



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

**SISTEMÁTICA Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO
RHABDIAS STILES Y HASSALL, 1905
(NEMATODA: RHABDIASIDAE) EN MÉXICO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

ELIZABETH AURELIA MARTÍNEZ SALAZAR

DIRECTORA DE TESIS: DRA. VIRGINIA LEÓN RÈGAGNON

MÉXICO, D. F.

MAYO 2008

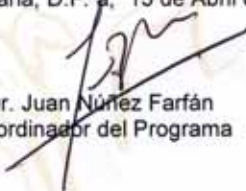
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna MARTÍNEZ SALAZAR ELIZABETH AURELIA con número de cuenta 93212436 con la tesis titulada: "Sistemática y biogeografía del género *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905 (Nematoda: Rhabdiasidae) en México", realizada bajo la dirección de la DRA. VIRGINIA LEÓN RÉGAGNON:

Presidente:	DR. GERARDO PÉREZ PONCE DE LEÓN
Vocal:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Vocal:	DRA. ELLA GLORIA VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ
Vocal:	DR. RAFAEL LAMOTHE ARGUMEDO
Secretario:	DRA. VIRGINIA LEÓN RÉGAGNON
Suplente:	DR. SERGIO GUILLEN HERNÁNDEZ
Suplente:	DR. OSCAR ALBERTO FLORES VILLELA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a. 15 de Abril de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada.

Agradecimientos

A la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo recibido para la realización de mis estudios de doctorado.

Al CONACyT, por el apoyo integral para la formación de doctores (2006-2007).

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por el apoyo financiero para la asistencia a diversos congresos y cursos, a lo largo de mis estudios de grado.

A los proyectos que de manera directa e indirecta financiaron o proporcionaron *Rhabdias* para su estudio: JAC-I y JAC-II. The Amphibians and Reptiles and their Parasites of Mexico--A Megadiverse Country: Phase I and Phase II. National Science Foundation DEB-0102383 y DEB-01613802. Responsables: Dr. Jonathan A. Campbell (JAC), Dra. Virginia León Règagnon (VLR) y Dr. Oscar Flores Villela (OFV).

Sistemática Molecular y Evolución de los Helmintos Parásitos de Ranas en Norteamérica. CONACyT J27985-N (VLR).

Sistemática y evolución de helmintos parásitos de *Rana forreri* (Amphibia: Anura) y *Sceloporus* spp. (Reptilia: Squamata) en la vertiente del Pacífico mexicano. CONACyT 054475 (VLR).

Phylogenetic and biogeographical analysis of a new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), parasite of *Leptodactylus melanonotus* (Anura: Leptodactylidae) from Mexico. The American Society of Parasitologist (ASP) Willis A. Reid, Jr. Student Research Grant, Elizabeth A. Martínez Salazar (EAMS).

Biodiversidad y filogenia de anfibios del Noroeste de México. PAPIIT IN226605. Responsable: Dra. Gabriela Parra Olea (GPO).

Biodiversity and phylogeny of Plethodontid salamanders in western Mexico. UC-MEXUS-CONACyT. CN-02-74 (GPO).

Evolución y biogeografía histórica de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en la zona de Transición mexicana. PAPIIT IN220605. Responsable: Dr. Gerardo Pérez Ponce de León (GPPL)

A la comunidad de Frontera Corozal, por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo: *¿Lacandonia schismatica*: recurso genético estratégico para México y conservación de la Selva Lacandona?

SEMARNAT-CONACyT COI-0435/B1. Responsable: Dra. Elena Álvarez-Buylla

A los miembros de mi comité tutorial por sus enriquecedores comentarios, orientación y constante apoyo:

Dra. Virginia León Règagnon (Tutor principal)

Dr. Gerardo Perez Ponce de León

Dr. Oscar Alberto Flores Villela

Dr. Steven A. Nadler (Tutor invitado)

Así como a los miembros del jurado por sus valiosas sugerencias y disposición incondicional para resolver mis dudas:

Dra. Ella Vázquez Domínguez

Dr. Juan José Morrone Lupí

Dr. Marcos Rafael Lamothe Argumedo

Dr. Sergio Guillén Hernández

Agradecimientos generales

Deseo agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y al Posgrado en Ciencias Biológicas por haberme brindado la oportunidad de desarrollar mis estudios de doctorado.

A la Dra. Tila María Pérez, directora del Instituto de Biología-UNAM y a la Dra. Patricia Escalante, jefa del Departamento de Zoología en turno, por el uso de las instalaciones.

Dr. Marcos Rafael Lamothe Argumedo, jefe del Laboratorio de Helminología Dr. Eduardo Caballero y Caballero, Instituto de Biología (UNAM), por haberme permitido el uso de las instalaciones del mismo y por apoyo para la realización de mis estudios de doctorado. Gracias por su interés durante mis avances en mi proyecto de investigación y por sugerencias a lo largo de mis estudios.

A la Dra. Virginia León Règagnon - Laboratorio de Helminología (IB-UNAM). Gracias por permite el uso de las instalaciones del Laboratorio de Biología Molecular 3, del Instituto de Biología, UNAM. Por permitirme trabajar y desarrollar el proyecto de investigación que deseaba realizar con *Rhabdias*. Te agradezco infinitamente tu apoyo incondicional, la libertad y confianza que me has brindado para la realización de mi tesis. Así mismo, por que siempre has fomentado mi formación profesional y académica. Gracias por adentrarme al complejo mundo de los parásitos de anfibios y por tus valiosos comentarios a lo largo de todo el proceso y desde mi ingreso al laboratorio. Gracias por su disposición para dar respuesta a todas mis inquietudes. Te agradezco la gran oportunidad que me has brindado y por continuar apoyándome.

Al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León - Laboratorio de Helminología (IB-UNAM). Por todo su apoyo académico durante mis estudios. Sus enriquecedores comentarios, críticas y platicas que aterrizaron muchas ideas, pero de todo de ello, surgieron excelentes ideas que me permitieron centrar y alimentar el presente trabajo. Gracias por su disposición para dar respuesta a todas mis inquietudes, pero sobre todo por fomentar mi interés no solo en el atrayente mundo de los helmintobichos, sino también por querer aprender algo de biogeografía en helmintos.

Al Dr. Oscar Alberto Flores Villela- Museo de Zoología, Facultad de Ciencias-UNAM. Te agradezco tu confianza, libertad y apoyo incondicional durante todos mis estudios. Por tus reales, críticos y atinados comentarios, que me han permitido enriquecer mí trabajo en cada momento. Gracias por tu solidaridad, disposición incondicional para solucionar mis dudas, por incrementar otras e impulsarme en mi formación académica y profesional. Te agradezco la enorme motivación que me brindas, para querer aprender más sobre biogeografía y sobre herpetobichos. Gracias por continuar apoyándome en cada paso que doy, por su amistad.

Al Dr. Steven A. Nadler University of California-DAVIS (UCD), por haber sido parte de mí comité tutorial (invitado), por su disponibilidad y comentarios realizados a lo largo de mis estudios de grado que fueron muy importantes en mi formación, así como su apoyo en todos los complicados tramites en cada tutorial.

Dr. Juan José Morrone Lupi – Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM. Le agradezco infinitamente todo el apoyo, solidaridad y disposición que siempre me ha brindando en todo momento, para dar respuesta a mis dudas en todo momento. Gracias por sus correcciones y comentarios que enriquecieron de manera fundamental mí tesis.

Dra. Ella Vázquez Domínguez- Laboratorio de Macroecología, Instituto de Ecología, UNAM. Mil gracias, por sus valiosos comentarios, así como por las excelentes ideas y sugerencias que me permitieron robustecer la tesis. Gracias por su apoyo y disposición para resolver mis dudas.

Dr. Sergio Guillén Hernández - Coordinador de la Licenciatura en Biología Marina, Universidad Autónoma de Yucatán. Mil gracias por todo tu apoyo y solidaridad para ayudarme a distancia con los trámites de grado. Te agradezco la enorme disposición por atender mis inquietudes y por tus sugerencias.

Agradezco a la Dra. Virginia León Règagnon y al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León por continuar guiándome en este complejo y fascinante mundo de los sistemas parásito-huésped.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por todo su apoyo y orientación en diversos trámites académicos: Coordinadores del Programa en turno -Dr. Juan José Morrone y Dr. Juan Núñez Fafán, Representantes en turno en el IB -Dr. Fausto Méndez y Dra. María de los Ángeles Herrera, Lilia Espinoza, Lilia Jiménez, María de Jesús Márquez, Yolanda Morales y Rocío González.

A la M. en C. Laura Márquez Valdelamar –Instituto de Biología, UNAM, por su apoyo y la ayuda brindada en la secuenciación del material biológico. Por todos los consejos en biología molecular.

Al Dr. Rafael Lamothe y al M. en C. Luis García Prieto, por el préstamo de ejemplares y literatura de *Rhabdias* en la Colección Nacional de Helmintos, IB-UNAM, para su estudio morfológico.

Al Dr. Eric Hoberg y Dra. Patricia Piliitt, por los préstamos de ejemplares del género *Rhabdias* y *Entomelas* de la U. S. Parasite Collection, Belville, USA, para su estudio morfológico.

A la M. en C. Berenit Mendoza-Garfias por el procesamiento y toma de microfotografías de la muestras para SEM (IB-UNAM). Porque con tus ocurrencias el trabajo se hace ameno.

Al Doctores Charles Burse (The Pennsylvania State University) y Yuriy Kuzmin (Institute of Zoology of the Ukrainian National Academy of Sciences, Kiev.), por haber aceptado y muy amablemente colaborado en la revisión de mis actividades académicas.

Al Doctores Charles Burse, Yuriy Kuzmin y Vasyl Tkach (University of North Dakota), por su disponibilidad, comentarios, sugerencias y consejos efectuados durante mis estudios con los rhabdiásidos. Así como por ayudarme a conseguir varios artículos sobre *Rhabdias* y *Entomelas*.

A Cynthia González (CeCoal-Conicet, Corrientes Argentina), por ayudarme a conseguir literatura de *Rhabdias* de Sudamérica.

A Georgina Ortega Leite (Coordinadora de Bibliotecas del Instituto de Biología) y al personal de la Biblioteca por su disponibilidad en todo momento.

Al M. en. C. Luis Canseco, Dr. Oscar Flores-Villela, Biol. Alberto Mendoza y M. en. C. Edmundo Pérez (Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC-UNAM), así como al Dr. Eric N. Smith, Carl Franklin y Jonathan A. Campbell (Amphibian and Diversity Research Center, University of Texas at Arlington (UTA) por la identificación y catalogación de los huéspedes.

Al Dr. Jorge Falcón-Ordáz por su asistencia y ayuda para efectuar los cortes de la región anterior del material analizado. Por tu disposición en todo momento y por brindarme tu amistad.

Al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León (GPPL), Dra. Gabriela Parra-Olea (GPO) y a la Biol. Edna L. González- Bernal por el material procedente de *Pseudacris regilla*.

A Elisa Cabrera, Ricardo Paredes y Florencia Bertoni, por algunas muestras procedentes de “Los Tuxtles”, Veracruz y de Ocosingo, Chiapas.

Al Dr. Daniel Brooks (University of Toronto), por los ejemplares de *Rhabdias* procedentes de Costa Rica para su estudio molecular.

A David Osorio por el material procedente de los Chimalapas, Oaxaca.

Al Dr. Martín García-Varela por su ayuda para la amplificación de algunas muestras en su laboratorio (IB-UNAM) y por sus consejos en biología molecular.

A Luis Canseco-Márquez, Jonathan A. Campbell, Carl Franklin, Jeff W. Streicher, Eric N. Smith y Rogelio Rosas-Valdez, por las fotos que muy amablemente me permitieron usar para este trabajo

A la Dra. Tania Escalante-Espinosa por sus valiosas opiniones y sugerencias que enriquecieron el presente trabajo. Por todo tu apoyo.

Al M. en C. Gerardo Rodríguez por brindarme su ayuda y sus valiosas sugerencias en la elaboración de los mapas de riqueza. Por tu disposición a resolver mis dudas.

A la M. en C. Leticia M. Ochoa-Ochoa por la edición de cobertura de la regionalización propuesta por West, sobre la cual se modificó y se empleo en el presente trabajo. Por su disposición para resolver mis dudas.

Agradezco todas las personas que de manera directa e indirecta contribuyeron en la recolecta de Rhabdiasidae y sus huéspedes en el campo, así como por todos los momentos tan agradables e irrepetibles que pasamos durante las innumerables salidas al campo: Ma. Antonieta Arizmendi, Rocio Bautista, Elizabeth Beltrán, Florencia Bertoni, Cecilia Botello, Elisa Cabrera, Luis Canseco, Rebecca Calisi, Alejandro Carbajal, Itzel Fuentes, Ma. Elena García, Uri García, Martín García Varela, Luis Jorge García Márquez, Edna González, Omar Domínguez, Arlett Espinoza, Jorge Falcón, Jesús Fernández, Oscar Flores-Villela, Carlos Hernández, Raúl Hernández-Gómez y su familia, Serapio López, Agustín Jiménez, Alejandro Ocegüera, John Malone, Rosario Mata, Berenit Mendoza, Ricardo Mendoza, Jesse Meik, Sergio Murillo, Leticia Ochoa, Ricardo Paredes, Laura Paredes, Rodolfo Pérez, Sr. Santos Rodríguez Leal y su familia, María de la Luz Romero, Julio Sánchez, Kirk Saster, Ulises Razo, Rogelio Rosas, Eric N. Smith y Alejandro Zaldívar.

Gracias por brindarme parte de su espacio y tiempo, porque me permitieron conocer algo del fascinante mundo de los herpetobichos, por su disposición incondicional para dar solución a cada duda que me surgía durante el proceso, por sus amenas pláticas y sugerencias: Luis Canseco, Edmundo Pérez, Alberto Mendoza, Georgina Santos, Edna González, Uri García, Oscar Flores, Eric N. Smith y Carl Franklin.

A Edmundo Pérez, Alberto Mendoza y Luis Canseco, por las innumerables horas que pasamos catalogando hepetobichos en el Museo (MZFC-UNAM).

A mis compañeros y maestros del Laboratorio de Helminología: Ulises, Berenit, Rogelio, Jorge Falcón, Gerardo, Luis, Tony, Alejandro, Hugo, Yolanda, Florencia, Chayo, Armando, David, Lorena y Jorgito. A Felipe Luna, por su disponibilidad en todo momento.

Muchas gracias por su amistad, apoyo y motivación incondicional que me han brindado. Por sus consejos durante todos estos años y por su solidaridad: Dra. Ana Luisa Carreño (Paleodoc) y a la Dra. Cecilia Vanegas.

Deseo agradecer a los profesores de Biogeografía de la Facultad de Ciencias, que durante estos años me han brindado su apoyo de manera incondicional: Roxana, Tania, Juan José, Armando, Olivia, Georgina y Gerardo Rodríguez. Así como a la Dra. América Catañeda por su apoyo e interés en mi formación académica.

A Rogelio Rosas, no hay palabras con que agradecer tu apoyo, comentarios, críticas y solidaridad, por que siempre has dado, y porque me das respuestas a todas mis dudas. Por tu ayuda con los análisis filogenéticos e índice de Bremer. Gracias totales!

Agradezco el apoyo que siempre me han brindado en todo momento, mil gracias!: Rogelio Rosas, Diana Zavaleta, Elizabeth Robles, Esther Oropeza, Karina Cardona, Laura Paredes, Ulises Razo, Jorge Falcón, Berenit Mendoza, Cecilia Robles, Andrea Acevedo, Oscar Flores, Edna Gonzalez, Tony Arizmendi, Luis García, Edmundo Pérez, Luis Canseco, Georgina Santos y Dulce Parrilla.

A toda mi enorme familia que siempre han estado pendientes de mis estudios, brindando palabras de aliento para seguir en esto. Muchas gracias!, por que siempre me han apoyado incondicionalmente y por su cariño: Isis, Tía Esperanza, Tío Gabriel y familia, Vero, Martha y familia, Tere y familia, Judith y familia, Lucila y Arturo, a Miguelina Peredes, Senen y familia, Pedro, Paty, Hortensia, Carlos, Fortino, Sofía, la familia Martínez-Méndez, Rufino, la familia Matamoros, Tía Tina, a la familia Rosas, etc...

Dedicatorias

A mis padres que siempre han estado conmigo brindándome todo su amor y confianza.

*Porque siempre me han enseñado a salir adelante,
aunque los días estén completamente nublados.*

Mil gracias por todo su cariño: Tío Beto (Norberto Martínez) y Tía Fira (Glafira Salazar).

*A mis hermanos que siempre me acompañan en todo momento y porque me han motivado para
seguir adelante. Gracias por su cariño y por que siempre han sido mi guía.*

Fernando, Jaime y Norberto Felipe.

A mis sobrinos que son mi alegría y mí motor: Iván, Anahí y Fernando.

Gracias por todos esos momentos tan gratos e irrepetibles que hemos pasado juntos.

Ustedes me han demostrado que todo lo podemos superar.

A Rogelio Rosas, por tu cariño, comprensión, paciencia y motivación incondicional.

Gracias por acompañarme en cada paso que doy y por aguantar todo el proceso.

A mis abuelitos y tías, aunque se adelantaron siempre están mis pensamientos.

A toda mi familia que siempre me ha brindado su apoyo y cariño en todo momento.

ÍNDICE GENERAL

Resumen y presentación.....	I
Abstract.....	III
Capítulo I.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	2
La familia Rhabdiasidae Railliet, 1915.....	2
Generalidades de <i>Rhabdias</i> spp.....	13
Generalidades del ciclo de vida de <i>Rhabdias</i> spp.....	19
Antecedentes del género <i>Rhabdias</i> en México.....	20
Planteamiento de problema.....	23
Objetivos.....	25
Objetivo general.....	25
Objetivos particulares.....	25
MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES.....	26
Recolecta de huéspedes y nemátodos.....	26
Estudio morfológico.....	27
Estudio molecular.....	35
Digestión y extracción de DNA genómico.....	36
Amplificación.....	36
Purificación.....	37
Secuenciación.....	37
Alineamiento de secuencias y análisis filogenéticos.....	38
Estudio biogeográfico.....	40
Distribución geográfica.....	40
Análisis biogeográfico histórico.....	41
Literatura citada.....	42
RESULTADOS.....	52
Presentación.....	52
Capítulo II.....	53
DESCRIPCIÓN DE NUEVAS ESPECIES DE <i>RHABDIAS</i> EN MÉXICO.....	54
<i>Rhabdias lamothei</i> n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from <i>Leptodeira maculata</i> (Colubridae) in Mexico, including new records of <i>R. fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924.....	56
A new rhabdiasid species from <i>Norops megapholidotus</i> (Sauria: Polychrotidae) from Mexico.....	78
New species of <i>Rhabdias</i> (Nematoda: Rhabdiasidae) from <i>Bufo occidentalis</i> (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, Mexico.....	83
New rhabdiasid species from <i>Craugastor occidentalis</i> (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, México.....	90
New species of <i>Rhabdias</i> (Nematoda: Rhabdiasidae) and other helminths from <i>Pseudacris regilla</i> (Anura: Hylidae) from Baja California, Mexico.....	99

Morphological and molecular description of a new rhabdiasid species from the black-backed frog, <i>Leptodactylus melanonotus</i> (Anura: Leptodactilydae) from Mexico.....	116
Capítulo III.....	141
LÍMITES ENTRE ESPECIES DEL GÉNERO <i>RHABDIAS</i> STILES Y HASSALL, 1905 (NEMATODA) EN MÉXICO, BASADO EN SECUENCIAS DEL <i>mtDNA</i> Y MORFOLOGÍA.....	142
Resumen.....	142
Introducción.....	143
Problemas taxonómicos en <i>Rhabdias</i>	143
Caracteres moleculares y límites entre especies.....	147
Materiales y métodos.....	149
Ejemplares analizados.....	149
Estudio morfológico.....	150
Estudio molecular.....	151
Análisis filogenéticos.....	153
Resultados.....	161
Análisis morfológico.....	161
Análisis molecular.....	162
Fragmentos amplificados y alineamiento de secuencias.....	162
Análisis filogenéticos.....	163
Relaciones filogenéticas y límites entre las especies de <i>Rhabdias</i>	171
Discusión y conclusiones.....	176
Análisis filogenéticos.....	176
Mapeo de algunos caracteres de importancia taxonómica en <i>Rhabdias</i>	178
Preferencia hospedatoria en <i>Rhabdias</i> en México.....	179
Implicaciones taxonómicas.....	183
<i>Rhabdias ranae</i>	183
<i>Rhabdias füelleborni</i>	184
<i>Rhabdias americanus</i>	187
<i>Rhabdias</i> cf. <i>sphaerocephala</i>	189
<i>Rhabdias</i> cf. <i>savagei</i>	191
<i>Rhabdias</i> cf. <i>elegans</i> , <i>R.</i> cf. <i>tobagoensis</i> y <i>R.</i> cf. <i>fuscovenosa</i>	193
Descripción de nuevas especies de <i>Rhabdias</i>	194
<i>Rhabdias</i> de ránidos.....	194
<i>Rhabdias</i> de bufónidos.....	208
<i>Rhabdias</i> de hylidos.....	217
Consideraciones finales.....	224
Agradecimientos.....	226
Literatura citada.....	226
Apéndices III-I al III-III.....	235
Capítulo IV.....	267
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL GÉNERO <i>RHABDIAS</i> STILES Y HASSALL, 1905 (NEMATODA), PARÁSITO PULMONAR DE ANFIBIOS Y REPTILES EN MÉXICO.....	268
Introducción.....	268
Materiales y métodos.....	269
Material analizado.....	269

Delimitación del área de distribución y riqueza específica.....	274
Resultados y discusión.....	278
<i>Rhabdias</i> de anfibios.....	278
Parásitos típicos de Bufónidos.....	278
<i>Rhabdias americanus</i> Baker, 1978.....	278
<i>Rhabdias alabialis</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 <i>sensu lato</i>	279
<i>Rhabdias füelleborni</i> Travassos, 1926.....	281
<i>Rhabdias kuzmini</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007.....	282
<i>Rhabdias pseudosphaerocephala</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007.....	283
<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoratus</i>).....	285
Parásitos típicos de Ránidos.....	285
<i>Rhabdias ranae</i> Walton, 1929.....	285
<i>Rhabdias savagei</i> Bursey y Goldberg, 2005.....	287
<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana</i> sp. hacia del “Golfo de México” y “Costa Rica”).....	288
<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana</i> sp. hacia la vertiente del Pacífico).....	289
<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana sierramadrenensis</i>).....	291
Parásitos típicos de Hilidos.....	291
<i>Rhabdias manantlanensis</i> Martínez-Salazar, 2008.....	291
<i>Rhabdias peninsularis</i> Martínez-Salazar et al., (In prep.).....	292
<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>).....	292
Parásitos típicos de Leptodactílicos.....	293
<i>Rhabdias neotropicalensis</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep.).....	293
<i>Rhabdias</i> de reptiles.....	294
Parásitos típicos de Colúbridos.....	294
<i>Rhabdias lamothei</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006.....	294
<i>Rhabdias</i> cf. <i>fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924 <i>sensu lato</i>	294
Parásitos típicos de Polichrótidos.....	297
<i>Rhabdias leonae</i> Martínez-Salazar, 2006.....	297
<i>Rhabdias</i> cf. <i>nicaraguensis</i> Bursey, Goldberg y Vitt. 2007.....	297
Material no determinado.....	297
Áreas de distribución.....	301
Riqueza específica.....	317
Registros.....	317
Consideraciones finales.....	338
Agradecimientos.....	340
Literatura citada.....	340
Apéndices IV-I al IV-III.....	350
Capítulo V.....	363
BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DEL GENÉRO <i>RHABDIAS</i> (NEMATODA) EN MÉXICO: UN ANÁLISIS PRELIMINAR.....	364
Introducción.....	364
Materiales y métodos.....	373
Taxones.....	373
Áreas.....	373
Análisis biogeográficos.....	374

Resultados y discusión.....	379
Análisis de parsimonia de Brooks (BPA) primario.....	379
Análisis de parsimonia de Brooks (BPA) secundario.....	379
Árboles reconciliados.....	382
Análisis de subárboles libres de paralogía.....	383
Relaciones de áreas en los 4 métodos analizados.....	384
BPA secundario.....	385
La herpetofauna y la historia geológica de México.....	385
Clado A (Ranidae).....	389
Clado B (Hylidae).....	394
Clado C (Bufonidae, <i>Bufo marinus</i>).....	397
Comparación de métodos.....	401
Consideraciones finales.....	404
Agradecimientos.....	406
Literatura citada.....	406
Apéndices V-I al IV-XII.....	417
CONCLUSIONES GENERALES.....	440
APENDICES GENERALES I-I al I-VI.....	445

ÍNDICE DE TABLAS.

Capítulo I

Tabla 1. Lista de especies de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1905.....	6
Tabla 2. Especies del género <i>Rhabdias</i> Stiles y Hassall, 1905 registradas en México.....	21
Tabla 3. Huéspedes y localidades de recolecta de nemátodos pulmonares para este estudio.....	29
Tabla 4. Material solicitado del género <i>Rhabdias</i> y <i>Entomelas</i> depositados en las colecciones CNHE y USPNC.....	33
Tabla 5. Primers utilizados para amplificar y secuenciar los segmentos de los genes del <i>mtDNA</i> y del <i>rDNA</i>	38
Tabla 6. Secuencias de <i>Rhabdias</i> obtenidas de Genbank, localidades de recolecta y claves de acceso.....	39
Tabla 7. Regionalización definida por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	42

Capítulo III

Tabla I. Especies de <i>Rhabdias</i> Stiles y Hassall, 1905, no incluidas en Bursey et al., 2003.....	144
Tabla II. Material analizado de la familia Rhabdiasidae para estudios moleculares.....	155
Tabla III. Regionalización definida por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	161
Tabla IV. Diferencias intra e interespecíficas de los grupos mostrados en la figura 4, basados en secuencias parciales del gen <i>COX1</i> del <i>mtADN</i>	166
Tabla V. Diferencias intra e interespecíficas de los grupos mostrados en la figura 5, basados en secuencias parciales del gen <i>cyt b</i> del <i>mtADN</i>	167
Tabla VI. Comparación morfométrica de <i>Rhabdias</i> sp. parásito de ránidos, con algunas especies relacionadas.....	206
Tabla VII. Comparación morfométrica de <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoratus</i>) con algunas especies relacionadas.....	211
Tabla VIII. Comparación morfométrica de <i>Rhabdias</i> parásito de <i>Pseudacris regilla</i> y <i>Smilisca baudinii</i> , con algunas especies relacionadas.....	222

Capítulo IV

Tabla I. Lista de especies del género <i>Rhabdias</i> en México.....	268
Tabla II. Material examinado de <i>Rhabdias</i> depositados en las colecciones CNHE y USPNC.....	272
Tabla III. Lista actualizada de <i>Rhabdias</i> spp. distribuidas en México y sus huéspedes.....	302
Tabla IV. Número de registros de <i>Rhabdias</i> analizados en el presente trabajo.....	331
Tabla V. Cuadros con especies de <i>Rhabdias</i> endémicas para México en co-distribución.....	338
Tabla VI. Relación que guardan las áreas de distribución entre las <i>Rhabdias</i> endémicas para México.....	338

Capítulo V

Tabla I. Especies de <i>Rhabdias</i> en México.....	365
Tabla II. Diferentes métodos en biogeografía cladística.....	369
Tabla III. Áreas de distribución de las especies de <i>Rhabdias</i> analizadas.....	374
Tabla IV. Grupos de Ranas y <i>Rhabdias</i> para México y Costa Rica.....	392

ÍNDICE DE FIGURAS.

Capítulo I

Figura 1. La familia Rhabdiasidae Railliet, 1916.....	12
Figura 2. Forma, número y distribución de los labios y pseudolabios en el género <i>Rhabdias</i>	16
Figura 3. Forma del corpus esofágico y localización del anillo nervioso en la región anterior del cuerpo de <i>Rhabdias</i> spp.....	17
Figura 4. Cobertura de la cutícula en la región anterior y posterior de <i>Rhabdias</i> spp.....	18

Capítulo III

Figura 1. Localización de sitios de recolecta de Rhabdiasidae para su estudio molecular.....	160
Figura 2. Fragmento amplificado por PCR de <i>COX1</i> del <i>mtDNA</i> <i>Rhabdias</i> spp.....	162
Figura 3. Fragmento amplificado por PCR de <i>cyt b</i> del <i>mtDNA</i> <i>Rhabdias</i> spp.....	162
Figura 4. Consenso estricto de 365 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de <i>Rhabdias</i> spp. en México, basado en secuencias parciales del gen mitocondrial <i>COX1</i>	168
Figura 5. Consenso estricto de 16383 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de <i>Rhabdias</i> spp. en México, basado en secuencias parciales del gen mitocondrial <i>cyt b</i>	169
Figura 6. Consenso estricto de 327 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de <i>Rhabdias</i> spp. en México, basado en secuencias parciales de los genes mitocondriales <i>COX1</i> y <i>cyt b</i>	170
Figura 7. Se muestra el mapeo de la disposición y número de labios en el árbol de consenso estricto basado en secuencias parciales de los genes mitocondriales <i>COX1</i> y <i>cyt b</i>	181
Figura 8. Se muestra el mapeo de la disposición de vulva con respecto a la longitud el cuerpo (LC), y el tamaño corporal (mm) en el árbol de consenso estricto basado en secuencias parciales de los genes mitocondriales <i>COX1</i> y <i>cyt b</i>	182
Figura 9. <i>Rhabdias</i> que se han considerado como <i>R. cf. ranae</i>	184
Figura 10. <i>Rhabdias</i> cf. <i>alabialis</i> parásito de <i>B. marinus</i>	186
Figura 11. <i>Rhabdias</i> que han consideradas como <i>R. cf. füelleborni</i>	187
Figura 12. <i>Rhabdias</i> cf. <i>americanus</i> y <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>).....	188

Figura 13. <i>Rhabdias</i> cf. <i>pseudospherocephala</i>	191
Figura 14. <i>Rhabdias</i> que se habían considerado como <i>R.</i> cf. <i>sphaerocephala</i>	191
Figura 15. Región anterior de <i>Rhabdias</i> cf. <i>savagei</i>	192
Figura 16. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de <i>Rana sierramadrensis</i> (microfotografías).....	197
Figura 17. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de <i>Rana sierramadrensis</i> (microscopia óptica y SEM).....	197
Figura 18. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de ranas distribuidas en el Golfo de México y Costa Rica (microfotografías).....	201
Figura 19. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de ranas distribuidas en el Golfo de México y Costa Rica (microscopia óptica y SEM).....	201
Figura 20. <i>Rhabdias</i> sp. “parásito de <i>Rana</i> spp. vertiente de Pacífico”, México (microfotografías).....	204
Figura 21. <i>Rhabdias</i> sp. “parásito de <i>Rana</i> spp. vertiente de Pacífico”, México (microscopia óptica y SEM).....	205
Figura 22. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de <i>Bufo marmoreus</i> (microfotografías).....	215
Figura 23. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de <i>Bufo marmoreus</i> (microscopia óptica y SEM).....	216
Figura 24. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de <i>Smilisca baudinii</i> (microfotografías).....	220
Figura 25. <i>Rhabdias</i> sp. parásito de <i>Smilisca baudinii</i> (microscopia óptica y SEM).....	221

Capítulo IV

Figura 1. Regionalización definida por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	277
Figura 2. Área de distribución de <i>Rhabdias americanus</i>	305
Figura 3. Área de distribución de <i>Rhabdias alabialis</i> (sensu lato).....	305
Figura 4. Área de distribución de <i>Rhabdias füelleborni</i>	306
Figura 5. Área de distribución de <i>Rhabdias kuzmini</i>	306
Figura 6. Área de distribución de <i>Rhabdias pseudospherocephala</i>	307
Figura 7. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. parásito de <i>Bufo marmoreus</i>	307
Figura 8. Área de distribución de <i>Rhabdias ranae</i>	308
Figura 9. Área de distribución de <i>Rhabdias savagei</i>	308
Figura 10. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana</i> sp. hacia el “Golfo de México”).....	309
Figura 11. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana</i> sp. hacia la “vertiente del Pacífico”).....	309
Figura 12. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana sierramadrensis</i>).....	310
Figura 13. Área de distribución de <i>Rhabdias manantlanensis</i>	310
Figura 14. Área de distribución de <i>Rhabdias peninsularis</i> (In prep.).....	311
Figura 15. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>).....	311
Figura 16. Área de distribución de <i>Rhabdias neotropicalensis</i> (In prep.).....	312
Figura 17. Área de distribución de <i>Rhabdias lamothei</i>	312
Figura 18. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> cf. <i>fuscovenosa</i> (sensu lato).....	313
Figura 19. Área de distribución de <i>Rhabdias leonae</i>	313
Figura 20. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> cf. <i>nicaraguensis</i>	314
Figura 21. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Hyla microcephala</i>).....	314
Figura 22. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Pachymedusa dacnicolor</i>).....	315
Figura 23. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Scinax staufferi</i>).....	315
Figura 24. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>).....	316
Figura 25. Área de distribución de <i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Rana maculata</i> , <i>R.</i> cf. <i>forreri</i> y <i>R. vaillanti</i>).....	316

