

00343



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMUNIDADES DE HELMINTOS PARÁSITOS DE DOS ESPECIES DE ANUROS DE LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

Maestra en Ciencias

(BIOLOGIA ANIMAL)

P R E S E N T A

ISABEL CRISTINA CAÑEDA GUZMÁN

DIRECTOR DE TESIS: DR. GUILLERMO SALGADO MALDONADO

México, D. F.

2001



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi agradecimiento al Dr. Guillermo Salgado Maldonado, por la dirección de esta tesis, apoyo, confianza y sobretodo permitirme colaborar con su equipo de trabajo (muchas gracias Memo).

Gracias al Dr. Raúl Pineda López, por las reuniones en la ciudad de México y Querétaro donde fue invaluable el intercambio de ideas y discusiones a lo largo del desarrollo de este trabajo.

También quiero agradecer a los sínodos: Dr. Guillermo Salgado Maldonado, Dr. Raúl Francisco Pineda López, Dr. Fernando Álvarez Noguera, Dr. Fausto Roberto Méndez de la Cruz, Dr. Julio Alberto Lemos Espinal, Dra. Rosaura Mayén Estrada y al M. en C. Francisco Barba Torres, por sus valiosos comentarios, sugerencias y críticas.

De manera especial agradezco al Dr. Tomás Scholz y al M. en C. Oswaldo Hernández Gallegos por la revisión de esta tesis y valiosos comentarios al respecto.

Agradezco infinitamente el apoyo de Nancy López-Flores, Sol Galicia-Guerrero y Elizabeth Mayén por las primeras lecciones acerca del "mapeo" y por el intercambio de ideas y discusiones.

Gracias a mis compañeros y amigos del Laboratorio de Helmintología por el entusiasmo de compartir los diferentes aspectos de los helmintos maravillosos!

Esta tesis no podría haberse realizado sin el amor, apoyo y paciencia de Lars Pernice. Con todo mi amor y gratitud.

Estoy muy agradecida al Departamento de Zoología del Instituto de Biología de esta Universidad por las facilidades en el desarrollo de esta tesis.

Agradezco el apoyo otorgado por el Posgrado en Ciencias Biológicas (Facultad de Ciencias) en la practica escolar a la Ciudad de Valencia, España.

Especial agradecimiento tengo con las secretarias del Departamento de Zoología (Lulú, Juanita y Cristy) y de la Secretaria Técnica (Sra. Hilda y Luci), por apoyo técnico a lo largo de mi estancia y al Dibujante Felipe Villegas por la realización del mapa.

ÍNDICE

| | Pág |
|--|-----|
| I. INTRODUCCIÓN | 1 |
| Biología de los hospederos | |
| <i>Bufo marinus</i> | 3 |
| <i>Rana vaillanti</i> | 4 |
| Antecedentes: registro helmintológico de <i>Bufo marinus</i> y <i>Rana vaillanti</i> | 5 |
| II. OBJETIVOS | 7 |
| II. MATERIAL Y MÉTODO | |
| Área de estudio | 8 |
| Lago de Catemaco | 9 |
| Laguna Escondida | 9 |
| Obtención de hospederos | 9 |
| Examen helmintológico de hospederos | 10 |
| Mapeo de los helmintos intestinales | 11 |
| Conservación y procesamiento de helmintos | 11 |
| Análisis de datos | 11 |
| Prevalencia, abundancia, intensidad promedio | 12 |
| Infracomunidades | 12 |
| Comunidades componentes | 12 |
| Índices de Diversidad | 13 |
| Distribución lineal de helmintos intestinales | 14 |
| Interacciones interespecíficas | 15 |
| Sobreposición de nicho | 15 |
| IV. RESULTADOS | |
| Registro helmintológico | 17 |
| Estructura de las comunidades | 19 |
| Comunidades componentes | 24 |
| Infracomunidades | 26 |
| Distribución de las especies en el intestino | 28 |
| Interacciones | 36 |
| Sobreposición de nicho | 38 |

| | | |
|------|---|----|
| V. | DISCUSIÓN | |
| | Composición de las comunidades de helmintos | 40 |
| | Estructura de las comunidades | 44 |
| | Infracomunidades | 47 |
| | Interacciones | 49 |
| VI. | CONCLUSIONES | 53 |
| VII. | LITERATURA CONSULTADA | 54 |

CUADROS

| | | |
|-----|---|----|
| 1. | Helmintos de <i>Bufo marinus</i> y <i>Rana vaillanti</i> en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. | 18 |
| 2. | Helmintos de 64 <i>Bufo marinus</i> del Lago de Catemaco, Veracruz. | 20 |
| 3. | Helmintos de 52 <i>Rana vaillanti</i> de la Laguna Escondida, Veracruz. | 22 |
| 4. | Caracterización de la diversidad de la comunidad componente de helmintos de <i>Bufo marinus</i> y <i>Rana vaillanti</i> de Los Tuxtlas, Veracruz. | 25 |
| 5. | Caracterización de la diversidad en las infracomunidades de <i>Bufo marinus</i> y <i>Rana vaillanti</i> de Los Tuxtlas, Veracruz. | 27 |
| 6. | Distribución lineal de los helmintos intestinales de <i>Bufo marinus</i> en el Lago de Catemaco, Veracruz. | 30 |
| 7. | Distribución lineal de los helmintos intestinales de <i>Rana vaillanti</i> en Laguna Escondida, Veracruz. | 34 |
| 8. | Correlación Spearman entre la posición promedio de los gusanos entre cada par de especies de helmintos en cada posición intestinal (anterior, mediana y posterior) en <i>Bufo marinus</i> . | 36 |
| 9. | Correlación Spearman entre la posición promedio de los gusanos entre cada par de especies de helmintos en cada posición intestinal (anterior, mediana y posterior) en <i>Rana vaillanti</i> . | 37 |
| 10. | Porcentaje de similitud en las 20 secciones intestinales en <i>Bufo marinus</i> . | 38 |
| 11. | Porcentaje de similitud en las 20 secciones intestinales en <i>Rana vaillanti</i> . | 39 |

FIGURAS

| | | |
|---|---|----|
| 1 | Distribución del número de especies de helmintos en el intestino de <i>Bufo marinus</i> . | 29 |
| 2 | Distribución de las especies intestinales en las diferentes secciones intestinales de <i>Bufo marinus</i> . | 29 |
| 3 | Distribución de cuatro especies de helmintos intestinales en <i>Bufo marinus</i> . | 31 |
| 4 | Distribución del número de especies de helmintos en el intestino de <i>Rana vaillanti</i> . | 33 |
| 5 | Distribución de las especies intestinales en las diferentes secciones intestinales de <i>Rana vaillanti</i> . | 33 |
| 6 | Distribución de cuatro especies de helmintos intestinales en <i>Rana vaillanti</i> . | 35 |

I. INTRODUCCIÓN

El examen de las comunidades de helmintos parásitos en anfibios, es un excelente sistema para estudiar las relaciones parásito-hospedador. El desarrollo de una amplia variedad de formas de vida y de reproducción, varias dimensiones corporales y relaciones tróficas, nos permite establecer múltiples aproximaciones para estudiar los procesos que determinan la distribución y abundancia de helmintos en estos organismos (Aho, 1990).

Los estudios de comunidades de parásitos en anfibios son pocos, a pesar de que las poblaciones silvestres de anuros se encuentran afectadas por una variedad de ellos, entre los cuales los helmintos son muy abundantes (Aho, 1990; Barton 1997 a).

Aho (1990), revisó la literatura de las comunidades de helmintos parásitos de anfibios y reptiles, y demostró que se caracterizan por ser pobres, debido a diversos factores discutidos por Goater et al. (1987) y Kennedy et al. (1996): baja especificidad hospedatoria y/o factores de la biología y fisiología de estos hospederos, particularmente el ser generalistas y oportunistas en sus hábitos alimentarios, con aparato digestivo simple, poca vagilidad y metabolismo ectotérmico. La mayoría de los estudios revisados por este autor se realizaron en regiones templadas. Los estudios realizados por Barton y Richards (1996), Barton (1997 a, 1999), en comunidades de helmintos de anfibios de Australia en condiciones tropicales, muestran que estas comunidades en los trópicos también son pobres y que se encuentran en los intervalos de diversidad descritos por Aho (1990) para estas comunidades.

En México las comunidades de helmintos de anfibios estudiados hasta la fecha han resultado también ser pobres, de tipo aislacionistas y dominadas por una sola

especie (Guillén-Hernández, 1992; García-Altamirano et al. 1993; Pulido-Flores, 1994; Galicia-Guerrero, 1998; Guillén-Hernández et al. 1999; Galicia-Guerrero et al. 2000).

Holmes y Price (1986) señalaron que las interacciones interespecíficas no juegan un papel preponderante en las comunidades de helmintos pobres, de tipo aislacionistas, dominadas por una sola especie. Sin embargo, no todas las comunidades pobres son no-interactivas, ni todas las comunidades ricas son interactivas (Price, 1990; Aho, 1990; Sousa, 1994).

El estudio de las interacciones de helmintos se ha llevado a cabo en diversas especies de vertebrados, por ejemplo, en peces anguilas (*Anguilla anguilla*) (Kennedy, 1985, 1992, 1995; Bates y Kennedy, 1991), cíclidos (Pineda-López, 1994; Vidal-Martínez, 1995; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000), gerridos (López-Flores, 1999), en rumiantes (Coop y Holmes, 1996), tlacuaches (*Didelphis virginiana*) (Ellis et al. 1999) y otros animales silvestres (Lotz y Font, 1985; Shaw y Dobson, 1995; Zelmer y Arai, 1998; Kehr et al. 2000).

En este trabajo se analiza la importancia de la competencia en la estructuración de las comunidades de helmintos parásitos de anuros, usando como modelo a dos especies de anfibios, *Bufo marinus* y *Rana vaillanti*.

Biología de Hospederos

Amphibia: Salientia
Bufonidae

Bufo marinus Linnaeus, 1758

La distribución de este anuro es muy amplia, se localiza desde el extremo sur de Texas y sur de Sonora en México hasta el centro de Brasil, habitando en la selva baja caducifolia, selva mediana subperenifolia, vegetación riparia, palmar y pastizal, se les encuentra sobre el suelo, cerca de cuerpos de agua, bajo troncos, hojarasca y rocas y en hoyos en el suelo (García y Ceballos, 1994).

En la región de Los Tuxtlas, *Bufo marinus* es el sapo de mayor talla, muy abundante en áreas perturbadas y abiertas aunque se le encuentra dentro del bosque. Los machos adultos miden 105-145 mm de longitud y las hembras adultas miden 146-184 mm. Se reproduce en estanques tanto permanentes como temporales hacia final de la época de lluvias y principios de la época de secas, la principal estación reproductiva ocurre entre enero y marzo. Los huevos eclosionan en una o dos semanas (Vogt, 1997). Los sapos pueden llegar a vivir hasta cinco años (Zug, 1993). Son de hábitos nocturnos, terrestres, riparios, fosoriales e insectívoros. Tienen hábitos gregarios muy acentuados, es difícil encontrarlos cuando disminuye la temperatura, pero durante la época de secas son muy abundantes (García y Ceballos, 1994).

Ranidae

***Rana vaillanti* Brocchi, 1877**

Es una rana de tamaño grande (87.50 - 107 mm), los machos son más pequeños que las hembras. Tiene una amplia distribución en el sureste de México, se localiza mayormente en tierras bajas tropicales del Golfo de México y del Caribe, aunque su distribución comprende una pequeña parte de los siguientes estados: extremo sur de Tamaulipas, este de San Luis Potosí, noreste de Hidalgo, norte de Puebla, noreste de Oaxaca, Veracruz, centro, norte y noreste de Chiapas, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo. También se ha localizado en las tierras bajas de la costa del Pacífico, cuenca del Balsas y la depresión central y sur de Chiapas, su distribución abarca el centro y sur de Sinaloa, oeste de Nayarit, oeste y extremo sur de Jalisco, Colima, centro y oeste de Michoacán, norte y sur de Guerrero, centro y sur de Morelos, sureste de Puebla, sur de Oaxaca y sur de Chiapas (Flores-Villela y McCoy, 1993).

Rana vaillanti es de hábitos nocturnos. Vive en diversos tipos de cuerpos de agua, como arroyos, charcas permanentes y temporales en donde se reproduce durante la parte más húmeda del año, es una especie abundante y está activa durante todo el año en Laguna Escondida en la región de Los Tuxtlas (Vogt et al. 1997). Se estima que el promedio de vida es de ocho meses (Ramírez et al. 1998). Su dieta es muy diversa, come desde invertebrados (principalmente arácnidos de la familia Lycosidae e insectos de los órdenes Díptera, Coleóptera y Odonata) hasta vertebrados (peces, aves e inclusive individuos de su misma especie) (Ramírez et al. 1997). En Los Tuxtlas se han identificado varias serpientes que depredan a esta rana, entre las cuales se encuentran: *Clelia scytalina*, *Drymarchon coraismelanurus*, *Drymobius margaritiferus*, *Leptodeira annulata*, *Lepthophis mexicanus*, *L. aetulla*, *Dryadophis melanolomus* y *Nerodia rhombifer* (Ramírez et al. 1997).

Antecedentes: registro helmintológico de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* en México

Bufo marinus tiene una distribución biogeográfica muy amplia; en esta especie se han registrado en él 75 especies de parásitos que incluyen 36 nemátodos, 29 digéneos, seis céstodos, tres acantocéfalos y un monógeneo (Barton, 1997 b).

En *Bufo marinus* de México se han identificado 22 especies: 15 nemátodos, cinco tremátodos, un céstodo y un acantocéfalo (Caballero y Caballero y Bravo-Hollis, 1940; Caballero y Caballero, 1944; Caballero y Caballero et al. 1944; Bravo-Hollis, 1948; Esslinger, 1986, 1987, 1988 a, b; Guillén-Hernández, 1992; Guillén-Hernández et al. 1999; Galicia-Guerrero, 1998; Galicia-Guerrero et al. 2000).

En *Rana vaillanti*, se han registrado un total de 24 especies de helmintos (13 tremátodos, 8 nemátodos y 3 acantocéfalos) (Guillén-Hernández, 1992; Guillén-Hernández et al. 1999; Razo-Mendivil et al. 1999; Pérez-Ponce de León et al. 2000; Paredes-Calderón, 2000).

Los trabajos realizados sobre helmintos de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, muestran que estos hospederos tienen comunidades ricas de parásitos (Caballero-Deloya, 1974; Galicia-Guerrero, 1998; Guillén-Hernández et al. 1999; Pérez-Ponce de León et al. 2000; Paredes-Calderón, 2000).

La mayoría de estos helmintos son poco estrictos en cuanto a su especificidad hospedatoria y se encuentran en anfibios y reptiles de todo el mundo (Smyth y Smyth, 1980; Prudhoe y Bray, 1982; Baker, 1987; Barton 1997 b).

En los Tuxtlas, Veracruz, coexisten *Bufo marinus* y *Rana vaillanti*, las poblaciones de ambas especies son abundantes con individuos de talla grande, de amplia

distribución y presentes durante la mayor parte del año (Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997; Vogt, 1997; Vogt et al. 1997).

