. Helminth Infracommunities of the Newt Notophthalmus viridescens, from Turkey Marsh, Michigan. J. Parasitol **77** (1).
- MUZZALL, P.M. 1991b. Helminth Infracommunities of the Frogs Rana catesbiana and R. clamitans from Turkey Marsh, Michigan. J. Parasitol **77** (3): 366-371.
- MUZZALL, P.M. AND C.R. PEEBLES. 1991. Helminths of the Wood Frog, Rana sylvatica, and Spring Peeper, Pseudacris C. crucifer, from Southern Michigan. J. Helminthol Soc. Wash. **58** (2) : 263-265.
- NOBLE, K.G. 1931. The Biology of Amphibians. Dover Publicattions. New York: 577 pp.
- PEET, R.K. 1974. The Measurement of Species Diversity. Annual Review of Ecology and Systematics **5**.
- PENCE, D.B. AND S.EASON. 1980. Comparision of the Helminth Fauna of Two Sympatric Top Carnivores From the Rolling Plains of Texas. J. Parasitol. , **66** (1) : 115-120.
- PEREZ-HIGAREDA, G. R,C, VOGT Y O.A. FLORES. inédito. Lista anotada de los Anfibios y Reptiles de la región de los Tuxtlas, Ver.
- PRICE. P.W. 1984. Communities of specialists : Vacant niches in

- ecological and evolutionari time. In : Ecological Communities : Conceptual issues and the evidence. (eds. Strong, D.R. Simberloff, D. Abele, L. G. and Threstle, A.B.). Princeton University Press. Princetos, N.J. : 510-523.
- RAMIREZ B, A. 1977. Algunos Anfibios y Reptiles de la Region de "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- RANGEL, R. L.J. 1984. Estudio Taxonómico de Algunos Gasterópodos Dulceacuicolas de la Región de "Los Tuxtlas", Veracruz, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Cinecias, UNAM.
- RHODE, K. 1982. Ecology of Marine Parasites. University of Queensland Press. London : 245 pp.
- SHELL, S.C. 1985. Trematodes of North America. University Press of Idaho. USA: 253 pp.
- SIMBERLOFF, D. 1972. Properties of Rarefaction Diversity Measurements. Amer. Nat. 106: 414-15.
- SIMON AND TROFT. 1991. Diet specialization in small vertebrates : mites - eating in frogs. Oikos 61: 263-278.
- SKRJABIN, K.I. et al. 1961. Essentials of Nematology. VolX. Oxyurata os Animals and Man. Part Two. Ed. Skrjabin.
- SMITH, H.M. AND E. H. TAYLOR. 1966. Herpetology of México. Annotated Checklists and Keys to the Amphibians and Reptiles. US National Museum. Maryland: 253 pp.
- SMITH, H.M. AND R.B. SMITH. 1986. Synopsis of Herpetofauna of Mexico. IV. Souce Analysis and Index for Mexican Amphibians.
- SMYTH, J.D. AND M.M. SMYTH. 1980. Frogs as Host - Parasite Systems I. The MacMillan Press LTD. London, : 112 pp.
- Sousa, M. 1968. Ecología de las Leguminosas de "Los Tuxtlas", Veracruz. An. Inst. Biol. Univ. Nat. Auton. Méx. Ser. Zool., 39 (1): 121-160.
- SPAKULOVA, M., J.K. MACKO AND V. BIROVA. 1988. Seasonal Changes in the Species Diversity of the Duck Platyhelminths in East Slovakia. Helminthologia. 26: 195-209.
- STAFFORD, 1905. Trematodes from Canadian Vertebrates. Zool. Anz. 28: 681-694.
- TOFT, C.A. 1985. Resource Partitioning in Amphibians and Reptil

Copeia 1 : 1-21

- URIBE-PREDRAHITA, C. 1948. Contribución al estudio de la Parasitología en Colombia. Caldasia 4 : 649-653.
- WALTON, A.C. 1935. The nematodes as parasites of amphibians II. J. Parasitol. 21 : 27-50.
- WHITAKER, J.D. 1961. Habitat and Food of Mousetrapped Young Rana pipiens and Rana clamitans. Herpetologica 17(3): 173-179.
- WONG, M.S. AND D.A.P. BUNDY. 1985. Population Distribution of Ochoterenella digiticauda (Nematoda: Ochocercidae) and Mesocoelium monas (Digenea: Brachycoellidae) in Naturally Infected Bufo marinus (Amphibia: Bufonidae) From Jamaica. Ecology 90: 457-461.
- YAMAGUTI, S. 1961. Systema helminthum. III. Part. 1 and 2. Interscience Publishers, INC., New York. :669 pp.
- YAMAGUTI, S. 1971. Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Vol. I and II. Keigaku Publishing Co. Tokyo, Japan : 1074 pp.
- ZUG, G.R. AND P.B. ZUG. 1979. The Marine Toad, Bufo marinus : A Nature History Rusumé of Native Populations. Smithsonian Contr to Zool., 248: 1-58.