Figura 26. Riqueza de específica de <i>Rhabdias</i> spp. por cuadros de 1° x 1°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	318
Figura 27. Riqueza específica de <i>Rhabdias</i> spp. cuadros de 0.5° x 0.5°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	319
Figura 28. Riqueza específica de <i>Rhabdias</i> spp. por Estados de la República Mexicana.....	320
Figura 29. Número de registros de <i>Rhabdias</i> spp. por cuadros de 1° x 1°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	321
Figura 30. Número de registros de <i>Rhabdias</i> spp. cuadros de 0.5° x 0.5°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	322
Figura 31. Número de registros de <i>Rhabdias</i> spp. por Estados de la República Mexicana.....	323
Figura 32. Correlación entre el área de cada estado con el número de registros de <i>Rhabdias</i> sp.....	325
Figura 33. Correlación entre el área de cada estado con la riqueza de <i>Rhabdias</i> sp.	325
Figura 34. Correlación entre el número de registros de y la riqueza específica de <i>Rhabdias</i> sp.....	326
Figura 35. Riqueza promedio de <i>Rhabdias</i> sp. por cuadros de uno medio grado, mostrando su desviación estándar.....	327
Figura 36. Superposición de las áreas de distribución de <i>Rhabdias</i> endémicas, en el marco de las regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	336

Capítulo V

Figura 1. Cladogramas de áreas de <i>Rhabdias</i> sp., obtenidos a partir del análisis filogenético intra e interespecífico del género.....	375
Figura 2. Áreas de endemismo definidas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	376
Figura 3. Cladograma general de áreas (CGA).....	380
Figura 4. Áreas de endemismo basado en la propuesta para México de por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) y el CGA obtenido del análisis de BPA secundario mostrando al clado de <i>Rhabdias</i> de ránidos.....	393
Figura 5. Áreas de endemismo basado en la propuesta para México de por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).y el CGA obtenido del análisis de BPA secundario, mostrando al clado de <i>Rhabdias</i> de hylidos.....	396
Figura 6. Se sobrepone la sección de CGA referente al clado de <i>Rhabdias</i> de bufónidos (<i>Bufo marinus</i> = <i>Rhinella marina</i>) en el marco de la regionalización propuesta para México de por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).....	400

APÉNDICES

Apéndices generales (capítulo I)

Apéndice I-I. Caracteres morfológicos examinados en <i>Rhabdias</i> spp.....	445
Apéndice I-II. Huéspedes, autoridades, fechas y cambios taxonómicos.....	452
Apéndice I-III. Técnicas empleadas en el estudio molecular.....	469
Apéndice I-IV. Two new species of <i>Entomelas</i> (Nematoda: Rhabdiasidae), parasites of <i>Barisia</i> spp. and <i>Mesaspis</i> spp. (Reptilia: Sauria) in Mexico.....	473

Apéndice I-V. Reconstrucción filogenética.....	480
Apéndice I-VI. Área de distribución de una especie.....	490
Capítulo III.	
Apéndice III-I. Alineamiento de las secuencias de nucleótidos del los genes <i>COX1</i> y <i>cyt b</i> del <i>mtDNA</i>	235
Apéndice III-II. Matriz de divergencia entre las secuencias parciales del gen <i>COX1</i> del <i>mtDNA</i> de <i>Rhabdias</i> sp.....	246
Apéndice III-III. Matriz de divergencia entre las secuencias parciales del gen <i>cyt b</i> del <i>mtDNA</i> de <i>Rhabdias</i> sp.....	256
Capítulo IV.	
Apéndice IV-I. Regionalización definida por Morrone (2001; 2004).....	350
Apéndice IV-II. Número de cuadros empleados en el presente trabajo.....	351
Apéndice IV-III. Registros de <i>Rhabdias</i> consideradas en el análisis por estado de la República Mexicana.....	352
Capítulo V.	
Apéndice V-I. Árbol de consenso estricto de 327 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de <i>Rhabdias</i> spp. en México.....	417
Apéndice V-II. Enumeración de los componentes (nodos) y ramas terminales, de acuerdo con el método propuesto por Brooks et al., 2001.....	418
Apéndice V-III. Matriz de datos BPA primario.....	420
Apéndice V-IV. Cladogramas generales de áreas obtenidos a partir del análisis de BPA primario.....	423
Apéndice V-V. Archivo de datos para Component 2.0.....	424
Apéndice V-VI. Optimización de los componentes y ramas terminales.....	427
Apéndice V-VII. Matriz de datos BPA secundario.....	428
Apéndice V-VIII. Subárboles libres de paralogía obtenidos a partir del programa TASS.....	434
Apéndice V-IX. Matriz de datos obtenida a partir de los subárboles libres de paralogía.....	435
Apéndice V-X. CGA del análisis de BPA secundario al examinar la homoplasia del BPA primario.....	436
Apéndice V-XI. Escala de tiempo geológica y algunos eventos.....	437
Apéndice V-XII. Hipótesis filogenética de las ranas Holárticas.....	439

Resumen y presentación

Antes de la realización de este trabajo, el género cosmopolita *Rhabdias* Stiles y Hassall (1905) incluía alrededor de 50 especies nominales, como parásitos pulmonares de diversas familias de anfibios y reptiles. La taxonomía del género *Rhabdias* es complicada y en muchas ocasiones no se cuenta con suficiente información para establecer con claridad los límites entre las especies, debido a la gran similitud morfológica aunada a la poca información sobre su preferencia hospedatoria y distribución geográfica.

En México, uno de los principales problemas en el grupo radica en las especies con un amplio espectro de preferencia hospedatoria (ej. *R. ranae*, *R. americanus*, *R. fueleborni* y la forma de "*R. cf. sphaerocephala*"). Es común encontrar una especie de *Rhabdias* como parásito de diversas especies dentro de una familia de huéspedes, sin embargo ha causado controversia el que algunas especies de *Rhabdias* sean parásitos en diferentes órdenes de huéspedes. Al re-examinar dicho material, se observa que las especies han sido identificadas incorrectamente debido a su gran similitud morfológica. En algunos casos se ha logrado esclarecer su identidad específica re-evaluando su morfología y considerando su especificidad hospedatoria.

Debido a que la taxonomía tradicional en *Rhabdias* es complicada, era necesario explorar otra fuente de caracteres que ayudaran a esclarecer los problemas taxonómicos, así como para establecer límites entre las especies del género en México. Uno de los caracteres adecuados son del análisis de la superficie del cuerpo por medio de microscopía electrónica de barrido (MEB), así como el empleo de marcadores moleculares (ej. ácido desoxirribonucleico mitocondrial ADNmt: *mtDNA*, por sus siglas en inglés).

Por más de una década se ha extendido el empleo de las secuencias de *mtDNA* en estudios taxonómicos, filogenéticos a distintos niveles taxonómicos, complementando la información obtenida a partir de los caracteres morfológicos. Inclusive por si solos representan un gran potencial para describir especies genéticamente distintas pero morfológicamente similares y para establecer límites entre ellas o bien, para explorar sus relaciones filogenéticas.

Con base en estos antecedentes en esta tesis se realizó un estudio taxonómico, filogenético y biogeográfico de *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae), parásito pulmonar de anfibios y reptiles en México. Al reunir información acerca de las relaciones filogenéticas intra e interespecíficas basadas en secuencias de *mtDNA* (*COX1* y *cyt b*) de algunas especies de *Rhabdias*, se obtuvo información inicial acerca de la evolución de estos nemátodos pulmonares y de la relación con sus huéspedes. Se describe también aspectos sobre su taxonomía, distribución geográfica y parte de sus historias biogeográficas.

Se divide la presentación de los resultados en cuatro partes. En el capítulo II se incluye la descripción de seis especies nuevas del género *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), derivadas de la revisión del material biológico del presente trabajo. Estas descripciones se basan principalmente en evidencia morfológica. Dos especies más del género *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae) que se describieron en la misma revisión y se presentan de manera independiente (en el apéndice I-IV). Las descripciones de las especies nuevas se encuentran publicadas, aceptadas para su publicación o la versión final del manuscrito.

Los capítulos III, IV y V están estructurados a manera de manuscritos para publicación con las siguientes secciones: introducción, materiales y métodos, resultados, discusión y conclusiones, y literatura citada.

En el capítulo III se abordó el tema de los límites entre las especies del género *Rhabdias* en México, con base en análisis filogenéticos moleculares empleando secuencias parciales de los genes mitocondriales, *COX1* y *cyt b*. Dentro del análisis filogenético, se incluyen algunos taxones previamente descritos como parte de la tesis (capítulo II y apéndice I-V), basada en la evidencia morfológica y molecular, que se incluye en los análisis del capítulo III. Se mapearon algunos caracteres de importancia taxonómica en el árbol de consenso estricto de datos

combinados *COX1* + *cyt b* (ej. la posición de la vulva, tamaño corporal, la disposición y número de labios -o pseudolabios y la preferencia hospedatoria) y donde se aprecia que no hay una correlación entre estos caracteres y la hipótesis filogenética, excepto para la preferencia hospedatoria, por la cual se sugiere su empleo en la delimitación en los grupos de especies de *Rhabdias*. Con base en el árbol de consenso estricto se resuelven algunos problemas taxonómicos y se describen cinco nuevos taxones basados en evidencia morfológica y molecular. Cada descripción incluye información morfológica (empleando microscopía óptica y SEM), preferencia hospedatoria y distribución geográfica.

En el capítulo IV se presenta información sobre la composición de las especies de *Rhabdias* en México, con énfasis en la delimitación de áreas de distribución geográfica empleando la técnica de mapas cuadrículados (uno y medio grado). Se incluye información de nuevos registros de las especies del género distribuidas en México, así como registros previos, información de sus huéspedes, localidades y comentarios taxonómicos. Se identificaron áreas de alta riqueza específica, señalando las zonas con mayor número de registros puntuales, por cuadros, así como por Estados de la República Mexicana. Los resultados muestran que la riqueza específica de *Rhabdias* se presenta asimétricamente distribuida, resultado del escaso conocimiento del grupo en otras zonas inexploradas del país (ej. centro y norte del País), así como por el esfuerzo de recolectas sobre algunas zonas a lo largo de la Planicie Costera del Golfo de México y sobre las Tierras Bajas del Pacífico. Por otro lado por la disponibilidad y abundancia de algunos huéspedes en los sitios de recolectas. Se sugiere de manera general, que para este grupo de nemátodos pulmonares de anfibios y reptiles, los límites entre las Tierras Bajas del Pacífico y el Eje Neovolcánico Transversal, la Cuenca del Balsas y la Sierra Madre del Sur podrían constituir zonas de transición como lo han sugerido en otros grupos, basándose en el análisis de la áreas de distribución de estos nemátodos y su afinidades.

En el quinto y último capítulo incluye un análisis biogeográfico preliminar de *Rhabdias*, basado en el análisis filogenético intra e interespecífico de secuencias parciales del *COX1* y *cyt b* del *mtDNA* presentado en el capítulo III. Se emplearon tres grupos monofiléticos con una marcada preferencia hospedatoria (Ranidae, Hylidae y Bufonidae –*Bufo marinus*) y se analizaron las áreas de endemismo con base en la información contenida exclusivamente en los cladogramas seleccionados. Con el objeto de obtener cladogramas generales de áreas (CGA) y contrastarlos se emplearon cuatro métodos biogeográficos cladísticos: análisis de parsimonia de Brooks (BPA) primario, análisis de parsimonia de Brooks (BPA) secundario, árboles reconciliados y subárboles libres de paralogía.

Se presenta un panorama general sobre estos nemátodos pulmonares, de la relación con sus huéspedes y su posible historia biogeográfica en México (empleando el CGA obtenido en el BPA secundario). La posible historia biogeográfica del género es compleja y es difícil tratar de reconstruir dicha historia cuando hay varias causas interrelacionadas que pueden oscurecer los resultados. Por un lado encontramos aquellas debidas a los tratamientos específicos de las áreas redundantes en los diferentes métodos biogeográficos cladísticos empleados y por otro lado, nuestros análisis contienen un sesgo de muestreo.

Se sugiere que las áreas de la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS), y el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) + Tierras bajas del Pacífico (TBP), podrían constituir zonas de convergencia biótica, ya que ambas relaciones están soportadas por *Rhabdias* con distintas afinidades: neárticas (*R. ranae*) y neotropicales (*R. pseudospherocaphala* y *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Pacífico). Es necesario llevar al cabo otro tipo de estudios biogeográficos que permitan aportar información acerca de la historia del grupo. Se requiere información adicional de la distribución geográfica de *Rhabdias* del centro al norte del país para poder establecer con claridad las relaciones entre las áreas y los límites de convergencia biótica.

Abstract

Previous to this work, the cosmopolitan genus *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905 includes around 50 nominal species, which occur in the lungs of several families of amphibians and reptiles. The taxonomic arrangement of species allocated to the genus *Rhabdias* is complex, and sometimes data is not enough to establish clearly species boundaries, the strong morphological similarity among species as well as insufficient data on host specificity and geographical distribution.

Host specificity patterns in sometimes congeneric species occurring in Mexico, it has been a controversial issue, particularly in species such as *R. ranae*, *R. americanus*, *R. fuelleborni*, and "*R. cf. sphaerocephala*"). It is common to find one species of *Rhabdias* parasitizing several host species belonging to the same family. Furthermore, the fact that more than one species of *Rhabdias* can be found parasitizing different host orders is also controversial issue. The conservative morphology of some species produces a misidentification due to their uniform morphology. In some cases taxonomic identity has been successfully obtained by re-examining morphological traits and by considering host specificity.

Since traditional taxonomy in *Rhabdias* seems to be uninformative to establish species limits, it was necessary to explore other sources of characters in order to clarify the taxonomic situation, as well as in order to establish boundaries between species collected in amphibians and reptiles in Mexico. One of the characters considered to be of importance is related with the ultrastructure of the body surface by using scanning electron microscopy (SEM), and also molecular markers (e.g. mitochondrial deoxyribonucleic acid-*mtDNA*, by its initials in English), have proven to be very informative.

For more than a decade the use of *mtDNA* sequences in taxonomic studies has been expanded and it has been possible to infer phylogenetic relationships at different taxonomic levels, supplementing the information obtained from morphological characters. Molecular markers also represent a great potential to be used in the description of species genetically distinct but morphologically similar.

Based on the aforementioned arguments, this dissertation present a taxonomic, phylogenetic and biogeographic study of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae), whose species are lung parasite of amphibians and reptiles. We gathered information about the phylogenetic relationships at intra and interspecific level based on *mtDNA* sequences of some species of *Rhabdias* (*COX1* and *cyt b*), to discuss the evolution of these lungworms and the relationship with their hosts. This work describes some aspects of their taxonomy, geographical distribution and biogeographic history.

The results are presented in four parts. Chapter II includes the description of six new species of *Rhabdias*, as a result of the review of the biological material as a part of this dissertation. These descriptions are based primarily on morphological evidence. Two species of the genus *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae) were also described in the same review and are independent (Appendix I-IV). The descriptions of the new species are already published, accepted for publication or they are in the final version of the manuscript.

Chapters III, IV and V are structured as manuscripts for publication, each one with the following sections: introduction, materials and methods, results, discussion and conclusions, and literature cited.

Chapter III deals with the species boundaries of *Rhabdias* in Mexico, based on a molecular phylogenetic analysis using partial sequences of mitochondrial genes, *COX1* and *cyt b*. Phylogenetic analysis includes some taxa previously described as part of this dissertation (Chapter II and Appendix I-IV). Chapter III also presents an analysis of morphological characters that are mapped on the strict consensus tree of data combining *COX1* + *cyt b* (i.e. the position of the vulva, body size, disposition and number of lips-or pseudolabia and hosts preference). Only host preference was phylogenetically correlated. The strict consensus tree is used to discuss

some taxonomic problems and it is also used to show the existence of five new taxa based on morphological and molecular evidence. Each description includes morphological information (using optical microscopy and SEM), host specificity, and geographical distribution.

Chapter IV presents information on the species composition of *Rhabdias* in Mexico, with emphasis on the delimitation of geographical areas using the technique of grid maps (1 and 0.5 degrees). Contains information about new records of species distributed in Mexico, as well as previous records, but also information from their hosts, localities, and taxonomic reviews. We identified areas with high species richness and areas with the highest number of records points, by grids, as well as considering States of the Mexican Republic as units. The results show that the species richness in *Rhabdias* is asymmetrically distributed, as a result of the poor knowledge of the group in several unexplored areas of the country (e.g. central and northern of México), as well as the sampling effort to collect in some areas along the Coastal Plain of the Gulf of Mexico and the Pacific Lowlands. The availability and abundance of some hosts in the collecting is also influential. It suggested that the Pacific Lowlands and the Transverse Neovolcanic Axis, the Balsas basin and the Sierra Madre del Sur are transitional areas for species of *Rhabdias*, as it has been shown for other taxa.

The last chapter (V) includes a preliminary biogeographical analysis of *Rhabdias* based on the phylogenetic analysis at intra-and interspecific levels by using partial sequences of *COX1* and *cyt b* of the *mtDNA* as presented in Chapter III. Three monophyletic groups with strong host specificity (Ranidae, Hylidae and Bufonidae-*Bufo marinus*) were analyzed and the areas of endemism were based solely on the information contained in the selected cladograms. To obtain general areas cladograms (GAC) four methods of analysis in cladistic biogeography were used: primary Brooks parsimony analysis (BPA), secondary Parsimony Brooks analysis, reconciled trees, and analysis of paralogy-free subtrees.

In this way, chapter presents an overview of the information on these lungworms, their relationships with their hosts and their possible biogeographical history in Mexico by secondary BPA. The biogeographic scenario of the species of *Rhabdias* is complex and as a result of several causes interrelated that may obscure the results. Redundant areas are treated differently in the cladistics biogeographical methods, and the fact the sampling efforts are biased.

It is suggested that the areas of the Balsas Basin (BB) + Sierra Madre del Sur (SMS) and the Transverse Neovolcanic Axis (TNA) + Pacific Lowlands (PL), represent a biotic convergence zones, are supported by species of *Rhabdias* with different biogeographical affinities: Nearctic (*R. ranae*) and Neotropical (*R. pseudospherocaphala* and *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. Pacific). The necessity to carry out other biogeographic studies to provide information about the history of the group is proposed. Additional information on the geographical distribution of *Rhabdias* in the central and northern part of the country is needed to establish clearly the relationship between the areas and the limits of biotic convergence.

Capítulo I

INTRODUCCIÓN GENERAL

La familia Rhabdiasidae Railliet, 1915

La familia Rhabdiasidae Railliet, 1915 está compuesta por siete géneros y presenta una distribución cosmopolita (Baker, 1978). Sus especies en la fase adulta son hermafroditas y parásitas típicamente de los pulmones de diversas especies de anfibios y reptiles (Anderson y Brain, 1982).

El género *Rhabdias* fue establecido por Stiles y Hassall, 1905, indicando a *Rhabdias* (= *Ascaris nigrovenosa*) *bufonis* (Schrank, 1788) como especie tipo, sin embargo, los autores no presentaron una diagnosis para el género (figura 1a). *Rhabdias bufonis* se encontró alojado en el pulmón de *Bufo bufo* Linneo, 1768 (= *Bufo vulgaris* Laurenti, 1768) (Anura). Travassos (1930), Yamaguti (1961) y posteriormente Baker (1978) presentaron una diagnosis del género *Rhabdias*. Hasta antes del 2006, se habían descrito alrededor de 50 especies del género (tabla 1).

En 1927, Pereira adicionó un nuevo género a la familia Rhabdisidae, *Acanthorhabdias* Pereira, 1927, y designó a *Acanthorhabdias acanthorhabdias* parásito de *Liophis miliaris* subespecie *miliaris* Linneo, 1758 (= *Coluber miliaris* Linnaeus, 1758) (Serpentes) como especie tipo; éste es un género monotípico distribuido en Brasil. Pereira (1927) y posteriormente Yamaguti (1961), presentaron una diagnosis del género. En 1974, Fernandes y de Sousa, realizaron una redescrición de *Acanthorhabdias acanthorhabdias*, a partir del material recolectado también de los pulmones de *Liophis miliaris*. Este género se diferencia principalmente de *Rhabdias*, en la forma de la región anterior del cuerpo; *Acanthorhabdias* a diferencia de *Rhabdias*, presenta entre 8 y 10 estructuras cuticulares piramidales (“protuberancias”) circumorales, seguido por un pequeña cápsula bucal (Pereira, 1927) (figura 1b).

Tres años después, se erigió al género *Entomelas* Travassos, 1930, parásito pulmonar típicamente de saurios (Agamidae y Anguidae), con *Entomelas entomelas* (Dujardin, 1845), Travassos, 1930 como especie tipo. Travassos (1930) incluyó en el género *Entomelas* a tres especies que habían sido registradas dentro del género *Rhabdias*: *Entomelas entomelas* (Dujardin, 1845), Travassos, 1930, *E. dujardini* (Maupas, 1916) Travassos, 1930, y *E. chamaeleonis* (Skrjabin, 1916).

Dentro del género *Entomelas* se han incluido a siete especies, cuatro de ellas distribuidas en la región Paleártica (Travassos, 1930; Sharpilo y Vakker, 1972; Crusz y Sanmugasunderam, 1973; Sharpilo, 1976; Lewin, 1990; Kuzmin, 1996; Kuzmin y Sharpilo, 2000); 1 en la región Oriental (Baker, 1980); 1 especie en la región Etiópica (Baker, 1982), y

sólo una especie se ha descrito en la región Neotropical (Burse y Goldberg, 2006) (figura 1c, tabla 1). El género *Entomelas* difiere de *Rhabdias* porque presenta una cápsula bucal de grandes dimensiones y dientes (onchia) en la base de ésta (Yamaguti, 1961). Travassos (1930), Yamaguti (1961) y Baker (1980), han presentado diagnosis de este género.

En 1943, Yamaguti describió una especie nueva de *Rhabdias*, *R. horigutii* Yamaguti, 1943, parásito de *Rhabdophis tigrina* Boie, 1826 (= *Natrix tigrina* Stejneger 1907) (Serpentes). En ese trabajo Yamaguti propuso al subgénero *Ophiorhabdias* Yamaguti, 1943, basándose en la aparente ausencia de una cápsula bucal, cuya característica estaba asociada exclusivamente a aquellas especies de *Rhabdias* que parasitan serpientes, nombrando así a la especie nueva como *R. (Ophiorhabdias) horigutii* Yamaguti, 1943. Sin embargo, la ausencia de una cápsula bucal evidente y la aparente relación de esta característica con la especificidad hospedatoria⁸ hacia serpientes, fue refutada posteriormente, debido a que existen algunas especies del género *Rhabdias* que presentan esta misma condición morfológica y que son parásitos de anfibios y por otro lado, existen algunas que presentan una cápsula bucal no muy evidente y que son parásitas de reptiles (Sharpilo, 1976).

Ballantyne y Pearson (1963) transfirieron a *Pneumonema tiliquae* Johnston, 1916 de la familia Rictulariidae a la Rhabdiasidae debido a la similitud morfológica y las afinidades biológicas entre las especies y otros rhabdiásidos (figura 1f). *Pneumonema tiliqua* es parásito pulmonar de *Tiliqua scincoides* White, 1790 (= *Lacerta scincoides* White, 1790) (Sauria). Este género monotípico se diferencia del resto de los géneros descritos hasta ese momento para la familia Rhabdisidae, con base en la presencia de espinas cuticulares.

Sharpilo (1974) transfirió a las especies de *Hexadontophorus ophisauri* Kreis, 1940 de la familia Strongylidae a la Rhabdiasidae. La similitud morfológica entre *Hexadontophorus ophisauri* Kreis, 1940 y *Entomelas* spp. se mencionó en dicho trabajo, sin embargo, la posición genérica de las especies no fue modificada y no proporcionó una diagnosis que logre diferenciar al género *Hexadonthophorus* Kreis, 1940 de *Entomelas*.

El género *Kurilonema* fue propuesto en 1969 por Szczerbak y Sharpilo, designando a *K. markovi* Szczerbak y Sharpilo, 1969, parásito pulmonar de *Eumeces latiscutatus* Stejneger, 1907 (= *Plestiodon latiscutatus* Hallowell, 1861) (Sauria) como especie tipo (figura 1d). El género se distingue de *Rhabdias* por la presencia de una evidente y gran cápsula bucal, mientras que de *Entomelas* se diferencia por la ausencia de dientes en la base de la cápsula bucal. Hasta el momento, solo se ha descrito una especie para este género.

⁸ A lo largo de la tesis se manejarán los términos especificidad hospedatoria y preferencia hospedatoria como indistintos.

Singh y Ratnamala (1975) erigieron un nuevo género de rhabdiásido, *Shortia*, con *Shortia shortii* Singh y Ratnamala (1975) como especie tipo (en Singh y Ratnamala (1977)). Este género se diferencia de *Rhabdias* por la presencia de glándulas hipodermales (“areolas”).

Otro género, *Paraentomelas* Sharpilo, 1976 fue erigido para incluir a dos especies, *P. dujardini* (Maupas, 1916) y *P. kazachstanica* (Sharpilo y Vakker, 1972) las cuales previamente habían sido incluidas dentro del género *Entomelas*. Este autor consideró que la presencia de una cobertura cuticular ensanchada a lo largo del cuerpo y la forma de la cola (“forma de aguja”), son caracteres válidos para diferenciarla del género *Entomelas*.

En 1980, Baker realizó una revisión taxonómica de la familia Rhabdiasidae y en particular sobre la taxonomía del género *Entomelas*. En su trabajo, Baker (1980) propone la sinonimia de los géneros *Kurilonema*, *Hexadontophorus* y *Paraentomelas* con el género *Entomelas*. Adicionalmente, *Paraentomelas dujardini*, *P. kazachstanica* y *H. ophisauri* fueron sinonimizados con *E. entomelas*. Por otra parte, el subgénero *Ophiorhabdias* y el género *Shortia* se consideraron como sinónimos del género *Rhabdias*, mientras que *Entomelas chamaeleonis* (Skrjabin, 1916) Travassos, 1930 se transfirió a *Rhabdias*. Esta propuesta se basó principalmente en características del desarrollo larvario tardío en la fase parasítica observadas en *Rhabdias* (Baker, 1979) y dicha característica fue extrapolada al desarrollo en *Entomelas* spp. Aunado a esto, se tomó en cuenta la información de la forma y tamaño de la cápsula bucal, la presencia o ausencia de dientes (onchia), número de dientes, la cubierta cuticular, etc. En resumen, Baker (1980) consideró como válidos a 4 géneros en la familia Rhabdiasidae: *Acanthorhabdias* Pereira, 1927; *Entomelas* Travassos, 1930; *Pneumonema* Johnston, 1916 y *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905. La propuesta fue aceptada por Anderson y Bain (1982).

En 1989, Hasegawa estableció un nuevo género en la familia Rhabdiasidae, *Neoentomelas* Hasegawa, 1989, designando a *N. asatoi* Hasegawa, 1989, parásito de *Ateuchosaurus pellopleurus* Hallowell, 1861 (Sauria) como especie tipo (Hasegawa, 1989) (figura 1e). La especie se distingue de *Entomelas* Travassos, 1930 (*sensu* Baker 1980), por presentar una forma “aberrante” de la región anterior con 4 pseudolabios (2 dorsales y 2 ventrales), y por un marcado ensanchamiento de la región cefálica, formando lóbulos hacia la base de la región cefálica.

El sistema presentado por Baker (1980) fue modificado por Kuzmin (1996) y Kuzmin y Sharpilo (2000, 2002), quienes realizaron investigaciones sobre el desarrollo larvario para 4 especies del género *Entomelas*; a partir de esta información, se han considerado como válidas a *E. dujardini*, *E. kazachstanica* y *H. ophisauri*. Estos autores consideraron que la presencia de

dientes en la cápsula bucal de *Entomelas dujardini*, *E. kazachstanica*, *H. ophisauri*, *E. entomelas* y en *E. cruszi* Baker, 1980, es una característica diagnóstica para el género *Entomelas*. Con base en esta afirmación se considera válida la sinonimia de *Paraentomelas* y *Hexadonthophorus* con *Entomelas* (Kuzmin, 1996; Kuzmin y Sharpilo, 2000; 2002). Por otro lado, Kuzmin y Sharpilo (2000; 2002) restablecieron a *Kurilonema* como un género válido, debido a que éste carece de dientes en la base de la cápsula bucal.

Lhermitte-Vallarino *et al.* (2005) describieron el último género para la familia Rhabdiasidae, *Chabirenia* Lhermitte-Vallarino *et al.*, 2005 con una sola especie, *Chabirenia cayennensis*, la cual se encontró en la mucosa de la cavidad bucal de lagartijas (figura 1g). Además de diferir de otros géneros de la familia por su inusual hábitat, la especie nueva posee crestas cuticulares longitudinales (similar a un sínlofo, característico descrito para algunos nemátodos tricostróngilidos).

Acorde con la información recopilada, la familia Rhabdiasidae Railliet, 1916 está compuesta por 7 géneros (Tabla 1): *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905; *Pneumonema* Johnston, 1916; *Acanthorhabdias* Pereira, 1927; *Entomelas* Travassos, 1930; *Kurilonema* Szczerbak y Sharpilo, 1969; *Neoentomelas* Hasegawa, 1989 y *Chabirenia* Lhermitte-Vallarino *et al.*, 2005

Tabla 1. Lista de especies de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1905 (modificada de Bursey *et al.*, 2003) ≈.

Distribución geográfica	Especies	Huésped tipo♦
<i>Rhabdias</i> Stiles y Hassall, 1905		
Australiana	<i>R. australensis</i> Moravec y Sey, 1990	Anura: <i>Rana daemeli</i> Boulenger, 1914 (= <i>Sylvirana daemeli</i> Steindachner, 1868)
Etiópica	<i>R. hylae</i> Johnston y Simpson, 1942	Anura: <i>Hyla</i> sp.
	<i>R. africanus</i> Kuzmin, 2001	Anura: <i>Bufo maculatus</i> Laurent, 1972 (= <i>Amietophrynus maculatus</i> Hallowell, 1854)
	<i>R. bdellophis</i> Baylis, 1929	Apoda: <i>Bdellophis vittatus</i> Boulenger, 1895 (= <i>Scolecormorphus vittatus</i> Boulenger, 1895)
	<i>R. bulbicauda</i> Sarkar y Manna, 2004	Anura: <i>Bufo melanostictus</i> Schneider, 1799 (= <i>Duttaphrynus melanostictus</i> Schneider, 1799)
	<i>R. chamaeleonis</i> (Skrjabin, 1916) Semenov, 1929 = <i>Angiostomum chamaeleonis</i> Skjabin, 1916 = <i>Entomelas chamaeleonis</i>	Sauria: <i>Chamaeleo</i> sp.
	<i>R. collaris</i> Baker, 1987	Anura: <i>Leptopelis vermiculatus</i> Boulenger, 1909
	<i>R. gemellipara</i> Chabaud, Brygoo y Petter, 1961	Sauria: <i>Chamaeleo parsonii</i> Cuvier, 1824 y <i>Chamaeleo lateralis</i> Gray, 1831. No indican el huésped tipo.
	<i>R. madagascariensis</i> Chabaud, Brygoo y Petter, 1961	Anura: <i>Rana mascareniensis</i> Duméril y Bibron, 1841 (= <i>Ptychadena mascareniensis</i> Duméril y Bibron, 1841)
	<i>R. jarki</i> Lhermitte-Vallariano y Bain, 2004	Sauria: <i>Chamaeleo (Trioceros) johnstoni</i> Boulenger 1901
Neártica	<i>R. ambystomae</i> Kuzmin, Tkach y Snyder, 2001	Caudata: <i>Ambystoma maculatum</i> Shaw, 1802 (= <i>A. maculatum</i> Hallowell, 1858)
	<i>R. americanus</i> Baker, 1978	Anura: <i>Bufo americanus</i> Blair, 1957 (= <i>Anaxyrus americanus</i> Holbrook, 1836)
	<i>R. bakeri</i> Tkach, Kuzmin y Pulis, 2006	Anura: <i>Rana sylvatica</i> LeConte, 1825 (= <i>Lithobates sylvaticus</i> (LeConte, 1825)
	<i>R. eustreptos</i> (McCallum, 1921) Chitwood, 1934 = <i>Sclerostoma eustreptos</i> MacCallum, 1921	Serpentes: <i>Lampropeltis getulus floridana</i> Blanchard, 1919

Tabla 1. Lista de especies de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1905 (modificada de Bursey *et al.*, 2003) (continuación).