Los antecedentes y muestreos prospectivos indican que ambas especies de hospederos son de tamaño grande y que en apariencia, las comunidades de helmintos que los parasitan son muy ricas por lo que representan un excelente modelo para estudiar las comunidades de helmintos y realizar el análisis de posibles interacciones.

Dado que se conoce su fauna helmintológica, es posible valorar la importancia de la competencia en la estructura de las comunidades de helmintos de anfibios. Conocer los patrones y procesos que determinan dicha estructura: el registro helmintológico y el número de las especies que los infectan, la distribución de abundancias de estas especies y la distribución lineal de especies intestinales.

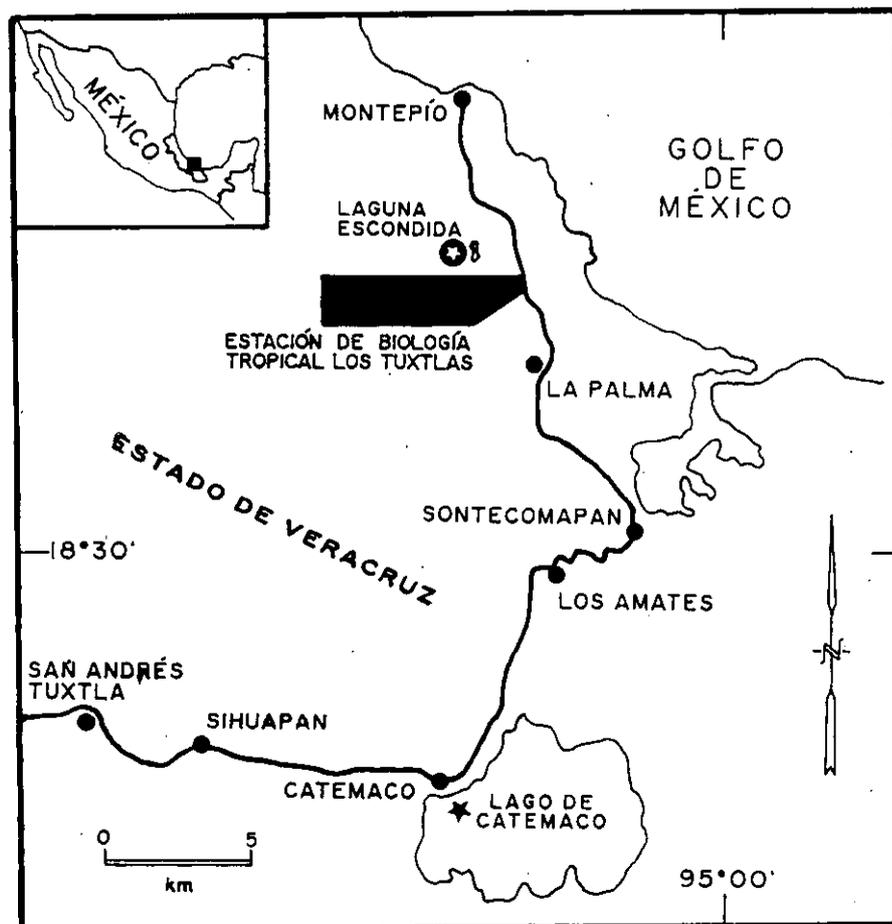
II. OBJETIVOS

- Describir la estructura de las comunidades de helmintos parásitos de dos especies de anuros: *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* en Los Tuxtlas, Veracruz, en cuanto a la riqueza y diversidad de especies, así como su distribución de abundancias.
- Analizar las interacciones entre las especies de helmintos intestinales y su influencia en la estructura de la comunidad de helmintos.

III. MATERIAL Y MÉTODO

Área de estudio

Este trabajo se realizó en Los Tuxtlas, al sureste del estado de Veracruz. Esta región es uno de los sitios mejor conocidos del neotrópico en lo que respecta a su fauna de anfibios y reptiles, aquí coexisten el 16% de la diversidad de este grupo registrado en México (Vogt et al. 1997). Hasta 1997 se registraron nueve familias, 22 géneros y 45 especies de anfibios, la mayoría géneros neotropicales (Ramírez-Bautista y Nieto-Montes de Oca, 1997; Vogt et al. 1997). *Bufo marinus* se recolectó en el Lago de Catemaco y *Rana vaillanti* en Laguna Escondida.



Zonas de colecta de *Bufo marinus* (★) y *Rana vaillanti* (⊕).

Lago de Catemaco

Se localiza entre las coordenadas 18⁰21' y 18⁰27' N y 95⁰01' y 95⁰07' W, a una altitud de 332 m.s.n.m. La longitud total máxima del lago es de 12.3 km, con una anchura máxima de 10.3 km y anchura media de 5.9 km; la profundidad media es de 7.6 m y máxima de 22 m. Este lago forma parte de la cuenca del río Papaloapan; el clima corresponde a un cálido húmedo, la precipitación media anual es de 1935 mm y la temperatura promedio anual es de 24.1°C (Torres-Orozco et al. 1997).

Laguna Escondida

Se ubica en el límite norte de la estación de Biología Tropical "Los Tuxtles" (18⁰35' N y 95⁰06' W a una altitud de 180 m.s.n.m). Esta laguna es permanente, alimentada durante todo el año por un riachuelo que desemboca en su parte meridional y drena por el norte a través de un cauce que termina en el mar, cerca de Montepío. Tiene una longitud máxima de 959 m y una anchura máxima de 267 m, la anchura media es de 190 m, la profundidad máxima es de 33 m y la profundidad media es de 13 m. El clima de la zona corresponde a un cálido húmedo, con lluvias en verano y principalmente en otoño. Tiene una temperatura media anual de 27°C y una precipitación media anual de 4900 mm (Torres-Orozco et al. 1997).

Obtención de hospederos

Los anfibios se capturaron manualmente. Se realizaron tres recolectas, la primera en mayo de 1997 en el Lago de Catemaco donde se recolectaron 64 *Bufo marinus* (33 machos y 26 hembras y 5 jóvenes), con una longitud promedio total de 103.20 ± 3.23 mm (65–125) y peso promedio de 86.47 ± 6.20 g (15–219.10). Las dos recolectas restantes se realizaron en Laguna Escondida, una en julio de 1997, se obtuvieron 42 *Rana vaillanti* (37 hembras, tres machos y dos jóvenes), cuya longitud promedio total

fue de 83.93 ± 2.26 mm (61-118) y peso promedio de 42.48 ± 3.44 g (12.50-98.20). Otra en noviembre de 1998 recolectando 10 *R. vaillanti* (siete machos y tres hembras), con una longitud total promedio de 85.40 ± 4.50 mm (65-115) y peso promedio de 40.97 ± 7.18 g (24.10-80.10). La mayoría de los anfibios se sacrificaron por congelamiento, otros se sacrificaron con una sobredosis de anestésico.

Examen helmintológico de hospederos

Para cada hospedero se registraron el peso y la talla, posteriormente se realizó un examen helmintológico que incluyó la revisión de la superficie externa del cuerpo y de las cavidades. Para la revisión interna, se realizó una incisión ventral, se separaron todos los órganos y se colocaron en cajas de Petri con solución salina al 0.75%. Los órganos del aparato digestivo (esófago, estómago, intestino y recto) se abrieron longitudinalmente con tijeras de punta fina y se procedió al mapeo de sus parásitos (ver mapeo). Se examinaron todos los órganos bajo el microscopio estereoscópico. Todos y cada uno de los helmintos fueron contados *in situ* y separados de los tejidos por medio de un pincel con cerdas delgadas, colocándolos en cajas de Petri con solución salina al 0.75%. Posteriormente se fijaron y se conservaron aplicando los fijadores adecuados dependiendo del grupo taxonómico del parásito.

Mapeo de los helmintos intestinales

Se midió la longitud total del intestino (del píloro al ano) en cada hospedero. Se colocó en la parte inferior de una caja Petri una reglilla milimétrica y se anotó la posición exacta de cada uno de los helmintos, registrando así la distribución lineal de cada uno de los helmintos por hospedero.

Conservación y procesamiento de helmintos

Algunos tremátodos se fijaron por medio de aplanamiento ligero con líquido de Bouin por 24 horas y posteriormente se desmontaron y se conservaron en alcohol al 70%; cambiando continuamente el alcohol hasta que desprendieron el color amarillo del fijador, otros se fijaron directamente en alcohol al 70% (Lamothe-Argumedo, 1997). Los céstodos se fijaron en formol al 4% caliente (a punto de ebullición). Los acantocéfalos primero se desenquistaron con la ayuda de dos agujas de disección, se colocaron en agua destilada y se refrigeraron por 24 horas con la finalidad de que los que aun estuvieran vivos evertieran la probóscis, después se fijaron en alcohol al 70%. Los nemátodos cuando estaban vivos se fijaron en formol salino al 4% caliente. Todos los helmintos se conservaron en frascos viales debidamente etiquetados con alcohol al 70%.

Para el estudio morfológico y la determinación taxonómica, los tremátodos y acantocéfalos se procesaron para hacer preparaciones microscópicas permanentes. Se tiñeron con carmín clorhídrico ó hematoxilina de Delafield y fueron montados con bálsamo de Canadá. La identificación de los nemátodos y el céstodo la realizaron los Drs. Stephen Goldberg de la Universidad de Pennsylvania y Charles Bursey del Wittier College, California.

Análisis de datos

Para describir las infecciones de las poblaciones de parásitos en sus hospederos se utilizaron los parámetros definidos por Margolis et al. (1982) y Bush et al. (1997):

Prevalencia: es el porcentaje de hospederos parasitados en la muestra por una especie particular de helminto.

Abundancia: promedio de gusanos de una especie particular de parásito por hospedero examinado (incluye infectados y no infectados).

Intensidad promedio: es el promedio de gusanos de una especie particular de parásito en la muestra de hospederos parasitados.

El coeficiente de agregación: se obtiene de la relación entre la varianza/media (S^2/\bar{x}), es un estimador de la distribución de parásitos (Esch y Fernández, 1993).

Las comunidades de parásitos se analizaron a dos niveles: infracomunidad y comunidad componente. La infracomunidad incluye todos los helmintos de todas y cada una de las especies de parásitos en cada hospedero individualmente; la comunidad componente se refiere al conjunto de infracomunidades de helmintos, al considerar a todos los hospederos de una misma especie en una localidad, población o en una muestra (Holmes y Price, 1986; Esch y Fernández, 1993). Las especies principales y satélites dentro de la comunidad se analizaron por medio de la correlación entre la prevalencia y la abundancia de cada una de las especies de helmintos de acuerdo con los conceptos de Hanski (1982) "las especies principales o dominantes son las localmente abundantes y regionalmente comunes, y las especies satélites o raras tienen atributos contrarios a las especies dominantes o principales". Las especies dominantes se identificaron al aplicar la prueba de asociación no paramétrica de Olmstead and Tukey que consistió en graficar la prevalencia de cada especie de helminto y la abundancia ($\log n+1$), evaluando la media aritmética para ambos ejes, obteniendo cuatro cuadrantes: especies dominantes (son abundantes y frecuentes), comunes (poco abundantes y frecuentes), raras (poco abundantes y poco frecuentes) e indicadoras (abundantes y poco frecuentes) (Steel y Torri, 1981).

La diversidad de especies de helmintos en las infracomunidades se calculó con el índice de diversidad de Brillouin (HB) y la Equidad de Brillouin (E) y como medida de diversidad y dominancia se calcularon los índices de Shannon-Wiener (H') y Simpson (D) para la comunidad componente (Peet, 1974). El índice de Berger-Parker (d) se calculó para conocer la dominancia de helmintos en las comunidades componentes.

Los índices se calcularon de la siguiente manera:

Índice de Simpson (D). Es sensible a los cambios en las especies abundantes dentro de la comunidad.

$$D = 1 - \sum (P_i^2)$$

Donde:

D = índice de Simpson

P_i = proporción de la i-ésima especie de la infracomunidad

El valor (1-D) es una medida directa de la dominancia (Magurran, 1988)

Índice de Shannon-Wiener (H')

$$H' = - \sum (P_i) (\ln P_i)$$

Donde:

H' = índice de Shannon-Wiener (bits/individuos)

P_i = proporción de la especie i respecto del total de la muestra.

Índice de Brillouin (HB). Es una medida de la homogeneidad de la comunidad, es muy sensible a la abundancia de las especies raras (Magurran, 1988).

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

Donde:

HB = índice de Brillouin

N = número total de individuos en la muestra;

n_i = número de individuos de la especie i.

Equidad de Brillouin (E). Se obtuvo con la siguiente fórmula (Magurran, 1988).

$$E = HB / HB_{\text{máx}}$$

HB_{máx} = es el valor máximo posible del índice de Brillouin para N gusanos en S especies.

$$HB_{\text{máx}} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{\{[N/S]!\}^{S-r} \cdot \{(N/S + 1)!\}^r}$$

Donde:

$[N/S]$ = es el valor del íntegro de N/S

$r = N - S [N/S]$

Índice de Berger-Parker. Mide la proporción de especies más abundantes con respecto al total de los individuos recolectados (Magurran, 1988).

$$d = N_{\text{máx}} / N$$

Donde:

$N_{\text{máx}}$ = número de individuos de la especie más abundante

N = número total de individuos en la muestra.

Distribución lineal de helmintos intestinales

Se analizó la distribución lineal de las especies de helmintos intestinales que presentaron alta co-ocurrencia y que pudieran ser las especies con posibilidad de interacción. Las medidas se tomaron en mm. Se registró la posición de cada gusano y se estandarizaron todas las posiciones transformándolas a porcentajes, siendo el punto inicial el esófago que se tomó como 0% y el ano, como 100%, esto permitió la comparación entre intestinos de diferentes longitudes (Pineda-López, 1994; López-Flores, 1999; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000). Para examinar la distribución intestinal de cada especie de helminto en cada hospedero se precisó: la posición más anterior, la posición mediana (que se tomó como una medida de agrupamiento de la distribución intestinal) y la posición más posterior.

Se calculó el nicho real y el nicho fundamental de cada especie de helminto. La distribución lineal observada de cada especie de parásito a lo largo del intestino, se tomó como el nicho real. Se estimó el nicho real de una especie de helminto a partir de

los promedios de los valores obtenidos para las posiciones más anterior, mediana y más posterior de cada especie de helminto intestinal (Patrick, 1991).

La estimación del nicho fundamental puede hacerse con base en los datos de distribución observados en infecciones monoespecíficas, de hospederos que están infectados con una sola especie de helminto. Puesto que el número de hospederos con infecciones monoespecíficas fue muy bajo, insuficiente para proceder con esta estimación, como alternativa se construyó un modelo ideal de anfibio (Stock y Holmes, 1988). El nicho fundamental se estimó en un anfibio ideal, construido con todos los datos de todos los hospederos para cada especie de helminto, indicando la posición más anterior, la posición más posterior y la posición mediana (Pineda-López, 1994; López-Flores, 1999).