Distribución geográfica	Especies	Huésped tipo♦
Neártica	<i>R. fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924* = <i>A. fuscovenosum</i> Railliet, 1899 = <i>Strongylus catanensis</i> Rizzo, 1902 = <i>R. fuscovenosa</i> var. <i>brevicauda</i> Chu, 1936 = <i>R. ophidia</i> Goodey, 1924 = <i>R. annulosa</i> Hsü, 1933 <i>R. joaquinensis</i> Ingles, 1935	Serpentes: <i>Natrix natrix</i> Linnaeus, 1758 (= <i>Coluber Natrix</i> Linnaeus, 1758)
	<i>R. ranae</i> Walton, 1929	Anura: <i>Rana aurora</i> Baird y Girard 1852 (= <i>R. aurora aurora</i> Camp, 1917) Anura: <i>Rana pipiens</i> Schreber 1782 (= <i>Lithobates pipiens</i> Schreber, 1782) y <i>Rana palustris</i> LeConte 1825 (= <i>Lithobates palustris</i> LeConte, 1825). No indican el huésped tipo.
	<i>R. tarichae</i> Kuzmin, Tkach y Snyder, 2003¶¶	Caudata: <i>Taricha torosa</i> Rathke, 1833 (= <i>T. torosa</i> Gray, 1850)
Neotropical	<i>R. androgyna</i> Kloss, 1974	Anura: <i>Bufo typhonius</i> Schneider, 1799 (= <i>Rhinella margaritifera</i> Laurenti, 1768)
	<i>R. alabialis</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007	Anura: <i>Bufo marinus</i> Linnaeus 1758 (= <i>Chaunus marinus</i> Linnaeus, 1758)
	<i>R. anolis</i> Bursey, Goldberg y Telford, 2003	Sauria: <i>Anolis frenatus</i> Cope, 1899
	<i>R. elegans</i> Gutierrez, 1945††	Anura: <i>Bufo arenarum</i> Gallardo, 1964 (= <i>Chaunus arenarum</i> Hensel, 1867)
	<i>R. fuelleborni</i> Travassos, 1926	Anura : <i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>)
	<i>R. hermaphrodita</i> Kloss, 1971	Anura: <i>Bufo crucifer</i> Wied-Neuwied, 1821 (= <i>Chaunus crucifer</i> Wied-Neuwied, 1821)
	<i>R. labiata</i> Pereira, 1927¶¶	Serpentes: <i>Rhadinea merremi</i> Wied, 1821 (= <i>Liophis miliaris</i> subespecie <i>miliaris</i> Linneo, 1758; = <i>Coluber miliaris</i> Linnaeus, 1758)
	<i>R. mucronata</i> Schuurmans Stekhoven, 1952+	Anura: datos no recopilados
	<i>R. nicaraguensis</i> Bursey, Goldberg y Vitt, 2007	Sauria: <i>Norops capito</i> Peters, 1863
	<i>R. pseudosphaerocephala</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 <i>R. sphaerocephala</i> Goodey, 1924**	Anura: <i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>) Anura: <i>Bufo bufo</i> Linnaeus, 1758 (= <i>Bufo vulgaris</i> Laurenti, 1768)
<i>R. savagei</i> Bursey y Goldberg, 2005	Anura: <i>Rana</i> cf. <i>forreri</i> Hillis, 1981 (= <i>Lithobates forreri</i> Boulenger, 1883)	

Tabla 1. Lista de especies de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1905 (modificada de Bursey *et al.*, 2003) (continuación).

Distribución geográfica	Especies	Huésped tipo♦
Neotropical	<i>R. tobagoensis</i> Moravec y Kaiser, 1995	Anura: <i>Eleutherodactylus charlottevillensis</i> Kaiser, Dwyer, Feichtinger, y Schmid, 1995 (= <i>Eleutherodactylus</i> cf. <i>terraebolivaris</i> Rivero, 1961) Ψ
	<i>R. truncata</i> Schuurmans Stekhoven, 1952+	Anura: datos no recopilados
	<i>R. vellardi</i> Pereira, 1927	Serpentes: <i>Philodryas schottii</i> Günther 1858 y <i>Oxyrhopus trigeminus</i> Dumeril 1853. No indica el huésped tipo.
Oriental	<i>R. brachylaimus</i> (Linstow, 1903) Baylis, 1929	Anura: <i>Bufo melanostictus</i> (= <i>Duttaphrynus melanostictus</i>)
	<i>R. escheri</i> Baer, 1930	Apoda: <i>Uraeotyphlus oxyurus</i> Duméril y Bibron, 1841 (= <i>Caecilia oxyura</i> Duméril y Bibron, 1841)
	<i>R. japalurae</i> Kuzmin, 2003	Sauria: <i>Japalura polygonata</i> Hallowell, 1861
	<i>R. kongmongthaensis</i> Kuzmin, Tkach y Vaughan, 2005	Anura: <i>Polypedates leucomystax</i> Gravenhorst, 1829
	<i>R. multiproles</i> Yuen, 1965	Anura: <i>Rana cancrivora</i> Annandale, 1918 (= <i>Fejervarya cancrivora</i> Gravenhorst, 1829), <i>Rana erythrae</i> Boulenger, 1882 (= <i>Hylarana erythraea</i> Schlegel, 1837) y <i>Rana macrodon</i> Boulenger, 1920 (= <i>Limnonectes macrodon</i> Duméril y Bibron, 1841). No indican el huésped tipo.
	<i>R. shortii</i> (Singh y Ratnamala, 1977) Baker, 1980	Anura: <i>Rana cyanophlyctis</i> Parker, 1941 (= <i>Euphlyctis cyanophlyctis</i> Schneider, 1799)
	<i>R. thapari</i> (Singh y Ratnamala, 1977) Baker, 1980†	Anura: datos no recopilados
Paleártica	<i>R. agkistrodonis</i> Sharpilo, 1976	Serpentes: <i>Agkistrodon blomhoffi</i> Boie, 1826
	<i>R. bermani</i> Rausch, Rausch y Atrashkevich, 1984	Caudata: <i>Hynobius keyserlingii</i> Boulenger, 1910 (= <i>Salamandrella keyserlingii</i> Dybowski, 1870)
	<i>R. bicornis</i> Lu, 1934	Anura: <i>Bufo bufo asiaticus</i> Stejneger, 1907 (= <i>Bufo gargarizans</i> Cantor, 1842)

Tabla 1. Lista de especies de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1905 (modificada de Burse et al., 2003) (continuación).

Distribución geográfica	Especies	Huésped tipo♦
Paleártica	<i>R. bufonis</i> (Schrank, 1788) Stiles y Hassall, 1905 [^] = <i>Ascaris nigrovenosa</i> = <i>Fusaria nigrovenosa</i> Zeder, 1800 = <i>R. microoris</i> Semenov, 1929 <i>R. dossei</i> Hartwich, 1972	Anura: <i>Bufo vulgaris</i> Laurenti, 1768 (= <i>Bufo bufo</i> Linnaeus, 1758)
	<i>R. elaphe</i> Sharpilo, 1976	Anura: <i>Bufo bufo</i> (= <i>Bufo vulgaris</i>) Serpentes: <i>Elaphe longissima</i> Laurenti 1768 Serpentes: <i>Natrix natrix</i> (= <i>Coluber Natrix</i>)
	<i>R. fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924* = <i>A. fuscovenosum</i> Railliet, 1899 = <i>Strongylus catanensis</i> Rizzo, 1902 = <i>R. ophidia</i> Goodey, 1924 = <i>R. annulosa</i> Hsü, 1933 <i>R. globocephala</i> Kung y Wu, 1945	Anura: <i>Microhyla ornata</i> Duméril y Bibron, 1841 (= <i>Microhyla ornata</i> Boulenger, 1882) Serpentes: <i>Natrix tigrina</i> Stejneger 1907 (= <i>Rhabdophis tigrina</i> Boie, 1826)
	<i>R. horigutii</i> Yamaguti, 1943	Anura: <i>Rana japonica</i> Boulenger, 1879 (= <i>Rana temporaria</i> var. <i>japonica</i> Günther, 1859) Serpentes: <i>Elaphe climacophora</i> Boie, 1826, <i>Elaphe quadrivirgata</i> Boie, 1826
	<i>R. incerta</i> Wilkie, 1930	Serpentes: <i>Natrix natrix</i> (= <i>Coluber Natrix</i>) Anura: <i>Rana rugosa</i> Temminck y Schlegel, 1838 (= <i>Glandirana rugosa</i> Temminck y Schlegel, 1838) y <i>R. nigromaculata</i> Hallowell, 1861 (= <i>Pelophylax nigromaculatus</i> Hallowell, 1861). No indican el huésped tipo.
	<i>R. kurilensis</i> Sharpilo, 1976	Anura: <i>Rhacophorus schlegeli</i> Günther, 1858 (= <i>Polypedates schlegelii</i> Stejneger, 1907) Anura: <i>Bufo viridis</i> Schneider, 1799 (= <i>Pseudepidalea viridis</i> Laurenti, 1768)
	<i>R. martinoi</i> Kurochkin y Guskov, 1963 [^]	Anura: <i>Bufo cinereus</i> Hallowell, 1845 (= <i>Amietophrynus maculatus</i> Hallowell, 1854) Anura: <i>Bufo bufo</i> (= <i>Bufo vulgaris</i>)
	<i>R. nipponica</i> Yamaguti, 1935 = <i>R. montana</i> Yamaguti, 1954 = <i>R. polypedates</i> Yamaguti, 1941 = <i>Angiostoma bufonis</i> Schrank, 1788	
	<i>R. rhacophori</i> Yamaguti, 1941	
	<i>R. rotundata</i> (Linstow, 1906) Semenov, 1929	
	<i>R. rubrovenosa</i> (Schneider, 1866) Semenov, 1929 <i>Nomen nudum</i>	
	<i>R. sphaerocephala</i> Goodey, 1924**	

Tabla 1. Lista de especies de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1905 (modificada de Bursey *et al.*, 2003) (continuación).

Distribución geográfica	Especies	Huésped tipo♦
Paleártica	<i>R. tokyoensis</i> Wilkie, 1930	Caudata: <i>Uraeotyphlus oxyurus</i> Peters, 1880 (= <i>Uraeotyphlus oxyurus</i> Duméril y Bibron, 1841)
	<i>R. vibakari</i> Kuzmin, 1996 ¶	Serpentes: <i>Amphiesma vibakari</i> Boie 1826 (= <i>Natrix vibakari ruthveni</i> Van Denburgh, 1923)
<i>Pneumonema</i> Johnston, 1916 Australiana	<i>P. tiliquae</i> Johnston, 1916 ^	Sauria: <i>Tiliqua scincoides</i> White, 1790 (= <i>Lacerta scincoides</i> White, 1790)
<i>Acanthorhabdias</i> Pereira, 1927 Neotropical	<i>A. acanthorhabdias</i> Pereira, 1927 ^	Serpentes: <i>Liophis miliaris</i> subespecie <i>miliaris</i> Linneo, 1758 (= <i>Coluber miliaris</i> Linnaeus, 1758)
<i>Entomelas</i> Travassos, 1930 Etiópica	<i>E. sylvestris</i> Baker, 1982	Anura: <i>Breviceps sylvestris</i> FitzSimons, 1930 (= <i>Breviceps sylvestris sylvestris</i> Poynton, 1964)
Oriental	<i>E. cruszi</i> Baker, 1980	Sauria: <i>Otocryptis wiegmanni</i> Wagler, 1830, <i>Calotes nigrilabris</i> Peters, 1860. No indican el huésped tipo.
Paleártica	<i>E. dujardini</i> (Maupas, 1916) Travassos, 1930 = <i>Angiostoma entomelas</i> Dujardin, 1845 (part.) = <i>Rhabdias dujardini</i> Maupas en Seurat, 1916 = <i>Entomelas entomelas</i> (Dujardin, 1845) <i>sensu</i> Baker, 1980. <i>E. entomelas</i> (Dujardin, 1845) Travassos, 1930 ^ = <i>A. entomelas</i> Dujardin, 1845 = <i>A. macrostoma</i> Linstow, 1975 = <i>R. entomelas</i> Seurat, 1916	Sauria: <i>Anguis fragilis</i> (= <i>Anguis fragilis</i> subsp. <i>colchica</i> ; <i>Anguis fragilis</i> subsp. <i>fragilis</i>) Sauria: <i>Anguis fragilis</i> Linnaeus, 1758 (= <i>Anguis fragilis</i> subsp. <i>colchica</i> Nordmann 1840; <i>Anguis fragilis</i> subsp. <i>fragilis</i> Linnaeus, 1758)
	<i>E. kazachstanica</i> Sharpilo y Vakker, 1972 = <i>Paraentomelas kazachstanica</i> (Sharpilo y Vakker, 1972) Sharpilo, 1976 = <i>Entomelas entomelas</i> (Dujardin, 1845) <i>sensu</i> Baker, 1980. <i>E. ophisauri</i> (Kreis, 1940) = <i>Hexadontophorus ophisauri</i> Kreis, 1940 = <i>Entomelas entomelas</i> (Dujardin, 1845) <i>sensu</i> Baker, 1980.	Sauria: <i>Ophisaurus apodus durvillii</i> Cuvier, 1829 (= <i>Pseudopus apodus</i> Pallas, 1775)
Neotropical	<i>E. duellmani</i> Bursey y Goldberg, 2006	Sauria: <i>Mesaspis monticola</i> Cope, 1877 (= <i>Gerrhonotus monticola</i> Cope, 1877; <i>Barisia monticola</i> Taylor, 1956)

Tabla 1. Lista de especies de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1905 (modificada de Bursey *et al.*, 2003) (continuación).

Distribución geográfica	Especies	Huésped tipo♦
<i>Kurilonema</i> Szczerbak y Sharpilo, 1969 Paleártica	<i>K. markovi</i> Szczerbak y Sharpilo, 1969 [^]	Sauria: <i>Eumeces latiscutatus</i> Stejneger, 1907 (= <i>Plestiodon latiscutatus</i> Hallowell, 1861)
<i>Neoentomelas</i> Hasegawa, 1989 Paleártica	<i>N. asatoi</i> Hasegawa, 1989 [^]	Sauria: <i>Ateuchosaurus pellopeurus</i> Hallowell, 1861 (= <i>Lygosaurus pellopeurus</i> Hallowell, 1861)
<i>Chabirenia</i> Lhermitte- Vallarino, Bain, Deharo, Bertani, Voza, Attout y Gaucher 2005 Neotropical	<i>C. cayennensis</i> Lhermitte-Vallarino, Bain, Deharo, Bertani, Voza, Attout y Gaucher, 2005 [^] ^β	Sauria: <i>Ameiva ameiva</i> Linnaeus, 1758 (= <i>Ameiva guttata</i> Gray, 1845)

≈ La presente tabla no incluye a las especies descritas a partir del presente trabajo de tesis.

[^] Especie tipo.

† *Nomen nudum*, especie descrita en un resumen.

†† *Nomen nudum*, especie descrita en una tesis.

+ Especie inquerenda, los adultos se desconocen; la especie no fue enlistada como válida por Bursey *et al.*, 2003.

Ψ En la descripción original mencionan como huésped tipo a *Eleutherodactylus* cf. *terraebolivaris*; sin embargo estos ejemplares corresponden con *Eleutherodactylus charlottevillensis* (Kaiser *et al.*, 1995).

* Esta especie se ha registrado en Norte América, sin embargo su distribución original es Paleártica (Baker, 1978; 1987c).

** Esta especie se ha registrado en la región Neotropical, sin embargo, su distribución original es Paleártica (Baker, 1978, 1987c; Goldberg *et al.*, 1995). Recientemente, Kuzmin *et al.* (2007) sugieren que los registros de esta especie, para *Bufo marinus* de Bravo-Hollis y Caballero y Caballero (1940), Brenes y Bravo-Hollis (1959) y Kloss (1971, 1974) corresponden con *Rhabdias pseudosphaerocephala*.

¶ Especie no enlistada por Bursey *et al.* (2003).

^α Sitio de infección inusual, en el ojo.

^β Sitio de infección inusual, en la mucosa de la cavidad bucal.

♦ Los cambios taxonómicos de los huéspedes de la tabla 1, se presentan acorde con las siguientes bases de datos:

- Bisby, F. A., M. A. Ruggiero, Y. R. Roskov, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, P. M. Kirk, A. Soulier-Perkins, y J. van Hertum (eds) 2006. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist. CD-ROM; Species 2000: Reading, U.K.

- Brands, S.J. (comp.) 1989-2005. Systema Naturae 2000. The Taxonomicon. Universal Taxonomic Services, Amsterdam, The Netherlands. [http://sn2000.taxonomy.nl/Taxonomicon/]. Access date: 27/02/07

- Frost, Darrel R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, and T. A. Dewey. 2006. The Animal Diversity Web (online). Accessed February 27, 2007 at <http://animaldiversity.org>.

- Retrieved February, 27, 2007, from the Integrated Taxonomic Information System on-line database, <http://www.itis.gov>.

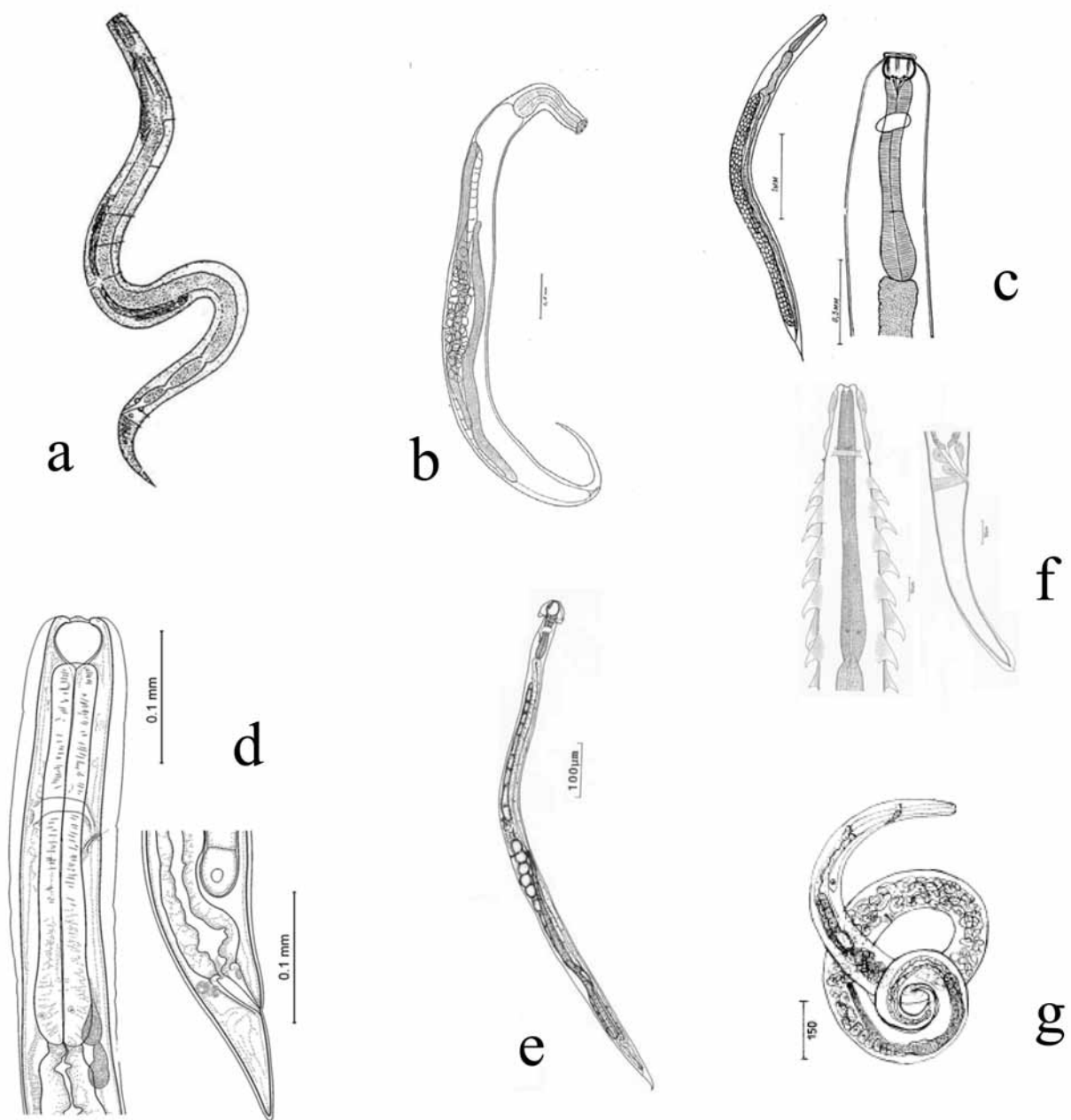


Figura 1. Los géneros de la familia Rhabdiasidae Railliet, 1916. a) *Rhabdias*. b) *Acanthorhabdias*. c) *Entomelas*. d) *Kurilonema*. e) *Neoentomelas*. f) *Pneumonema*. g) *Chabirenia* (dibujos tomados de Baker, 1981; Hasegawa, 1989; Kuzmin y Sharpilo, 2002; Lhermitte-Vallarino *et al.*, 2005; Sharpilo, 1976).

Generalidades de *Rhabdias* spp.

La diferenciación morfológica entre las especies del género *Rhabdias* es complicada, debido a su alto grado de similitud morfológica (Chu, 1936; Baker, 1978; Moravec y Kaiser, 1995, Kuzmin *et al.*, 2003), a la carencia de machos en la generación parasítica (Chu, 1936; Baker, 1978) y al escaso conocimiento sobre la preferencia hospedatoria y sobre su distribución geográfica (Kuzmin *et al.*, 2003).

A pesar de la similitud morfológica entre algunas especies del género, tradicionalmente se ha estudiado con base en caracteres morfológicos cualitativos tales como la forma y posición de labios o pseudolabios (figura 2), la forma del esófago, la presencia de corpus esofágico inflado o no (figura 3), la posición relativa del anillo nervioso (figura 4) o la posición de la vulva, la forma de la cola o la región anterior del cuerpo, otro carácter que también se ha considerado de importancia taxonómica es la cobertura cuticular a lo largo del cuerpo (figura 4) (Goodey, 1924; Baker, 1978; Chu, 1936; Moravec y Kaiser, 1995; Kuzmin 2001; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005). Dentro de los caracteres morfológicos cuantitativos de importancia taxonómica, destacan el número de labios o pseudolabios (figura 2), el tamaño del cuerpo, dimensiones de la cápsula bucal, longitud del esófago y cola o el tamaño de los huevos (Goodey, 1924; Baker, 1978; Chu, 1936; Moravec y Kaiser, 1995; Kuzmin 2001; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005).

Hay algunas especies que pueden presentar una combinación única de caracteres morfológicos que las distingue fácilmente del resto de las especies que componen al género, ya sea por la presencia evidente o distribución de la cutícula inflada en la región anterior o posterior, la forma y número de labios o pseudolabios, el tamaño corporal o la posición de la vulva (Goodey 1924; Lu, 1934; Baker 1978; Kuzmin, 2000, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005). Se ha observado que las dimensiones corporales, así como las estructuras internas pueden variar considerablemente dentro de los miembros de una especie (Kuzmin *et al.*, 2003). A pesar de esta variabilidad intraespecífica, Kuzmin *et al.* (2003) han observado que es posible separar a las especies de *Rhabdias* relativamente “pequeñas”, de las especies “grandes” (ej. *Rhabdias joaquinensis*, *R. ranae* vs. *R. ambystomae*, *R. americanus* o *R. tarichae*, respectivamente), con base en la longitud del cuerpo.

Se ha sugerido el empleo de algunos caracteres merísticos relativos con respecto a la longitud del cuerpo; a pesar de que dentro de los miembros de una especie se presente cierta variabilidad, se ha observado que la distancia relativa de la vulva a la región anterior a cuerpo, es un carácter que puede contribuir en la diferenciación de especies (pre-ecuatoriales, ecuatoriales y post-ecuatoriales); la variación relativa de la longitud del esófago o la cola, no

sólo es producto de la variabilidad entre los individuos sino que refleja la alometría de estos nemátodos (Baker, 1978).

Kuzmin *et al.* (2003) observaron que, al comparar en una gráfica la longitud relativa del esófago y la cola, en general es mayor en especies “pequeñas” (ej. *Rhabdias joaquinensis* o *R. ranae*) que en especies grandes (ej. *R. americanus*, *R. ambystomae* o *R. tarichae*).

Las dimensiones de la cápsula bucal y el tamaño de los huevos se han empleado de manera tradicional, ya que parecen ser caracteres más constantes en relación al tamaño corporal (Kuzmin *et al.*, 2003). La morfología de la región anterior es uno de los caracteres comúnmente empleados como diagnósticos en la taxonomía de *Rhabdias*. Baker (1978) propuso una división entre las especies del género *Rhabdias* en tres grupos con base en la morfología de los labios: especies que carecen de labios evidentes (figura 2l), especies con seis labios (figura 2a, b, c y d) y especies con dos pseudolabios laterales (figura 2i, j y k). Posteriormente, Kuzmin (2001) adicionó un nuevo grupo el cual presenta 4 labios (2 subdorsales y 2 ventrales) y 2 pseudolabios laterales (figura 2e, f y g). Recientemente, Bursey y Goldberg (2005) descubrieron otro grupo con 4 labios sin la presencia de pseudolabios (figura 2 h).

Como se mencionó anteriormente, la cobertura de la cutícula a lo largo del cuerpo es un carácter cualitativo que ha sido considerado por varios autores como un carácter diagnóstico para diferenciar a las especies del género (Baker, 1978; Kuzmin *et al.*, 2001; Kuzmin, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Bursey *et al.*, 2003). La cobertura cuticular puede presentarse ensanchada (inflada) en la región anterior de algunas especies de *Rhabdias* que son parásitos de anfibios (e. g. *R. sphaerocephala*, *R. globocephala*, *R. füelleborni*) (figura 4a, b, y c), la cutícula puede ser ensanchada (inflada) en la región posterior del cuerpo (e. g. *R. americanus*, *R. sphaerocephala*) (figura 4 a y c), la cutícula ensanchada en la región posterior, pero no hacia la punta de la cola (e. g. *R. ranae*, *R. sphaerocephala*) (figura 4 c), o no se presenta un ensanchamiento hacia la región posterior (e. g. *R. savagei*, *R. vellardi*) (figura 4 d, e y f)); la cobertura cuticular en la mayoría en las especies de *Rhabdias* que son parásitos de serpientes es delgada (no presentan grandes pliegues y raramente es ensanchada) en comparación con algunas especies parásitas de anfibios (Kuzmin *et al.*, 2003) (ej. figura 4 a y f). A pesar de ser un carácter valioso en la taxonomía del género, su aplicabilidad puede estar en función de la calidad de la fijación y preservación de material, por lo que estos autores sugieren examinar esta característica *in vivo* (Kuzmin *et al.*, 2003); sin embargo, a pesar de la peculiaridad, se continua considerando como un carácter adicional en la taxonomía del género (Bursey *et al.*, 2003; Tkach *et al.*, 2006).

La preferencia o especificidad hospedatoria también se ha considerado como un carácter adicional para diferenciar a las especies del género. Se ha observado que las especies de *Rhabdias* que son parásitas de serpientes (e. g. *R. fuscovenosa*, *R. eustreptos*, *R. vellardi*) no se encuentran en anfibios, salamandras o en lagartijas (Kuzmin *et al.*, 2001; Kuzmin *et al.*, 2003; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005). Asimismo, desde que Rausch *et al.* (1984) mencionaron que una especie de *Rhabdias* no se encuentra parasitando a diferentes órdenes de huéspedes, se han realizado diversos estudios para re-examinar material de *Rhabdias* procedente de salamandras o diversos géneros de anuros, que habían sido identificados incorrectamente como *R. ranae* (especie típica de ranas). Por ejemplo *Rhabdias ambystomae* Kuzmin, Tkach y Snyder, 2001 parásito de *Ambystoma maculatum* Shaw, 1802 (Caudata) fue descrito a partir de material originalmente determinado como *R. ranae* (Muzzall y Schindlerle, 1992; Kuzmin *et al.*, 2001).

Posteriormente en el 2003, Kuzmin y colaboradores re-examinaron material de *Rhabdias ranae* parásito de caudatos y anuros depositados en la U. S. Nacional Parasite Collection (USNPC) por Muzzall y Schindlerle (1992), Goldberg *et al.* (2000), determinado como *R. ranae*, re-determinando el material como *R. ambystomae* y *R. joaquinensis*. Estos autores corroboraron las observaciones de Rausch *et al.* (1984) y Kuzmin *et al.*, 2001 con respecto a la preferencia hospedatoria, ej. *Rhabdias ranae* no se aloja en caudatos, mientras que *R. ambystomae* se restringe este grupo de huéspedes.

Recientemente, Kuzmin *et al.* (2007) sugieren que los registros previos de *Rhabdias sphaerocephala* de *Bufo marinus* en México, Centro y Sudamérica de Bravo-Hollis y Caballero y Caballero (1940); Brenes y Bravo-Hollis (1959); Kloss (1971, 1974) corresponden con un nuevo taxón, *R. pseudosphaerocephala*.

A grandes rasgos se ha sugerido que una especie o grupos de especies particulares de *Rhabdias* ocasionalmente pueden ser encontradas en diferentes familias de anfibios, por lo que la preferencia hospedatoria o especificidad hospedatoria es más estrecha de lo que tradicionalmente se ha sugerido (Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005), ej. *Rhabdias fuëlleborni*, *R. alabialis* y *R. pseudosphaerocephala* son parásitos de *Bufo marinus* (Kuzmin *et al.*, 2007).

Un carácter adicional para la diferenciación entre las especies de *Rhabdias* ha sido su distribución geográfica (Baker, 1978; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005). Bursey *et al.* (2003) dividieron a las especies del género de acuerdo con su distribución geográfica como especies Paleárticas, Orientales, Neárticas, Neotropicales, Australianas y Etiópicas (ver Tabla I). Dicha propuesta se ha empleado para identificar y proponer nuevos taxones, al establecer

una comparación inicial con las especies descritas en la misma región geográfica (Burseley *et al.*, 2003; Bursey y Goldberg, 2005), y posteriormente con el resto de las especies del género.

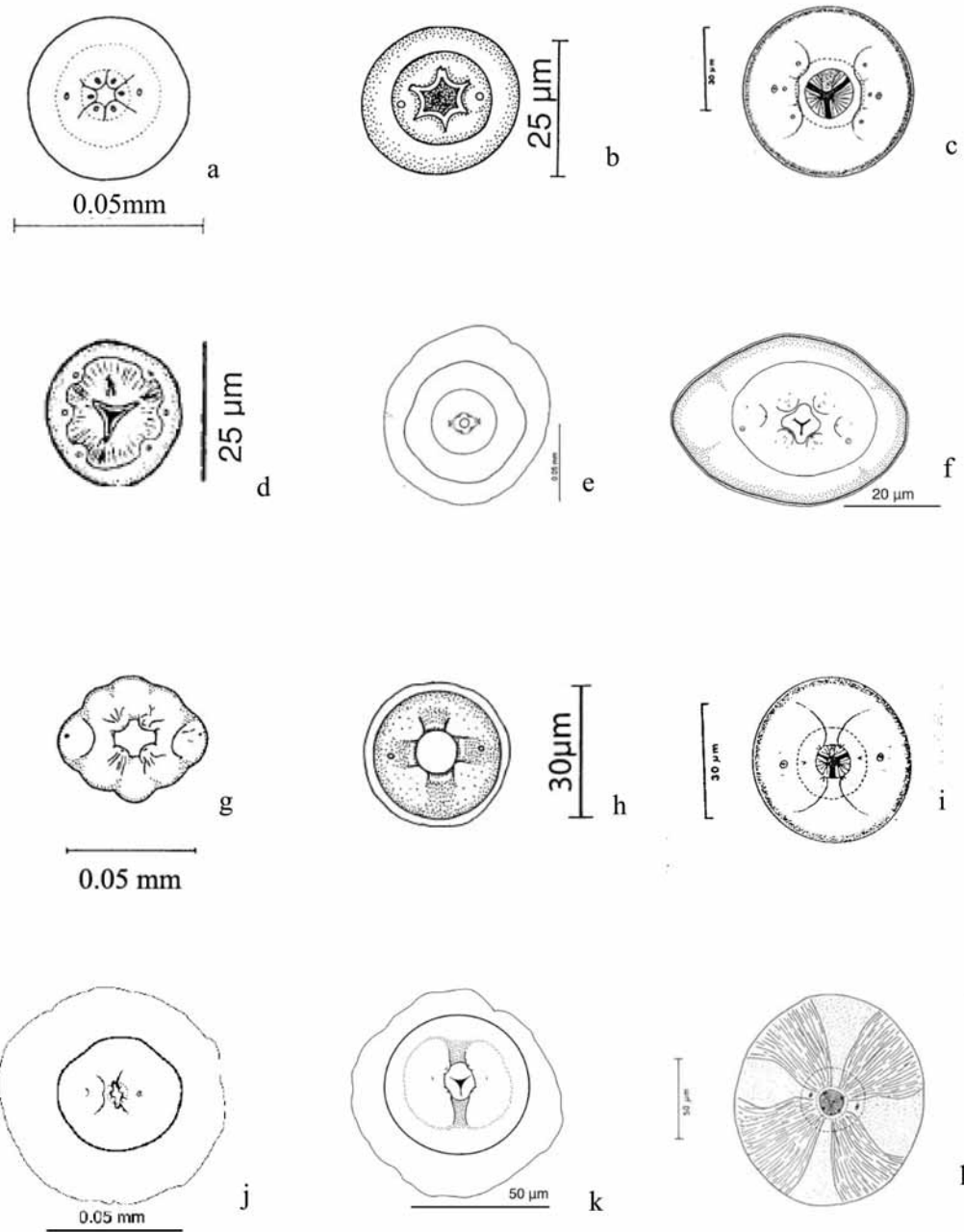


Figura 2. Forma, número y distribución de los labios y pseudolabios en el género *Rhabdias*. 6 labios circumorales a) *R. tobagoensis* y b) *R. anolis*. 6 labios distribuidos en dos grupos laterales de tres: c) *R. eustreptos* y d) *R. vibakari*. 4 labios submediales y 2 pseudolabios laterales: e) *R. ambystomae*. f) *R. joaquinensis* y g) *R. africanus*. 4 labios: h) *R. savagei*. 2 pseudolabios i) *R. ranae*, j) *R. knogmonthaensis* y k) *R. tarichae*. Sin labios: l) *R. corallis* (dibujos tomados de Baker, 1978, 1987b; Bursey y Goldberg, 2005; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin, 1996, 2001; Kuzmin *et al.*, 2001; Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005; Moravec y Kaiser, 1995).

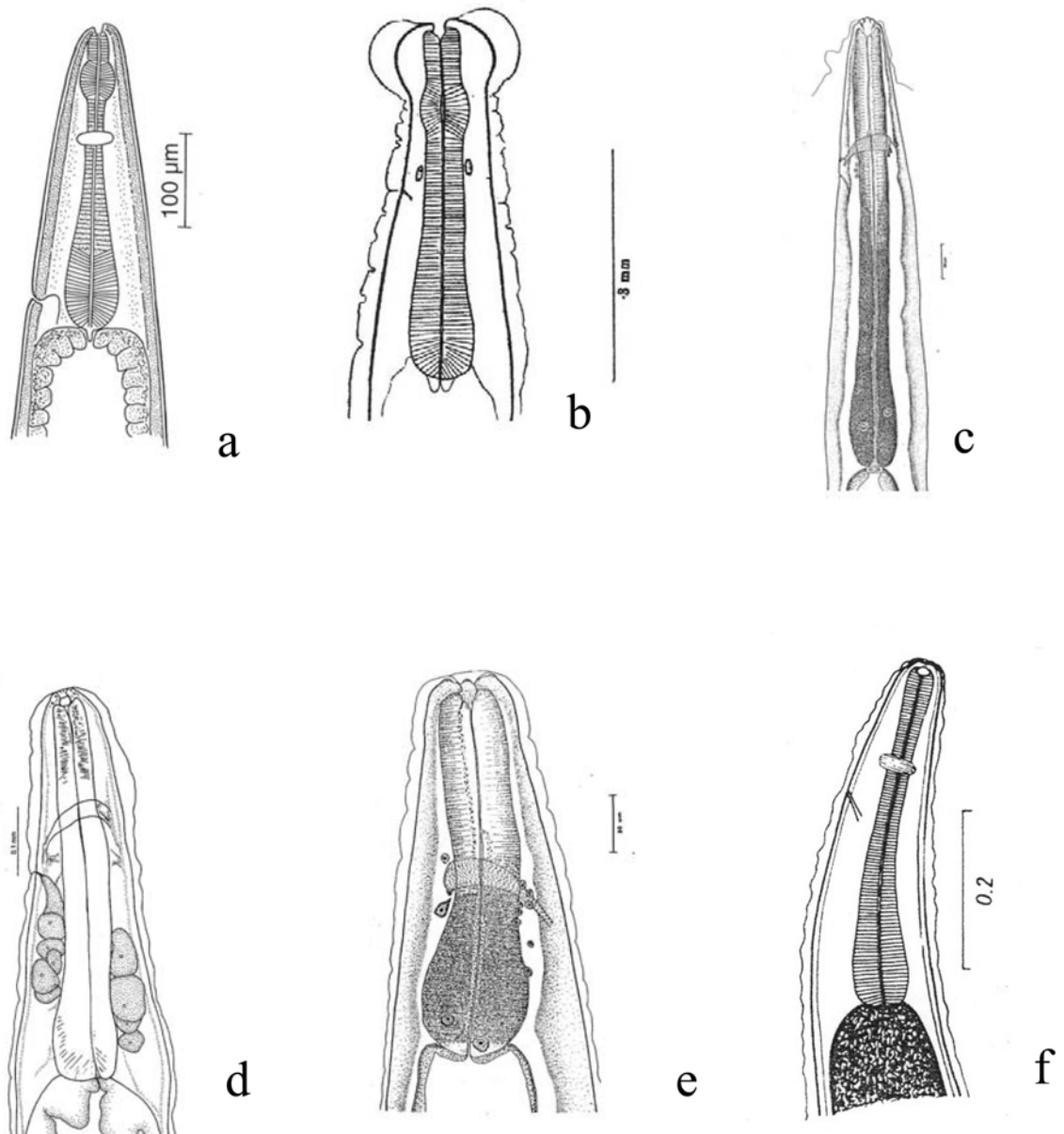


Figura 3. Forma del corpus esofágico y localización del anillo nervioso en la región anterior del cuerpo de *Rhabdias* spp. a) *R. anolis*. b) *R. sphaerocephala*. c) *R. americanus*. d) *R. ambystomae*. e) *R. eustreptos*. f) *R. tobagoensis*. Corpus inflado (a y b). Corpus no inflado (c, d, e y f). El anillo nervioso puede estar localizado en el primer tercio (a, b, c, d y f) o a la mitad de la longitud del esófago (e) (dibujos tomados de Baker, 1978; Bursey *et al.*, 2003; Goodey, 1924; Kuzmin *et al.*, 2001; Moravec y Kaiser, 1995).

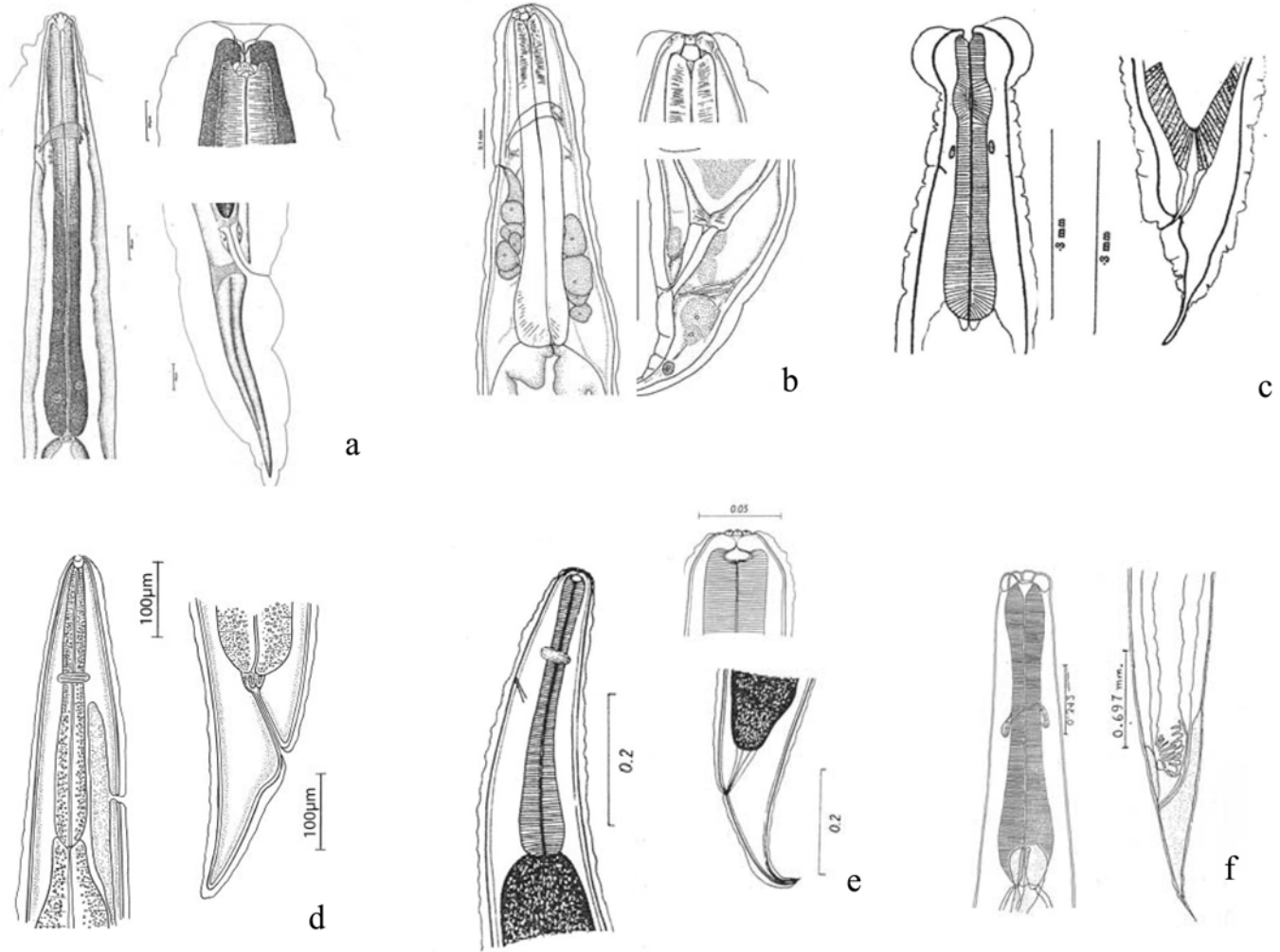


Figura 4. Cobertura de la cutícula en la región anterior y posterior de *Rhabdias* spp. a) *R. americanus*; b) *R. ambystomae*; c) *R. sphaerocephala*; d) *R. savagei*; e) *R. tobagoensis*; f) *R. vellardi*. Región anterior con la cutícula no ensanchada o ligeramente ensanchada (b, d, e y f). Región posterior cubierta por la cutícula ensanchada (a y c). Región posterior cubierta por la cutícula ensanchada, pero no hacia la punta de la cola (c). Región posterior cubierta por la cutícula no ensanchada (d y f) (dibujos tomados de Baker, 1978; Burse y Goldberg, 2005; Goodey, 1924; Kuzmin *et al.*, 2001; Moravec y Kaiser, 1995; Pereira, 1927).

Generalidades del ciclo de vida de *Rhabdias* spp.

De las casi 55 especies descritas para el género *Rhabdias* spp., pocos trabajos han abordado estudios del ciclo de vida (ej. Metchnikoff, 1865, 1866; Leuckart, 1865; Goodey, 1924; Baker, 1979; Chu, 1936; Kuzmin, 1996, 1997). Los huéspedes definitivos de *Rhabdias* spp. son anfibios y reptiles, los pulmones son el sitio final de infección de estos nemátodos. Se ha observado que las especies del género pueden tener ciclos de vida homogónicos o ciclo directo (que no hay alternancia de generaciones parásita y de vida libre), heterogónicos o ciclo indirecto (con alternancia de generaciones parásita y de vida libre), o pueden presentar alternancia de generaciones homogónicas y heterogónicas (Anderson, 1992; Kuzmin, 2000).

Metchnikoff (1865, 1866) y Leuckart (1865) originalmente consideraron a *Rhabdias* como partenogenético, posteriormente en estudios realizados por diversos autores (ej. Boviri, 1911; Goodey, 1924; Dreyfus, 1937; Baker, 1979) demostraron que los gusanos de este género son hermafroditas protándricos –es un tipo de hermafroditismo en el cual se desarrolla primero la gónada masculina y posteriormente la gónada femenina (Bush *et al.*, 2001).

De manera general, en cualquier tipo de desarrollo los huevos son depositados en los pulmones del huésped definitivo, después son expulsados del aparato respiratorio, son tragados y salen del huésped junto con las heces. La larva del primer estadio larvario eclosiona del huevo al medio exterior y puede desarrollarse ya sea siguiendo un ciclo de vida homogónico, o heterogónico, o con alternancia de generaciones homogónicas y heterogónicas (Kuzmin, 2000).

En el desarrollo homogónico o ciclo directo (como el caso de *Rhabdias fuscovenosa*), la larva del primer estadio se desarrolla directamente a larva del segundo estadio y posteriormente se desarrolla la larva del tercer estadio (infectiva), en el medio la cual llega a infectar al huésped cuando penetra la piel (anfibios) o por vía oral (reptiles) (Chu, 1936; Chabaud *et al.*, 1961; Baker, 1979). Mientras tanto, en el desarrollo heterogónico (como en *Rhabdias bufonis*, *R. americanus*, *R. brachylaimus*, *R. multiproles*, o *R. ranae*), se producen adultos de vida libre (dioicos), después del apareamiento, la hembra de vida libre produce pocos huevos que desarrollan larvas, las cuales eclosionan y las hembras entonces se degeneran y actúan como alimento para las larvas recién nacidas y después éstas atraviesan la cutícula materna (endotoquia) (Bush *et al.*, 2001). Las larvas infectivas penetran a través de la piel, o bien vía oral (Chu, 1936; Chabaud *et al.*, 1961; Baker, 1979); también pueden ser ingeridas cuando el huésped definitivo se alimenta de caracoles (los cuales se podrían considerar como huéspedes paraténicos) (Hugot y Quentin, 2006). Cuando la larva del tercer estadio penetra la piel pierde

su cubierta, entonces migra por la cavidad corporal (Baker, 1979) donde se desarrolla en larva del cuarto estadio y estadio pre-adulto (hermafrodita), el cual invade el pulmón.

El posible papel de los caracoles como huéspedes paraténicos no está completamente dilucidado (Hugot y Quentin, 2006). Sin embargo, se ha observado que la larva de tercer estadio de *Rhabdias bufonis* y *R. americanus* (parásitos de anuros) puede invadir y sobrevivir en el tejido de caracoles (Fülleborn, 1928; Baker 1979; Chu, 1936), no ha sido posible observar esta condición en estudios experimentales con el ciclo de vida de *R. fuscovenosa* (parásito de serpientes) (Anderson, 1992).

Antecedentes del género *Rhabdias* en México

Este género cosmopolita incluye alrededor de 55 especies nominales, que son parásitos pulmonares de anfibios y reptiles (Baker, 1987c, b.; Bursey *et al.*, 2003; Bursey *et al.*, 2007; Bursey y Goldberg, 2005; Kuzmin, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005; Kuzmin *et al.*, 2007; Lhermitte-Vallarino y Bain, 2004; Sarkar y Manna, 2004; Tkach *et al.*, 2006).

Diecinueve de esas especies de *Rhabdias* se distribuyen en el continente Americano (tabla 1). Solo ocho han sido registradas en México, dos consideradas como neárticas: *Rhabdias americanus*, y *R. ranae*; cuatro neotropicales: *R. füelleborni*; *R. cf. elegans*; *R. cf. tobagoensis*; y *R. savagei*; y finalmente dos especies consideradas originalmente como paleárticas: *R. cf. sphaerocephala* y *R. cf. fuscovenosa* (tabla 2).

Kuzmin *et al.* (2007) presentaron evidencia morfológica y molecular para diferenciar la forma “americana” de *Rhabdias sphaerocephala* y la europea. Estos autores emplearon y compararon secuencias de genes y regiones ribosomales del ácido desoxirribonucleico ribosomal (rDNA⁹), de *Rhabdias sphaerocephala*, procedentes de una localidad de Europa (Ucrania) -parásito de *Bufo bufo* y la forma Centroamericana (dos localidades de Nicaragua y tres de Costa Rica)- parásito de *B. marinus* (= *Chaunus marinus*, ver Frost, 2006, 2007; Frost, Grant, Faivovich, 2006; Frost *et al.*, 2006), afirmando que *R. sphaerocephala* es una especie exclusivamente Paleártica, mientras que la forma Centroamericana (“americana”) corresponde con una especie nueva del género, *R. pseudosphaerocephala*. En ese mismo trabajo, estos autores afirman que los registros previos de *Rhabdias sphaerocephala* para México, Centro y Sudamérica (Bravo-Hollis y Caballero y Caballero, 1940; Brenes y Bravo-Hollis, 1959; Kloss, 1971, 1974), parásito de *Bufo marinus* corresponden con *R. pseudosphaerocephala*; sin embargo, no emplean ninguna muestra de México o de Brasil en sus estudios moleculares. Por

⁹ rDNA, por sus siglas en inglés: “ribosomal deoxyribonucleic acid”. Estos autores emplearon una secuencia parcial del gen 18S + espaciador interno 1 [ITS1] + gen completo 5.8S + espaciador interno 2 [ITS2] + secuencia parcial del 28S [-2000 pares de bases (pb)].

lo que los registros previos de Bravo-Hollis y Caballero y Caballero, 1940; Caballero y Caballero, 1949, 1954; Caballero-Deloya, 1974; en Lamothe-Argumedo *et al.*, 1997; Cabrera-Guzmán, 2002; Paredes-Calderón *et al.*, 2004 de *Rhabdias sphaerocephala* en México necesitan ser re-examinados, para corroborar su identidad específica con evidencia molecular.

Hay poca información sobre la distribución geográfica, ciclos de vida y preferencia hospedatoria del género en México.

Tabla 2. Especies del género *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905 registradas en México.

Especies	Huésped	Distribución geográfica	Referencia
<i>R. cf. sphaerocephala</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>).	Puerto de Veracruz, Veracruz	Bravo-Hollis y Caballero y Caballero, 1940
		Río Pesquería, Nuevo León	Martínez, 1969 ¹⁰
		Presa Rodrigo Gómez, Nuevo León	Martínez, 1969 ⁴
		Río Huixtla, Chiapas	Caballero y Caballero, 1949, 1954
	<i>Smilisca baudinii</i> Duméril y Bibron, 1841 (= <i>Hyla baudinii</i> Duméril y Bibron, 1841).	Lago de Catemaco, Veracruz	Caballero-Deloya, 1974
		Potrero, Veracruz	Lamothe-Argumedo <i>et al.</i> , 1997
		<i>Rana berlandieri</i> Baird, 1859 (= <i>Lithobates berlandieri</i> Baird, 1859) †	Laguna Montford, Nuevo León
<i>Rana vaillanti</i> Brocchi, 1877 (= <i>Lithobates vaillanti</i> Brocchi, 1877).	Presa Rodrigo Gómez, Nuevo León	Martínez, 1969 ⁶	
	Laguna Escondida, Veracruz	Paredes-Calderón <i>et al.</i> , 2004	
<i>R. cf. fuscovenosa</i> §	<i>Thamnophis eques</i> Reuss, 1834	Ciénega de Lerma, Estado de México	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001 ; Jiménez-Ruiz <i>et al.</i> , 2002
		Lago de Chapala, Jalisco	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001; Jiménez-Ruiz <i>et al.</i> , 2002
		Lago de Zacapu, Michoacán	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001
	<i>Thamnophis melanogaster</i> Wiegmann, 1830	Lago de Chapala, Jalisco	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001; Jiménez-Ruiz <i>et al.</i> , 2002
		Lago de Cuitzeo, Michoacán	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001; Jiménez-Ruiz <i>et al.</i> , 2002
<i>R. fuelleborni</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>).	Lago de Zacapu, Michoacán	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001
		Lago de Pátzcuaro, Michoacán	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001; Jiménez-Ruiz <i>et al.</i> , 2002
		Lago de Catemaco, Veracruz	Goldberg <i>et al.</i> , 2002
		Emiliano Zapata, Jalisco	Galicia-Guerrero <i>et al.</i> , 2000
		Río Pesquería, Zuazua, Nuevo León	León-Règagnon <i>et al.</i> , 2005
La Laguna, Higuera, Nuevo León	León-Règagnon <i>et al.</i> , 2005		

^{10, 4, 5 y 6} Martínez, V. J. M. 1969. Parásitos de algunos anfibios colectados en diferentes áreas de los Municipios de Escobedo, Pesquería y Santiago, Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 48pp.

Tabla 2. Especies registradas del género *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905 en México (continuación).

Especies	Huésped	Distribución geográfica	Referencia
<i>R. fuelleborni</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>).	La Presita, El Carmen, Nuevo León	León-Règagnon <i>et al.</i> , 2005
		Presa Cerro de Oro, Oaxaca	Espinoza-Jiménez <i>et al.</i> , 2007
		Presa Temascal, Oaxaca	Espinoza-Jiménez <i>et al.</i> , 2007
		Emiliano Zapata, Jalisco	Galicia-Guerrero <i>et al.</i> , 2000
	<i>Bufo marmoreus</i> Wiegmann, 1833 (= <i>Ollotis marmorea</i> Wiegmann, 1833)		
	<i>Bufo valliceps</i> Boulenger, 1882 (= <i>Ollotis valliceps</i> , Wiegmann, 1833).	Neblinas, Querétaro	Galicia-Guerrero, 1998 ¹¹
	<i>Rana berlandieri</i> (= <i>Lithobates berlandieri</i>).	La Laguna, Higuera, Nuevo León	León-Règagnon <i>et al.</i> , 2005
<i>Rana vaillanti</i> (= <i>Lithobates vaillanti</i>).	Laguna Escondida, Veracruz	Goldberg <i>et al.</i> , 2002	
<i>Smilisca cyanosticta</i> Smith, 1953 (= <i>Hyla cyanosticta</i> Wiens, Fetzner, Parkinson y Reeder, 2005).	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Goldberg <i>et al.</i> , 2002	
<i>R. ranae</i>	<i>Pseudacris regilla</i> Baird y Girard, 1852 (= <i>Hyla regilla</i> Baird y Girard, 1852)**	La Junta, Baja California Sur	Goldberg <i>et al.</i> , 2001
		La Ballena, Baja California Sur	Goldberg <i>et al.</i> , 2001
		Miraflores, Baja California Sur	Goldberg <i>et al.</i> , 2001
		Isla Cedros, Baja California Norte	Goldberg <i>et al.</i> , 2001
		Cataviña, Baja California Norte	Goldberg <i>et al.</i> , 2001
	<i>Leptodactylus melanonotus</i> Hallowell, 1861	Alamos, Sonora***	Goldberg y Bursey, 2002
	<i>Rana magnaocularis</i> Frost y Bagnara, 1974 (= <i>Lithobates magnaocularis</i> Frost y Bagnara, 1974).	Guirocoba, Sonora***	Goldberg y Bursey, 2002
<i>Rana tarahumarae</i> Boulenger, 1917 (= <i>Lithobates tarahumarae</i> Boulenger, 1917).	Salmon Choquinacahui, Sonora***	Bursey y Goldberg, 2001	
<i>R. cf. elegans</i>	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	Laguna Escondida, Veracruz	Goldberg <i>et al.</i> , 2002
<i>R. americanus</i>	<i>Bufo kelloggi</i> Savage, 1954 (= <i>Anaxyrus kelloggi</i> Taylor, 1938).	Navojoa, Sonora***	Goldberg y Bursey, 2002
	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>).	Presa Cerro de Oro, Oaxaca	Espinoza-Jiménez <i>et al.</i> , 2007
	<i>Bufo mazatlanensis</i> Taylor 1940 (= <i>Ollotis mazatlanensis</i> Taylor, 1940).	Presa Temascal, Oaxaca Rancho Carrizal, Sonora ***	Espinoza-Jiménez <i>et al.</i> , 2007 Goldberg y Bursey, 2002
	<i>Smilisca baudinii</i> (= <i>Hyla baudinii</i>).	Navojoa, Sonora ***	Goldberg y Bursey, 2002

¹¹ Galicia-Guerrero, S. 1998. Helmintos parásitos de tres especies de *Bufo* en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp

Tabla 2. Especies registradas del género *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905 en México (continuación).

Especies	Huésped	Distribución geográfica	Referencia
<i>R. cf. tobagoensis</i>	<i>Hyla microcephala</i> Boulenger, 1898 (= <i>Dendropsophus microcephalus</i> Cope, 1886).	Laguna El Zacatal, Veracruz	Goldberg <i>et al.</i> , 2002
<i>R. savagei</i>	<i>Rana berlandieri</i> (= <i>Lithobates berlandieri</i>).	La Laguna, Higuera, Nuevo León	León-Règagnon <i>et al.</i> , 2005
<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chauus marinus</i>).	Laguna Escondida, Veracruz	Galicia-Guerrero, 1998 ¹²
		Estación de los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992 ¹³
	<i>Bufo valliceps</i> (= <i>Ollotis valliceps</i>).	Laguna El Zacatal, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992 ¹⁰
	<i>Rana berlandieri</i> (= <i>Lithobates berlandieri</i>).	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992 ¹¹
	<i>Rana vaillanti</i> (= <i>Lithobates vaillanti</i>).	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992 ¹²
	<i>Rana forreri</i> (= <i>Lithobates forreri</i>)*	San Pedro Las Playas, Guerrero	Cabrera-Guzmán, 2002
		Carretera Acapulco-Aeropuerto, Guerrero	Cabrera-Guzmán, 2002
	<i>Smilisca baudinii</i> (= <i>Hyla baudinii</i>).	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992 ¹³
	<i>Elgaria paucicarinata</i> Fitch, 1934	La Laguna, Baja California Sur	Goldberg <i>et al.</i> , 2004

§ Esta especie originalmente se describió en la región Paleártica, su determinación necesita corroboración.

† Registro original del huésped corresponde con *Rana pipiens*, ver Scott y Hillis, 1989.

* Material depositado en CNHE 4457, 4458 y 4459 fue originalmente reportado como *Rhabdias sphaerocephala* por Cabrera-Guzmán (2002), y posteriormente en Cabrera-Guzmán *et al.*, 2007, la registran como *Rhabdias* sp.

** Registro original de huésped corresponde a *Hyla regilla*, Hedges (1986) lo transfirió y Da Silva (1997) confirmó la sinonimia de *Hyla crucifer*, *Hyla cadaverina*, *Hyla regilla*, y *Limnaeodius ocellaris* con *Pseudacris*.

*** Datos tomados de la base de la USPNC.

Los cambios taxonómicos de los huéspedes de la tabla 2, se presentan acorde con las siguientes bases de datos:

- Bisby, F. A., M. A. Ruggiero, Y. R. Roskov, M. Cachueta-Palacio, S. W. Kimani, P. M. Kirk, A. Soulier-Perkins, y J. van Hertum (eds) 2006. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist. CD-ROM; Species 2000: Reading, U.K.

- Frost, Darrel R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

- Retrieved February, 27, 2007, from the Integrated Taxonomic Information System on-line database, <http://www.itis.gov>.

Planteamiento de problema

Se ha considerado que los helmintos proveen información acerca de las interacciones ecológicas, patrones de distribución y la compleja historia de las regiones en el marco de la sistemática filogenética (Brooks y McLennan, 1993; Brooks, 2003; Brooks y Hoberg, 2000; León-Règagnon, 2003). Los estudios filogenéticos comparativos entre taxa asociados por factores ecológicos, como es el caso de la relación parásito-huésped, pueden presentar un grado de congruencia filogenética y geográfica que aumenta con la preferencia hospedatoria (Brooks y McLennan, 1993; Criscione y Blouin, 2004). En este contexto, cabe señalar que la preferencia o especificidad hospedatoria dentro del género *Rhabdias* como parásito pulmonar

¹² Galicia-Guerrero, S. 1998. Helmintos parásitos de tres especies de Bufo en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.

¹³, ¹⁰, ¹¹, ¹² y ¹³ Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de "Los Tuxtlas", Veracruz. Bachelor Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

de grupos de anfibios o reptiles es más marcada de lo que tradicionalmente se ha sugerido (Burse *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005). Éste no se ha explorado desde el punto de vista de la sistemática filogenética.

Por otro lado, estos grupos de huéspedes (la herpetofauna de México) es una de las más diversas a nivel mundial, no sólo en términos de especies por área, sino también en números absolutos de especies, géneros y familias (Flores-Villela y Goyenechea, 2003). El mayor número de especies de estos huéspedes, se ha registrado para las Costas del Pacífico Mexicano, el Eje Neovolcánico, la Planicie Costera del Golfo de México, la Sierra Madre del Sur, Sonora y Baja California (Flores-Villela, 1998; Flores-Villela y Goyenechea, 2003). Estas regiones son las más ricas para varios grupos de la biota Mexicana (Ramammorthy *et al.*, 1993), y han sido poco exploradas en busca de helmintos parásitos de anfibios y reptiles, por lo que se infiere que existen varias especies de la familia Rhabdiasidae que están por describirse.

En particular, la taxonomía del género *Rhabdias* es complicada y en muchas ocasiones no se cuenta con suficiente información para establecer con claridad los límites entre las especies del género, debido a la gran similitud morfológica que algunas de éstas presentan, aunado a la poca información sobre su preferencia hospedatoria y distribución geográfica. Actualmente es posible reconocer grupos de especies de *Rhabdias* que son parásitos exclusivos de anfibios o reptiles, pero no se ha registrado el caso en que alguna especie típica de anfibios, haya sido encontrada como parásita de reptiles, o viceversa. Es común encontrar una especie de *Rhabdias* como parásito en diversas especies dentro de una familia de huéspedes (Tkach *et al.*, 2006).

En aquellos casos en que se han documentado especies de *Rhabdias* como parásitos en diferentes órdenes de huéspedes, ha resultado que al re-examinar dicho material, se ha observado que debido a su gran similitud morfológica han sido identificadas incorrectamente y se ha logrado esclarecer su identidad específica re-evaluando su morfología y considerando su preferencia hospedatoria (Kuzmin *et al.*, 2001; Kuzmin *et al.*, 2003; Tkach *et al.*, 2006). En México se han registrado especies de *Rhabdias* con un amplio espectro de preferencia hospedatoria (ej. *R. ranae*, *R. americanus*, *R. füelleborni* y la forma de "*R. cf. sphaerocephala*", ver tabla 2), las cuales muy probablemente estén identificadas incorrectamente, por lo que es necesario esclarecer la identidad específica de estos ejemplares.

Debido a que la taxonomía tradicional en *Rhabdias* es complicada, es necesario explorar otra fuente de caracteres que ayuden a esclarecer los problemas taxonómicos y para establecer límites entre las especies del género en México, tales caracteres como aquellos de la superficie del cuerpo por medio de microscopía electrónica de barrido (MEB), o bien, con el empleo de

marcadores moleculares (ej. ácido desoxirribonucleico mitocondrial ADN mt - $mtDNA$, por sus siglas en inglés). Por más de una década se ha extendido el empleo de las secuencias de $mtDNA$ y/o $rDNA$ en estudios taxonómicos y filogenéticos a distintos niveles taxonómicos (Nadler, 1995; 2002), complementando la información obtenida a partir de los caracteres morfológico, inclusive por sí solos, representan un gran potencial para reconocer especies genéticamente distintas pero morfológicamente similares y para establecer límites entre ellas o bien, para explorar sus relaciones filogenéticas (Blaxter *et al.*, 1998; Nieberding *et al.*, 2004; Razo-Mendivil *et al.*, 2004).

En diversos trabajos para delimitar a las especies de parásitos se han empleado algunos genes mitocondriales que codifican para proteínas, como el citocromo c oxidasa subunidad 1 (COX1, por sus siglas en inglés, “cytochrome c oxidase subunit I”), Citocromo b (*cyt b*, por sus siglas en inglés, cytochrome b) o la nicotidamina adenín deshidrogenasa subunidad 1 (ND1) (Iwagami *et al.*, 2000; Criscione y Blouin, 2004; Nieberding *et al.*, 2004; Nieberding *et al.*, 2005; Mejía-Madrid *et al.*, 2007). Se ha observado que la información proveniente de más de un gen robustece los análisis filogenéticos y con este tipo de estudios es posible delimitar con más claridad a las especies (Nadler, 2002; Razo-Mendivil *et al.*, 2004).

Con base en estos antecedentes, ésta tesis pretende realizar un estudio taxonómico, filogenético y biogeográfico de *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) parásito pulmonar de anfibios y reptiles en México. Al reunir información acerca de las relaciones filogenéticas intra e interespecíficas basadas en secuencias del ácido desoxirribonucleico mitocondrial: citocromo c oxidasa subunidad I (COX1) y del Citocromo b (*cyt b*) de algunas especies de *Rhabdias* en México. Se podrá obtener información inicial acerca de la evolución de estos nemátodos pulmonares, más sobre la relación con sus huéspedes, así como contribuir al conocimiento sobre su distribución geográfica y probablemente parte de sus historias biogeográficas.

Objetivos

Objetivo general

- Realizar un análisis comparado de los patrones filogenéticos y biogeográficos de poblaciones de *Rhabdias* spp. en México, basado en secuencias de ADN.