Interacciones inter-específicas

Se analizó la correlación entre la abundancia de cada una de las especies de helmintos y los datos de las diferentes posiciones de las especies que co-ocurren en el intestino siguiendo la metodología empleada por Pineda-López (1994) y López-Flores (1999). Para corroborar si la densidad poblacional (número de individuos) de una especie influye o afecta la distribución intestinal de otra, se realizó un análisis de correlación entre las posiciones (anterior, mediana y posterior) de cada par de gusanos.

Sobreposición de nicho

El análisis de sobreposición consistió en la observación de las diferencias entre nicho fundamental y nicho real, como indicador de los cambios en la distribución de helmintos por la presencia de otra especie vecina (Bush y Holmes, 1986 a,b). Como medida de sobreposición de nichos entre pares de especies (tanto en el real como en el fundamental) se calculó el porcentaje de similitud, dividiendo el intestino en 20 secciones iguales; se tabuló el número de gusanos de cada una de las dos especies de

helminchos, para comparar en cada una de las 20 secciones en donde estas especies de helminchos co-ocurrieran. Tomando esta distribución intestinal como base, se calculó el porcentaje de similitud entre la distribución de las dos especies en cada hospedero, como una medida de sobreposición observada o sobreposición real, y se obtuvo el promedio de este valor en todos los anfibios en los que co-ocurrieron las especies de helminchos analizados. Este valor promedio de sobreposición observada se comparó con la sobreposición estimada del nicho fundamental de las dos especies de helminchos analizados, el cual se estimó con los datos del "anfibio ideal", aplicando los mismos cálculos para obtener el porcentaje de similitud.

Porcentaje de Similitud

$$C = (\text{mínimo } P_{i_1}, P_{i_2})$$

Donde: $P_{i_1} = x/X$ proporción de la especie 1 en la comunidad de X

$P_{i_2} = y/Y$ es la proporción de la especie 2 en la comunidad Y

IV. RESULTADOS

Registro helmintológico

En el Cuadro 1 se anota el registro helmintológico para las dos especies de hospederos en las tres fechas de recolecta. Se obtuvieron un total de 16 especies de helmintos, incluye seis tremátodos, un céstodo, un acantocéfalo (cistacanto) y ocho nemátodos (cuatro en estados larvarios y cuatro adultos). Todos los hospederos estuvieron parasitados, al menos con una especie de helminto. El 60% de las especies de helmintos se localizaron en el aparato digestivo (estómago, intestino y recto), el resto de las especies se encontraron en pulmón (13%), mesenterio (13%), vejiga (7%) y celoma (7%). Son nueve las especies de helmintos compartidas entre ambas especies de hospederos (Cuadro 1).

Estructura de la comunidad

Bufo marinus

Presentó 13 especies de helmintos, tres de tremátodos, un céstodo, un acantocéfalo (cistacanto) y ocho nemátodos (cuatro larvas y cuatro adultos). Las especies que se consideraron como dominantes (*Ochoterenella digiticauda*, *Langeronia macrocirra*, *Aplectana incerta*, *Rhabdias fuelleborni*) presentaron una prevalencia mayor al 50% y abundancia promedio de 3-95. *Physocephalus* sp. se consideró una especie indicadora por ser una especie con siete gusanos por hospedero pero poco frecuente (23%). Las ocho especies restantes registradas son especies raras, presentaron una abundancia menor a dos, y una prevalencia de 1.5 a 26%. La mayoría de los helmintos registrados son intestinales excepto, *Ochoterenella digiticauda* que son filarias que viven en la cavidad del cuerpo y *Rhabdias fuelleborni*, nemátodos que habitan en el pulmón. El mayor número de gusanos recolectados fue de *L. macrocirra* (6137), seguido por *A. incerta* (2359) y *R. fuelleborni* (2112). Las poblaciones de la mayoría de las especies de helmintos muestran una distribución agregada (S^2/\bar{x}) entre sus hospederos (Cuadro 2).

Cuadro 2. Helminintos de 64 *Bufo marinus* del Lago de Catemaco, Veracruz.

| Especies de helmintos (microhábitat) | Número de hospederos infectados | Número total de gusanos colectados | Prevalencia (%) | Intensidad promedio \pm DS | Intervalo mín-máx de gusanos | Abundancia \pm DS | S ² / \bar{X} |
|---|---------------------------------------|--|--------------------|---------------------------------|------------------------------------|------------------------|----------------------------|
| <i>Mesocoelium monas</i> (i) | 1 | 1 | 1.56 | 1.00 | 1 | 0.02 \pm 0.12 | - |
| <i>Cercorchis</i> sp (i) | 1 | 5 | 1.56 | 5.00 | 5 | 0.08 | - |
| <i>Langeronia macrocirra</i> (i) | 41 | 6137 | 64.06 | 149.70 \pm 178.70 | 1 - 682 | 95.89 \pm 160.20 | 267.61 |
| <i>Nematotaenia dispar</i> (i) | 17 | 97 | 26.60 | 5.71 \pm 6.10 | 1 - 19 | 1.52 \pm 3.99 | 10.50 |
| <i>Centrorhynchus</i> sp. * (m) | 1 | 1 | 1.56 | 1.00 | 1 | 0.02 \pm 0.12 | - |
| <i>Rhabdias fuelleborni</i> (p) | 61 | 2112 | 95.31 | 36.62 \pm 39.85 | 1 - 218 | 33.00 \pm 39.58 | 47.47 |
| <i>Aplectana incerta</i> (r) | 58 | 2359 | 90.63 | 40.67 \pm 69.10 | 1 - 374 | 36.86 \pm 66.80 | 121.06 |
| <i>Ascaroidea</i> * (v) | 6 | 31 | 9.40 | 5.17 \pm 4.83 | 1 - 8 | 0.48 \pm 2.04 | 8.67 |
| <i>Physocephalus</i> sp. * (e) | 15 | 442 | 23.44 | 29.47 \pm 33.10 | 3 - 132 | 6.91 \pm 20.04 | 58.11 |
| <i>Ochoterenella digiticauda</i> (c) | 34 | 245 | 53.13 | 7.21 \pm 5.30 | 1 - 21 | 3.83 \pm 5.28 | 7.28 |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp. (e, i) | 7 | 27 | 10.93 | 3.86 \pm 2.41 | 1 - 8 | 0.42 \pm 1.42 | 4.80 |
| Nemátodo sp. 1* (e) | 6 | 25 | 9.40 | 4.17 \pm 6.79 | 1 - 18 | 0.39 \pm 2.27 | 13.21 |
| Nemátodo sp. 2* (m) | 2 | 10 | 3.13 | 5.00 \pm 2.83 | 3 - 7 | 0.16 \pm 0.95 | 5.64 |

S² / \bar{X} : coeficiente de agregación

microhábitat: e: estómago; c: celoma; i: intestino delgado; r: recto; m: mesenterio; p: pulmones; v: vejiga.

* Larvas

Rana vaillanti

La comunidad de helmintos de esta rana está compuesta por cuatro especies de tremátodos, una de acantocéfalo (cistacanto) y siete especies de nemátodos (tres larvas y cuatro adultos).

Las especies dominantes mostraron prevalencias mayor al 50% y una abundancia superior a 1.90 gusanos. *Physocephalus* sp., y *Langeronia macrocirra* fueron las especies dominantes en las dos recolectas de *Rana vaillanti*, además se consideraron a otras dos especies más *Oswaldocruzia* sp. durante el mes de julio y a *Rhabdias fuelleborni* durante el mes de noviembre. Las especies comunes presentan una prevalencia del 41 al 70% y con un intervalo de la abundancia de 0.70 a 1.93, entre este grupo de especies se encuentran *Glypthelmins facioi* y *Haematoloechus medioplexus* a las que se suman *Rhabdias fuelleborni* durante el mes de julio y *Aplectana incerta* y *Oswaldocruzia* sp. durante el mes de noviembre. Las especies raras tuvieron una prevalencia menor al 36% y abundancias inferiores a 1.1 gusanos. Las especies raras compartidas en ambas recolectas fueron: un nemátodo no identificado, gen. sp. 2, *Centrorhynchus* sp., *Gorgoderina attenuata*, y un nemátodo ascaroideo, además durante el mes de julio de 1997, se consideraron a *Aplectana incerta* y *Ochoterenella digiticauda* (Cuadro 3).

Physocephalus sp. fué la especie con más alta agregación para la recolecta del mes de julio. Los valores más bajos del coeficiente de agregación (S^2/\bar{x}) se obtuvieron durante el mes de noviembre de 1998 (Cuadro 3).

Cuadro 3. Helminthos de *Rana vaillanti* de Laguna Escondida, Veracruz.

| Especies de helminthos (microhábitat) | Número de hospederos infectados | Número de total de gusanos colectados | Prevalencia (%) | Intensidad promedio \pm DS | Intervalo min-máx de gusanos | Abundancia \pm DS | S ² / \bar{x} |
|--|---------------------------------------|--|--------------------|---------------------------------|------------------------------------|------------------------|----------------------------|
| N= 42 (Julio, 1997) | | | | | | | |
| <i>Gorgoderina attenuata</i> (v) | 3 | 10 | 7.14 | 3.33 \pm 4.04 | 1 - 8 | 0.24 \pm 1.25 | 6.51 |
| <i>Haematoloechus medioplexus</i> (p) | 17 | 52 | 40.47 | 3.06 \pm 2.68 | 1 - 11 | 1.24 \pm 2.26 | 4.12 |
| <i>Glythelmins facioi</i> (i) | 21 | 58 | 50.00 | 2.76 \pm 2.07 | 1 - 7 | 1.38 \pm 2.01 | 2.92 |
| <i>Langeronia macrocirra</i> (i) | 23 | 172 | 54.76 | 7.48 \pm 7.27 | 1 - 26 | 4.09 \pm 6.53 | 10.43 |
| <i>Centrorhynchus</i> sp. * (m) | 11 | 15 | 26.19 | 1.36 \pm 0.67 | 1 - 3 | 0.36 \pm 0.69 | 13.60 |
| <i>Rhabdias fueleborni</i> (p) | 19 | 81 | 45.23 | 4.26 \pm 3.95 | 1 - 16 | 1.93 \pm 3.39 | 5.95 |
| <i>Aplectana incerta</i> (r) | 13 | 46 | 30.95 | 3.53 \pm 3.52 | 1 - 13 | 1.09 \pm 2.53 | 5.87 |
| <i>Physocephalus</i> sp. * (e) | 31 | 638 | 73.80 | 20.58 \pm 54.73 | 1 - 264 | 15.19 \pm 47.71 | 149.85 |
| <i>Ochoterenella digiticauda</i> (c) | 3 | 17 | 7.14 | 5.66 \pm 6.42 | 1 - 13 | 0.40 \pm 2.05 | 10.50 |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp. (e, i) | 29 | 173 | 69.04 | 5.96 \pm 6.32 | 1 - 32 | 4.12 \pm 5.92 | 8.51 |
| <i>Ascaroidea</i> * (v) | 3 | 4 | 7.14 | 1.33 \pm 0.58 | 1 - 2 | 0.09 \pm 0.37 | 1.52 |
| Nemátodo sp. 2* (m) | 15 | 44 | 35.71 | 2.93 \pm 2.93 | 1 - 12 | 1.05 \pm 2.23 | 4.73 |

Continúa cuadro 3.

| Especies de helmintos (microhábitat) | Número de hospederos infectados | Número total de gusanos colectados | Prevalencia (%) | Intensidad promedio \pm DS | Intervalo mín-máx de gusanos | Abundancia \pm DS | S^2 / \bar{X} |
|---|---------------------------------------|---|--------------------|---------------------------------|------------------------------------|------------------------|-----------------|
| N= 10 (noviembre, 1998) | | | | | | | |
| <i>Gorgoderina attenuata</i> (v) | 1 | 1 | 10 | 1.00 | 1 | 0.10 \pm 0.32 | 1.02 |
| <i>Haematoloechus mediotplexus</i> (p) | 7 | 16 | 70 | 2.29 \pm 2.21 | 1 - 7 | 1.60 \pm 2.12 | 2.81 |
| <i>Glypthelmins facioi</i> (i) | 6 | 12 | 60 | 2.00 \pm 1.55 | 1 - 5 | 1.20 \pm 1.55 | 2.00 |
| <i>Langeronia macrocirra</i> (i) | 8 | 50 | 80 | 6.25 \pm 3.88 | 2 - 12 | 5.00 \pm 4.32 | 3.73 |
| <i>Centrorhynchus</i> sp. * (m) | 1 | 1 | 10 | 1.00 | 1 | 0.10 \pm 0.32 | 1.02 |
| <i>Rhabdias fuelleborni</i> (p) | 5 | 21 | 50 | 4.20 \pm 5.54 | 1 - 14 | 2.10 \pm 4.31 | 8.84 |
| <i>Aplectana incerta</i> (r) | 6 | 7 | 60 | 1.17 \pm 0.41 | 1 - 2 | 0.70 \pm 0.67 | 0.64 |
| <i>Physocephalus</i> sp. * (e) | 5 | 19 | 50 | 3.80 \pm 2.68 | 1 - 8 | 1.90 \pm 2.68 | 3.78 |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp. (e, i) | 7 | 11 | 70 | 1.57 \pm 0.97 | 1 - 3 | 1.10 \pm 1.10 | 1.10 |
| Ascaroidea* (v) | 1 | 1 | 10 | 1.00 | 1 | 0.10 \pm 0.32 | 1.00 |
| Nemátodo sp. 2* (m) | 2 | 2 | 20 | 1.00 | 1 | 0.20 \pm 0.42 | 0.88 |

S^2 / \bar{X} : coeficiente de agregación

microhábitat: e: estómago; c: celoma; i: intestino delgado; r: recto; m: mesenterio; p: pulmones; v: vejiga.

* Larvas

Comunidades componentes

Los datos del Cuadro 4, muestran que la comunidad componente de helmintos de *Bufo marinus* presentó un número mayor de especies y de helmintos individuales, que la de *Rana vaillanti*.

Las diferencias observadas en los datos de *R. vaillanti* entre las recolectas de julio de 1997 y noviembre de 1998, pueden atribuirse al número de hospederos examinados. No obstante, se manifiesta la constancia en la composición de especies de helmintos comunes, de este hospedero en las dos muestras (Cuadros 3, 4 y 5).

Bufo marinus presentó mayor riqueza que *Rana vaillanti*, la distribución de abundancias de los individuos entre las especies de helmintos de *R. vaillanti* fue más homogénea, de forma que el valor del índice de equidad es mayor en este hospedero, y así también los valores de los índices de Simpson y Brillouin, indican una comunidad más diversa en este hospedero (Cuadro 4).

En el nivel de comunidad componente, las especies intestinales conformaron un porcentaje alto en ambas especies de hospederos (Cuadro 4), por lo que los patrones descritos para el total de las especies de helmintos respecto del número de gusanos individuales, así como de cantidad y diversidad se aplicaron también a las especies intestinales. *Langeronia macrocirra* fue la especie dominante y la más abundante en ambas especies de hospederos.