Objetivos particulares

- Realizar análisis filogenéticos de poblaciones de *Rhabdias* spp., basados en secuencias de ADN.

- Delimitar las especies de *Rhabdias* spp. en México con base a los análisis filogenéticos de secuencias de ADN.

- Aportar información acerca de la taxonomía y distribución geográfica de las especies del género *Rhabdias* en México.

MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

Recolecta de huéspedes y nemátodos.

Como parte de una iniciativa para inventariar la helmintofauna de anfibios y reptiles en México, se han realizado recolectas en varios Estados de la República Mexicana desde 1998: Baja California Norte y Sur, Campeche, Colima, Chiapas, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz y Yucatán.

Los anfibios y reptiles se recolectaron con la ayuda de redes, ganchos herpetológicos o de manera manual; posteriormente se depositaron en sacos herpetológicos o en bolsas de plástico para su traslado y posterior examen helmintológico. Los animales capturados fueron sacrificados inyectando una sobredosis de pentobarbital sódico en la región del peritoneo (en el caso de algunos anfibios y de todos los reptiles) o por descerebración, al introducir una aguja de disección en la región craneal (en el caso de algunos anfibios).

Los huéspedes se fijaron en formol al 10% bufferado inyectado en la musculatura, al día siguiente se lavaron con agua durante veinticuatro horas y se colocaron en frascos de vidrio con alcohol al 70% (Simmons, 1985) ó fueron fijados directamente en alcohol al 90%. El material herpetológico fue depositado en la Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México (MZFC; o material donado al MZFC: MZFC-ND) y en la Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América (UTA) o ejemplares aún no catalogados recolectados por Jonathan A. Campbell (JAC).

A cada huésped se le efectuó una incisión ventral del cuerpo (región de la faringe-región posterior, un poco antes del ano), se extrajeron de la cavidad corporal todos los órganos (pulmones, corazón, bazo, hígado, riñones, gónadas, estómago e intestinos) y se examinaron bajo el microscopio estereoscópico colocándolos en cajas de Petri con solución salina al 0.65%. En el caso particular de los pulmones, éstos se desgarraron con la ayuda de agujas de disección, con cautela para no dañar a los gusanos.

Los parásitos pulmonares encontrados se trasladaron con ayuda de pinces finos a cajas de Petri con solución salina al 0.65% (Lamothe, 1997), posteriormente se fijaron y conservaron de acuerdo con el tipo de estudio al cual fueron sometidos: morfológico [microscopía óptica y microscopía electrónica de barrido (MEB) (OH 70%)] o molecular (alcohol etílico absoluto o alcohol al 96%).

Estudio morfológico

A partir de las recolectas de huéspedes se obtuvieron nemátodos pulmonares procedentes de 20 Estados de la República Mexicana, parasitando a catorce géneros (siete de anfibios y siete de reptiles) (tabla 3).

Para el estudio morfológico, se sacrificó a los helmintos agregándoles formol al 4% caliente ó solución salina al 0.65% caliente y se conservaron en frascos con alcohol al 70%.

Los nemátodos se aclararon en preparaciones temporales con glicerina diluida con alcohol al 70% (8:2). La identificación del material se efectuó con base en los caracteres morfológicos diagnósticos y algunos otros que aportaron información taxonómica (ver apéndice I-I), observados mediante microscopía de luz y medidos con ayuda de un ocular micrométrico. Los datos morfométricos se expresaron en milímetros (mm), mínimo y máximo, entre paréntesis el promedio y la desviación estándar. Si se presenta alguna otra condición, ésta será explicada en el texto.

Para la determinación taxonómica a nivel específico, se consultaron las descripciones originales, redescrpciones, literatura especializada de la familia Rhabdiasidae, y material depositado en algunas colecciones parasitológicas.

Se solicitó el préstamo de ejemplares del género *Rhabdias* y *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae) a las siguientes colecciones parasitológicas: Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, UNAM, Ciudad de México, México (CNHE) y en la United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland, USA (USNPC) (tabla 4).

En algunos casos se efectuó un estudio de superficie mediante MEB, el material se postfijó en formol al 4% o ácido acético; posteriormente a cada muestra se le trató con tetraóxido de Osmio al 2% durante tres horas, a 4 °C, lavando tres veces en buffer de fosfatos (pH 7,3), la primera durante una hora y las restantes, media hora cada una. Los nemátodos pulmonares se deshidrataron a través de series graduales de alcohol etílico, donde permanecieron hasta su desecación con CO₂ a punto crítico. Al final los nemátodos se montaron en placas de plata, cubiertas de oro y se examinaron en un microscopio electrónico Hitachi Stereoscan SEM Model S-2469N (15 kV).

El material helmintológico se depositó o depositará en la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología (CNHE) (tipos, paratipos y ejemplares de referencia) y en la United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland (USNPC) (ejemplares de referencia).

Tabla 3. Huéspedes y localidades de recolecta de nemátodos pulmonares para este estudio (autoridades apéndice I-II).

Huéspedes	Localidades	Estados
<i>Barisia herrerae</i>	Carretera Cuernavaca-Ocuilán: San José El Toto	Estado de México
<i>Barisia imbricata</i>	Cerro San Felipe	Oaxaca
	Sierra Negra	Puebla
<i>Bufo canalifer</i>	Guadalupe Victoria, Mapastepec	Chiapas
<i>Bufo compactilis</i>	El Zarco	San Luis Potosí
<i>Bufo kellogi</i>	Carretera Tepic-Aguamilpas	Nayarit
<i>Bufo marinus</i>	Carretera Tonalá- Costa Rica: La Sepultura	Chiapas
	Corozal	Chiapas
	Municipio Tapachula: Cantón Villa Flor	Chiapas
	Rizo de Oro: Carretera Rodolfo Figueroa	Chiapas
	Afluentes del Río Armería	Colima
	Coquimatlán	Colima
	Rancho Julio Carrillo	Colima
	Carretera Barra Vieja-México 200	Guerrero
	Carretera La Salinera-Vallecitos	Guerrero
	Carretera La Salinera-Vallecitos: El Camalote	Guerrero
	Carretera Los Llanos-Atoyac de Álvarez	Guerrero
	Carretera Tierra Colorada-Acapulco: El Amate	Guerrero
	Cerca del Papagayo	Guerrero
	Laguna de Tres Palos	Guerrero
	Río El Amante	Guerrero
	San Pedro Las Playas	Guerrero
	Sierra de Malinaltepec: Rancho viejo	Guerrero
	Tierra Colorada: La Laguna	Guerrero
	Zihuaquio	Guerrero
	Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas	Jalisco
	Sierra Cocoma: Carretera Tlapa -Tomatlán	Jalisco
	Carretera Las Cangrejas-Las Trojes, cerca de Nuevo Hurecho	Michoacán
	Coatetelco	Morelos
	Mazatepec	Morelos
	Puente Cerca de Nexpa	Morelos
	Carretera Tepic-Aguamilpas	Nayarit
	Carretera Tepic-Puerto Vallarta	Nayarit
	Presa Aguamilpas (embarcadero)	Nayarit
	San Pedro Lagunillas	Nayarit
	Santa Maria del Oro	Nayarit
	Laguna Higueras	Nuevo León
	La Presita Villareal, El Carmen	Nuevo León
	Carretera Pochutla-Puerto Ángel	Oaxaca
	Carretera Portillo del Rayo-Pochutla	Oaxaca
Carretera Zacatepec-Putla de Guerrero	Oaxaca	
Carretera Zipolite-Puerto Ángel, Mex 200	Oaxaca	
Cerro de Oro	Oaxaca	

Tabla 3. Huéspedes y localidades de recolecta de nemátodos pulmonares para este estudio (autoridades apéndice I-II) (continuación).

Huéspedes	Localidades	Estados	
<i>Bufo marinus</i>	Municipio Santa María Chilchotla: El Mirador	Oaxaca	
	Municipio Santo Domingo Zanatepec, Puente Zanatepec, Mex 190	Oaxaca	
	Paso Canoa	Oaxaca	
	Playa Zipolite	Oaxaca	
	Río Tehuantepec	Oaxaca	
	Sierra Madre del Sur: Carretera Pochutla-San José Pacífico	Oaxaca	
	Tuxtepec	Oaxaca	
	Municipio Balancán: El Último Esfuerzo	Tabasco	
	Pantanos de Centla	Tabasco	
	Piscifactoría de Teapa	Tabasco	
	Catemaco	Veracruz	
	La Victoria, Catemaco	Veracruz	
	Laguna Escondida	Veracruz	
	Salto de Eyipantla	Veracruz	
	Sontecomapan	Veracruz	
	<i>Bufo marmoratus</i>	Carretera 120, entre Apatzingan-Tepalcatepec	Michoacán
		Cerro de Oro	Oaxaca
<i>Bufo</i> cf. <i>marmoratus</i>	Carretera Teapa-Tomatlán	Jalisco	
<i>Bufo mazatlanensis</i>	Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas	Jalisco	
	El Tule	Jalisco	
<i>Bufo nebulifer</i>	Municipalidad Huejutla, Pueblo Viejo	Hidalgo	
<i>Bufo occidentalis</i>	Carretera San Antonio-Ciudad Altamirano: Puerto del Bálsamo	Guerrero	
	Carretera Vallecitos-El Durazno	Guerrero	
	Carretera (W) Vallecitos-Zihuaquío	Guerrero	
	Carretera Tepalcatepec-Jilotlán	Jalisco	
<i>Bufo</i> cf. <i>occidentalis</i>	Tierra Quemada	San Luis Potosí	
	Puente Cerca de Nexpa	Morelos	
<i>Bufo perplexus</i>	Campeche	Campeche	
<i>Bufo valliceps</i>	Municipio Ocosingo-Frontera Corozal	Chiapas	
	Palenque	Chiapas	
	Huaquechula	Puebla	
	Los Tuxtlas	Veracruz	
	5km al N de Berriozabal	Chiapas	
	San Bartolo Tutoltepec	Hidalgo	
	Desviación Barra de Sontecomapan	Veracruz	
	Sierra de Manantlán: Puerto los Mazos, Rancho Los Mojos	Jalisco	
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	Carretera Coquimatlán-Los Amiales: Puente Arroyo El Seco	Colima
		El Carrizal	Guerrero
La Sabana, Cerca del Km 54: Rancho "El Pinito"		Guerrero	
Los Mayos		Guerrero	
San Pedro Las Playas y Tres Palos		Guerrero	
Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas		Jalisco	
El Tule		Jalisco	
La Cruz de Loreto		Jalisco	
Escuela de Ciencias Biológicas, UJAT, Villahermosa		Tabasco	
Piscifactoría de Teapa		Tabasco	
La Victoria, Catemaco		Veracruz	
<i>Leptodeira annulata</i>		Afluente del Río Armería	Colima
		Carretera Guerrero-Oaxaca, Mex 200	Guerrero

Tabla 3. Huéspedes y localidades de recolecta de nemátodos pulmonares para este estudio (autoridades apéndice I-II) (continuación).

Huéspedes	Localidades	Estados
<i>Leptodeira maculata</i>	Carretera Melaque-Autlán, Mex 80	Jalisco
	Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas	Jalisco
	El Tule	Jalisco
	Carretera 120, entre Tepalcatepec-Coalcomán	Michoacán
	Carretera 120, Tepalcatepec-Apatzingan	Michoacán
	Playa Azul	Michoacán
	Carretera Tepic- Aguamilpas	Nayarit
	La Victoria, Catemaco	Veracruz
<i>Leptodeira septentrionalis</i>	Cerro San Felipe	Oaxaca
<i>Mesaspis gadovii</i>	Carretera Nueva Dehli-La Guitarra	Guerrero
	Puerto del Gallo	Guerrero
<i>Mesaspis viridiflava</i>	Sierra Mixe: 8.6 mi W Totoltepec	Oaxaca
<i>Norops megapholidotus</i>	Sierra de Malinaltepec: San Luis Acatlán- Tlapa de Comonford	Guerrero
<i>Norops</i> sp.	Carretera Santa Catarina Juquila-Puerto Escondido	Oaxaca
<i>Pachymedusa dacnicolor</i>	Carretera La Salinera-Vallecitos	Guerrero
<i>Pseudacris regilla</i>	San Ignacio	Baja California Sur
	La Bocuna, Cataviña	Baja California Sur
<i>Rana berlandieri</i>	La Laguna, Higuera	Nuevo León
	Paso Canoa	Oaxaca
	San Antonio Chimalapas	Oaxaca
	El Petén: frente al Cerro Cahuí	Guatemala
<i>Rana brownorum</i>	El Porvenir, Palenque	Chiapas
	Extensión Ríos, UJAT, Tenosique	Tabasco
	Rancharía Benito Juárez: Municipio Centla	Tabasco
	Camino La Estación de Biología Los Tuxtles-Laguna Escondida	Veracruz
	La Victoria Catemaco	Veracruz
<i>Rana cf. brownorum</i>	Piscifactoría de Teapa	Tabasco
	Lake Pownce, Lancaster	Nebraska, USA
<i>Rana catesbeiana</i>	Carretera Escuintla-El Triunfo	Chiapas
<i>Rana forreri</i>	Puente Madre Vieja	Chiapas
	Carretera Miguel Alemán- México	Guerrero
	San Vicente de Benítez	Guerrero
	Carretera Río Santiago-San Vicente	Guerrero
	Carretera Las Parotas-Río Santiago	Guerrero
	Laguna Tres Palos	Guerrero
	San Fernando, Tuxtla Gutiérrez	Chiapas
	Desviación Tepic-Santa María del Oro	Jalisco
Carretera Santa Maria de Oro-Cofradía	Nayarit	
<i>Rana maculata</i>	Cerro El Baúl: Colonia Rodulfo Figueroa	Chiapas
	Carretera Colonia Rodulfo Figueroa-Díaz Ordaz	Chiapas
	Lacanjá, cerca de Bonampak	Chiapas
	San Antonio Chimalapas	Oaxaca
<i>Rana cf. magnaocularis</i>	Carretera San José Mojarras-Paso de Lozada	Nayarit
	Carretera Tepic- Aguamilpas: Puente Arroyo	Nayarit
	Resbaloso	
<i>Rana cf. neovolcanica</i>	Carretera Las Cruces-Atenguillo: Puente La Piedra	Jalisco
	China	
<i>Rana psilonota</i>	Santa Maria Magdalena, rumbo a Cofradía	Jalisco
<i>Rana sierramadrensis</i>	Carretera San Vicente Benítez-San Vicente de Jesús	Guerrero
	San Vicente de Benítez	Guerrero
	Carretera Atoyac de Álvarez-Nueva Delhi	Guerrero
	Sierra Madre del Sur: Carretera Pochutla-San José Pacífico	Oaxaca

Tabla 3. Huéspedes y localidades de recolecta de nemátodos pulmonares para este estudio (autoridades apéndice I-II) (continuación).

Huéspedes	Localidades	Estados
<i>Rana vaillanti</i>	Chapultepec	Oaxaca
	Laguna Escondida	Veracruz
	La Victoria, Catemaco	Veracruz
<i>Rana zweifeli</i>	Carretera Puerto del Bálsamo-Vallecitos	Guerrero
	Carretera Tumbiscatio de Ruiz-Playitas	Michoacán
	Río Amacuzac, cerca de las Huertas	Morelos
<i>Rana taylori</i>	Buenos Aires	Costa Rica
<i>Rana</i> sp.	Colonia El Jobo, Tuxtla Gutiérrez	Chiapas
	Jardín Botánico, Tuxtla Gutiérrez	Chiapas
	Carretera Las Parotas-Río Santiago	Guerrero
	Carretera Vallecitos-Zihuaquio (W)	Guerrero
	Sierra de Arteaga: carretera a Tumbiscatio de Ruiz	Michoacán
	Huajimic	Nayarit
	7KM NE Zanatepec	Oaxaca
	La Fortaleza, Chimalapas	Oaxaca
	La Estación de Biología, Los Tuxtlas	Veracruz
<i>Rana</i> sp. (forma "Colima")	Rancho Julio Carrillo	Colima
	Coquimatlán	Colima
	La Laguna, Las Palmas	Jalisco
<i>Rana</i> sp. (forma "Papagayo")	Río Sabana	Guerrero
<i>Sibon sartorii</i>	Carretera Xpujil-Bel-ka	Campeche
	Cuetzalan	Puebla
	Carretera Valladolid- Mex 180 D	Yucatán
<i>Smilisca baudinii</i>	Reserva comunal la Cruz, Ocosingo, Km 148	Chiapas
	Carretera Palenque-Benemérito	Chiapas
	Municipio Ocosingo-Frontera Corozal: Carretera 3	Chiapas
	Buenos Aires	Costa Rica
	Carretera Puerto Vallarta-Talapa de Allende	Jalisco
	Sierra Cocoma: Carretera Talpa-Tomatlán	Jalisco
	Piscifactoría de Teapa	Tabasco
<i>Scinax stauferri</i>	Guadalupe Victoria, Mapastepec	Chiapas
<i>Storeira</i> sp.	Carretera 120, entre El Lobo-La Vuelta	Querétaro
<i>Thamnophis</i> cf. <i>eques</i>	Yuriria	Guanajuato
	La Magdalena, cerca de Tequila	Jalisco
	Zacapu	Michoacán
<i>Thamnophis godmani</i>	Sierra Negra	Puebla
<i>Thamnophis melanogaster</i>	Yuriria	Guanajuato
	La Magdalena	Jalisco
	Río Verde, Santiago	Jalisco
	San Juanico	Michoacán
	Carretera Zurumutaro-Tzintzunzan, cerca del Lago de Pátzcuaro	Michoacán
	Opongio, cerca del Lago de Pátzcuaro	Michoacán
<i>Thamnophis proximus</i>	Carretera Ría Lagartos- San Felipe	Yucatán

Tabla 4. Material solicitado del género *Rhabdias* y *Entomelas* depositados en las colecciones CNHE¹ y USPNC².

Especie	Huéspedes**	Región geográfica	Localidades	# Catálogo
<i>Rhabdias</i> spp.				
<i>R. agkistrodontis</i>	<i>Rhabdophis tigrinus</i> Boie, 1826	Asia, Japón	Isla de Honshu, Provincia de Kanawawa, Pueblo de Hakone	² 092278.02
<i>R. alabialis</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i> (Linnaeus, 1758; <i>Bufo horribilis</i> Wiegmann, 1833))	Norteamérica, Costa Rica	Puesto Río Murciélago, Guanacaste	² 098144.00
<i>R. ambystomae</i>	<i>Ambystoma laterale</i> Hallowell, 1856	Norteamérica, USA	Área del Lago Otis, Barry Co., Michigan	² 082125.02
<i>R. americanus</i>	<i>Bufo alvarius</i> Girard In Baird, 1859 (= <i>Ollotis alvaria</i> Girard en Baird, 1859).	Norteamérica, USA	Robles Junction, Pima Co., Arizona	² 081011.00
	<i>Bufo mazatlanensis</i> Taylor 1940 (= <i>Ollotis mazatlanensis</i> Taylor, 1940).	Norteamérica, México	Rancho el Carrizal, Sonora	² 089802.00
<i>R. bakeri</i>	<i>Rana sylvatica</i> (= <i>Lithobates sylvaticus</i>)	Norteamérica, USA	Cerca de Petersburg, Nelson, North Dakota	² 096379.00
<i>R. bufonis</i>	<i>Bufo</i> sp.	Centroamérica, Panamá	Penonome	² 027065.00
<i>R. elegans</i>	<i>Hyla lanciformis</i> Rivero, 1971 (= <i>Hypsiboas lanciformis</i> Cope, 1871).	Sudamérica, Ecuador	Puerto Sa Km 3, Provincia de Pastaza	² 084920.00
	<i>Eleutherodactylus shrevei</i>	Caribe, Las Antillas	San Vicente (Antillas menores)	² 087516.00
<i>R. chamaeleonis</i>	<i>Chamaeleo hoehnelii</i> Steindachner 1891	África	Kenia	² 059095.00
<i>R. eustreptos</i>	<i>Lampropeltis getulus floridana</i> Blanchard, 1919	Norteamérica, USA	Parque Zoológico de New York	² 042118.00
<i>R. füelleborni</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>)	Centroamérica, Guatemala*	Olas de Moca, Sololá	¹ 1975
		Sudamérica, Brasil	Sao Paulo	² 032536.00
		Océano Atlántico, Bermudas	St. George's Parish	² 083796.00
		Norteamérica, México	Río Pesquerias, Zuazua, Nuevo León	¹ 4640
		Norteamérica, México	Emiliano Zapata, Chamela, Jalisco	¹ 3776
		Norteamérica, México	La Presita, El Carmen, Nuevo León	¹ 4639
		Norteamérica, México	La Laguna, Higueras, Nuevo León	¹ 4641
	<i>B. marmoreus</i> Wiegmann, 1833 (= <i>Ollotis marmorea</i> Wiegmann, 1833).	Norteamérica, México	Emiliano Zapata, Chamela, Jalisco	¹ 3771
	<i>Rana berlandieri</i> Baird, 1859 (= <i>Lithobates berlandieri</i> Baird, 1859).	Norteamérica, México	La Laguna, Higueras, Nuevo León	¹ 4642
	<i>Rana</i> sp.	Centroamérica, Guatemala	Olas de Moca, Suchitepéquez	¹ 1976

Tabla 4. Material solicitado del género *Rhabdias* y *Entomelas* depositados en las colecciones CNHE¹ y USPNC² (continuación).

Especie	Huéspedes**	Región geográfica	Localidades	# Catálogo
<i>Rhabdias</i> spp.				
<i>R. füelleborni</i>	<i>Rana</i> sp.	Centroamérica, Guatemala	Monte de Oro, Sololá	¹ 1977
<i>R. fuscovenosa</i>	<i>Thamnophis melanogaster</i>	Norteamérica, México	Lago de Cuitzeo, Michoacán	¹ 3631
		Norteamérica, México	Isla de los Alacranes, Chapala, Jalisco	¹ 3475, ¹ 3479
	<i>Thamnophis eques</i>	Norteamérica, México	San Pedro Tlaltizapán, Estado de México	¹ 3629
	Norteamérica, México Norteamérica, México	Lago de Pátzcuaro, Michoacán Isla de los Alacranes, Chapala, Jalisco	¹ 3632 ¹ 3630	
<i>R. hermaphrodita</i>	<i>Bufo crucifer</i> Wied-Neuwied, 1821 (= <i>Chaunus crucifer</i> Wied-Neuwied, 1821)	Sudamérica, Paraguay	Departamento de Caazapa, Parque Nacional	² 08525.00
<i>R. hylae</i>	<i>Limnodynastes tasmaniensis</i> Günther, 1858	Australia, NSW	Área de Gosford	² 091190.00
<i>R. joaquinensis</i>	<i>Rana blairi</i> Mecham, Littlejohn, Oldham, Brown y Brown, 1973 (= <i>Lithobates blairi</i> Mecham, Littlejohn, Oldham, Brown, y Brown, 1973).	Norteamérica, USA	Cherokee Co., Kansas	² 088047.02
<i>R. nipponica</i>	<i>R. rugosa</i> Temminck y Schlegel, 1838 (= <i>Glandirana rugosa</i> Temminck y Schlegel, 1838)	Asia, Japón	Isla Honshu	² 091354.00
<i>R. ranae</i>	<i>Pseudacris regilla</i> Baird y Girard, 1852 (= <i>Hyla regilla</i> Baird y Girard, 1852)	Norteamérica, México	Miraflores, Baja California Sur	² 088586.00
	<i>Rana tarahumarae</i> Boulenger, 1917 (= <i>Lithobates tarahumarae</i> Boulenger, 1917).	Norteamérica, México	Salmon Choquinacahui, Sonora	² 089190.00
	<i>Leptodactylus melanonotus</i> Hallowell, 1861	Norteamérica, México	Alamos, Sonora	² 089813.00
<i>R. savagei</i>	<i>Rana berlandieri</i> (= <i>Lithobates berlandieri</i>).	Norteamérica, México	La Laguna, Higueras, Nuevo León	¹ 5034
	<i>R. forreri</i> Boulenger, 1883 (= <i>Lithobates forreri</i> Boulenger, 1883).	América Central, Costa Rica	Guanacaste, Provincia Tilaran	² 094848.00
	<i>Eleutherodactylus caryophyllaceus</i>	América Central, Costa Rica	El silencio de sitio Mata, La Suiza, Provincia de Cartago	² 098691.00
	<i>Eleutherodactylus gollmeri</i>	América Central, Costa Rica	El silencio de sitio Mata, La Suiza, Provincia de Cartago	² 098710.00
	<i>Eleutherodactylus melanostictus</i> <i>Hyla loquax</i>	América Central, Costa Rica América Central, Costa Rica	1.75km ESE Monteverde, Provincia Puntarenas Moravia de Chkirripo, Provincia de Cartago	² 098714.00 ² 098748.00

Tabla 4. Material solicitado del género *Rhabdias* y *Entomelas* depositados en las colecciones CNHE¹ y USPNC² (continuación).

Especie	Huéspedes	Región geográfica	Localidades	# Catálogo
<i>Rhabdias</i> spp.				
<i>R. savagei</i>	<i>Smilisca phaeota</i>	América Central, Costa Rica	Las Cruces, Provincia Puntarenas	² 098767.00
<i>R. sphaerocephala</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>)	Norteamérica, México	Veracruz, Veracruz	¹ 002057
		Norteamérica, México	Huixtla, Chiapas	¹ 001986
		Norteamérica, México	Catemaco, Veracruz	¹ 002227
		Norteamérica, Costa Rica	Río Tiribi, Paso Ancho, San José Caserio la Peña Zarcero	¹ 2284
	<i>Rana vaillanti</i> Brocchi, 1877 (= <i>Lithobates vaillanti</i> Brocchi, 1877).	Norteamérica, México	Laguna Escondida, Veracruz	¹ 4095
				¹ 4096
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>		Norteamérica, México	Desviación Barra de Sontecomapan, Veracruz
<i>Smilisca baudinii</i> Duméril y Bibron, 1841		Norteamérica, México	Potrero, Veracruz	¹ 2593
<i>R. pseudosphaerocephala</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>)	Centroamérica, Costa Rica	Provincia de León, León, Nicaragua	² 098146.00
<i>R. vellardi</i>	<i>Agkistrodon bilineatus</i> Günther, 1863	Centroamérica, Guatemala	Guazacapán	¹ 4458
<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Rana montezumae</i> Baird, 1854 (= <i>Lithobates montezumae</i> Baird, 1854).	Norteamérica, México	San Pedro Tlatizapan, Estado de México	¹ 3984
		Norteamérica, México	San Pedro Las Playas, Laguna Tres Palos, Guerrero	¹ 4457
	<i>R. forreri</i> (= <i>Lithobates forreri</i>).		Norteamérica, México	Carretera Acapulco-Aeropuerto, Guerrero
<i>Entomelas</i> spp.				
<i>E. entomelas</i>	<i>Sauria: Anguis fragilis</i> Linnaeus, 1758 (= <i>Anguis fragilis</i> subsp. <i>colchica</i> Nordmann 1840; <i>Anguis fragilis</i> subsp. <i>fragilis</i> Linnaeus, 1758).	Norteamérica, USA	Parque Zoológico Nacional de Washington	² 032213.00
<i>E. dujardini</i>	<i>Anguis fragilis</i> Grass lizard	ASIA, Turquía	Spanaca	² 061925.00
		Asia, Turquía	Lago Abakt	² 067139.00

* Registrado originalmente como *Bufo horribilis*.

+ Material depositado en CNHE 4457, 4458 y 4459 fue originalmente reportado como *Rhabdias sphaerocephala* por Cabrera-Guzmán (2002), y posteriormente en Cabrera-Guzmán *et al.*, 2007, la registran como *Rhabdias* sp.

** Los cambios taxonómicos de los huéspedes de la tabla 4, se presentan acorde con las siguientes bases de datos:

- Bisby, F. A., M. A. Ruggiero, Y. R. Roskov, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, P. M. Kirk, A. Soulier-Perkins, y J. van Hertum (eds) 2006. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist. CD-ROM; Species 2000: Reading, U.K.

- Frost, Darrel R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

- Retrieved February, 27, 2007, from the Integrated Taxonomic Information System on-line database, <http://www.itis.gov>.

Estudio molecular

El estudio taxonómico de los helmintos se basa tradicionalmente en caracteres morfológicos; sin embargo, en ocasiones éstos no proporcionan suficiente información para

diferenciar a las especies muy relacionadas o para precisar sus relaciones de parentesco (Adams, 1998; Nadler, 2002), por lo que en este estudio se utilizan las secuencias de DNA como fuente adicional de caracteres.

Previo a la extracción de DNA, se realizó el estudio morfológico de cada ejemplar para asignarlo a alguna de las especies descritas. Para este estudio, se emplearon ejemplares que fueron fijados con alcohol etílico absoluto y en algunos casos en alcohol etílico 70%.

Digestión y extracción de DNA genómico

Los ejemplares fijados para este estudio, se digirieron y se extrajo el DNA genómico por medio de varias técnicas: 1) fenol/cloroformo (Hillis *et al.*, 1996), 2) Kit de extracción DNeasy Tissue Kit (Quiagen) (según las especificaciones recomendadas por el fabricante) y 3) con la técnica de extracción empleando DNAzol (Molecular Research Center, Cincinnati, Ohio) (Carreño y Nadler, 2003) (los protocolos se explican con más detalle en el apéndice I-III).

Amplificación

Se amplificaron principalmente secuencias parciales de dos regiones del ácido desoxirribonucleico mitocondrial (*mtDNA*): citocromo oxidasa subunidad 1 (*COX 1*) y citocromo b (*cyt b*). Alternativamente se amplificaron algunas regiones del DNA ribosomal (*rDNA*) solo para algunas muestras: los espaciadores internos 1 y 2 (ITS-1 e ITS-2) y el gen completo del 5.8S.

La amplificación se efectuó mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés) (Palumbi, 1996), empleando los iniciadores (primers) enlistados en la tabla 5. La reacción de PCR, así como las reacciones de secuenciación (ver más adelante) se llevaron al cabo en un termociclador Mastercycler® gradient 5331 (Eppendorf Scientific).

Cada mezcla de reacción contenía un volumen final de 25 µl: 2.5 µl de buffer PCR 10X, 2.5 µl de la mezcla de dNTP's, 1.25 µl de 50 mM de MgCl₂, 2.0 µl de cada primer (10 pmol/µl), 0.125 µl de la Taq DNA polimerasa (5 unidades, amplificasa Biogénica), 2 µl de DNA, y el resto de agua bidestilada y estéril (ddH₂O).

Las condiciones de PCR fueron las siguientes para amplificar las secuencias parciales:

COX1: 95 °C por 1 min, 95 °C por 1 min, la temperatura de alineación oscilaba entre 55°C a 47 °C por 1:30 min, 72° C por 2: 30 min, por 30 ciclos, 72° C por 5 min y finalmente se mantuvo a 4 °C. En algunos casos se amplificaron las muestras con el siguiente programa: 94 °C por 5 min, 95 °C por 2 min (o 1:30 min), la temperatura de alineación oscilaba entre 47 a 40 °C por 2 min (o 1:30 min), 72° C por 2 min (o 1:30 min), por 5 ciclos, seguidos de 94 °C por 1

min, la temperatura de alineación oscilaba entre 47 a 40 °C por 1 min, 72° C por 1 min, por 30 ciclos, 72° C por 5 min y finalmente se mantuvo a 4 °C.

cyt b: 94 °C por 5 min, 95 °C por 2 min (o 1:30 min), la temperatura de alineación oscilaba entre 40 a 47 °C por 2 min (o 1:30 min), 72° C por 2 min (o 1:30 min), por 5 ciclos, seguidos de 94 °C por 1 min, la temperatura de alineación oscilaba entre 40 a 47 °C por 1 min, 72° C por 1 min, por 30 ciclos, 72° C por 5 min y finalmente se mantuvo a 4 °C.

La región ITS-2: 94 °C por 1 min, 92 °C por 30 seg, la temperatura de alineación oscilaba entre 50 a 55 °C por 30 seg, 72° C por 1:30 min, por 35 ciclos, 72° C por 5 min y finalmente se mantuvo a 4 °C.

La región ITS-1, 5.8S, ITS-2: 94 °C por 5 min, 92 °C por 30 seg, la temperatura de alineación oscilaba entre 47 a 50 °C por 1:30 min, 72° C por 1:30 min, por 35 ciclos, 72° C por 10 min y finalmente se mantuvo a 4 °C.

Al final de la PCR, los productos se visualizaron en un gel de agarosa 1% en un buffer de Tris-Acetato-EDTA (TAE).

Purificación

Se purificó el DNA producto de la PCR usando alguna de la siguientes técnicas:1) el kit Quiagen QIAquick Spin purification (Quiagen Inc.), 2) el método de purificación con acetato de sodio y 3) con columnas de purificación de Millipore (Millipore Inc.) (protocolos, apéndice I-III).

Se evaluó y cuantificó la muestra del purificado en un gel de agarosa 1% en un buffer de TAE. Para la cuantificación de cada muestra, se corrió en un pozo: 2 µl del DNA amplificado mezclado con 1 µl de Blue juice, y se comparó la brillantez con la escalera que se adicionó a otro pozo (3 µl de Mass Ruler DNA ladder, Fermentas).

Secuenciación

Se llevó al cabo la reacción de secuencia cíclica (Murray, 1989; Craxton, 1991) para obtener las secuencias de nucleótidos. En esta reacción, cada uno de los nucleótidos está marcado con fluorescencia de diferente color (Sanger *et al.*, 1977), de modo que la terminación de cada fragmento se detectó con un secuenciador automático ABI Prism 310 marca Perkin-Elmer.

Los productos de PCR purificados fueron secuenciados empleando el Big Dye Terminator® sequencing kit (Applied Biosystems) y los mismos primers de la amplificación respectiva.

La reacción de secuencia para cada muestra (en ambas direcciones), contenía 2µl 2.5x sequencing buffer, 2 µl Big Dye terminador mix, 1 µl primer 10 pmol/µl, 1-3 µl de DNA purificado

(depende de la concentración del producto purificado), y por último se adicionaron ~5 µl de ddH₂O.

Tabla 5. Primers utilizados para amplificar y secuenciar los segmentos de los genes del *mtDNA* y del *rDNA**.

Genes	Primers	Secuencia	referencia
CO1	JB3 (CO1F)	5'-TTT TTT GGG CAT CCTGAG GTT TAT-3'	Morgan y Blair, 1998
CO1	JB4.5 (CO1R)	5'-TAA AGA AAG AAC ATA ATG AAA ATG-3'	Morgan y Blair, 1998
Cyt b	CYTRRHALICHT	5'-CAG AAC GTA AAA TAG TAA AAG C-3'	Com. pers. Mejia-Madrid
Cyt b	CYTB	5'-TTT TTT TTA TTT ATT TAT TTA CAT ATT TTT AAG GG-3'	Com. pers. Mejia-Madrid
Cyt b	Cytb Y	5'- TTA WTT ATT TAC ATA TTT TTA AGG G -3'	Presente trabajo
Cyt b	Cytb X	5'- CAG GWA CAA TAT GHA YWG GAC-3'	Presente trabajo
ITS-2	ITS-2 F	5'-TGT GTC GAT GAA GAA CGC AG-3'	Gasser y Hoste, 1995
ITS-2	ITS-2 R	5'-TTC TAT GCT TAA ATT CAG GGG-3'	Gasser y Hoste, 1995
ITS1, 5.8S, ITS-2	BD1	5'-GTC GTA ACA AGG TTT CGC TA-3'	Bowles <i>et al.</i> , 1995
ITS1, 5.8S, ITS-2	BD2	5'-TAT CGT TAA ATT CAG CGG GT-3'	Bowles <i>et al.</i> , 1995

* Se amplificaron y secuenciaron principalmente los segmentos parciales de los genes *COX1* y *cyt b* del *mtDNA*. Para algunas muestras se amplificaron y secuenciaron las regiones ITS-1 e ITS-2 y el gen completo del 5.8S (capítulo II).

Las condiciones de PCR para la reacción de secuencia fueron las siguientes (la temperatura de alineación depende de la temperatura de alineación de cada primer): 96 °C por 3 min, 96 °C por 10 seg, temperatura de alineación de cada primer por 5 seg, 60° C por 4 min, por 25 ciclos, y finalmente se mantiene a 4 °C. En algunos casos se emplearon las siguientes condiciones: 94 °C por 2 min, 94 °C por 1 min, temperatura de alineación de cada primer por 1 min, 60° C por 4 min, por 25 o 30 ciclos, 60 °C por 5 min y finalmente se mantiene a 4 °C.

Se recobraron las reacciones de secuencia empleando las columnas CentriSep (Princeton separations Inc.) (apéndice I-III).

Alineamiento de secuencias y análisis filogenéticos

Las secuencias obtenidas de los nemátodos pulmonares se editaron en el programa Bioedit versión 5.0.0 (Hall, 2001) y alinearon usando el programa computacional Clustal W (Thompson *et al.*, 1994) integrado en el mismo. En el caso de las secuencias del *mtDNA* no hay inserciones o deleciones en las secuencias analizadas.

Para las secuencias obtenidas del *rDNA* de algunas muestras se alinearon y compararon con aquellas disponibles del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/index.html>) (tabla 6, y ver apéndice I-V). No hay secuencias generadas de *mtDNA* disponibles en GenBank.

Tabla 6. Secuencias de *Rhabdias* obtenidas de Genbank, localidades de recolecta y claves de acceso.

Especie	Huésped	Localidad	No. acceso	Referencia
<i>Rhabdias bakeri</i>	<i>Rana pipiens</i>	USA: Dakota del Norte	DQ264774	Tkach <i>et al.</i> , 2006
		USA: Dakota del Norte	DQ264773	
	<i>Ra. sylvatica</i>	USA: Dakota del Norte	DQ264772	
		USA: Dakota del Norte	DQ264771	
<i>R. ranae</i>	<i>Ra. pipiens</i>	USA: Dakota del Norte	DQ264770	
		USA: California	DQ264769	
		USA: Wisconsin	DQ264768	
		USA: Dakota del Norte	DQ264767	
<i>R. pseudosphaerocephala</i>	<i>Bufo marinus</i>	USA: Dakota del Norte	DQ264766	Kuzmin <i>et al.</i> , 2007
		Centroamérica: Costa Rica	DQ845734	
		Centroamérica: Costa Rica	DQ845735	
		Centroamérica: Costa Rica	DQ845736	
		Centroamérica: Nicaragua	DQ845737	
<i>R. sphaerocephala</i>	<i>B. bufo</i>	Centroamérica: Nicaragua	DQ845738	
		Europa: Ucrania	DQ845739	
		Europa: Ucrania	DQ845740	
		Europa: Ucrania	DQ845741	

Las relaciones filogenéticas entre los miembros de la familia Rhabdiasidae son inciertas, se desconoce cuál es el grupo hermano de *Rhabdias*, por lo que se utilizó a otro miembro de la familia Rhabdiasidae, *Entomelas floresvillelai* Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005, como grupo externo para las relaciones filogenéticas intra e interespecíficas de *Rhabdias* sp. en México (especie descrita como resultado del presente trabajo, ver apéndice I-IV).

Se calculó el porcentaje de divergencia de las secuencias entre cada muestra y se elaboró una matriz de similitud utilizando el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002) (para cada gen analizado). Los análisis se efectuaron en el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002).

Para todas las regiones y genes analizados se realizaron análisis bajo el criterio de máxima parsimonia (MP), con búsquedas heurísticas con 100 replicas al azar (todos los caracteres desordenados, con igual peso), con las opciones stepwise addition y branch swapping (intercambio de ramas) con la opción (TBR) Tree Bisection and Reconnection (corte y reconexión binaria) y para evaluar el soporte de ramas aplicó una prueba de Bootstrap y Jackknife con 1000 réplicas, utilizando el programa PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2002).

Se obtuvieron de manera independiente las reconstrucciones filogenéticas¹⁴ por cada región o gen analizado. Posteriormente para delimitar a las especies, se efectuó un análisis del conjunto de datos combinados (exclusivamente con los genes analizados de *mtDNA*) a través de una búsqueda heurística con 100 replicas al azar (todos los caracteres desordenados, con

¹⁴Consultar el apéndice I-V: Reconstrucción filogenética.

igual peso), con las opciones “stepwise addition” y “branch swapping” (intercambio de ramas) con la opción (TBR) “Tree Bisection and Reconnection” (corte y reconexión binaria) y para evaluar el soporte de ramas aplicó una prueba de “Bootstrap” y “Jackknife” con 1000 réplicas, utilizando el programa PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2002). Adicionalmente, se calculó el índice de Bremer para cada nodo (Bremer, 1988), mediante el programa de cómputo AutoDecay versión 4.0 (Eriksson, 1998).

Cabe mencionar que los árboles de genes en ocasiones pueden presentar incongruencias con los árboles de especies y entre diferentes genes y cuando esto ocurre puede deberse a diferentes procesos: sorteo de linajes, coalescencia profunda, duplicación génica o transferencia génica horizontal (Doyle, 1992; Maddison, 1997; Slowinski y Page, 1999; Avise, 2000). Por lo anterior, se ha recomendado el empleo de más de un marcador molecular para robustecer la hipótesis filogenética en diferentes niveles (Avise, 2000; Nadler, 2002; Wiens y Penkrot, 2002), adicionalmente a la información morfológica que se tenga. Hay diferentes propuestas para analizar a los datos moleculares: particiones de datos (Miyamoto y Fich, 1995), evidencia total (Kluge, 1998) o análisis condicionado (Bull *et al.*, 1993). Al emplear la evidencia total, se ha observado que se obtiene un resultado más robusto al analizar el total de la información disponible (Kluge, 1998), partiendo de que los diferentes genes producirán resultados similares en su conjunto debido a que toda la información proviene de un organismo (Kluge, 1998). El presente trabajo sigue esta propuesta de análisis de datos.

A partir del análisis filogenético intra e interespecífico se optimizaron algunos caracteres de importancia taxonómica en el género: tamaño corporal, localización de la vulva, la estructura de los labios, así como la preferencia hospedatoria (Baker, 1987a; Kuzmin *et al.*, 2003).

Estudio biogeográfico

Distribución geográfica

Para delimitar las áreas de distribución geográfica de los nemátodos analizados de la familia Rhabdiasidae en México, se utilizó un sistema de información geográfica (SIG). En aquellos casos en los que no se cuenta con las georeferencias se obtuvieron a partir de mapas o información bibliográfica. Los datos geográficos se capturaron, almacenaron y analizaron empleando el programa computacional ArcView GIS 3.2. (Environmental Systems Research Institute® (ESRI)) ((ESRI, 2000). Se empleó la técnica de la cuadrícula (“mapas cuadriculados”) (de 1° latitud x 1° longitud y 0.5° latitud x 0.5° longitud) para delimitar las áreas de distribución de las especies analizadas (según Trujano y Rodríguez, 2008) (ver capítulo IV para más detalle

y apéndice I-VI) y se presentan en el marco de la regionalización propuesta por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).

Alternativamente, con base en la información recopilada se detectan zonas de alta riqueza y por número de registros para éste grupo de nematodos por cuadros ($1^\circ \times 1^\circ$ y $0.5^\circ \times 0.5^\circ$), así como por Estados de la Republica mexicana.

Análisis biogeográfico histórico

A partir de las relaciones filogenéticas intra e interespecíficas del género *Rhabdias* (capítulo III), se trabajó con 3 grupos monofiléticos con una marcada preferencia hospedatoria, los cuales se trataron como independientes en los análisis (capítulo V). Los grupos de *Rhabdias* seleccionados son parásitos de diversas especies de anuros de Bufonidae, Hylidae, y Ranidae: 2 especies con afinidad Neártica (*Rhabdias ranae* y *R. peninsularis*) y 8 Neotropicales (*R. alabialis*, *R. füelleborni*, *R. pseudosphaerocephala*, *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica), *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*), *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico) y *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*) (ver capítulo III para más detalle).

Basado en la regionalización propuesta por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) (tabla 7), se analizaron exclusivamente las áreas de endemismo de los 3 grupos monofiléticos seleccionados. Se obtuvieron “cladogramas taxonómicos de áreas”, sustituyendo cada individuo terminal, por su distribución geográfica acorde con la propuesta de provincias fisiográficas de Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) (tabla 7). Se inspeccionó cada cladograma de áreas y se identificaron las inconsistencias en cada uno de ellos.

Se compararon y contrastaron los patrones geográficos observados para cada taxón. Se obtuvieron cladogramas generales de áreas por medio de cuatro métodos: análisis de parsimonia de Brooks primario (BPA, por sus siglas en inglés) o simplicidad cuantitativa (Brooks, 1985, 1990; Brooks y McLennan, 2001; Books et al., 2001) y análisis de parsimonia de Brooks (BPA) secundario (Brooks, 1990; Brooks et al., 2001) empleado el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002); árboles reconciliados empleando el programa por el programa Component 2.0 (Page, 1993) (según Flores-Villela y Martínez-Salazar, 2008); y análisis de subárboles libres de paralogía (Nelson y Ladiges, 1996), empleando el programa TASS (en TAX, Nelson y Ladgies, 1995), para obtener cladogramas generales de áreas.

Tabla 7. Regionalización definida por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).

Regiones Naturales	Región	Acrónimo	Descripción
I. Tierras secas extratropicales	1	MN	Mesa del Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense)
	2	DSON y PBC	Desierto de Sonora y Península de Baja California
II. Tierras altas tropicales frías	3	ENT	Eje Neovolcánico
	4	SMS y NO	Sierra Madre del Sur y Norte de Oaxaca
	5	TACHIS	Tierras altas de Chiapas
III. Tierras bajas tropicales	6	PCGM, PY	Planicie Costera del Golfo de México y Península de Yucatán
	7	TBP, CB, y DCHIS	Tierras bajas del Pacífico, Cuenca del Balsas y Depresión de Chiapas
IV. Tierras altas extratropicales	8	SMOCC	Sierra Madre Occidental
	9	SMORI	Sierra Madre Oriental (parte alta)
V. Tierras subhúmedas extratropicales	10	TSANL y TSATAMPS	Tierras semiáridas de Nuevo León y Tamaulipas.

¹West (1964) dividió a México en cinco regiones naturales, basándose en el clima y la vegetación, propuesta modificada por Flores-Villela (1993).

Literatura citada

- Adams, B. J.** 1998. Species concepts and the evolutionary paradigm in modern nematology. *Journal of Nematology* 30: 1–21.
- Anderson, R. C.** 1992. Nematode parasites of vertebrates. Their development and Transmission. C. A. B. International 578pp.
- Anderson, M. R. C., and B. Brain.** 1982. CIH Keys to nematode parasites of vertebrates. No. 9. Keys to genera of the Superfamilies Rhabditoidea, Dioctophymatoidea, Trichinelloidea and Muscspiceoidea. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, England.
- Avise, J. C.** 2000. Phylogeography. The history and formation of new species. Massachusetts: Harvard University Press, 447pp.
- Baker, M. R.** 1978. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 56: 2127- 2141.
- Baker, M. R.** 1979. The free-living and parasitic development of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology* 57: 161-178.
- Baker, M. R.** 1980. Revision of *Entomelas* Travassos, 1930 (Nematoda: Rhabdiasidae) with a review of genera in the family. *Systematic for Parasitology* 1: 83-90.
- Baker, M. R.** 1981. Redescription of *Pneumonema tiliquae* Johnston, 1916 (Nematoda: Rhabdiasidae) from an Australian skink. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 48: 159-162.
- Baker, M. R.** 1982. Systematics and zoogeography of three new nematode parasites of the frog *Breviceps sylvestris sylvestris* FitzSimons from South Africa. *Canadian Journal of Zoology* 60: 3134-3142.
- Baker, M. R.** 1987a. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology* 57: 161 –178.

- Baker, M. R.** 1987b. *Rhabdias collaris* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from frogs of Tanzania. *Systematic Parasitology* 9: 199-201.
- Baker, M. R.** 1987c. Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles. Memorial University of Newfoundland, Occasional Papers in Biology 11: 1–325.
- Ballantyne, R. J. and J. C. Pearson.** 1963. The taxonomic position of the nematode *Pneumonema tiliquae*. *Australian Journal of Science* 25: 498.
- Blaxter, M. L., P. De Ley, J. Garey, L. X. Liu, P. Scheldeman, A. Vierstraete, J. Vanfleteren, L. Y. Mackey, M. Dorris, L. M. Frisse, J. T. Vida, and W. K. Thomas.** 1998. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature* 392: 71–75.
- Boviri, T.** 1911. Ueber das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an *Rhabditis nigrovenosa*. *Verhandlungen der Physikalisch-Medizinischen Gesellschaft in Würzburg* 41: 83-97.
- Bowles, J., D. Blair, and D. P. McManus.** 1995. A molecular phylogeny of the human schistosomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2: 103–109.
- Bravo-Hollis, M., y E. Caballero y Caballero.** 1940. Nematodos parásitos de los batracios de México. IV. *Anales del Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 11: 239–247.
- Bremer, K.** 1988. The limits of amino sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Brenes, R. R., y M. Bravo-Hollis.** 1959. Helmintos de la Republica de Costa Rica. VIII. Nematoda 2. Algunos nematodos de *Bufo marinus marinus* (L.) y algunas consideraciones sobre los géneros *Oxysomatium* y *Aplectana*. *Revista de Biología Tropical* 7: 35–55.
- Brooks, D. R.** 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annual Missouri Botanical Garden* 72: 660-680.
- Brooks, D. R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39: 14-30.
- Brooks, D. R.** 2003. Parasite systematics in the age of discovery. *Journal of Parasitology* 89 (supplement): S72-S77.
- Brooks, D. R.** 2005. Historical biogeography in the age of complexity: Expansion and integration. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 79-94.
- Brooks, D. R., and E. P. Hoberg.** 2000. Triage for the biosphere: the need and rationale for taxonomic inventories and phylogenetic studies of parasites. *Comparative Parasitology* 67: 1-25.
- Brooks, D. R., V. León-Règagnon y G. Pérez-Ponce de León.** 2001. Los Parásitos y la Biodiversidad. En: H. M. Hernández, A. N. García A., F. Alvarez y M. Ulloa (Eds.) *Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad*. Instituto de Biología, UNAM, Fondo de Cultura Económica, México. Pp. 245-289.
- Brooks, D. R., and D. A. McLennan.** 1993. *Phylogeny, ecology and behavior. A research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 434p.
- Brooks, D. R., and D. A. McLennan.** 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 757-767.

- Brooks, D. R., M. G. P. Van Veller y D. H. McLenan.** 2001. How to do BPA, really, *Journal of Biogeography* 38: 345-358.
- Bull, J. J., J. P. Huelsenbeck., C. W. Cunningham, D. L. Swofford, and P. J. Waddell.** 1993. Partitioning and combining data in phylogenetic analysis. *Systematic biology* 42: 384-397.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 2001. *Falcaustra lowei* n. sp. and other helminths from the Tarahumara frog, *Rana tarahumarae* (Anura: Ranidae), from Sonora, México. *Journal of Parasitology* 87: 340–344.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 2005. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidea), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology* 91: 600–605.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 2006 Helminths in *Mesaspis monticola* (Squamata: Anguillidae) from Costa Rica, with the description of a new species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae) and a new species of *Skirjabinodon* (Nematoda: Pharyngodonidae). *Parasite* 13: 183-191.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and S. R. Thelford Jr.** 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology* 89: 113–117.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and L. J. Vitt.** 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) and other helminths from *Norops capito* (Sauria: Polychrotidae) from Nicaragua. *Journal of Parasitology* 93: 129-131.
- Bush, A. O., J. C. Fernández, G. W. Esh, and J. R. Seed.** 2001. Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press. Cambridge United Kingdom. 353 pp.
- Caballero y Caballero, E.** 1949. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Nematoda. 5ª parte. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 20: 279–292.
- Caballero y Caballero, E.** 1954. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. 8ª parte. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 25: 259–274.
- 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 horribilis* Wiegmann, 1833. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 45: 45–50.
- Cabrera-Guzmán, E.** 2002. Comunidades de helmintos parásitos de *Rana forreri* Boulenger, 1883 (Amphibia: Ranidae) en dos localidades del municipio de Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Herpetologica Mexicana* 10: 63.
- Cabrera-Guzmán, E., V. León-Règagnon, and L. García-Prieto.** 2007. Helminth Parasites of the Leopard Frog *Rana cf. forreri* (Amphibia: Ranidae) in Acapulco, Guerrero, Mexico. *Comparative Parasitology* 74: 96-107.
- Carreño, R. A., and S. A. Nadler.** 2003. Phylogenetic analysis of the Metastrongyloidea (Nematoda: Strongylida) inferred from ribosomal RNA gene sequences. *Journal of Parasitology* 89: 965–973.
- Chabaud, A. G., Brygoo E. R., and A. G. Petter.** 1961. Description et caracteres biologiques de deux nouveaux *Rhabdias malgaches*. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee* 36: 752-763.

- Chu, T.** 1936. Studies on the life history of *Rhabdias fuscovenosa* var. *catanensis* (Rizzo, 1902). *Journal of Parasitology* 22: 140-160.
- Craxton, M.** 1991. Linear amplification sequencing: a powerful method for DNA sequencing. *Methods* 3: 20-24.
- Criscione, C. D., and M. S. Blouin.** 2004. Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes. *Evolution* 58: 198-202.
- Crusz, H., and V. Sanmugasunderam.** 1973. Parasites of the relict fauna of Ceylon III. Nematodes from a rhacophorid frog and reptiles of the hill country. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 48: 767-795.
- Da Silva, H. R.** 1997. Two character states new for hylines and the taxonomy of the genus *Pseudacris*. *Journal of Herpetology* 31: 609-613.
- Doyle, J.** 1992. Genes trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botanic* 17: 1444-163.
- Dreyfus, A.** 1937. Sobre o mecanismo de formação dos espermatozoides nas zonas testiculares da forma parasita de *Rhabdias fülleborni* Trav. *Revista de Biología e Higiene, Sao Paulo* 8: 5-9.
- Eriksson, T.** 1998. AutoDecay ver. 4.0 (program distributed by the autor). Department of Botany, Stockholm University. Stockholm.
- Espinoza-Jiménez, A., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, and V. León-Règagnon.** 2007. Checklist of helminth parasites of the cane toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* 93: 937-944.
- Fernandes, M. P. M., and S. V. de Souza.** 1974. Redescricao de *Acanthorhabdias acanthorhabdias* Pereira, 1927. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz* 72: 291-292.
- Flores-Villela, O.** 1993. Herpetofauna of México: Distribution and endemism. In: T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot, and F. Fa (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York. Pp. 253-280.
- Flores-Villela, O.** 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. In *Biodiversidad Biológica de México*, T. P. Ramammorthy, R. Bye, and A. Lot (Eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 251-278.
- Flores-Villela, O., y I. Goyenechea.** 2001. A comparison of hypothesis of historical area relationships for México and Central America, or in search for the lost pattern. En: J. Johnson, R. G. Webb, and O. Flores-Villela (Eds.). *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*. Centennial Museum. Special Publication. University of Texas, El Paso, Texas, USA., 1: 171-181
- Flores-Villela, O., y I. Goyenechea.** 2003. Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. En: Morrone, J.J. y J. B. Llorente (Eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, CONABIO, Posgrado de la UNAM and Facultad de Ciencias-UNAM., Pp. 289-296.
- Flores-Villela, O., y E. A. Martínez-Salazar.** 2008. Práctica 72. Biogeografía Cladística XI: Árboles reconciliados. En: Luis, M. A., A. N. Castañeda S., J. J. Morrone y J. Llorente B. (Eds.). *Manual de Prácticas de Biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F., P.p.220-227.

- Frost, D. R.** 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frost, D. R., T. Grant, and J. R. Mendelson III.** 2006. *Ollotis* Cope, 1875 is the oldest name for the genus currently referred to as *Cranopsis* Cope, 1875 (Anura: Hylloides: Bufonidae). *Copeia* 3: 558.
- Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sá, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, M. Wilkinson et al.** 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1–370.
- Fülleborn, F.** 1928. Ueber den Injectionsweg bei *Rhabdias bufonis* (*Rhabdonema nigrovenosum*) des Frosches nebst Versuchungen über die Lymphzirkulation des letzteren. *Zentralblatt für Bakteriologie und Parasitenkunde und Infektionskrankheiten? Abteilung I. Originale*, 109: 444-462.
- Galicia-Guerrero, S., C. R. Bursey, S. R. Goldberg, and G. Salgado-Maldonado.** 2000. Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco, México. *Comparative Parasitology* 67: 129–133.
- Gasser R. B., and H. Hoste.** 1995. Genetic markers for closely related parasitic nematodes. *Molecular and Cellular Probes*. 9:315–320.
- Goldberg, S. R., and C. R. Bursey.** 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist* 62: 160–169.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and K. R. Beaman.** 2004. *Elgaria paucicarinata* (San Lucan Alligator Lizard). Endoparasites. *Herpetological Review* 35: 267.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and E. W. A. Gergus.** 2001. Helminth Communities of Subpopulations of the Pacific Treefrog, *Hyla regilla* (Hylidae), from Baja California, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 46: 223-230
- Goldberg, S. R., Bursey, G. Salgado-Maldonado, R. Baéz, and G. C. Cañeda.** 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 47: 293–329.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and J. E. Platz.** 2000. Helminths of the Plains leopard frog, *Rana blairi* (Ranidae). *The Southwestern Naturalist* 45: 362-366.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and R. Tawil.** 1995. Helminths of and introduced populations of the giant toad, *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae), from Bermuda. *Journal of Helminthological Society of Washington* 62: 64-67.
- Goodey, T.** 1924. The anatomy and life-history of the nematode *Rhabdias fuscovenosa* from the grass snake *Tropidonotus natrix*. *Journal of Helminthology* 2: 51-64.
- Hall, T. A.** 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium* 41: 95-98.
- Hasegawa, H.** 1989. *Neoentomelas asatoi* gen. et sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from skinks of the Ryukyu Archipelago, Japan. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 56: 145-150.
- Hedges, S. B.** 1986. An electrophoretic analysis of holarctic hylid frog evolution. *Systematic of Zoology* 35:1–21.

- Hillis, D. M., and T. M. Dixon.** 1991. Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference. *The Quarterly Review of Biology* **66**:411–453.
- Hillis, D. M., B. K. Mable, and C. Moritz.** 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. En: *Molecular Systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts. pag. 321-383.
- Hugot J. P., and J. C. Quentin.** 2000. Nemacycle: a coding system for representation of nematode life-cycles. *Research and Review in Parasitology* **60**: 57-67.
- Iwagami, M., L. Y. Ho., K. Su., P. F. Lai., M. Fukushima, M. Nakano, D. Blair, K. Kawashima, and T. Agatsuma.** 2000. Molecular phylogeographic studies on *Paragonimus westermani* in Asia. *Journal of Helminthology* **74**: 315-322.
- Jiménez-Ruiz, F. A., L. García-Prieto, and G. Pérez-Ponce de León.** 2002. Helminth infracommunity structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis eques* and *Thamnophis melanogaster* from the mesa Central of México. *Journal of Parasitology* **88**: 454–460.
- Kaiser, H., C. M. Dwyer, W. Feichtinger, and M. Schmid.** 1995. A new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Leptodactylidae) from Tobago, West Indies and its morphometric and cytogenetic characterization. *Herpetological Natural History* **3**:151-163.
- Kloss, G. R.** 1971. Alguns *Rhabdias* (Nematoda) de Bufo no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* **24**: 1–52.
- Kloss, G. R.** 1974. *Rhabdias* (Nematoda, Rhabditoidea) from the *marinus* group of *Bufo*. A study of sibling species. *Arquivos de Zoologia* **25**: 61–120.
- Kluge, A.** 1998. Total Evidence or taxonomic congruence: Cladistics or Consensus Classification. *Cladistics* **14**: 151-158.
- Kuzmin, Y.** 1996. New nematode species *Rhabdias vibakari* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lung of *Vibakari* snake (*Amphiesma vibakari*, Colubridae). *Vestnik zoologii* **2**: 73-75.
- Kuzmin, Y.** 1997. The life cycle and new data on distribution of *Rhabdias sphaerocephala* (Nematoda, Rhabdiasidae). *Vestnik Zoologii* **31**: 49-57.
- Kuzmin, Y.** 2000. Morphology of parasitic and free-living adults of *Rhabdias rubrovenosa* (Nematoda: Rhabdiasidae). *Vestnik zoologii* **34**: 109-114.
- Kuzmin, Y.** 2001. *Rhabdias africanus* sp. nov. (Nematoda, Rhabdiasidae), a new nematode species from the South African toads (Amphibia, Bufonidae). *Acta Parasitologica* **46**: 148-150.
- Kuzmin Y.** 2003. *Rhabdias japalurae* sp. nov. (Nematoda, Rhabdiasidae) from the japalures (Reptilia, Agamidae) and some notes on other *Rhabdias* spp. from lizards. *Acta Parasitologica* **48**: 6-11.
- Kuzmin Y. I., and V. P. Sharpilo.** 2000. On the paratenic parasitism in the nematodes from the family Rhabdiasidae - parasites of anguid lizards (Anguidae). *Vestnik zoologii* **34**: 99-101.
- Kuzmin Y. I., and V. P Sharpilo.** 2002. Rare and locally occurring helminth species of Palaearctics: *Kurilonema markovi* (Nematoda, Rhabdiasidae), the lung parasite of the Japanese Five-lined Skink, *Eumeces latiscutatus* (Reptilia, Sauria, Scincidae). *Vestnik Zoologii* **36**: 61-64.

- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and D. R. Brooks.** 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from the marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology* 93: 159-165.
- Kuzmin Y., V. V. Tkach, and S. D. Snyder.** 2001. *Rhabdias ambystomae* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the North American spotted salamander *Ambystoma maculatum* (Amphibia: Ambystomatidae). *Comparative Parasitology* 68: 228-235.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and S. D. Snyder.** 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology* 70: 101-114.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and J. A. Vaughan.** 2005. *Rhabdias kongmongthaensis* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Polypedates leucomystax* (Amphibia: Anura: Rhacophoridae) in Thailand. *Folia Parasitologica* 52: 339-342.
- Lamothe, A. R.** 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. A.G.T. Editor. México, D. F. 43p.
- Lamothe-Argumedo, R., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, and G. Pérez-Ponce de León.** 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO, México, 211pp.
- León-Règagnon, V.** 2003. Incorporating morphological and molecular data in biodiversity inventories: parasites of leopard frogs. *Journal of Parasitology* 89 (supplement): S141-S148.
- León-Règagnon, V., E. A. Martínez-Salazar, D. Lazcano-Villareal and R. Rosas-Valdez.** 2005. Helminth parasites of four species of anurans from Nuevo Leon, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50: 251-258.
- Leuckart, K. G. F. R.** 1865. Zur Entwicklungsgeschichte des *Ascaris nigrovenosa*. Zugleich eine Erwiderung gegen Herrn Cadidat Mecznikow. *Archiv für Anatomie, Physiologie und Wiissenschaftliche Medizin*. Berlin pp. 641-658.
- Lewin, J.** 1990. Parasitic worms in a slowworm (*Anguis fragilis* L.) population from the Bieszczady Mountains (Poland). *Acta Parasitologica Polonica* 35: 207-215.
- Lhermitte-Vallarino, N., and O. Bain.** 2004. Morphological and biological study of *Rhabdias* spp. (Nematoda) from African chameleons with description of a new species. *Parasite* 11: 15-31.
- Lhermitte-Vallarino, N., O. Bain, E. Deharo, S. Bertani, T. Voza, T. Attout, and P. Gaucher.** 2005. A new rhabdiasid nematode, *Chabirenia cayennensis* n. g., n. sp., parasitic in the glands of the buccal mucosa of a South American saurian. *Systematic Parasitology* 62: 151-160.
- Lu, S. C.** 1934. On *Rhabdias*, a genus of parasitic nematoda of Nanking. *Sinensia* 5: 164-172.
- Maddison, W. P.** 1997. Genes trees in species trees. *Systematic Biology* 46: 523-536.
- Mejia-Madrid, H. H., E. Vázquez-Domínguez, and G. Pérez-Ponce de León.** 2007. Phylogeography and freshwater basins in central Mexico: recent history as revealed by the fish parasite *Rhabdochona lichtenfelsi* (Nematoda). *Journal of Biogeography* 34: 787-801.
- Metchnikoff, I.** 1865. Ueber die Entwicklung von *Ascaris nigrovenosa*. *Achiv für Anatomie, Physiologie und Wiissenschaftliche Medizin*, Leipzig. pp. 409-420.
- Metchnikoff, I.** 1866. On the development of *Ascaris nigrovenosa*. *Quarterly Journal of the Microscopical Society of London* 6: 25-32.