Cuadro 4. Caracterización de la diversidad de la comunidad componente de helmintos *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* de Los Tuxtlas, Veracruz.

| Características | <i>Bufo marinus</i> | | <i>Rana vaillanti</i> | |
|---|------------------------------|---------------------------------|-----------------------|------------------------------|
| | Localidad | Fecha de colecta | Localidad | Fecha de colecta |
| | Lago de Catemaco | Mayo, 1997 | Laguna Escondida | Noviembre, 1998 |
| Número de hospederos examinados | 64 | 42 | | 10 |
| Número de gusanos colectados (intervalo) | 11492 (3-713) | 1310 (1-311) | | 141 (7-31) |
| Número de especies de helmintos (intervalo) | 13 (1-8) | 12 (1-10) | | 11 (3-8) |
| Número de especies componentes | 6 | 8 | | 6 |
| Índice de Simpson | 0.64 | 0.72 | | 0.81 |
| Índice de Shannon-Wiener | 1.84 | 2.50 | | 2.72 |
| Índice de Berger-Parker | 0.53 | 0.50 | | 0.35 |
| Especie dominante | <i>Langeronia macrocirra</i> | <i>Physocephalus</i> sp.* | | <i>Langeronia macrocirra</i> |
| | | <i>Oswaldocruzia</i> sp. (0.13) | | |
| Helmintos intestinales | | | | |
| Número de gusanos colectados (intervalo) | 9093 (3-682) | 1097 (1-278) | | 100 (4-18) |
| Número de especies de helmintos (intervalo) | 8 (1-5) | 6 (1-5) | | 6 (2-5) |
| Número de especies componentes | 4 | 5 | | 4 |
| Índice de Simpson | 0.48 | 0.61 | | 0.69 |
| Índice de Shannon-Wiener | 1.23 | 1.77 | | 2 |
| Índice de Berger-Parker | 0.67 | 0.60 | | 0.50 |
| Especie dominante | <i>Langeronia macrocirra</i> | <i>Physocephalus</i> sp.* | | <i>Langeronia macrocirra</i> |
| | | <i>Oswaldocruzia</i> sp. (0.16) | | |

* Larvas

Infracomunidades

Todos los hospederos revisados de ambas especies se encontraron parasitados. El análisis de las infracomunidades de helmintos (Cuadro 5), muestran que si bien, cada *Bufo marinus* tiene la mayor abundancia en promedio, cada *Rana vaillanti* presentó en cambio, mayor riqueza específica de helmintos en promedio. En correspondencia con lo anterior, la equidad y la diversidad observada fueron más altas en *R. vaillanti*. Estas consideraciones, observadas para el total de las especies, también se aplican para el análisis de las especies intestinales por separado (Cuadro 5).

Las co-ocurrencias de especies de helmintos en el intestino son frecuentes en ambos hospederos, como lo indica el número de hospederos parasitados con más de una especie de helminto (Cuadro 5). El número máximo de especies intestinales en un hospedero en *Bufo marinus* fue de cinco y se registró en un hospedero. Para *Rana vaillanti* durante el mes de julio se colectó un hospedero con un máximo de cinco especies y 27 hospederos presentaron entre 3-4 especies intestinales, sin embargo, durante el mes de noviembre se obtuvo un máximo de cuatro especies intestinales recolectados en 50% de los hospederos. El 80% de *B. marinus* presentó más de tres especies de helmintos totales y el 40% presentaron por lo menos tres especies intestinales.

Cuadro 5. Caracterización de la diversidad en las infracomunidades de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* en Los Tuxtlas, Veracruz.

| Características | <i>Bufo marinus</i> | | <i>Rana vaillanti</i> | |
|---|--------------------------------|-------------------|-------------------------------------|--|
| | Lago de Catemaco Mayo, 1997 | Julio, 1997 | Laguna Escondida Noviembre, 1998 | |
| Número de hospederos examinados/infectados | 64/64 | 42/42 | 10/10 | |
| Número de gusanos promedio \pm DS | 179.60 \pm 183.10 | 31.20 \pm 56.42 | 14.10 \pm 8.80 | |
| Número de especies de helmintos promedio \pm DS | 3.90 \pm 1.40 | 4.50 \pm 1.95 | 5.00 \pm 1.80 | |
| Número de hospederos con una especie de helminto | 1 | 4 | 0 | |
| Número de hospederos con dos especies de helmintos | 10 | 2 | 0 | |
| Número de hospederos con más de dos especies de helmintos | 53 | 36 | 10 | |
| Promedio del índice de Brillouin (\pm DS) | 1.03 \pm 0.54 | 1.36 \pm 0.36 | 1.36 \pm 0.40 | |
| Promedio de equidad de Brillouin (\pm DS) | 0.58 \pm 0.25 | 0.80 \pm 0.17 | 0.83 \pm 0.13 | |
| Helmintos intestinales | | | | |
| Número de gusanos promedio \pm DS (intervalo) | 142.10 \pm 173.10 | 26.12 \pm 51.07 | 10.00 \pm 5.05 | |
| Número de especies de helmintos promedio \pm DS (intervalo) | 2.28 \pm 0.95 | 2.86 \pm 1.18 | 3.30 \pm 1.06 | |
| Número de hospederos con una especie de helminto | 16 | 9 | 0 | |
| Número de hospederos con dos o más especies de helmintos | 48 | 33 | 10 | |
| Promedio del índice de Brillouin (\pm DS) | 0.70 \pm 0.47 | 1.02 \pm 0.31 | 0.93 \pm 0.34 | |
| Promedio de Equidad de Brillouin (\pm DS) | 0.53 \pm 0.32 | 0.76 \pm 0.20 | 0.77 \pm 0.20 | |

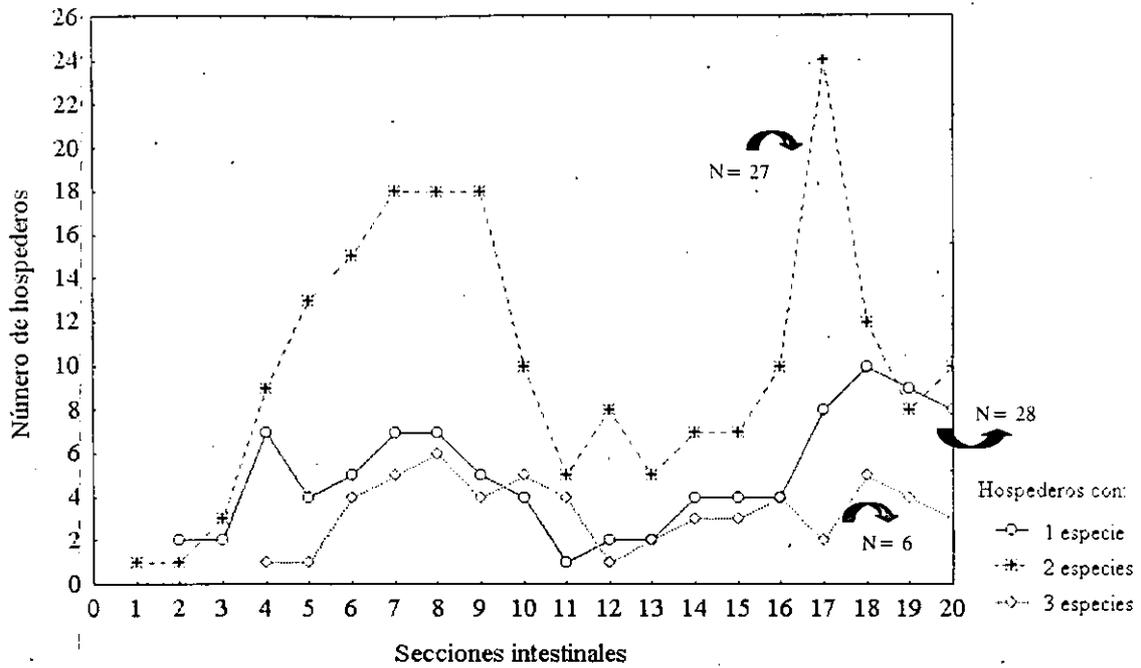
Distribución de las especies en el intestino

De acuerdo con los resultados presentados en la sección precedente, ocho especies de helmintos se encontraron en el intestino de *Bufo marinus* y cinco en el de *Rana vaillanti*. Se mapeo la posición de cuatro especies de helmintos adultos en 64 sapos del Lago de Catemaco y 52 ranas de Laguna Escondida. De este análisis se excluyeron a los estados larvarios: *Physocephalus* sp., los tremátodos *Mesocoelium monas* y *Cercorchis* sp. que se presentaron en un solo hospedero, y a los hospederos que presentaron menos de tres gusanos de la misma especie en el intestino.

Bufo marinus

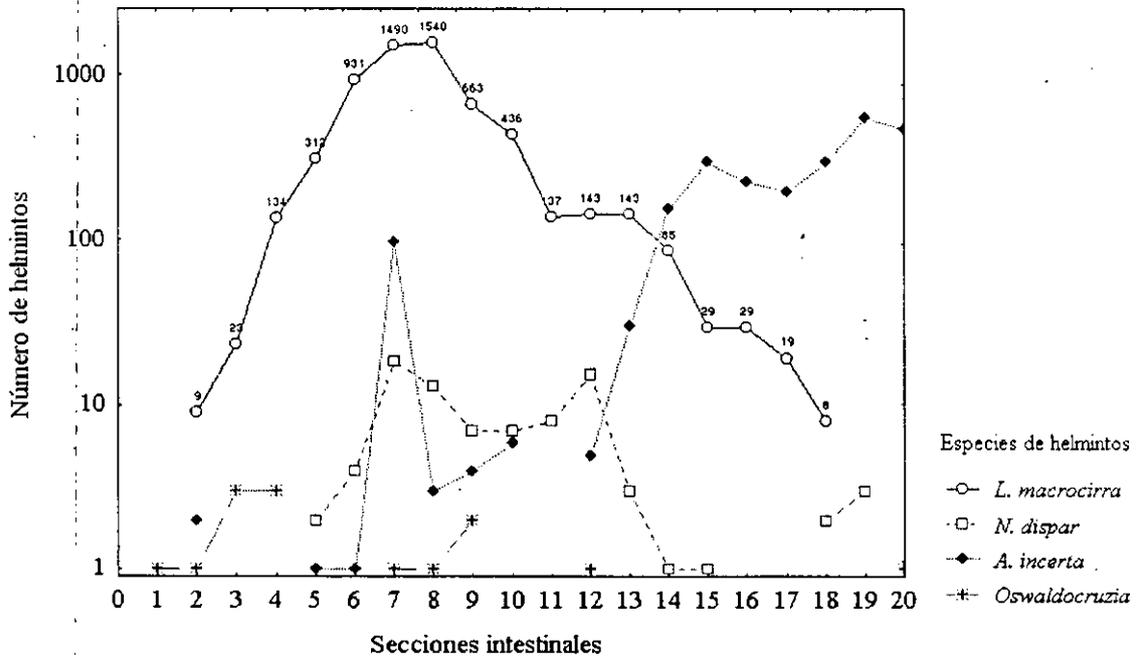
El 44% de los *Bufo marinus* tuvieron secciones intestinales ocupadas por una sola especie de helminto (Fig. 1). El mayor número de gusanos recolectados fue de *Langeronia macrocirra*, seguido de *Aplectana incerta*, *Nematotaenia dispar* y *Oswaldocruzia* sp., el mismo orden en estas especies denota su prevalencia (Fig. 2, Cuadro 6). Tres de estas especies de helmintos ocuparon la posición anterior. *Oswaldocruzia* sp. presentó la más amplia distribución intestinal, ocupando el 30% de la longitud del intestino; seguida de *A. incerta* que ocupó solo el 26% pero que se restringió a la posición más posterior del intestino, *N. dispar* y *L. macrocirra* presentaron la misma distribución a lo largo del intestino (21%), sin embargo la posición promedio de las medianas para cada especie de helminto mapeada están desplazadas unas de otras (Fig.3). La distribución de especies intestinales en el nicho fundamental es ocupada casi en su totalidad, *Oswaldocruzia* sp. ocupó el 96% del intestino y *L. macrocirra*, *A. incerta* y *Nematotaenia dispar* ocupan entre el 70- 80% del intestino (Fig.3).

Fig. 1. Distribución del número de especies de helmintos en el intestino de *Bufo marinus* en el Lago de Catemaco, Veracruz.



N = Número total de hospederos que presentaron 1, 2, ó 3 especies de helmintos.

Fig. 2. Distribución de las especies de helmintos en el intestino de *Bufo marinus* en el Lago de Catemaco, Veracruz.

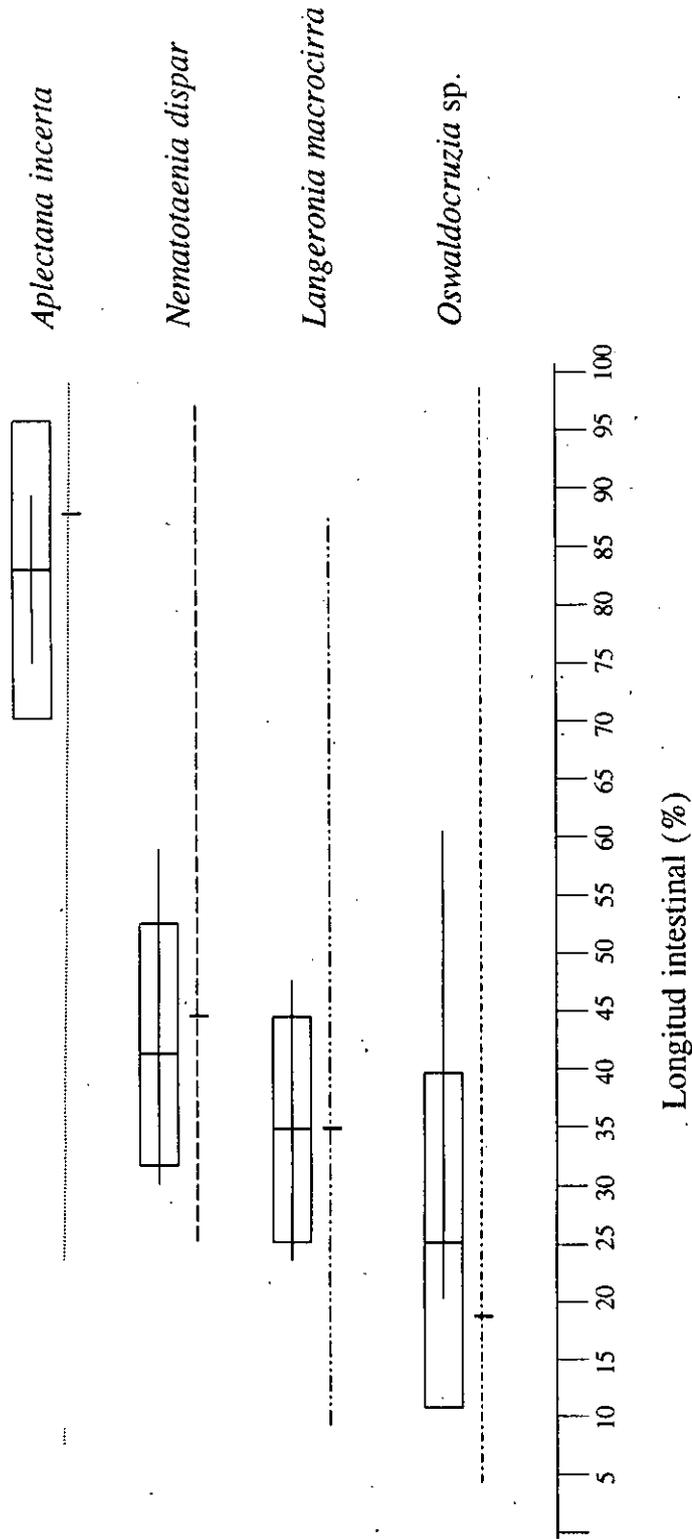


Cuadro 6. Distribución lineal de los helmintos intestinales de *Bufo marinus* del Lago de Catemaco, Veracruz.