- Miyamoto M. M., and W. M. Fitch.** 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. *Systematic Biology*: 64-76.
- Moravec, F., and H. Kaiser.** 1995. Helminth parasites from West Indian frogs, with descriptions of two new species. *Caribbean Journal of Science* 31: 252-268.
- Morgan, J. A. T. and D. Blair.** 1998. Relative merits of nuclear ribosomal internal transcribed spacers and mitochondrial CO1 and ND1 genes for distinguishing among *Echinostoma* species (Trematoda). *Parasitology* 116: 289–297.
- Murray, V.** 1989. Improved double stranded DNA sequencing using the linear polymerase chain reaction. *Nucleic Acids Research* 17: 88-89.
- Muzzall, P. M., and D. B. Schindlerle.** 1992. Helminths of the salamanders *Ambystoma t. tigrinum* and *Ambystoma laterale* (Caudata, Ambystomatidae) from southern Michigan. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 59: 201-205.
- Nadler, S. A.** 1995. Advantages and disadvantages of molecular phylogenetics: A case study of ascaridoid nematodes. *Journal of Nematology*, 27:423-432.
- Nadler, S. A.** 2002. Species delimitation and nematode biodiversity: phylogenies rule. *Nematology* 4: 615-625.
- Nelson, G. and P., and Ladiges.** 1995. TAX: MSDos computer programs for systematics. — Published by the authors, New York and Melbourne.
- Nelson, G. and P., and Ladiges.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates* 3167: 1-58.
- Nieberding C, S. Morand, R. Libois, and J. R. Michaux.** 2004. A parasite reveals cryptic phylogeographic history of its host. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 271: 2559–2568.
- Nieberding, C., R. Libois, C. J. Douady, S. Morand, and J. R. Michaux.** 2005. Phylogeography of a nematode (*Heligmosomoides polygyrus*) in the western Palearctic region: persistence of northern cryptic populations during ice ages? *Molecular Ecology* 14: 765–779.
- Page, R. D.** 1993 COMPONENT. User’s manual. Release 2.0. The Natural History Museum, Londres.
- Palumbi, S. R.** 1996. Nucleic acids II. The polymerase chain reaction. En: Hillis, D., C. Moritz y B. K. Mable (Eds). *Molecular Systematics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer, pp. 205-247.
- Paredes-Calderon, L., V. León-Règagnon, and L. García-Prieto.** 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Parasitology* 90: 692–696.
- Pereira, C.** 1927. Fauna helmintologica dos ophidios brasileiros (2). *Rhabdias vellardi* n. sp. *Boletim Biologico, Sao Paulo* 11: 13-22.
- Pérez-Ponce de León, G., F. A. Jiménez-Ruiz, B. Mendoza-Garfias, and L. García-Prieto.** 2001. Helminth parasite of garter snakes and mud turtles from several localities of the Mesa Central of Mexico. *Comparative Parasitology* 68: 9–20.
- Ramammorthy, T. P., R. Bye, and A. Lot.** 1993. Biodiversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 792pp.

- Rausch R. L., V. R. Rausch, and G. I. Atrashkevich.** 1984. *Rhabdias bermani* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the Siberian salamander (*Hynobius keyserlingi*) from the North-East of Asia. Zoologicheskii Zhurnal 63: 1297-1303.
- Razo-Mendivil, U. J., V. León-Règagnon, and G. Pérez-Ponce de León.** 2004. Description of two new species of *Glypthelmins* Stafford, 1905 (Digenea: Macroderoididae) in *Rana* spp. from Mexico, based on morphology and *mtDNA* and *rDNA* sequences. Systematic Parasitology 59: 199–210.
- Sanger, F., S. Nicklen., and A. R. Coulson.** 1977. DNA Sequencing with Chain Terminating Inhibitors. Proceedings of the National Academy of Sciences. USA., 74: 5463-5468.
- Sarkar, M. (D)., and B. Manna.** 2004. On a New Species of the Genus *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905 (Nematoda: Rhabditida) from *Bufo melanostictus* Schneider, 1799 from Belur and Habra, West Bengal, India, With a Host-Parasite List. Philippine Journal of Science 133: 55-69.
- Scott, N. J. Jr., and D. M. Hillis.** 1989. Correction of the name of the host of the trematode *Langeronia jimenezi* Iruegas-Buentello and Salinas-López 1989. The Southwestern Naturalist 34: 569.
- Sharpilo, V. P.** 1976. Parasitic worms of the reptilian fauna of the USSR; systematics, chorology, biology. Naukova dumka, Kiev. 287 pp. (In Russian).
- Sharpilo V. P., and V. G. Vakker.** 1972. New species of the genus *Entomelas* Travassos, 1930 (Nematoda, Rhabdiasidae) from the lungs of sheltopuzik. Vestnik Zoologii 6: 86-88.
- Simmons, J. E.** 1985. Herpetological collecting and collections management. Society for the Study of Amphibians and Reptiles Herpetological Circular 16:57. University of Texas, Tyler.
- Singh S. N., and R. Ratnamala.** 1975 (publ. 1977). On a new genus and new species of rhabdiasid nematode *Shorttia shortti* n. g., n. sp. infesting lungs of amphibians. Indian Journal of Helminthology 27: 132-138.
- Slowinski, J. B., and R. D. M. Page.** 1999. How should species phylogenies be inferred from sequence data? Systematic Biology 48: 814-825.
- Swofford, D. L.** 2002. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) Version 4.0b8. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Szczerbak N. N., and V. P. Sharpilo.** 1969. Materials to systematics, ecology and parasites of reptiles from Kuril Islands. Note 1. Vestnik Zoologii 4: 18-25
- Thompson, J. D., D. G. Higgins, and T. J. Gibson.** 1994. Clustal W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. Nucleic Acids Research 22: 4673-4680.
- Tkach, V. V., Y. Kuzmin, and E. E. Pulis.** 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: the last sibling of *Rhabdias ranae*?. Journal of Parasitology 92: 631–636.
- Tkach, V., J. Pawlowski, and J. Mariaux.** 2000. Phylogenetic analysis of the suborder Plagiorchiata (Platyhelminthes, Digenea) based on partial 1srDNA sequences. International Journal for Parasitology 30: 83-93.
- Travassos, L.** 1930. Pesquisas helminthologicas realizados em Hamburgo. VII. Notas sobre os Rhabdiasoidea Railliet, 1916 (Nematoda). Memorias Instituto Oswaldo Cruz 24: 161-181.

- Trujano, M., y G. Rodríguez T.** 2008. Áreas de distribución VI: Identificación mediante herramientas computacionales. En: A. Luis-Martínez., A. N. Castañeda-Sortibrán, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). Manual de Prácticas de Biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México., Pp.72-76.
- West, R. C.** 1964. The natural regions of Middle America. IN: R. Wauchopé (ed.). Handbook of Middle America Indians. Vol. 1. Austin, University of Texas Press. Pp.363-383.
- Wiens, J. J., and T. A. Penkrot.** 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny Lizards (*Sceloporus*). Systematic Biology 51: 69-91.
- Yamaguti, S.** 1943. *Rhabdias (Ophiorhabdias) horigutii* n. subg., n. sp. (Nematoda) from the lung of a Japanese snake *Natrix tigrina*. Annotations Zoologicae Japonenses 22: 8-10.
- Yamaguti, S.** 1961. The nematodes of vertebrates. Part 1-2. In: Systema Helminthum. V. 3. New York, London.

RESULTADOS

Presentación

La presentación de los resultados se divide en cuatro partes. En el capítulo II, se incluye la descripción de seis nuevas especies del género *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), derivadas de la revisión del material biológico del presente trabajo. Estas descripciones se basan principalmente en evidencia morfológica. La descripción de dos especies más del género *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae) que se reconocieron en la misma revisión y se presentan de manera independiente en el apéndice I-IV.

Los capítulos III, IV y V están estructurados a manera de manuscritos para publicación de manera general con las siguientes secciones: introducción, materiales y métodos, resultados, discusión y conclusiones, y literatura citada.

En el capítulo III se aborda el tema de los límites entre las especies del género *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905 (Nematoda) en México, basada en análisis filogenéticos moleculares empleando secuencias parciales de los genes mitocondriales, del citocromo c oxidasa subunidad 1 (*COX1*) y Citocromo b (*cyt b*). Dentro del análisis filogenético, se incluyen algunos taxones previamente descritos como parte de la tesis (capítulo II, el apéndice I-IV y I-V). Se descubren cinco nuevos taxones basados en secuencias del ADN *mt* y evidencia morfológica. Cada descripción incluye información morfológica (empleando microscopía óptica y SEM), preferencia hospedatoria y distribución geográfica.

En el capítulo IV se presenta información sobre la composición de las especies de *Rhabdias* en México, con énfasis en la delimitación de áreas de distribución geográfica (ver apéndice I-VII) y análisis de riqueza específica a tres escalas (cuadros de 1° de latitud x 1° de longitud, 0.5° de latitud x 0.5° de longitud, así como por Estados de la Republica mexicana). Se incluye información de nuevos registros de las especies del género distribuidas en México, así como registros previos, información de sus huéspedes, localidades y comentarios taxonómicos.

El quinto y último capítulo incluye un análisis biogeográfico histórico de tres grupos de *Rhabdias* monofiléticos con una marcada preferencia hospedatoria a Bufonidae, Hylidae, y Ranidae; basado en el análisis filogenético intra e interespecífico presentado en el capítulo III. A partir de cuatro métodos de la biogeografía cladística, se presenta un panorama general sobre la información acerca de estos nemátodos pulmonares, de la relación con sus hospederos y su posible historia biogeográfica en México.

Capítulo II

DESCRIPCIÓN DE NUEVAS ESPECIES DE *RHABDIAS* EN MÉXICO

A continuación se presentan las descripciones de nuevas especies de *Rhabdias* derivadas de este trabajo. A partir del material analizado, se logró identificar y describir seis nuevas especies de *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae).

Las descripciones de las especies nuevas de *Rhabdias* ya publicadas (se incluyen los sobretiros acorde a las normas editoriales de cada revista), aceptadas para su publicación (en este caso se incluyen las pruebas de galeras) o la versión final del manuscrito. Todas las descripciones están basadas en caracteres morfológicos (microscopía óptica y SEM). Solo la descripción de *Rhabdias* de *Leptodactylus melanonotus*, se incluye la información basada en caracteres morfológicos y moleculares.

En el primer artículo se describe a *Rhabdias lamothei* n. sp., parásito de un colúbrido endémico, *Leptodeira maculata* Hallowell, 1861 (Colubridae) distribuido sobre la vertiente de Pacífico mexicano; adicionalmente en este trabajo se incluyen los nuevos registros de la forma mexicana de *Rhabdias* cf. *fuscovenosa* (*Zootaxa* 1257: 27-48, 2006).

En el segundo artículo se describe a *Rhabdias leonae* n. sp., parásito pulmonar de una lagartija endémica de la Sierra Madre del Sur, en el Estado de Guerrero, *Norops megapholidotus* Smith, 1933 (Sauria), distribuido en tierras altas tropicales (*Journal of Parasitology* 92: 1325-1329, 2006).

En el tercer artículo se describe a *Rhabdias kuzmini* n. sp., parásito de un bufónido endémico de México, *Bufo occidentalis* Camerano, 1879 (= *Ollotis occidentalis* Camerano, 1879) el cual se distribuye entre los 1,619 – 1,790 m en la Sierra Madre del Sur, Guerrero (*Journal of Parasitology* 93: 1171-1177, 2007).

En el cuarto artículo se describe a una especie nueva de *Rhabdias* parásito pulmonar de un miembro de la familia Brachycephalidae endémico para México, *Craugastor occidentalis* Taylor, 1941 (= *Eleutherodactylus occidentalis* Taylor, 1941) localizado en la Sierra de Manantlán, Jalisco (*Revista Mexicana de Biodiversidad*, 2008, 79 (1), en prensa).

El quinto, corresponde con el manuscrito de una especie de *Rhabdias* exclusiva de un miembro de la familia Hylidae (Hylinae): *Pseudacris regilla* Baird y Girard, 1852 (= *Hyla regilla* Baird y Girard, 1852), que se distribuye en tierras secas extratropicales, a lo largo de la Península de Baja California.

Finalmente, se presenta la versión final del manuscrito de la descripción de una especie nueva de *Rhabdias* con evidencia morfológica y molecular (ADNr). Esta especie de parásito se ha encontrado en un miembro de la familia Leptodactylidae: *Leptodactylus melanonotus*

Hallowell, 1861, el cual se distribuye a lo largo de las Tierras Bajas del Tropicales del Golfo de México y del Pacífico.

Del material recolectado de los nemátodos pulmonares de reptiles (lagartijas), se logró identificar y describir dos especies nuevas de otros miembros de la familia Rhabdiasidae, del género *Entomelas*. Estos rhabdásidos son parásitos típicos de los pulmones de saurios (Agamidae y Anguidae), distribuidas en seis localidades en los Estados de Estado de México, Oaxaca, Guerrero y Puebla. Estos hallazgos constituyen el primer registro del género *Entomelas* en México, y constituye el primer y segundo registro en el continente Americano (*Zootaxa* 958: 1-12) (las descripciones se incluyen en el apéndice I-IV).

***Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924**

ELIZABETH A. MARTÍNEZ-SALAZAR & VIRGINIA LEÓN-RÈGAGNON*

Laboratorio de Helminología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, D. F., 04510. E-mail: eams@ibiologia.unam.mx

*Corresponding author: vleon@ibiologia.unam.mx

Abstract

Rhabdias lamothei n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lungs of *Leptodeira maculata* (Colubridae) is described and illustrated. This is the 53rd species assigned to the genus and the first species described from an endemic snake in Mexico. *Rhabdias lamothei* differs from all other species by having the combination of the following characters: body coiled, truncated anterior end, 6 lips, equatorial vulvae, esophagus length /body length ratio 8.36–12.46 (10.31%), tail length / body length ratio 4.49–12.28 (6.98 %), and principally by the markedly elongated tail with a sharp terminal point. The geographical distribution of *R. fuscovenosa* is expanded in 13 localities and 6 new host records are provided.

Key words: *Rhabdias lamothei* n. sp., *Rhabdias fuscovenosa*, taxonomy, Nematoda, Rhabdiasidae, *Leptodeira maculata*, Colubridae, Mexico

Introduction

The cosmopolitan genus *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905 includes around 52 species, most of which are parasites of amphibians (Ranidae, Bufonidae) and reptiles (Colubridae) (Baker, 1987; Bursey *et al.*, 2003; Goldberg and Bursey, 2005; Kuzmin, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005; Lhermitte-Vallarino and Bain, 2004; Sarkar y Manna, 2004).

Eight species have been recorded parasitizing snakes (Bursey *et al.*, 2003), 3 of them are distributed in the Americas, *R. eustreptos* (MacCallum, 1921) Chitwood and Chitwood, 1934, *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924 and *R. vellardi* Pereira, 1928.

R. fuscovenosa was described from snakes of Palaearctic colubrids (Baker, 1978, 1987; Chu, 1936; Kuzmin *et al.*, 2003; Reiber *et al.*, 1940); however, this species has been recorded in North America. Jiménez-Ruiz *et al.* (2002) recorded this species in the Mesa Central of Mexico from *Thamnophis eques* Reuss, 1834 and *T. melanogaster* Peters, 1864 (Colubridae). Little is known about the geographical distribution and host specificity of the genus *Rhabdias* in Mexico (Table 1).

During an ongoing inventory of the helminth fauna of reptiles from Mexico, we found an undescribed species of *Rhabdias* in *Leptodeira maculata* from the Pacific coast lowlands of northwestern Mexico, and new information about the geographical distribution of *R. fuscovenosa*.

Material and methods

From 2001 to 2004, specimens of *Leptodeira annulata* (24), *L. maculata* (17), *L. septentrionalis* (1), *Sibon sartorii* (4), *Storeira* sp. (1), *Thamnophis godmani* (1), *T. melanogaster* (3) and *T. proximus* (1) were collected in Central and Southeast Mexico (Table 2).

Reptiles were collected using nets or hooks, placed in herpetological bags for transportation, and killed using an overdose of sodium pentobarbital and fixed using standard procedures (Simmons, 1985). The body cavity opened and internal organs were examined for helminths. Lung worms were initially placed in saline (0.65%), then killed by immersion in 70% ethanol and later cleared with glycerin. Drawings were made with the aid of a drawing tube. Measurements are given in micrometers unless otherwise stated. Minimum and maximum values are given followed by mean and SD in parentheses. For taxonomic determination at specific level we used original descriptions and specialized literature. For scanning electron microscopy (SEM) study, nematodes were stored in 4% formalin, dehydrated in series of gradual ethyl alcohol and critical point dried with carbon dioxide. Specimens were coated with a gold-palladium mixture and examined in a Hitachi S-2460N scanning electron microscope at 15kV.

Abbreviations for museums are as follows. CNHE, Colección Nacional de Helminths, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, Mexico; USNPC, United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland; UTA, Herpetological Collection, University of Texas in Arlington, Texas, and MZFC, and MZFC, Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, Mexico..

Types and paratypes of nematodes were deposited in the CNHE. Hosts were deposited in UTA (collects: JAC) and MZFC (donations: MZFC ND). Specimens of *Rhabdias fuscovenosa* (CNHE 3631), *R. vellardi* (CNHE 142-5), *R. eustreptos* (USNPC 42118), and *R. agkistrodontis* (USPNC 92278.02) were also examined during this study for comparison.

Results

Rhabdias lamothei n. sp.

(Figs 1–3)

Description

Based on 9 parthenogenetic females: Body coiled, elongated (Fig. 1). Outer layers of cuticle not swollen, fine transversal striations on the posterior 2/3 of the body (Fig. 3. C). Length 2.51–3.43 (2.83±0.30) mm, maximum width 127–175 (149±16). Anterior end truncated, posterior end tapered. Oral opening surrounded by 6 lips distributed in two lateral groups of three (Fig. 3. A). Each lip bearing single small papilla. Amphids on lateral lips. Buccal capsule cup-shaped in lateral view, circular in apical view (Fig. 2. A, B), 38–77 (53±2) deep, with 11–19 (15±2) wide. Esophagus slender-club shape, length 255–317 (289±2), 8.36–12.46 (10.31) % of body length (BL). Esophagus width 23–34 (27±3) at anterior end; muscular region 31–38 (36±2) wide; glandular region 27–34 (29±2). Esophageal bulb 42–50 (46±3) wide, inflated corpus absent (Fig. 2. A). Nerve ring at 155–220 (186±2) from anterior end. Excretory pore, located near posterior margin of nerve ring (Fig. 2. A), excretory duct lined with thin cuticle. Pair of excretory glands indistinct. Rectum thick-walled. Intestine wide and filled with brown and black contents, allowing its differentiation from the other internal structures. Vulva equatorial, lips indistinct (Fig 2. C). Distance from the anterior end of the body to vulva 1.19–1.88 (1.43±0.21) mm, 46.24–54.88 (50.41) % of BL. Genital system amphidelphic. Ovaries lying along intestine. Uteri thin-walled. Tail conical, markedly elongated (Fig 2. D, Fig 3. B), 124–375 (200±81), 4.49–12.28 (6.98) % of BL, with sharp terminal point (Fig. 3. C). Few eggs, most of them embryonated, and few near vulva containing larvae 34–65 (53±9) long, 27–58 (33±10) wide (Fig. 2. E).

Taxonomic summary

Type host and locality: *Leptodeira maculata* Hallowell, 1861 (symbiotype JAC 23845), Melaque-Autlán, Road 80, Jalisco, Mexico (19°24'32"N; 104°40'24"W, 382m).

Other localities: Puerto Vallarta- Las Palmas Road, Jalisco (MZFC 17374) 20°45'15"N; 105°09'27"W, 53m. Tepalcatepec-Coalcoman, Road 120, Michoacán (JAC 24798) 19°04'20"N; 102°54'11", 391 m. Tepalcatepec-Apatzingán, Road 120, Michoacán (JAC 24866) 19°12'59"N; 102°48'52"W, 384m. Tepic-Aguamilpa Road, Nayarit (JAC 231512) 21°45'22"N; 104°51'40"W, 79m. Armería river (tributary), Colima (MZFC 18118) 19°11'31"N; 103°47'37"W, 329 m.



FIGURE 1. *Rhabdias lamothei* n. sp. A. Body total, lateral view. Scale bar = 0.1mm.

Site of infection: Lungs.

Specimens deposited: Holotype, parthenogenic female, Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, CNHE 5375; paratypes CNHE 5376-5378, 5380; vouchers CNHE 5379, 5381-5384.

Etymology: The new species is named after our mentor, Dr. Rafael Lamothe Argumedo, for his contribution to the knowledge of Mexican helminthology.

Remarks: *Rhabdias lamothei* differs from all other species by having the combination of the following characters: body coiled, truncated anterior end, 6 lips, esophagus length / body length ratio 8.36–12.46 (10.31%), tail length / body length ratio 4.49–12.28 (6.98 %), equatorial vulvae, and principally by the markedly elongated tail with sharp terminal point.

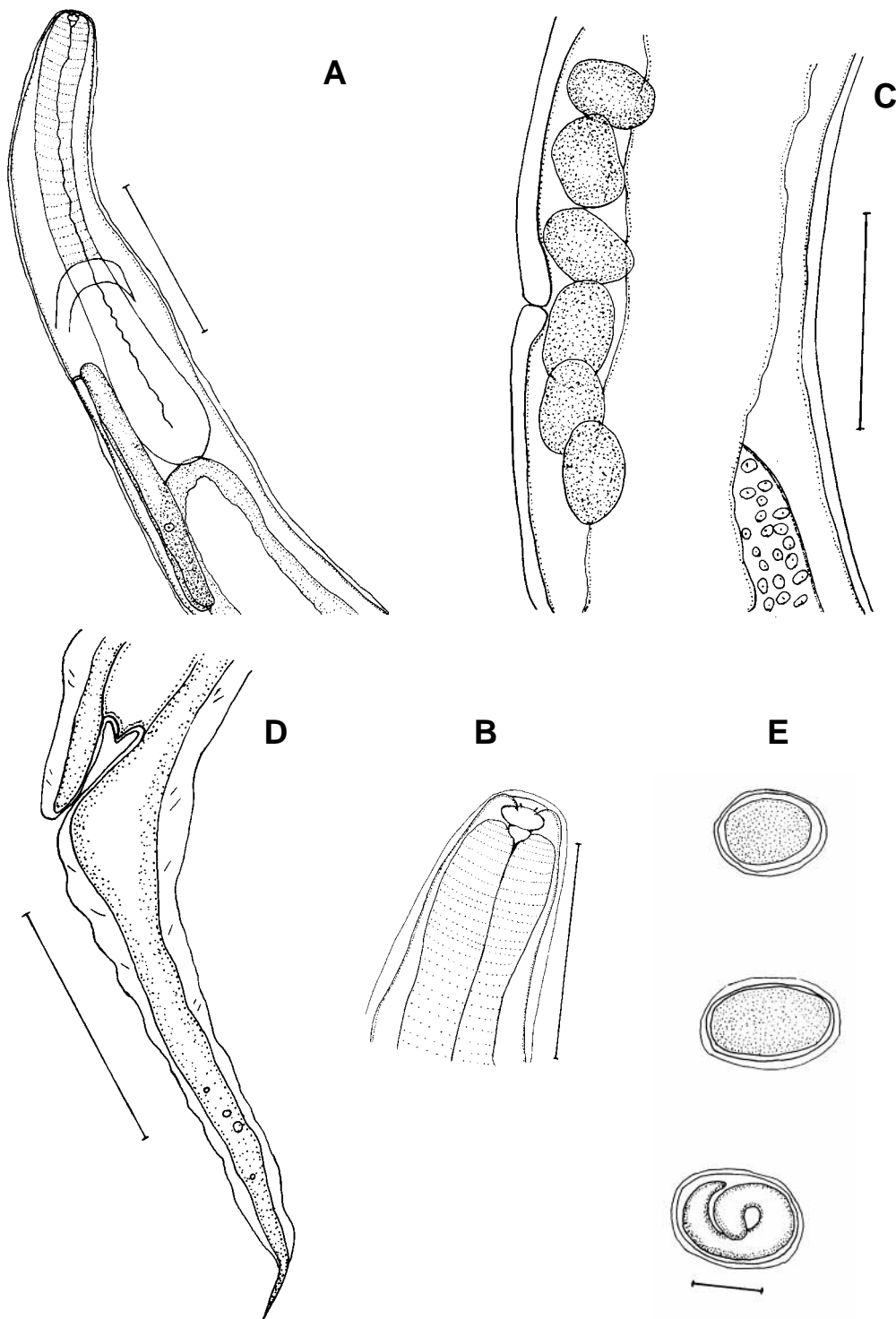


FIGURE 2. *Rhabdias lamothei* n. sp. A. Anterior end, lateral view. B. Cephalic end, lateral view. C. Vulva region, lateral view. D. Tail end, lateral, view. E. Larval and embryonated eggs, lateral view. Scale bar = 0.1mm (Fig. 1 A, C, D, and E), and 0.05 mm (Fig 1. B).

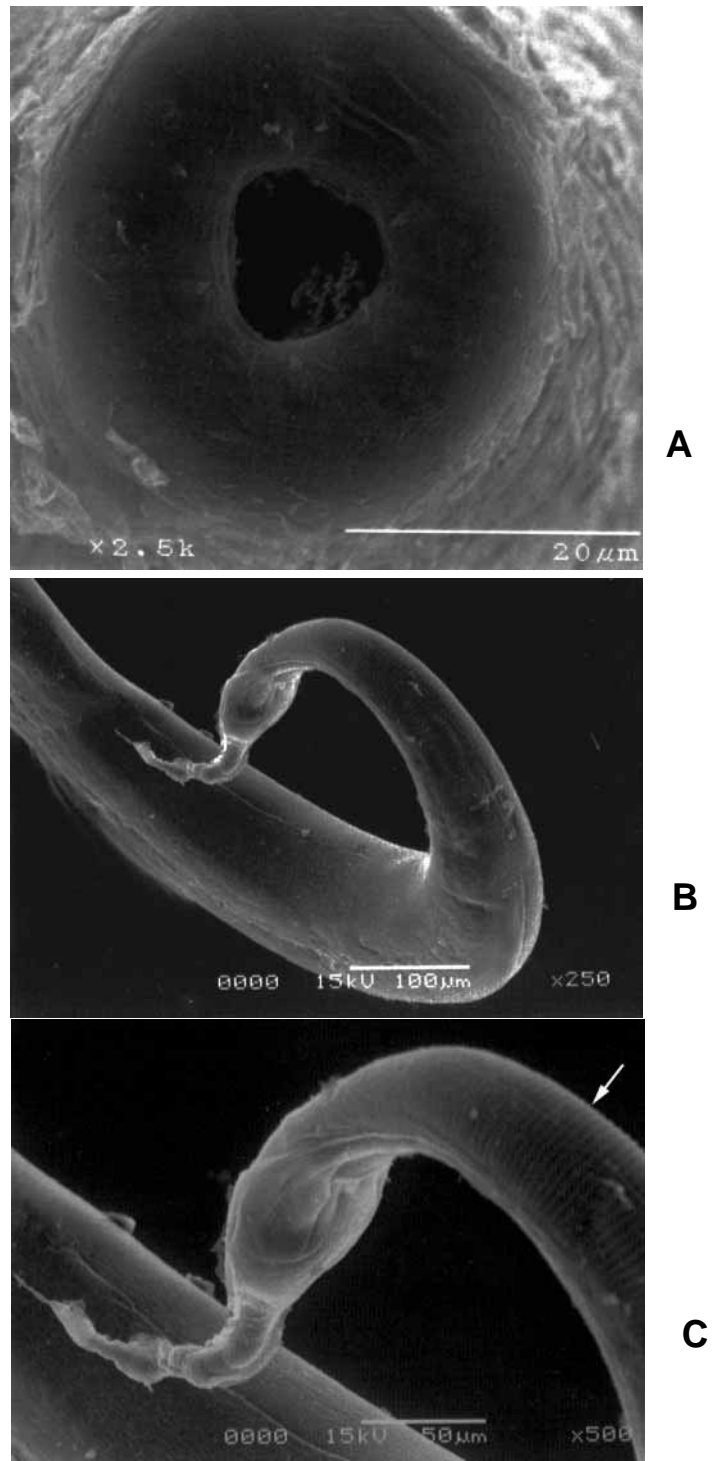


FIGURE 3. SEM microphotographs of *Rhabdias lamothei* n. sp. details of the external morphology. A. Anterior end, subapical view. B. Shape of the posterior end, subventral view. C. Details of the shape tail, markedly elongated subventral view; transversal striations on the posterior end (narrow).

Of the 17 species distributed in the Americas (7 Nearctic (Burse *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003), and 10 Neotropical (Burse *et al.*, 2003; Goldberg and Bursey, 2005)), only *Rhabdias eustreptos*, *R. fuscovenosa*, *R. vellardi* and *R. tobagoensis* are similar in the presence of 6 lips and equatorial vulvae as is the condition in *R. lamothei*. *Rhabdias tobagoensis* differs from *R. lamothei* in the body shape (coiled in *R. lamothei* vs. straight in *R. tobagoensis*), body size (2.51–3.43 (2.83) mm vs. 7.34–7.56 mm in *R. tobagoensis*), distribution of the lips (six lateral lips grouped in two groups of three vs. circumoral in *R. tobagoensis*), in the non swollen nature of the cuticle (inflated cuticle in *R. tobagoensis*) and host preference (frogs in *R. tobagoensis*).

Rhabdias eustreptos, *R. fuscovenosa* and *R. vellardi* are similar to *R. lamothei* in the host preference (snakes) (Table 3). *Rhabdias eustreptos* is viviparous and presents a typical corkscrew-shaped tail (Baker, 1978; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003), while *R. lamothei* presents a tail markedly elongated with sharp terminal point.

Rhabdias lamothei and *R. fuscovenosa* also are similar by the presence of embryonated eggs (Baker, 1978). However, *Rhabdias fuscovenosa* differs from our material in the body shape, body width, shape of the tail and in the esophagus length/ body length ratio. *Rhabdias vellardi* is similar in body size (3.0–3.3 mm in *R. vellardi* while 2.51–3.43 (2.83) mm in *R. lamothei*), but differs principally in the body shape (coiled in *R. lamothei* vs. straight in *R. vellardi*), shape of anterior end (rounded in *R. vellardi* vs. truncated in *R. lamothei*), the shape of the tail (blunt tip vs. markedly elongated with sharp terminal point in *R. lamothei*), the tail length/ body length ratio (4.5–12.3 (7) vs. 4.3–4.2 in *R. vellardi*), and in the eggs length and number (larger and more numerous in *R. vellardi*).

There are other species that share with *Rhabdias lamothei* the condition of having 6 lips and equatorial vulva, but are distributed in other geographic realms namely, *R. hylae* Johnston and Simpson, 1942, distributed in the Australian realm; *R. bermani* Rausch, Rausch and Atrashkevich, 1984, *R. bufonis* (Schrank, 1788) Stiles and Hassall, 1905, and *R. kurilensis* Sharpilo, 1976, distributed in the Palaearctic realm; and finally *R. japalurae* Kuzmin, 2003 in the Oriental realm.

Rhabdias lamothei differs from *R. hylae* by the presence of an inflated corpus in *R. hylae*, body shape (coiled vs. straight in *R. hylae*), host preference (snakes vs. frogs in *R. hylae*), and geographical distribution (Australian realm in *R. hylae*).

Rhabdias bufonis, *R. bermani*, and *R. japalurae* differ from *R. lamothei* on the body size (more than 6 mm vs. 2.83 mm in *R. lamothei*), body shape (straight in these species), cuticle inflated in the three species, geographical distribution (*Rhabdias bufonis*, and *R. bermani* in the Palaearctic realm), and *R. japalurae* (Oriental realm), and the host preference (toads in *R. bufonis*, salamanders in *R. bermani*, and lizards in *R. japalurae*).

Rhabdias kurilensis is similar to *R. lamothei* in the host preference (snakes), body shape, and is only slightly larger than *R. lamothei* (3.4–4.9 mm in *R. kurilensis* vs. 2.51–3.43 (2.83) mm), however, this species differs in body width (150–190 mm in *R.*

kurilensis and 127–175 mm in *R. lamothei*), eggs size (82–88 x 44–50 in *R. kurilensis* and 34–65 (53) x 27–58 (33)), the shape of the tail (more elongated in *R. lamothei* than in *R. kurilensis*), and their geographical isolation is considerable (Palearctic realm in *R. kurilensis* vs. the northwestern limit of the Neotropical realm (according to Morrone (2005)) in *R. lamothei*) (Table 3).

***Rhabdias fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924**

(Fig. 4)

= *Ascaris humilis* (Laidey, 1899) Goodey, 1924 *nomem oblitum*

= *Angiostoma fuscovenosum* Railliet, 1899

= *Strongylus catanensis* Rizzo, 1902

= *Rhabdias ophida* Goodey, 1924

= *Rhabdias annulosa* Hsu, 1933

Host type and locality: Natrix natrix (France).

Previous records in Mexico: Ciénaga de Lerma, Estado de Mexico; Lago de Chapala, Jalisco; Lago de Zacapu, Michoacán: *Thamnophis eques* Reuss, 1834. Lago de Chapala, Jalisco (CNHE 3631); Lago de Pátzcuaro, Michoacán; Lago de Cuitzeo, Michoacán: *Thamnophis melanogaster* Peters, 1864 (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2001; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002).

Present records

Leptodeira annulata Linnaeus, 1758: Mex 200 Guerrero-Oaxaca Road, Guerrero (JAC 25789) 16°33'52" N; 98°27'59" W, 31m. La Victoria, Catemaco, Veracruz (MZFC 18107) 18°22'24.1" N; 95°07'44.5" W, 300m.