| Helmintos | Número de hospederos infectados | Número de gusanos colectados | Posición promedio de gusanos en el intestino ± DS | | Media de los intervalos ± DS | Intervalo total de ocupación | |
|------------------------------|---------------------------------|------------------------------|---|---------------|------------------------------|------------------------------|----------|
| | | | más anterior | más posterior | | | |
| Nicho real | | | | | | | |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp. | 3 | 14 | 20.87 ± 18.11 | 24.91 ± 14.73 | 59.34 ± 35.72 | 40.10 ± 26.91 | 3 - 95 |
| <i>Langéronia macrocirra</i> | 36 | 6130 | 24.18 ± 7.52 | 35.48 ± 10.44 | 48.72 ± 15.13 | 36.45 ± 11.32 | 17 - 64 |
| <i>Nematotaenia dispar</i> | 8 | 84 | 30.91 ± 6.29 | 42.82 ± 10.48 | 58.85 ± 23.24 | 44.88 ± 14.76 | 24 - 82 |
| <i>Aplectana incerta</i> | 53 | 2350 | 75.52 ± 19.29 | 84.45 ± 13.22 | 89.71 ± 9.93 | 82.61 ± 14.61 | 56 - 100 |
| Nicho fundamental | | | | | | | |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp. | | | 4.00 | 19.53 | 100.00 | - | 4 - 100 |
| <i>Langéronia macrocirra</i> | | | 9.52 | 35.63 | 87.50 | - | 9 - 88 |
| <i>Nematotaenia dispar</i> | | | 24.24 | 45.53 | 98.00 | - | 24 - 98 |
| <i>Aplectana incerta</i> | | | 23.53 | 87.69 | 100.00 | - | 23 - 100 |

Las especies de helmintos están ordenadas de manera ascendente por la posición promedio mediana.

Fig. 3. Distribución de cuatro especies de helmintos intestinales en *Bufo marinus*



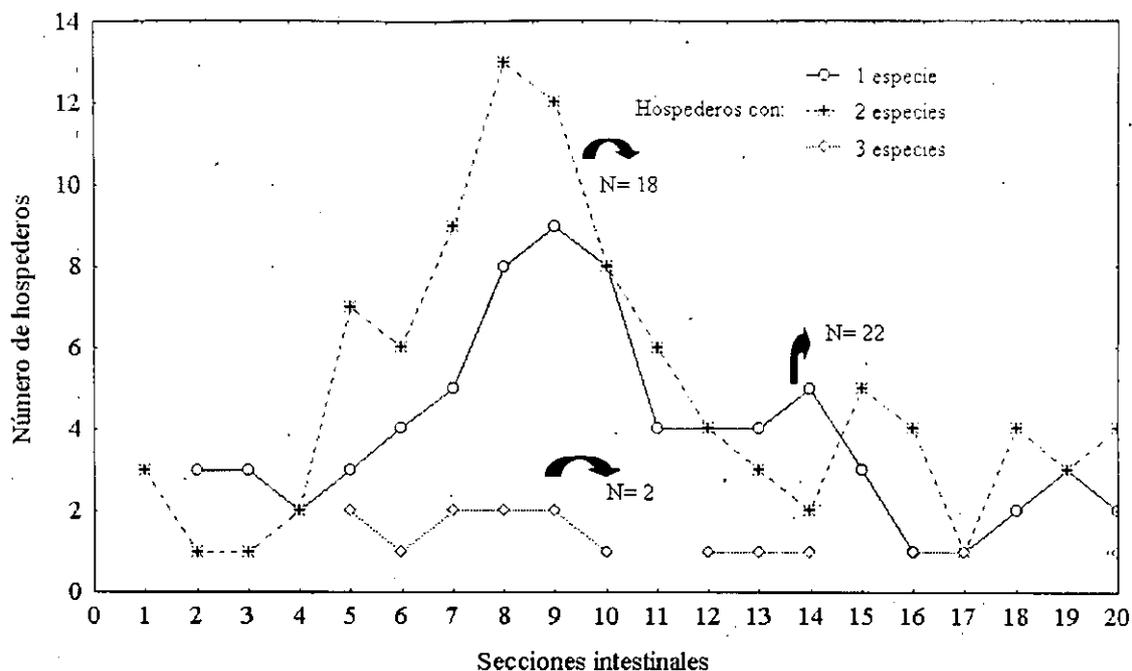
La línea vertical marca el valor promedio de la posición mediana, las cajas encierran la desviación estándar. La línea sólida horizontal indica los promedios de la posición media más anterior y la más posterior en cada especie de helminto a lo largo del intestino. Las líneas punteadas debajo de la caja indican la distribución intestinal del nicho fundamental para cada especie de helminto. Las especies de helmintos están ordenadas por su posición promedio de la mediana.

Rana vaillanti

El 43% de los hospederos presentaron una sola especie de helminto (Fig.4). *Langeronia macrocirra* y *Oswaldocruzia* sp. mostraron las prevalencias y abundancias más altas (Cuadro 7). Tres de estas especies de helmintos se localizan en el segundo tercio intestinal. La distribución más amplia la presentó *Oswaldocruzia* sp. que ocupó el 50% de la longitud intestinal, seguida de *L. macrocirra* (29%); *Glythelmins facioi* (12%) y *A. incerta* (13%) se ubicó en el último tercio del intestino (Fig. 5 y 6). Todos los promedios de la posición mediana de los helmintos están desplazados (Fig. 6).

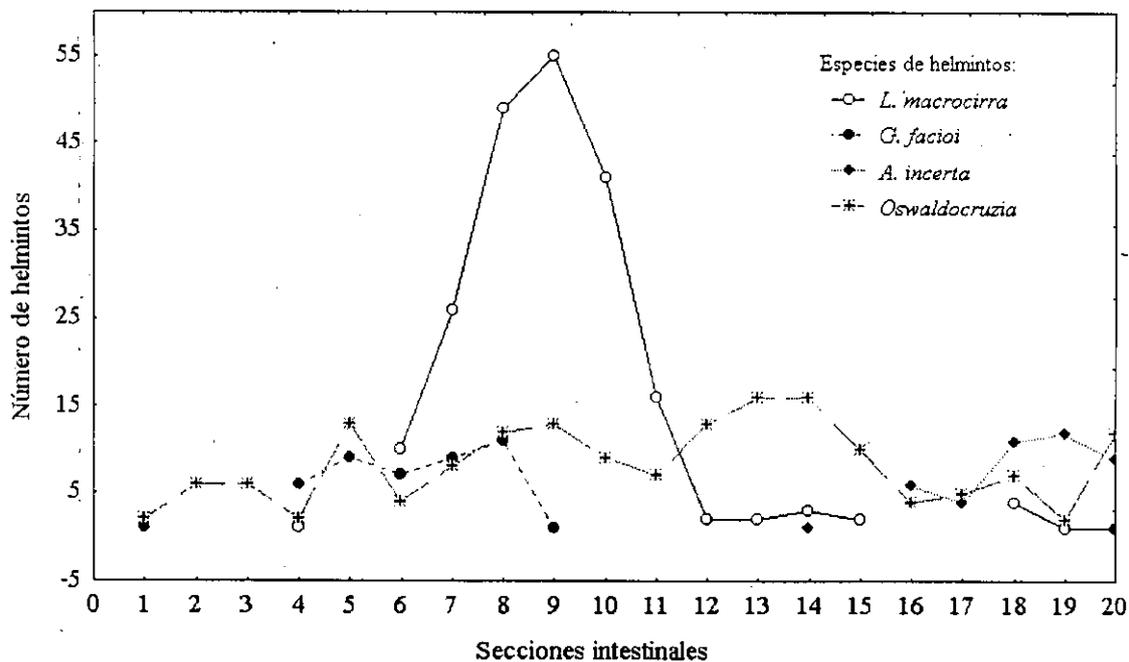
La distribución de las especies intestinales en el nicho fundamental ocupó en su totalidad el intestino: *Oswaldocruzia* sp. ocupó el 100% del intestino, seguida de *G. facioi* (95%) y *L. macrocirra* (84%), *A. incerta* (35%) (Fig. 6 y Cuadro 7).

Fig. 4. Distribución del número de especies de helmintos en el intestino de *Rana vaillanti* en Laguna Escondida, Veracruz.



N= Número total de hospederos que presentaron 1, 2 ó 3 especies de helmintos.

Fig. 5. Distribución de las especies de helmintos en el intestino de *R. vaillanti* en Laguna Escondida, Veracruz.



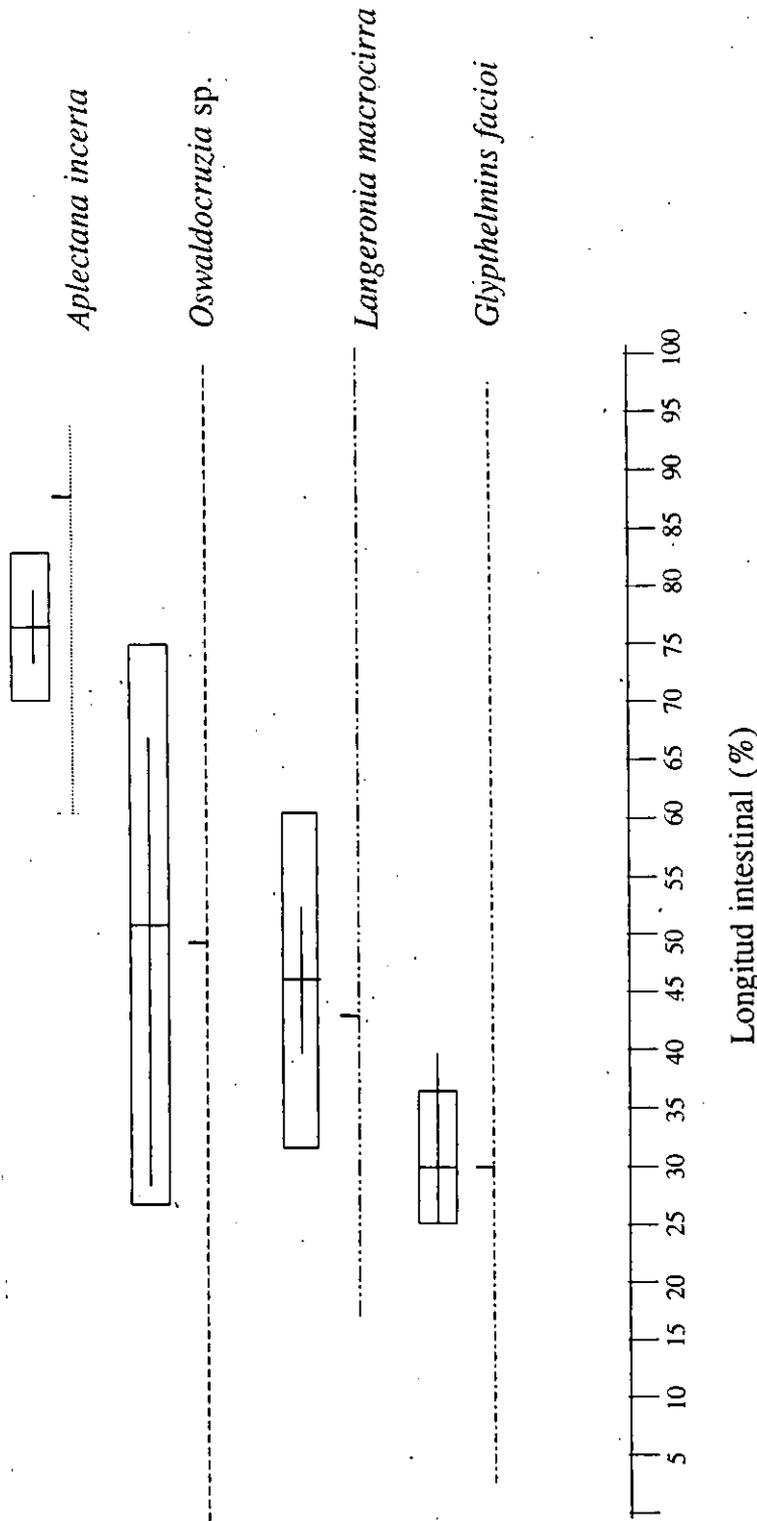
Cuadro 7. Distribución lineal de los helmintos intestinales de *Rana vaillanti* en Laguna Escondida, Veracruz.

| Helmintos | Número de hospederos infectados | Número de gusanos colectados | Posición media de gusanos en el intestino \pm DS | | Media de los Intervalos \pm DS | Intervalo total de ocupación | |
|------------------------------|---------------------------------|------------------------------|--|-------------------|----------------------------------|------------------------------|----------|
| | | | más anterior | más posterior | | | |
| Nicho real | | | | | | | |
| <i>Glythelmins facioi</i> | 9 | 45 | 24.98 \pm 9.65 | 30.0 \pm 5.75 | 41.44 \pm 20.97 | 33.21 \pm 15.31 | 15 - 62 |
| <i>Langeronia macrocirra</i> | 25 | 213 | 39.99 \pm 14.87 | 46.47 \pm 14.61 | 53.33 \pm 14.73 | 46.66 \pm 14.80 | 25 - 68 |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp | 23 | 167 | 29.06 \pm 11.56 | 51.07 \pm 24.58 | 68.59 \pm 19.49 | 48.82 \pm 15.52 | 17 - 88 |
| <i>Aplectana incerta</i> | 7 | 43 | 73.16 \pm 11.98 | 76.85 \pm 6.59 | 79.99 \pm 5.78 | 76.57 \pm 8.88 | 61 - 86 |
| Nicho fundamental | | | | | | | |
| <i>Glythelmins facioi</i> | | | 3.23 | 30.00 | 98.08 | - | 3 - 98 |
| <i>Langeronia macrocirra</i> | | | 16.58 | 42.31 | 100.00 | - | 16 - 100 |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp | | | 0.33 | 53.49 | 100.00 | - | 0 - 100 |
| <i>Aplectana incerta</i> | | | 65.38 | 89.13 | 100.00 | - | 65 - 100 |

Las especies de helmintos están ordenadas de manera ascendente por la posición promedio mediana.

Especies de Helmintos

Fig. 6. Distribución de cuatro especies de helmintos intestinales en *Rana vaillanti*.



La línea vertical marca el valor promedio de la posición mediana, las cajas encierran la desviación estándar. La línea sólida horizontal indica los promedios de la posición media más anterior y la más posterior en cada especie de helminto a lo largo del intestino. Las líneas punteadas debajo de la caja indican la distribución intestinal del nicho fundamental para cada especie de helminto. Las especies de helmintos están ordenadas por su posición promedio de la mediana.

Interacciones

Para inferir las interacciones entre las diferentes especies se obtuvieron seis correlaciones de las cuatro especies de helmintos mapeados en las diferentes posiciones por cada especie de anfibio.

Bufo marinus

Sólo cinco valores de correlación entre las posiciones de pares de especies fueron significativos. Este análisis sugiere que *Langeronia macrocirra* desplazó a *Nematotaenia dispar* cuando ambos se localizaron en la posición más anterior (Cuadro 8). La presencia de *N. dispar* en las posiciones anterior y mediana influyó para que *Aplectana incerta* se moviera a las posiciones mediana y posterior.

Cuadro 8. Correlación de Spearman entre la posición promedio de los gusanos entre cada par de especies de helmintos en cada posición intestinal (anterior, mediana y posterior)

| | | Posición promedio intestinal | | |
|------------------------------------|---------------|------------------------------|----------------|-----------------|
| | | más anterior | mediana | más posterior |
| | | <i>Nematotaenia dispar</i> | | |
| <i>Langeronia macrocirra</i> | | | | |
| Posición promedio intestinal | más anterior | .8095 (.0149)* | .4523 (.2604) | .2382 (.5701) |
| | Mediana | -.0476 (.9108) | .0952 (.8225) | .3571 (.3851) |
| | más posterior | -.4523 (.2604) | -.0952 (.8225) | .3809 (.3518) |
| | | <i>Aplectana incerta</i> | | |
| <i>Nematotaenia dispar</i> | | | | |
| Posición promedio intestinal | más anterior | .3571 (.3856) | .8095 (.0149)* | .7807 (.0222)* |
| | Mediana | .2142 (.6103) | .9047 (.0020)* | .7563 (.02988)* |
| | más posterior | -.0952 (.8225) | .6666 (.0709) | .4391 (.2763) |

p < 0.05. *valor significativo.

Nota: solo se indican las correlaciones significativas de los pares de especies de helmintos.

Rana vaillanti

Sólo dos correlaciones entre especies resultaron significativas en este hospedero. Los datos sugieren que la presencia de *Langeronia macrocirra* en la posición anterior aparentemente desplazó a *Aplectana incerta* hacia la posición mediana. No hay una interacción si se presentaron *Glythelmins facioi* y *Oswaldocruzia* sp. en la posición anterior, por lo que *G. facioi* desplazó a *Oswaldocruzia* sp. hacia la siguiente posición, pero en ausencia de *G. facioi* la distribución de *Oswaldocruzia* sp. es más amplia (Cuadro 9).

Cuadro 9. Correlación de Spearman entre la posición promedio de los gusanos entre cada par de especies de helmintos en cada posición intestinal (anterior, mediana y posterior)

| | | Posición promedio intestinal | | |
|------------------------------------|---------------|------------------------------|----------------|----------------|
| | | más anterior | mediana | más posterior |
| | | <i>Aplectana incerta</i> | | |
| <i>Langeronia macrocirra</i> | | | | |
| Posición Promedio Intestinal | más anterior | .6428 (.1193) | .7857 (.0362)* | .4865 (.2682) |
| | mediana | .6309 (.1288) | .5405 (.2102) | -.0818 (.8615) |
| | más posterior | -.6428 (.1193) | -.7142 (.0713) | -.7027 (.0782) |
| | | <i>Oswaldocruzia</i> sp. | | |
| <i>Glythelmins facioi</i> | | | | |
| | más anterior | -.6668 (.04976)* | .5471 (.1273) | .2393 (.5350) |
| | mediana | .6 (.0876) | -.5333 (.1392) | -.3333 (.3807) |
| | más posterior | .5166(.1543) | -.1666(.7650) | .1 (.7979) |

p < 0.05. *valor significativo

Nota: solo se indican las correlaciones significativas de los pares de especies de helmintos.

Sobreposición de Nicho

Los valores obtenidos en la sobreposición de nichos pudieron ser fortuitos o deberse a la interacción entre especies de helmintos. Entonces se hizo la comparación entre los valores de distribución intestinal observados en cada uno de los diferentes hospederos y la distribución esperada usando el modelo de "anfibio ideal". Como medida de sobreposición de nichos se utilizó el porcentaje de similitud. Las diferencias entre el modelo y los datos reales se valoraron mediante una prueba de (t).

Bufo marinus

El análisis de sobreposición de nicho indicó que ninguna de las posibles interacciones entre pares de especies es significativa (Cuadro 10). Es decir, las diferencias entre los datos observados y los calculados para el "anfibio ideal" son fortuitos.

Cuadro 10. Porcentaje de similitud en las 20 secciones intestinales

| Real/ideal | <i>Nematotaenia dispar</i> | <i>Oswaldocruzia sp.</i> | <i>Aplectana incerta</i> | <i>Langeronia macrocirra</i> | |
|--------------------------|--------------------------------|------------------------------|------------------------------|----------------------------------|--------------|
| <i>N. dispar</i> | | 9.09 (1) | 5.97 (2) | 10.59 (5) | { Nicho real |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp. | 6.12 | | 2.63 (1) | ❖ | |
| <i>A. incerta</i> | 1.93 | 0.11 | | 4.11 (3) | |
| <i>L. macrocirra</i> | 1.28 | | 3.76 | | |



 Nicho ideal

() número de hospederos que se encontraron en cada par de especies en el nicho real.

❖ no existe interacción

Rana vaillanti

El análisis muestra que existió diferencia significativa entre la sobreposición observada y los valores de sobreposición calculada para el "anfibio ideal" entre *Glythelmins facioi* y *Langeronia macrocirra* y entre *Oswaldocruzia* sp. y *L. macrocirra*.

Cuadro 11. Porcentaje de similitud en las 20 secciones intestinales

| Real/ideal | <i>Glythelmins facioi</i> | <i>Oswaldocruzia</i> sp. | <i>Aplectana incerta</i> | <i>Langeronia macrocirra</i> | |
|--------------------------|---|---|--|---|--------------|
| <i>G. facioi</i> |  | ❖ | 9.1 (1) | 14.31 (2) | } Nicho real |
| <i>Oswaldocruzia</i> sp. | |  | 7.7 (1) | 8.5 (4) | |
| <i>A. incerta</i> | 1.4 | 11.0 |  | ❖ | |
| <i>L. macrocirra</i> | 11.63 | 18.95 | |  | |

Nicho ideal

() número de hospederos que se encontraron en cada par de especies en el nicho real.

❖ no existe interacción

V. DISCUSIÓN

Composición de las comunidades de helmintos

Este es el primer estudio helmintológico que contempla el registro de todas las especies de helmintos que parasitan a *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* en México, en particular en la región de Los Tuxtlas, Veracruz. Los estudios previos se ocuparon de la descripción de alguna especie particular de helminto (Cáballero-Deloya, 1974; Razo-Mendivil et al. 1999) o bien, se enfocaron a la caracterización de la fauna parasitológica de un grupo particular de helmintos (Guillén-Hernández et al. 1999; Pérez-Ponce de León et al. 2000). Si bien, el trabajo de Galicia-Guerrero et al. 2000, pretende un estudio integral de la fauna parasitológica de *B. marinus* para Chamela, Jalisco, los autores encontraron únicamente nemátodos.

Todos los parásitos identificados en el presente estudio son especies ya registradas en *Bufo marinus* y otros anuros como hospederos (Baker, 1987; Goldberg et al. 1995 a, b, 1996 c, 1998; Barton, 1997 b; Bursey y Goldberg, 1998). *Cercorchis* sp. y *Physocephalus* sp. parásitos de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* constituyen nuevos hospederos así como nueva localización geográfica. El resto de las 15 especies de helmintos recuperadas ya habían sido registradas para los anfibios de Los Tuxtlas, Veracruz (Guillén-Hernández et al. 1999; Galicia-Guerrero et al. 2000). Todas estas especies son generalistas de amplia distribución geográfica, con amplio intervalo de hospederos entre los anfibios; algunos helmintos como *Oswaldocruzia* sp. y *Centrorhynchus* sp. también se encuentran en reptiles, aves y mamíferos (Richardson, 1993; Richardson y Nickol, 1995). Ninguna de estas especies de helmintos puede considerarse típica o endémica de esta región. Esta característica al parecer es común en todas las comunidades de

anfibios estudiados hasta la fecha (Aho, 1990; Barton, 1997 b; Barton, 1999; Galicia-Guerrero et al. 2000). Esto se relaciona con el hecho de que los parásitos registrados carecen de especificidad hospedatoria estricta, por el contrario son especies capaces de aprovechar a una gama de hospederos intermediarios y definitivos disponibles en el ambiente lo cual incrementa la cantidad de hospederos parasitados.

Los anuros son depredadores muy voraces y poco selectivos que se exponen a una multitud de parásitos generalistas que “circulan” en su ambiente (Goldberg et al. 1996 a, b; Barton, 1999; Zelmer y Esch, 2000). Ambos hospederos son principalmente insectívoros oportunistas, por lo tanto, la exposición a la infección de los diferentes helmintos puede estar limitada también por el tipo de hábitat del hospedero.

Los datos de este trabajo, muestran que la composición por grupos taxonómicos es similar entre las dos especies de hospederos estudiadas. En *Bufo marinus*, el grupo de helmintos más numeroso son los nemátodos; con ocho especies, le siguen, en orden descendente tres especies de tremátodos y los céstodos y acantocéfalos con una especie. De la misma forma, *Rana vaillanti*, presentó siete especies de nemátodos, cuatro especies de tremátodos y una especie de acantocéfalo. Sin embargo, el patrón de composición de las comunidades de helmintos difiere de la descrita por otros autores, quienes han señalado la predominancia de nemátodos en hospederos terrestres y la de tremátodos en hospederos acuáticos (Aho, 1990; McAlpine, 1997; Guillén-Hernández et al. 1999; Pérez-Ponce de León et al. 2000).

En las comunidades de parásitos es importante considerar el hábitat del hospedero y el ciclo de vida de los helmintos en cada localidad. Los tremátodos muestran relación muy estrecha con el agua ya que su primer hospedero intermediario es siempre un molusco. En efecto, esto se corrobora en *Rana vaillanti*, donde el número de especies de tremátodos fue mayor y cuya asociación con el agua es también mayor.

Rana vaillanti albergó más especies de tremátodos con hospederos intermediarios acuáticos y la presencia de *Mesocoelium monas* solo se registró en *Bufo marinus* que consumió hospederos intermediarios terrestres infectados (Prudhoe y Bray, 1982; Barton 1997 b).

Los nemátodos tienen ciclos de vida directos e indirectos para llegar a invertebrados y vertebrados con diferentes vías de transmisión (Anderson 1988, 1992; Morand y Sorci, 1998), por esta razón tanto *Bufo marinus* como *Rana vaillanti* llegaron a presentar casi el mismo número de especies de nemátodos.

Los nemátodos de ciclo de vida directo fueron abundantes en hospederos terrestres. Esta transmisión se favoreció cuando la estructura social de los sapos fue agregada. *Bufo marinus* es una especie predominantemente terrestre, solo ocupa ambientes acuáticos para la reproducción. Anderson (1988, 1992) señaló que los nemátodos es un grupo de origen terrestre y muchas de las adaptaciones como la transmisión directa y la penetración a través de la piel del hospedero que presentan las especies encontradas en este trabajo son para el medio terrestre, lo cual explica su dominancia en *B. marinus*.

Ambos hospederos comparten un registro helmintológico similar, no sólo en cuanto a la composición por grupos, sino por las especies que integran este registro. Las especies *Aplectana incerta*, *Ochoterenella digiticauda* y *Rhabdias fuelleborni* exhiben una asociación más o menos estrecha con anuros del género *Bufo* (Galicia-Guerrero et al. 2000).

Las especies más frecuentes, las de más alta prevalencia en *Bufo marinus*, fueron *Rhabdias fuelleborni*, *Aplectana incerta* y *Langeronia macrocirra*. En tanto que en *Rana vaillanti* fueron *Oswaldocruzia* sp. y *Langeronia macrocirra*. *Langeronia macrocirra* llega a infectar a su hospedero definitivo mediante formas de transmisión que se adquieren con la ingestión de las presas que les sirve a los anuros de alimento (Prudhoe y Bray, 1982). *Rhabdias fuelleborni*, *Oswaldocruzia* sp. y *Aplectana incerta* son especies con ciclo de vida directo, que infectan a su hospedero mediante formas larvarias que penetran directamente a través de la piel (Smyth y Smyth, 1980; Anderson, 1988, 1992; Spieler y Schierenberg, 1995). En hospederos acuáticos las prevalencias más altas corresponden a especies de helmintos con ciclos de vida indirectos y en los hospederos terrestres en especies de helmintos con ciclos de vida directos.

Las comunidades de helmintos de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* en Los Tuxtlas están constituidas principalmente con base a las especies comunes. Sin embargo, el 33.33% del total de especies de helmintos registrados para cada especie de anfibio fueron especies raras, en *B. marinus* se presentaron *Mesocoelium monas*, *Cercorchis* sp., *Centrorhynchus* sp. y las larvas de nemátodos no determinadas y en *R. vaillanti* se encontraron *Gorgoderina attenuata*, *Centrorhynchus* sp. y las larvas de nemátodos (Ascaroideo y el nemátodo 2).

Estructura de las comunidades

Los datos que presentamos en este trabajo muestran que la comunidad componente de *Bufo marinus* es la más rica, por su número de especies y de individuos, de las descritas hasta ahora en el mundo. De la misma manera, es también alto el número de especies de helmintos que estructuran la comunidad componente de *Rana vaillanti* en Los Tuxtlas, Veracruz.

Con base en los datos recabados de 83 estudios de anuros de latitudes templadas del Norte, Aho (1990) señaló que la riqueza en la comunidad componente en promedio fue de 3.54 ± 0.24 especies por componente y, el máximo número de especies registrado en la comunidad componente fue de 9; el número promedio de gusanos por comunidad componente fue de 11.55 ± 1.86 y el máximo número de gusanos en una sola comunidad componente fue de 45.

De la misma forma, Barton (1997 a) informó que la riqueza de especies de helmintos en *Bufo marinus* de Australia en la comunidad componente fue de 9; el total de gusano fue de 272. En el mismo trabajo, Barton (1997 a) registró que la comunidad componente de *Litoria inermis* (Hylidae) incluye 8 especies y que en el total de 53 ranas examinadas se recolectaron 150 gusanos. En otro estudio realizado en *Litoria genimaculata* obtuvieron 6 especies con un total de 296 gusanos en 53 ranas en la comunidad componente (Barton y Richards, 1996).

En New Brunswick, Canadá, McAlpine (1997) indicó la riqueza de especies de helmintos de ranas: de 268 *Rana catesbeiana* registró un total de 21 especies de helmintos y 3839 individuos; en 234 *R. clamitans* obtuvo 18 especies de

helminchos y 2878 individuos y finalmente en 280 *R. pipiens* registró 17 especies de helminchos y 5096 individuos.

En México, la comunidad componente de 66 *Rana dunni* de Pátzcuaro, Michoacán presentó 10 especies de helminchos y 22089 individuos (Pulido-Flores, 1994) y en otro estudio realizado por García-Altamirano et al. (1993) para este mismo hospedero y misma localidad revisando 82 ranas, obtuvieron 11 especies de helminchos y 57970 individuos.

Los datos de este trabajo muestran que la comunidad componente de 64 *Bufo marinus*, en el Lago de Catemaco, Veracruz, es la más rica (13 especies, la mayor parte en forma adulta y con un total de helminchos 11492), mayor que cualquiera de todas las comunidades de helminchos de anfibios hasta ahora estudiados. La comunidad componente de *Rana vaillanti* presentó 12 especies y 1310 helminchos en 42 ranas, si bien esta comunidad componente no es tan rica como la de *B. marinus*, se encuentra entre las más ricas del mundo, comparativamente con los datos señalados por Aho (1990), Barton (1997 a) y McAlpine (1997).

Esta riqueza se ve también reflejada en los índices de diversidad: en Australia el índice de Simpson para *Litoria inermis* (n= 53) fue de 2.50 y para *Bufo marinus* (n= 33) fue de 2.65 (Barton, 1997 a). En Los Tuxtlas, este mismo índice fue de 2.77 para *B. marinus* y de 3.57 para *R. vaillanti*.

En Australia el índice de Shannon-Wiener para *Bufo marinus* fue de 1.37 y para *Litoria inermis* fue de 0.98 (Barton, 1997 a). En Los Tuxtlas se obtuvo para *B. marinus* 1.84 y para *R. vaillanti* 2.50.

La riqueza de especies es el reflejo de la interacción de factores abióticos y bióticos, los factores ambientales tienen influencia sobre las características de la relación entre hospedero/parásito, tales como el número de hospedero intermediarios y el daño que causan los parásitos a los hospederos (Esch y Fernandez, 1993).

Los ciclos de vida indirectos representan adaptaciones ideales para explotar oportunidades transitorias o efímeras para llegar a un hospedero y asegurar su dispersión en tiempo y espacio. Existen parásitos con el mismo ciclo de vida pero con diferentes estrategias de transmisión de las infecciones a sus hospederos intermediarios (Ewald, 1995).

El hábitat, la estación del año y la época de colectas influyen en la abundancia de hospederos intermediarios afectando la prevalencia e intensidad de infección del hospedero (McAllister et al. 1989; Yoder y Coggins, 1996; Ellis et al. 1999). En los Tuxtlas, Paredes-Calderón (2000) registró 24 especies de helmintos en *Rana vaillanti* durante los meses de octubre y noviembre. Guillén-Hernández (1992) y el presente trabajo registramos 13 y 12 especies de helmintos recolectados durante los meses de enero, febrero, junio, julio y noviembre, por lo cual se confirma que al final de la temporada de lluvias los hospederos reclutan mayor cantidad de helmintos y se favorece la presencia de especies raras.

Infracomunidades

Los resultados de este trabajo muestran que las infracomunidades de *Bufo marinus* son las más ricas, por los promedios de número de especies y de individuos, entre las descritas hasta ahora en el mundo. De la misma manera, es también alto el promedio de número de especies de helmintos que estructuran la infracomunidad de *Rana vaillanti* en Los Tuxtlas, Veracruz.

Aho (1990) señaló con datos recabados de 83 estudios de anuros de latitudes templadas del Norte que el promedio de la riqueza en la infracomunidad en anuros es de 0.98 ± 0.07 y el máximo número de especies encontradas en un hospedero individual fue de 2. La abundancia promedio de helmintos en cada infracomunidad fue de 11.55 ± 1.86 , con un máximo de 45 gusanos en cada anfibio obtenidos en 45 estudios de anuros.

El promedio de especies registrado por Barton y Richards (1996) en 53 *Litoria genimaculata* en Australia es de 1.04 ± 0.04 y el máximo número de especies en una rana fue de 3. Barton (1997 a), aportó datos de otras dos especies de anuros en Australia: *Bufo marinus* y *Litoria inermis*: en 33 *B. marinus* obtuvo un promedio de especies de 1.57 ± 0.10 y el máximo número de especies por cada sapo fue de 5; el número promedio de gusanos por cada sapo fue de 8.18 ± 2.12 y el número máximo de gusanos registrados en un sapo fue de 52. En 53 *Litoria inermis* el promedio de especies fue de 1.15 ± 0.11 , presentando un anfibio máximo de cuatro especies; el número promedio de gusanos por cada rana fue de 2.89 ± 0.59 y el máximo número de gusanos en una sola rana fue de 25 individuos.

La infracomunidad de *Litoria caerulea* en Australia también presentó un elevado número de especies en promedio (1.53) y el máximo número de especies en una rana fue de tres, asimismo se registró un promedio de 9.27 gusanos por rana y el máximo número de individuos presentes en un hospedero fue de 39 (Barton, 1999).

Las infracomunidades de helmintos de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* que registramos mostraron tener los valores más altos entre todos los referidos previamente. Esto es, en 64 *B. marinus* revisados se obtuvo un promedio de especies de 3.90 ± 1.40 , el máximo número de especies registradas en un hospedero fue de ocho y una abundancia promedio de 179.6 ± 183.1 . El número total de individuos recolectados fue de 11492. En 42 *R. vaillanti* infectadas se presentó un promedio de especies de 4.50 ± 1.95 , con un máximo de diez especies registradas en una rana, y la abundancia promedio fue de 31.20 ± 56.42 individuos. El número total de individuos fue de 1310.

Para 41 *Litoria genimaculata*, el promedio del índice de Brillouin fue de 0.10 ± 0.03 ; considerando solo helmintos intestinales se modificó a 0.02 ± 0.02 (Barton y Richards, 1996). En 28 *Bufo marinus* el promedio de este índice fue de 0.30 ± 0.06 , y la equidad promedio fue de 0.48 ± 0.09 y en 47 *Litoria inermis* el promedio del índice de Brillouin fue de 0.09 ± 0.03 y la equidad promedio fue de 0.16 ± 0.05 (Barton, 1997 a).

El promedio del índice de Brillouin en el presente trabajo fue para *Bufo marinus* de 1.03 ± 0.54 y para *Rana vaillanti* fue de 1.36 ± 0.36 . La equidad promedio en para *B. marinus* fue de 0.58 ± 0.25 y para *R. vaillanti* fue de $0.80 \pm$

0.17. Al calcular los valores de estos índices solo para los helmintos intestinales obtuvimos para *Bufo marinus* un promedio del índice de Brillouin de 0.70 ± 0.47 y para *Rana vaillanti* de 1.02 ± 0.34 ; la equidad para *B. marinus* fue de 0.53 ± 0.32 y para *R. vaillanti* fue de 0.76 ± 0.20 .

Interacciones

En este trabajo se utilizó la distribución intestinal de las distintas especies de helmintos como una medida de su nicho, para explorar la posibilidad de interacciones entre las especies que cohabitan en el intestino de estos hospederos. Se esperaba que el número de individuos de una especie mostrase una relación inversa con los de otra especie de helminto (a mayor densidad de uno, menor del otro y viceversa) o bien, que la amplitud en la distribución de una especie dada (incluso, considerando su densidad) condicionara la distribución de otra especie.

El primer resultado de este análisis sugiere que si la competencia se presenta entre especies de helmintos intestinales se dará en pocas infracomunidades. En efecto, casi la mitad (el 43%) de los 64 *Bufo marinus* y el 42% de las 52 *Rana vaillanti* tuvieron solo infecciones monoespecíficas en el intestino. Muchas de las infracomunidades estudiadas estuvieron constituidas por una sola especie de helminto adulto que tiene para si, la totalidad del intestino. Estos datos sugieren que si existen interacciones entre las especies de helmintos que se registraron en el intestino de *B. marinus* o de *R. vaillanti*, estas interacciones se dan antes de que las especies se establezcan en el intestino (probablemente una pueda impedir el establecimiento de otra u otras), o estas

interacciones se dan en otros niveles (en los hospederos intermediarios, por ejemplo), o bien, que no existen interacciones en sí (Connell, 1980).

Las infracomunidades intestinales de *Bufo marinus* y de *Rana vaillanti* mostraron sitios específicos. Los nemátodos se distribuyeron casi a todo lo largo del intestino pero los tremátodos y céstodos tuvieron un espacio restringido. Las cuatro especies de helmintos mapeadas pueden ocupar en su totalidad el intestino (nicho fundamental) de *B. marinus* sin embargo en *R. vaillanti* solo dos de las cuatro especies mapeadas ocuparon casi la totalidad del mismo, que puede deberse a las características físico-químicas del intestino, disponibilidad de nutrientes, tamaño de los helmintos y efectos con otras especies (Holmes, 1973; Hayunga, 1991; Rohde, 1993). Además Hayunga (1991) indica que la distribución de los helmintos se debe a que la mucosa intestinal varía entre las especies de hospederos y también de región a región dentro del mismo individuo.

La alta riqueza de especies e intensidad promedio nos podría mostrar si existen interacciones entre las especies de helmintos. En el presente estudio el análisis de correlación en *Bufo marinus* sugirió que la presencia de *Langeronia macrocirra* en la posición más anterior del intestino desplazó a *Nematotaenia dispar* de esa posición, y que la presencia de *N. dispar* influyó para que *Aplectana incerta* se desplazara hacia las posiciones más posteriores. Sin embargo, el análisis de sobreposición de nicho no aportó ningún sostén para esta propuesta, por lo tanto *L. macrocirra* y *N. dispar* pueden encontrarse en la posición más anterior al mismo tiempo y lo mismo sucedió con *N. dispar* y *A. incerta* en la posición más anterior-mediana y más anterior-más posterior, mediana-mediana y mediana-más posterior.

En el análisis de correlación entre las posiciones intestinales los helmintos de *Rana vaillanti* encontramos que la presencia de *Langeronia macrocirra* influyó para desplazar hacia la posición mediana a *Aplectana incerta* y que la presencia de *Glypthelmins facioi* desplazó a *Oswaldocruzia* sp. hacia la posición mediana. El análisis de sobreposición de nicho sugiere que existen interacciones entre *G. facioi* y *L. macrocirra* y entre *Oswaldocruzia* sp. y *L. macrocirra*. Sin embargo, el análisis de correlación no confirmó estas interacciones.

Los análisis empleados con los datos del presente trabajo se ven obstaculizados por el hecho de que el tamaño de muestra, es decir, el número de hospederos con infecciones monoespecíficas o con infecciones, reducen en mucho el número de hospederos a analizar.

En efecto, el análisis fue planeado para examinar interacciones entre pares de especies intestinales, pero esto no fue posible por la alta incidencia de especies intestinales, de forma que resultó poco practica reducir la muestra a aquellos hospederos en los que solo co-ocurriesen pares de especies. Adicionalmente, el nicho fundamental, como modelo se estimó a partir de la sumatoria de datos de todos los anfibios examinados lo cual introducé un factor adicional de error, ya que las concentraciones poblacionales descritas para el anfibio ideal, nunca fueron encontradas en las muestras.

Los parásitos que co-ocurren positivamente, se debe a que quizás sus nichos fundamentales se sobreponen pero los nichos realizados están en diferentes sitios en el intestino, por lo que es posible la coexistencia (Poulin, 1998).

Las comunidades de helmintos de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* tienden a ser aislacionistas, sin embargo, mostraron tener mayor diversidad y abundancias que otras comunidades de helmintos en anuros. No obstante, no se puede generalizar que una especie de hospedero tenga comunidades interactivas o aislacionistas pues Kehr et al. (2000) demostraron que en una misma especie de hospedero *Lysapsus limellus* (anuro) en dos sitios de colectas diferentes se comportó en un sitio como interactiva y en otro como aislacionista. Por lo tanto, los factores históricos y ecológicos son probablemente responsables de la distribución de los parásitos en sus hospederos (Guégan et al. 1992; Vashetko y Siddikov, 1999).

VI. CONCLUSIONES

- ♦ El registro helmintológico de los anfibios estudiados en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, está compuesto por especies generalistas de amplia distribución geográfica.
- ♦ Los anfibios estudiados en este trabajo muestran ser los más ricos en el mundo por el número de especies y por el número de individuos.
- ♦ Las comunidades de helmintos para *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* se estructuró con el 50% de nemátodos, 38% de tremátodos y los grupos minoritarios de céstodos y acantocéfalos con el 6% cada uno.
- ♦ El 20 % de los helmintos registrados tuvieron un ciclo de vida directo y el resto mostró tener una amplia variación en la forma de transmisión del parásito.
- ♦ Los nemátodos de ciclo de vida directo fueron abundantes en hospederos terrestres, la mayoría de las infecciones tanto para *Bufo marinus* como *Rana vaillanti* se lleva a cabo por ingestión y la presencia de helmintos en fase larvaria nos indica que la rana juega un papel mucho más importante en la red alimenticia para otros organismos de la región que el sapo.
- ♦ El hábitat preferencial de los helmintos fue el segundo tercio del aparato digestivo en *Bufo marinus* y *Rana vaillanti*. Todos los helmintos mapeados no son especies congénéricas. El número máximo de especies por hospedero no excedió a más de cuatro especies de helmintos en estado adulto, distribuyéndose en diferentes sitios.
- ♦ Es posible que los recursos disponibles en los hospederos no fueron utilizados, por lo que el incremento de helmintos de cada especie no afectó en la distribución de las especies vecinas de helmintos a lo largo del intestino de cada hospedero.
- ♦ La riqueza de especies y la abundancia, no son los únicos indicadores para demostrar una interacción potencial de helmintos.
- ♦ Las comunidades de helmintos de *Bufo marinus* y *Rana vaillanti* tienden a ser aislacionistas, sin embargo, mostraron tener mayor diversidad y abundancias que otras comunidades de helmintos en anuros.

VII. LITERATURA CONSULTADA

- Aho, J.M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and process. In: Esch, G.D; Bush, A., and Aho, J. (Eds.). *Parasite communities: Patterns and Process* Chapman and Hall, London, pp: 157-195.
- Anderson, R.C. 1988. Nematode transmission patterns. *Journal of Parasitology* 74:30-45.
- Anderson, R.C. 1992. *Nematodes parasites of vertebrates. Their development and transmission*. CAB International. Wallingford, UK. 578 pp.
- Baker, M.R. 1987. *Synopsis of the nematoda parasitic in amphibians and reptiles*. Occasional Papers in Biology. Memorial University of Newfoundland, St. John's, Newfoundland, Canada. 135 pp.
- Bates, R.M., and Kennedy, C.R. 1991. Interactions between the acanthocephalus *Pomporhynchus laevis* and *Acanthocephalus anguillae* in rainbow trout: testing an exclusion hypothesis. *Parasitology* 100: 435-444.
- Barton, D.P. 1997 a. Why are amphibian helminth communities depauperate? *Memoirs of the Museum of Victoria* 56: 581-586.
- Barton, D.P. 1997 b. Introduced animals and their parasites: The cane toad, *Bufo marinus*, in Australia. *Australian Journal of Ecology* 22: 316-324.
- Barton, D.P. and Richards, S.J. 1996. Helminth infracommunities in *Litoria genimaculata* (Amphibia: Anura) from Birthday Creek, an Upland Rainforest Stream in Northern Queensland, Australia. *International Journal for Parasitology* 26: 1381-1385.
- Barton, D.P. 1999. Ecology of helminth communities in tropical Australian amphibians. *International Journal for Parasitology* 29: 921-926.
- Bolek, M.G. and Coggins, J.R. 1998. Endoparasites of Cope's gray treefrog, *Hyla chrysoscelis* and Western Chorus frog, *Pseudacris t. triseriata*, from southeastern Wisconsin. *Journal of the Helminthological Society of Washington*: 212-218.

- Bravo-Hollis, M. 1948. Descripción de dos especies de tremátodos parásitos de *Bufo marinus*, procedente de Tuxtepec, Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional de México* **19**: 153-161.
- Burseay, C.R. and Goldberg, S.R. 1998. Helminths of the Canadian toad, *Bufo hemiophrys* (Amphibia: Anura) from Alberta, Canada. *Journal of Parasitology* **84**: 617-618.
- Bush, A.O., and Holmes, J.C. 1986a. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 132-141.
- Bush, A.O., and Holmes, J.C. 1986b. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 142-152.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., and Shostak, A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* **83**: 575-583.
- Caballero y Caballero, E. 1944. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Nematoda 1a. parte. Filarioidea I. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional de México* **15**: 87-108.
- Caballero y Caballero, E., Bravo-Hollis, M. 1940. Nemátodos de los batracios de México IV. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* **11**: 239-247.
- Caballero y Caballero, E., Bravo-Hollis, M. y Cerecero, C. 1944. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Trematoda I. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional de México* **15**: 59-72.
- Caballero-Deloya, J. 1974. Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtles", Veracruz. Nematoda I. Algunos nemátodos parásitos de *Bufo marinus*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* **45**: 45-50.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos* **35**: 131-138.
- Coop, R.L., and Holmes, P.H. 1996. Nutrition and parasite interaction. *Journal of Parasitology*: 951-962.

- Ellis, D.R., Pung, O.J., and Richardson, D.J. 1999. Site selection by intestinal helminths of the virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *Journal of Parasitology* **85**: 1-5.
- Esch, G.W., and Fernández, J.C. 1993. A functional biology of parasitism. Chapman & Hall. London. 337 pp.
- Esslinger, J.H. 1986. Redescription of *Ochoterenella digiticauda* Caballero, 1944 (Nematoda: Filarioidea) from the toad *Bufo marinus* with a redefinition of the genus *Ochoterenella* Caballero, 1944. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **53**: 210-217.
- Esslinger, J.H. 1987. *Ochoterenella caballeroi*, sp. n. and *O. nanolarvata* sp. n. (Nematoda: Filarioidea) from the toad *Bufo marinus*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **54**: 126-132.
- Esslinger, J.H. 1988a. *Ochoterenella figueroi*, sp. n. and *O. lamothei* sp. n. (Nematoda: Filarioidea) from the toad *Bufo marinus*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **55**: 146-154.
- Esslinger, J.H. 1988b. *Ochoterenella chapensis*, sp. n. and *O. lamothei* sp. n. (Nematoda: Filarioidea) from the toad *Bufo marinus* in Mexico and Guatemala. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **107**: 203-208.
- Ewald, P.W. 1995. The evolution of virulence: a unifying link between parasitology and ecology. *Journal of Parasitology* **81**: 659-669.
- Flores-Villela, O. y McCoy, C.J. (Eds.). 1993. *Herpetofauna Mexicana*. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México. Cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. Special Publication No. 17. Carnegie Museum of Natural History Pittsburgh. Pittsburgh. p. 59.
- Galicia-Guerrero, S. 1998. Helminths parásitos de tres especies de *Bufo* en diferentes localidades de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 104 pp.
- Galicia-Guerrero, S., Bursey, C.R., Goldberg, S.R., and Salgado-Maldonado, G. 2000. Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco. Mexico. *Comparative Parasitology* **67**: 129-133.

- García, A., y Ceballos, G. 1994. *Guía de campo de los reptiles y anfibios de la Costa de Jalisco, México*. Fundación Ecológica de Cuixmala, A.C., e Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 47-54.
- García-Altamirano, I., Pérez-Ponce de León, G., y García-Prieto, L. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de 2 especies de anfibios endémicos del Lago de Pátzcuaro, Michoacán: *Rana dunnii* y *Ambystoma dumerilii*. *Cuadernos Mexicanos de Zoología* 1: 73-80.
- Goater, T.M., Esch, G.W and Busch, A.O. 1987. Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. *The American Midland Naturalist* 118: 289-300.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R., and Ramos, I. 1995 a. The component parasite community of three sympatric toad species *Bufo cognatus*, *Bufo debilis* (Bufonidae), and *Spea multiplicata* (Pelobatidae) from New Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 62: 57-61.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R., and Tawil, R. 1995 b. Helminths of an introduced population of the giant toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae), from Bermuda. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 62: 64-67.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R., Malmos, K.B., Cheam, H. 1996 a. Helminths of the southwestern toad, *Bufo microscaphus*, woodhouses toad, *Bufo woodhousii* (Bufonidae), and their hybrids from Central Arizona Great Basin. *Naturalist*: 369-374.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R., Sullivan, B.K., and Truong, Q.A. 1996 b. Helminths of the Sonoran Green Toad, *Bufo retiformis* (Bufonidae), from Southern Arizona. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 63: 120-122.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R., Malmos, K.B., Sullivan, B.K., and Cheam, H. 1996 c. Helminths of the southwestern toad, *Bufo microscaphus*, woodhouse's toad, *Bufo woodhousii* (Bufonidae), and their hybrids from Central, Arizona. *Greata Basin Naturalist* 56: 369-374.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R., and Cheam, H. 1998. Nematodes of the Great Plains Narrow-mouthed Toad, *Gastrophryne olivacea* (Microhylidae), from Southern Arizona. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 65: 102-104

- Guégan, J.F., Lambert, A., Lévêque, C., Combes, C., and Euzet, L. 1992. Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia* **90**: 197-204.
- Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Guillén-Hernández, S., Salgado-Maldonado, G., and Lamothe-Argumedo, R. 1999. Digeneans of seven sympatric species of anurans from Los Tuxtlas, Veracruz. *Studies in Neotropical Fauna and Environmental* **34**:1-5.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* **38**: 210-221.
- Hayunga, E.G. 1991. Morphological adaptations of intestinal helminths. *Journal of Parasitology* **77**: 865-873.
- Holmes, J.C. 1973. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to development of helminths communities. *Canadian Journal of Zoology* **51**: 333-347.
- Holmes, J.C., and Price, P.W. 1986. Communities of parasites. *In*: D.J. Anderson and J. Kikkawa (Eds.). *Community Ecology: Pattern and Process*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. pp. 187-213.
- Kehr, A.I., Manly, B.F.L., and Hamann, M.I. 2000. Coexistence of helminths species in *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) from an Argentinean subtropical area: influence of biotic and abiotic factors. *Oecologia* **125**: 549-558.
- Kennedy, C.R. 1985. Site segregation by species of Acanthocephala in fish with special reference to eels, *Anguilla anguilla*. *Parasitology* **90**: 375-390.
- Kennedy, C.R. 1992. Field evidence for interactions between the acanthocephalans *Acanthocephalus anguillae* and *A. lucii* in eels, *Anguilla anguilla*. *Ecological Parasitology* **1**: 122-134.
- Kennedy, C.R. 1995. Richness and diversity of the macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia. *Parasitology* **111**: 233-245.

- Kennedy, C.R., Bush, A.O., and Aho, J.H. 1996. Patterns in helminths communities: why are birds and fish different? *Parasitology* **93**: 205-215.
- Lamothe-Argumedo, R. 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. AGT Editor, S.A. México. 43 pp.
- López-Flores, N.M. 1999. Distribución lineal de helmintos en el intestino de mojarra (Pisces: Gerridae) en la Laguna El Jabalí, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 44 pp.
- Lotz, M. J. and Font, W.F. 1985. Structure of enteric helminth communities in two populations of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera). *Canadian Journal of Zoology* **63**: 2969-2978.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurements*. Croom Helm. London. 179 pp.
- Margolis, L., Esch, G.W., Holmes, J.C., Kuris, A.M., and Schad, G.A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of and *ad hoc* committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology* **68**: 131-132.
- McAllister, C.T., Upton, S.J., and Conn, D.B. 1989. A Comparative study of endoparasites in three species of sympatric *Bufo* (Anura:Bufonidae), from Texas. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* **56**: 162-167
- McAlpine, D.F. 1997. Helminth communities in bullfrogs (*Rana catesbeiana*), green frogs (*Rana clamitans*), and leopard frogs (*Rana pipiens*) from New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Zoology* **75**: 1883-1890.
- Morand, S., and Sorci, G. 1998. Determinants of life-history evolution in nematodes. *Parasitology Today* **14**: 193-196.
- Paredes-Calderón, E.L. 2000. Helmintos parásitos de *Rana vaillanti* Brocchi, 1877 (Anura: Ranidae) de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 69 pp.
- Patrick, M.K. 1991. Distribution of enteric helminths in *Glaucomys volans* (Sciuridae): a test for competition. *Ecology* **72**: 755-758.

- Peet, R.K. 1974. The measurements of sepecies diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **15**: 285-307.
- Pérez-Ponce de León, G., León-Règagnon, V, García-Prieto, L., Razo-Mendivil, U, and Sánchez-Álvarez, A. 2000. Digenean fauna of amphibians from Central Mexico: Neartic and Neotropical influences. *Comparative Parasitology* **67**: 92-106.
- Pineda-López, R. 1994. Ecology of the helminth communities of cichlid fish in the flood plains of Southeastern Mexico. Ph. D. Thesis, University of Exeter. Exeter. U.K. 237 pp.
- Poulin, R. 1998. *Evolutionary ecology of parasites: from individuals to communities*. Chapman and Hall, London.
- Price, P.W. 1990. Host populations as resources defining parasite community organization. In: Esch, G., Bush, A., and Aho, J. (Eds.). *Communities patterns and process*. London. Chapman and Hall: 21-40.
- Prudhoe, S., and Bray, R.A. 1982. *Platyhelminth parasites of the Amphibia*. British Museum (Natural History). Oxford University Press. Oxford. 217 pp.
- Pulido-Flores, G. 1994. Helmintos de *Rana dunni* especie endémica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* **65**: 205-207.
- Ramírez, J., Vogt, R.C. y Villarreal-Benítez, J.L. 1997. *Rana vaillanti* (rana acuática). In: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. p. 490.
- Ramírez, J., Vogt, R.C. y Villarreal-Benítez, J.L. 1998. Population biology of a neotropical frog (*Rana vaillanti*). *Journal of Helminthology* **32**: 338-344.
- Ramírez-Bautista, A. y Nieto-Montes de Oca, A. 1997. Ecogeografía de anfibios y reptiles. In: González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp: 523-528.

- Razo-Mendivil, U., Lacleste, J.P., and Pérez-Ponce de León, G. 1999. New host and locality records for three species of *Glypthelmins* (Digenea: Macroderoididae) in anurans of Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* **66**: 197-201.
- Rohde, K. 1993. *Ecology of Marine Parasites*. 2da. Ed. Australia. CAB International. 104-126 pp.
- Richardson, D.J. 1993. Acanthocephala of the virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in Arkansas, with a note on the life history of *Centrorhynchus wardae* (Centrorhynchidae). *Journal of the Helminthological Society of Washington* **60**: 128-130.
- Richardson, D.J., and Nickol, B.B. 1995. The genus *Centrorhynchus* (Acanthocephala) in North America with description of *Centrorhynchus robustus* n. sp. redescription of *Centrorhynchus conspectus*, and a key to species. *Journal of Parasitology* **81**: 767-772.
- Shaw, D.J., and Dobson, A.P. 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology*: S111-S113.
- Smyth, J.D., and Smyth, M.M. 1980. *Frogs as host-parasite Systems I*. MacMillan Press. London. 112 pp.
- Spieler, M., and Schierenberg, E. 1995. On the development of the alternating free-living and parasitic generations of the nematode *Rhabdias bufonis*. *Invertebrate Reproduction and Development* **28**: 193-203.
- Steel, R.G.D. and Torri, J.H. 1981. *Principles and procedures of statistics: a biometrical approach*. McGraw-Hill. London. 633 pp.
- Stock, T.M., and Holmes, J.C. 1988. Functional relationships and microhabitat distribution of enteric helminths of grebes (Podicipedidae): the evidence for interactive communities. *Journal of Parasitology* **74**: 214-277.
- Sousa, W.P. 1994. Patterns and process in communities of helminth parasites. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 52-57.

- Torres-Orozco, R.E., Jiménez-Sierra, C., Buen-Abad, J.L., y Pérez-Rojas, A. 1997. Limnología. **In:** *Historia Natural de los Tuxtlas*. (Eds. González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp: 33-41.
- Vashetko, E.V., and Siddikov, B.H. 1999. The effect to the ecology of toads on the distribution of helminths. *Turkish Journal of Zoology*: 107-110.
- Vidal-Martínez, V.M. 1995. Processes structuring the helminth communities of native cichlid fishes from Southern Mexico. Ph. D. Thesis. University of Exeter, Exeter, U.K. 164 pp.
- Vidal-Martínez, V.M., and Kennedy, C.R. 2000. Potencial interactions between the intestinal helminths of the cichlid fish *Cichlasoma synspilum* from Southeastern Mexico. *Journal of Parasitology* **86**: 691-695.
- Vogt, R.C. 1997. Las Ranas de Laguna del Zacatal. **In:** González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp. 507-512.
- Vogt, R.C., Villareal-Benítez, J.L. y Pérez-Higareda, G. 1997. Lista anotada de anfibios y reptiles. **In:** González-Soriano, E., Dirzo, R. y Vogt, R.C. (Eds.). *Historia Natural de los Tuxtlas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. pp: 507-512.
- Yoder, H.R., and Coggins, J.R. 1996. Helminth communities in the northern spring peeper, *Pseudacris c. crucifer* Wied and the wood frog, *Rana sylvatica* Le Conte, from Southeastern Wisconsin. *Journal of the Helminthological Society of Washington*: 211-214.
- Zelmer, D.A., Arai, H.P. 1998. The contributions of host age and size to the aggregated distribution of parasites in yellow perch *Perca flavescens*, from Garner Lake, Alberta Canada. *Journal of Parasitology* : 24-28.
- Zelmer, D.A., Esch, G.W. 2000. Relationship between structure and stability of a *Halipegus occidualis* component population in green frogs: a test of selective treatment. *Journal of Parasitology* **86**: 233-240.
- Zug, G.R. 1993. *Herpetology an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press, San Diego. 527 pp.