L. maculata Hallowell, 1861: Playa Azul, Michoacán (JAC 25530, JAC 25531, JAC 25532) 17°59'08"N; 102°20'16" W, 11m.

L. septentrionalis Kennicott, 1859: Cerro San Felipe, Oaxaca (JAC 21498) 17°13'44"N; 96°43'37"W, 2450 m.

Sibon sartorii Cope 1863: Xpujil-Bel-ka Road, Campeche (JAC 24350) 18°37'25"N; 89°24'45"W, 241m. Cuetzalan, Puebla (MZFC ND 821) 20°06'54"N; 97°28'58"W. Valladolid-Mex Road 18 D, Yucatán (JAC 24346) 20°41'06"N; 88°48'16"W, 34m.

Storeira sp.: Between El Lobo-La Vuelta, Road 120, Querétaro (JAC 24631) 21°17'25"N; 99°08'02" W, 1717m.

Thamnophis godmani Günther, 1894: Sierra Negra, Puebla (JAC 22810) 18°19'37"N; 97°00'25"W.

T. melanogaster Peters, 1864: Río Verde, Santiago, Jalisco (MZFC ND 773). San Juanico, Michoacán (MZFC ND 775) 19°50'13.4"N; 102°38'35.4"W. Magdalena river, Jalisco (MZFC ND 774) 20°53' 31.7" N; 104°01'49" W.

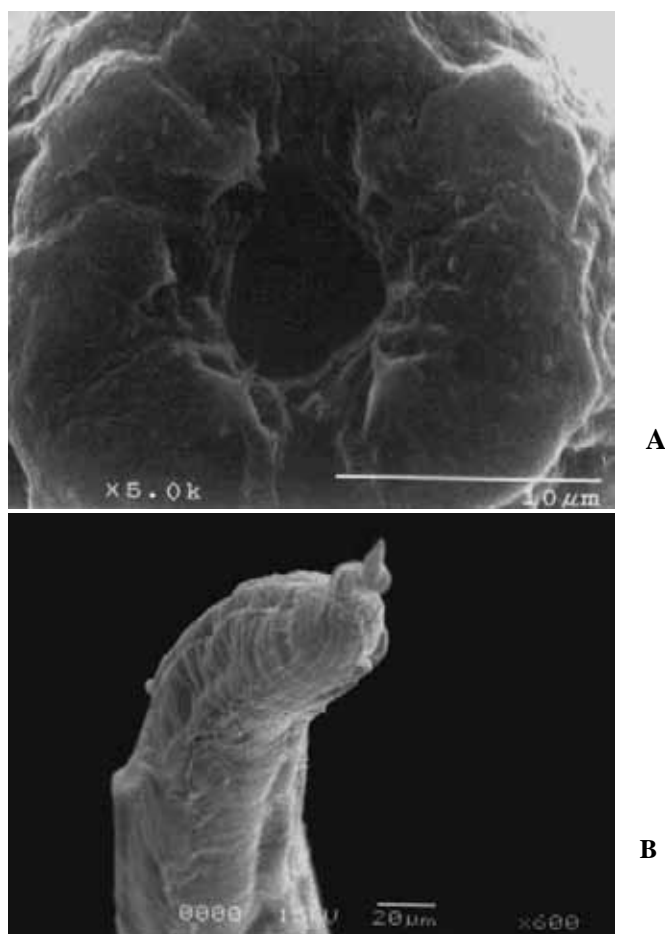


FIGURE 4. SEM microphotographs of Mexican *Rhabdias fuscovenosa* details of the external morphology. A. Anterior end, subapical view. B. Shape of the tail, sharp terminal point, subventral view.

T. proximus Say, 1823: Ría Lagartos-San Felipe Road, Yucatán (JAC 24396) 21° 33' 57" N, 88° 10' 42" W, 5m.

Site of infection: Lungs.

Specimens deposited: Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, CNHE 5385-5398.

Remarks: The specimens examined in this study correspond with the range described for *Rhabdias fuscovenosa* (Baker, 1978; Goodey, 1924; Jiménez-Ruiz, 1999) (Table 3): they present six lateral lips grouped in two groups of three (Baker, 1978) (Fig. 4. A), the equatorial vulva (slightly pre-equatorial in some of our specimens), size of the body and the characteristic shape of the tail (Fig. 4. B).

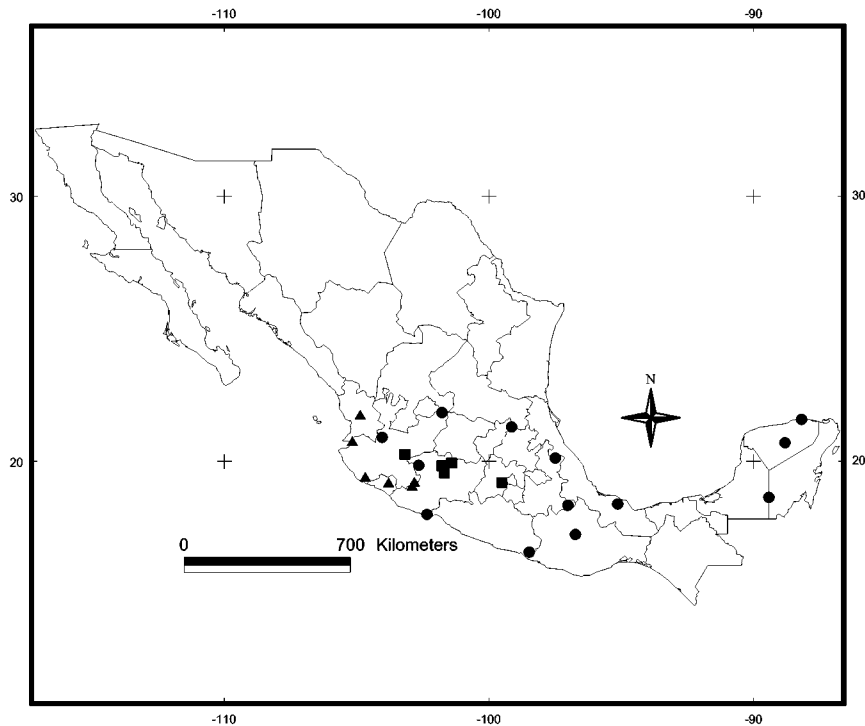


FIGURE 5. Geographical distribution of *Rhabdias lamothei* n. sp. and *R. fuscovenosa* in Mexico. ▲ = *R. lamothei*; ● = *R. fuscovenosa* (data based on the present study); ■ = *R. fuscovenosa* (previous records).

Discussion

Few studies on the helminth fauna in colubrids in Mexico have been conducted (e.g. Pérez-Ponce de León *et al.*, 2001; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002). Particularly about the genus *Leptodeira*, there is only 1 previous study in Mexico; in that study Goldberg and Bursey (2004) recorded an undetermined species of oligacanthorhynchid acantocephalan in Sonora.

Rhabdias lamothei has been found in the Pacific coastal lowlands, ranging from 53 to 391m (Figure 5). No other species of *Rhabdias* have been overlapping distribution; although *R. fuscovenosa*, *R. ranae*, *R. füelleborni*, and *R. cf. sphaerocephala* present a geographical distribution contiguous to that of the new species (Table 1).

The disjunct distribution of *R. lamothei* compared to other species recorded in Mexico, may reflect the little knowledge of the parasite fauna from amphibians and reptiles in this country (e.g. Caballero, 1954; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2001; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002; León-Règagnon *et al.*, 2005).

Considering the apparent host specificity of *Rhabdias lamothei* to *Leptodeira maculata*, we consider that the geographical distribution of *R. lamothei* might be wider,

reflecting the geographical distribution of its host species.

Leptodeira maculata is an endemic snake distributed in the Pacific coast lowlands and adjacent slopes of the Sierra Madre Occidental, from southern Sinaloa southeast to the Río Balsas, and inland in the Balsas Basin in Michoacán and Guerrero (Duellman, 1958). The biogeographical history of *Leptodeira* spp., could be a determinant factor in the distribution of *Rhabdias lamothei* and probably allows the partial understanding of the wide host and distributional range of *R. fuscovenosa* in Mexico.

According to Duellman (1958), in the early Pliocene the Tehuantepec portal opened and separated the Central American, and Mexican populations of *L. annulata*; this stock population was differentiated along the Pacific slopes of Mexico, and resulted in 3 populations in the lower Pliocene (*L. frenata* in the southeastern part of Yucatán, *L. maculata* in the Pacific lowlands and *L. annulata* in the Pacific lowlands of Central America). When the Tehuantepec portal closed, *L. annulata* spread from north Central America into southern Mexico as far as Río Balsas, and eliminated *L. maculata* from its southern limits, producing the actual geographical distribution of this endemic snake (Duellman, 1958). According with this explanation about the origin of *Leptodeira maculata*, and the host preference of *Rhabdias lamothei*, it is possible that *R. lamothei* has a Neotropical origin; however this hypothesis needs to be corroborated with a molecular phylogenetic analysis.

Although having a wider distribution (e.g. Palaearctic realm), *Rhabdias fuscovenosa* had been reported previously only from Central Mexico (Table 1, Fig. 5). In our study, we expand the information of the geographical distribution of *R. fuscovenosa* with 13 new localities distributed in 10 States of Mexico: Campeche, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Veracruz and Yucatán; and 6 new hosts records (*Leptodeira annulata*, *L. maculata*, *Leptodeira septentrionalis*, *Sibon sartorii*, *Storeira* sp. and *Thamnophis godmani*) in Mexico (Table 2).

Rhabdias fuscovenosa shows little host specificity and has been recorded from *Leptodeira* spp., *Thamnophis* spp., *Sibon sartorii*, and *Storeira* sp. It is possible that the presence of *R. fuscovenosa* in *Leptodeira* spp. reflects a host change after *Leptodeira* extended its range in Mexico.

There are several records of *R. fuscovenosa* in the Nearctic region (Table 4), but this species is considered originally to have a Palaearctic distribution (Baker, 1978). However, the identity of *R. fuscovenosa* from the Old and New World needs to be corroborated with molecular evidence or SEM studies; they could be different species due to the considerable geographical isolation; and also some authors have mentioned that the host preference in species of this genus is narrower than traditionally suggested (e.g. Kuzmin *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2005).

The high diversity of reptiles in Mexico (804 spp.) (Flores-Villela and Canseco-Márquez, 2004), is result of a complex geological history (interface between two biogeographical realms- Nearctic and Neotropical); the poor overall knowledge of their

parasites points towards an equivalent richness (although not necessarily). Increase in the number of studies on the parasite fauna of snakes is needed to gain more information about the geographical distribution, host specificity and evolutionary history of *Rhabdias* in Mexico.

Acknowledgments

We thank Antonieta Arizmendi, Florencia Bertoni, Rocio Bautista, Luis Canseco, Kirk Saster, Rebecca Calisi, Alejandro Carbajal, Omar Dominguez, Arlett Espinoza, Uri García, Luis Jorge García Márquez, Carlos Hernández, John Malone, Rosario Mata, Jesse Meik, Alejandro Ocegüera, Leticia Ochoa, Rodolfo Pérez, Sr. Santos Rodríguez Leal and their family, María de la Luz Romero, Rogelio Rosas, and Eric N Smith for their invaluable assistance in fieldwork, and donated material for this study; Berenit Mendoza for assisting in processing samples for SEM, and Jorge Falcón for his advice in the handling of specimens for optical microscopy. We thank Dr. Eric P. Hoberg, USNPC, Beltsville, Maryland, and Luis García-Prieto, CNHE, Instituto de Biología, UNAM, for the loan of specimens; MZFC (Edmundo Pérez, Sergio Murillo, and Luis Canseco) and UTA (Eric Smith) collections for host identification. We thank Dr. Yury Kuzmin, Jorge Falcón and Luis García-Prieto for reviewing early revisions of the manuscript. Funding for this study was provided by National Science Foundation DEB-0102383 to V. León-Règagnon (Universidad Nacional Autónoma de México), and J. A. Campbell (University of Texas at Arlington); IN220605-PAPIIT to G. Pérez-Ponce de León (UNAM); and CONACyT and DGEP-UNAM in form of scholarships to EAMS.

References

- Baker, M.R. (1978) Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 56, 2127–2141.
- Baker, M.R. (1987) Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles. *Memorial University of Newfoundland, Occasional Papers in Biology*, 11, 1–325.
- Biserkov, V.Y. (1995) New records of nematodes and acanthocephalans from snakes in Bulgaria. *Comptes rendus del Academie bulgare des Sciences*, 48, 87–89.
- Bravo, H.M. & E. Caballero. C. (1940) Nemátodos parásitos de los batracios de México. IV. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 11, 239–247.
- Bursey, C.R. & Goldberg, S.R. (2001) *Falcaustra lowei* n. sp. and other helminths from the Tarahumara frog, *Rana tarahumaræ* (Anura: Ranidae), from Sonora, México. *Journal of Parasitology*, 87, 340–344.
- Bursey, C.R., Goldberg, S.R. & Telford, S.R. (2003) *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology*, 89, 113–117.
- Caballero-Deloya, J. (1974) Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz. Nematoda. I. Algunos nemátodos parásitos de

- Bufo horribilis* Wiegmann, 1833. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 45, 45–50.
- Caballero, C.E. (1954) Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. 8ª parte. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 25, 259–274.
- Caballero, C.E. (1949) Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Nematoda. 5ª parte. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 20, 279–292.
- Cabrera-Guzmán, E. (2002) Comunidades de helmintos parásitos de *Rana forreri* Boulenger, 1883 (Amphibia:Ranidae) en dos localidades del municipio de Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana*, 10, 63.
- Chu, T. (1936) A review of the status of the reptilian nematodes of the genus *Rhabdias* with a description of *Rhabdias fuscovenosa* var. *catanensis* (Rizzo, 1902) new rank. *Journal of Parasitology*, 22, 130–139.
- Cordero del Campillo, M., Ordóñez, L.C. & Feo, A.R. (1994) *Índice-Catálogo de Zooparásitos Ibéricos*. Secretariado de Publicaciones de la Universidad de León, Spain. 650pp.
- Da Silva, H.R. (1997) Two character states new for hylines and the taxonomy of the genus *Pseudacris*. *Journal of Herpetology*, 31, 609–613.
- Duellman, W.E. (1958) A monographic study of the colubrid snake genus *Leptodeira*. *Bulletin of the American Museum Natural History*, 114, 1–152.
- Flores-Villela, O. & Canseco-Márquez, L. (2004) Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana*, 20, 115–144.
- Fontenot, L.W. & Font W.F. (1996) Helminth parasites of four species of aquatic snakes from two habitats in southeastern Louisiana. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 63, 66–75.
- Galicia-Guerrero, S. (1998) Helmintos parásitos de tres especies de *Bufo* en diferentes localidades de México. Bachelor thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.
- Galicia-Guerrero, S., Bursey, C.R., Goldberg, S.R. & Salgado-Maldonado, G. (2000) Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco, México. *Comparative Parasitology*, 67, 129–133.
- Genov, T. & Georgiev, B.B. (1998) Zooparasitic nematodes. *Biodiversity of the Srebarna Biosphere Reserve*. Checklist and bibliography. Context and Pensoft, Sofia, pp. 58–61.
- Goldberg, S.R. & Bursey, C.R. (2001) Helminth communities of subpopulations of the Pacific tree-frog, *Hyla regilla* (Hylidae), from Baja California, México. *Southwestern Naturalist*, 46, 223–230.
- Goldberg, S.R. & Bursey, C.R. (2002) Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist*, 62, 160–169.
- Goldberg, S.R. & Bursey, C.R. (2004) *Conopsis lineata* (Lined Toluca Ground Snake) and *Leptodeira maculata* (Southwestern Cat-eyed Snake). *Herpetological Review*, 35, 59.
- Goldberg, S.R. & Bursey, C.R. (2005) New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidea), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology*, 91, 600–605.
- Goldberg, S.R., Bursey, G., Salgado-Maldonado, R. Baéz & Cañeda, G. C. (2002) Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist*, 47, 293–329.
- Goodey, T. (1924) On two species of nematodes of the genus *Rhabdias*. *Journal of Helminthology*, 2, 203–208.
- Guillén-Hernández, S. (1992) Comunidades de helmintos de algunos anuros de “Los Tuxtlas”, Veracruz. Bachelor Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México,

- México. 90pp.
- Hering-Hagenbeck, S.F.B.N. & Boomker, J. (2000) A check-list of the nematode parasites of South African Serpentes (snakes) and Sauria (lizards). *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 67, 1–13.
- Jiménez-Ruiz, F.A., García-Prieto, L. & Pérez-Ponce de León G. (2002) Helminth infracommunity structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis eques* and *Thamnophis melanogaster* from the mesa Central of México. *Journal of Parasitology*, 88, 454–460.
- Jiménez-Ruiz, F.A. (1999) Fauna helmintológica de culebras de hábitos acuáticos del género *Thamnophis* (Colubridae: Natricinae) en la Mesa Central de México. Master of Sciences. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 86pp.
- Kirin, D. (2002) New records of the helminth fauna from grass snake, *Natrix natrix* Laurenti, 1758 and dice snake. *Natrix tessellata* Laurenti, 1768 (Colubridae: Reptilia) in south Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*, 54, 49–53.
- Kuzmin, Y. (1996) The free-living development and types of life cycles of rhabdiasid nematodes (Nematoda: Rhabdiasidae) from Palaearctic region. *Parasitology in the Ukraine, Today and Tomorrow: Proceedings of the Jubilee Conference of USSR*, 16-17th May, 1995, Kiev. pp. 133–138 Ukrainian Academy of Sciences, Kiev.
- Kuzmin, Y. (2003) *Rhabdias japalurae* sp. nov. (Nematoda, Rhabdiasidae) from the japalures (Reptilia, Agamidae) and some notes on other *Rhabdias* spp. from lizards. *Acta Parasitologica*, 48, 6–11.
- Kuzmin, Y., Tkach, V.V. & Synder, S.D. (2003) The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology*, 70, 101–114.
- Kuzmin, Y., Tkach, V.V. & Vaughan, J.A. (2005) *Rhabdias kongmongthaensis* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Polypedates leucomystax* (Amphibia: Anura: Rhacophoridae) in Thailand. *Folia Parasitologica*, 52, 339–342.
- Lamothe-Argumedeo, R., García-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. & Pérez-Ponce de León, G. (1997) *Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos*. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO, México, 211pp.
- León-Règagnon, V., Martínez-Salazar, E.A., Lazcano-Villareal, D. & Rosas-Valdez, R. (2005) Helminth parasites of four species of anurans from Nuevo Leon, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 50, 251–258.
- Lewin, J. (1992a) Parasites of the sand lizard (*Lacerta agilis* L.) in Poland. *Acta Parasitologica, Warsaw*, 37, 19–24.
- Lewin, J. (1992b) Parasites of the water snake, *Natrix natrix* L., in Poland. *Acta Parasitologica, Warsaw*, 37, 195–199.
- Lewin, J. & Grabda-Kazubska B. (1997) Parasites of *Vipera berus* L. in Poland. *Acta Parasitologica*, 42, 92–96.
- Lhermitte-Vallarino, N. & Bain O. (2004) Morphological and biological study of *Rhabdias* spp. (Nematoda) from African chameleons with description of a new species. *Parasite*, 11, 15–31.
- Martínez, V.J.M. (1969) Parásitos de algunos anfibios colectados en diferentes áreas de los Municipios de Escobedo, Pesquería y Santiago, Nuevo León, México. Bachelor thesis. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 48pp.
- Morrone, J.J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76, 207–252.
- Murai, E., Sulgostowska, T., Matskasi, I. & Meszaros, F. (1986) Parasitic helminths of vertebrates (fishes, amphibians, reptiles, birds and mammals) in the Kiskunsag National Park. In: Mahunka, S. (Ed.) *The Fauna of the Kiskunsag National Park Volume I*. Budapest: Akademiai Kiado. pp. 61–78.
- Navarro, P., Lluch, J. & Roca, V. (1987) Contribution to knowledge of the helminth fauna of Iberian

- snakes. VI. Parasites of *Natrix maura* (Linnaeus, 1758) (Reptilia: Colubridae). *Revista Iberica de Parasitologia*, 47, 65–70.
- Okulewicz, J. & Wesolowska, M. (1999) The helminth fauna of the water snake, *Natrix natrix* L., from the south-west of Poland. *Helminthologia*, 36, 131
- Paredes-Calderon, L., León-Règagnon, V. & García-Prieto, L. (2004) Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Parasitology*, 90, 692–696.
- Pereira, C. (1928) Fauna helmintologica dos Ophideos Brasileiros (2°). *Rhabdias vellardi* n. sp. *Boletim Biologico Sao Paulo*, 11, 13-22.
- Pérez-Ponce de León, G., Jiménez-Ruiz, F.A., Mendoza-Garfias, B. & García-Prieto, L. (2001) Helminth parasite of garter snakes and mud turtles from several localities of the Mesa Central of Mexico. *Comparative Parasitology*, 68, 9–20.
- Reiber, R.J., Byrd, E.E. & Parker, M.V (1940) Certain new and already know nematodes from Amphibia and Reptilia. *Lloydia*, 3, 125–144.
- Sarkar, M. (D). & Manna, B. (2004) On a New Species of the Genus *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905 (Nematoda: Rhabditida) from *Bufo melanostictus* Schneider, 1799 from Belur and Habra, West Bengal, India, With a Host-Parasite List. *Philippine Journal of Science*, 133, 1.
- Sharpilo, V.P. (1976) *Parasitic worms of the reptilian fauna of the USSR; systematics, chorology, biology*. Naukova Dumka, Kiev, USSR, 287pp.
- Shimalov, V.V. & Shimalov, V.T. (2000) Helminth fauna of snakes (Reptilia, Serpentes) in Belorussian Polesye. *Parasitology Research*, 86, 340–341.
- Simmons, J.E. (1985) *Herpetological collecting and collections management*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles herpetological circular 16, The University of Texas, Tyler, Texas, 57 pp.
- Wang Pu-qin & Wang, Yang-yin. (1992) Synopsis of trematodes and nematodes of amphibians and reptiles from China. *Wuyi Science Journal*, 9, 49–65.

TABLE 1. *Rhabdias* reported from several species of anurans and colubrids from Mexico.

Species	Host	Distribution	Reference
<i>R. sphaerocephala</i>			
Goodey, 1924			
	<i>Bufo marinus</i>	Puerto de Veracruz, Veracruz	Bravo y Caballero, 1940
		Río Pesquería, Nuevo León	Martínez, 1969
		Presa Rodrigo Gómez, Nuevo León	Martínez, 1969
		Río Huixtla, Chiapas	Caballero y Caballero, 1949, 1954
		Lago de Catemaco, Veracruz	Caballero-Deloya, 1974
	<i>Smilisca baudini</i>	Potrero, Veracruz	Lamothe-Argumedeo et al., 1997
	<i>Rana berlandieri</i> †	Laguna Montford, Nuevo León	Martínez, 1969
		Presa Rodrigo Gómez, Nuevo León	Martínez, 1969
	<i>Rana forreri</i>	San Pedro Las Playas, Guerrero	Cabrera-Guzmán, 2002
		Acapulco- Airport Road, Guerrero	Cabrera-Guzmán, 2002
	<i>Rana vaillanti</i>	Laguna Escondida, Veracruz	Paredes-Calderon et al., 2004
<i>R. fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924			
	<i>Thamnophis eques</i>	Ciénega de Lerma, Estado de Mexico	Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002
		Lago de Chapala, Jalisco	Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002
		Lago de Zacapu, Michoacán	Pérez-Ponce de León et al., 2001
	<i>Thamnophis melanogaster</i>	Lago de Chapala, Jalisco	Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002
		Lago de Cuitzeo, Michoacán	Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002
		Lago de Zacapu, Michoacán	Pérez-Ponce de León et al., 2001
		Lago de Pátzcuaro, Michoacán	Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002

.....to be continued

Table 1 (continued)

Species	Host	Distribution	Reference
<i>R. fülleborni</i> Travassos, 1926			
	<i>Bufo marinus</i>	Lago de Catemaco, Veracruz	Goldberg et al., 2002
		Emiliano Zapata, Jalisco	Galicia-Guerrero et al., 2000
		Río Pesquería, Zuazua, Nuevo León	León-Règagnon et al., 2005
		La Laguna, Higuera, Nuevo León	León-Règagnon et al., 2005
		La Presita, El Carmen, Nuevo León	León-Règagnon et al., 2005
	<i>Bufo marmoreus</i>	Emiliano Zapata, Jalisco	Galicia-Guerrero et al., 2000
	<i>Bufo valliceps</i>	Neblinas, Querétaro	Galicia-Guerrero, 1998
	<i>Rana berlandieri</i>	La Laguna, Higuera, Nuevo León	León-Règagnon et al., 2005
	<i>Rana vaillanti</i>	Laguna Escondida, Veracruz	Goldberg et al., 2002
	<i>Smilisca cyanosticta</i>	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Goldberg et al., 2002
<i>R. ranae</i> Walton, 1929			
	<i>Pseudacris regilla</i> *	La Junta, Baja California	Goldberg et al., 2001
		La Ballena, Baja California	Goldberg et al., 2001
		Miraflores, Baja California	Goldberg et al., 2001
		Isla Cedros, Baja California	Goldberg et al., 2001
		Cataviña, Baja California	Goldberg et al., 2001
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	Alamos, Sonora**	Goldberg and Bursey, 2002
	<i>Rana magnaocularis</i>	Guircoba, Sonora**	Goldberg and Bursey, 2002
	<i>Rana tarahumarae</i>	Salmon Choquinacahui, Sonora**	Bursey and Goldberg, 2001
<i>R. elegans</i> Gutierrez, 1945			
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	Laguna Escondida, Ver- acruz	Goldberg et al., 2002
<i>R. americanus</i> Baker, 1978			
	<i>Bufo kelloggi</i>	Navojoa, Sonora*	Goldberg and Bursey, 2002
	<i>Bufo mazatlanensis</i>	Rancho Carrizal, Sonora *	Goldberg and Bursey, 2002
	<i>Smilisca baudini</i>	Navojoa, Sonora *	Goldberg and Bursey, 2002

.....to be continued

Table 1 (continued)

Species	Host	Distribution	Reference
<i>R. tobagoensis</i> Moravec and Kaiser, 1995	<i>Hyla microcephala</i>	Laguna El Zacatal, Veracruz	Goldberg et al., 2002
<i>R. savagei</i> Bursey and Goldberg, 2005	<i>Rana berlandieri</i>	La Laguna, Higuera, Nuevo León	León-Règagnon et al., 2005
<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Bufo marinus</i>	Laguna Escondida, Veracruz	Galicia-Guerrero, 1998
		Estación de los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992
	<i>Bufo valliceps</i>	Laguna El Zacatal, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992
	<i>Rana berlandieri</i>	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992
	<i>Rana vaillanti</i>	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992
	<i>Smilisca baudini</i>	Estación Los Tuxtlas, Veracruz	Guillén-Hernández, 1992

† Original host record as *Rana pipiens*, but see Scott and Hillis, 1989.

* Original host record as *Hyla regilla*, Hedges (1986) transferred and Da Silva (1997) confirmed *Hyla crucifer*, *Hyla cadaverina*, *Hyla regilla*, and *Limnaeodius ocularis* to *Pseudacris*.

** Data based on USPNC.

TABLE 2. Hosts examined and localities of *Rhabdias* parasite of Colubrids from Mexico.

Species / Hosts	Localities	Coordinates	Host examined	Prevalence %
<i>Rhabdias lamothei</i> n. sp.				
<i>Leptodeira maculata</i> Hal-lowell, 1861	Melaque-Autlan, Road 80, Jalisco	19°24'32" N; 104°40'24" W	2	50
	Puerto Vallarta-Las Palmas Road, Jalisco	20°45'15" N; 105°09'27" W	7	14.28
	Tepalcatepec-Coalcoman, Road 120, Michoacán	19° 04'20" N; 102°54'11" W	2	100
	Tepalcatepec-Apatzingan, Road 120, Michoacán	19°12'59" N; 102°48'52" W	1	100
	Tepic-Agumilpa Road, Nayarit	21°45'22" N; 104°51'40" W	1	100
	Armería River (tributary), Colima	19°11'31"N; 103°47'37"	1	100
<i>R. fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924				
<i>Leptodeira annulata</i> Linnaeus, 1758	Mex 200 Guerrero-Oaxaca Road, Guerrero	16°33'52" N; 98°27'59" W	20	10
	La Victoria, Catemaco, Veracruz	18°22'24.1" N; 95°07'44.5" W	4	25
<i>Leptodeira maculata</i> Hal-lowell, 1861	Playa Azul, Michoacán	17°59'08" N; 102°20'16" W	3	100
<i>L. septentrionalis</i> Kennicott, 1859	Cerro San Felipe, Oaxaca	17°13' 44" N; 96°43'37" W	1	100
<i>Sibon sartorii</i> Cope 1863	Xpujil-Bel-Ka Road, Campeche	18°37'25" N; 89°24'45" W	2	100
	Cuetzalán, Puebla	20°06'54" N; 97°28'58" W	1	100
	Valladolid -Mex 180 D Road, Yucatán	20°43'54" N; 88°12'11" W	1	100
<i>Storeira</i> sp.	Between El Lobo-La Vuelta, Road 120, Querétaro	21°17'25" N; 99°08'02" W	1	100
<i>Thamnophis godmani</i> Günther, 1894	Sierra Negra, Puebla	18°19'37" N; 97°00'25" W	1	100
<i>T. melanogaster</i> Peters, 1864	Río Verde, Santiago, Jalisco	21°49'30.4" N; 101°46'4.9" W	1	100
	San Juanico, Michoacán	21°49'30.4" N; 101°46'4.9" W	1	100
	Magdalena river, Jalisco	20°53'31.7" N; 104°01'49" W	1	100
<i>T. proximus</i> Say, 1823	Río Lagartos-San Felipe Road, Yucatán	21°33'57" N; 88°12'11" W	1	100

TABLE 3. Comparison of morphometry in *Rhabdias lamothei* n. sp., *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924, *R. eustreptos* (MacCallum, 1921) Chitwood and Chitwood, 1934, *R. vellardi* Pereira, 1928 and *R. kurilensis* Sharpilo, 1976.

Species	<i>R. lamothei</i> n. sp.	<i>R. fuscov-</i> <i>enosa</i>	<i>R. fuscov-</i> <i>enosa</i>	<i>R. eustrep-</i> <i>tos</i>	<i>R. vellardi</i>	<i>R. kurilensis</i>
Reference	Present study n = 9	Present study n = 11	Baker, 1978 n = 32	Baker, 1978 n = 16	Pereira, 1928 [?]	Sharpilo, 1976 n = 10
Host	<i>Leptodeira</i> <i>maculata</i>	<i>Thamnophis</i> <i>spp.</i>	<i>Thamno-</i> <i>phis sirtalis</i>	<i>Elaphe</i> <i>vulpina</i>	<i>Philodryas</i> <i>schotti</i> <i>Oxhyrropu</i> <i>trigeminus</i>	<i>Elaphe climcoph-</i> <i>ora,</i> <i>E. quadrivirgata</i>
Distribution	Mexico	Mexico	France North America¶	North American	Brazil	Russian
Body length (mm)	2.51-3.43 (2.83)	2.3-3.9 (3.3)	2.8-3.4 (3.1)	4.4-7.2 (6.3)	3.0-3.3	3.4-4.9
Body width	127-175 (149)	79-111 (105)	99-208 (165)	120-170 (146)	120-200	150-190
Vulva position	Equatorial	Slightly pre or equatorial	Equatorial	Equatorial	Equatorial	Equatorial
Length tail	124-375 (200)	116-193 (157)	138-201 (173)	107-180 (132)	130-140	180-220
Esophagus length compared to the body length*	8.36-12.46 (10.31)	7.4-8.5 (7.9)	7.5-7.1 (7.3)	5.8-4.4 (4.3)	8.6-8.18	8.2-6
Tail length com- pared to the body length*	4.5-12.3 (7)	4.1-5.5(4.8)	4.8-6 (5.6)	2.4-2.5 (2.1)	4.3-4.2	5.3-6.5
Egg length	34-65 (53)	54-65 (59)	52-73	Viviparous	69	82-88
Egg width	27-58 (33)	19-34 (29)	31-45	Viviparous	38-46	44-55

* Expressed as percentage.

[?] Data not presented in original description.

¶ Palaeartic distribution, however this species has been recorded in North America, data based on Baker (1978).

TABLE 4. Previous records of *Rhabdias fuscovenosa* in the New and Old World (previous records in Mexico not included).

Hosts	Realm	Reference
<i>Agkistrodon halys brevicaudus</i>	Oriental	Wang and Wang, 1992
<i>Bitis arietans</i> ¹	Ethiopian	Hering-Hagenbeck and Boomker, 2000
<i>Coluber jugularis</i>	Palaeartic	Biserkov, 1995
<i>Coronella austriaca</i>	Palaeartic	Shimalov, & Shimalov, 2000
<i>Elaphe longissima</i>	Palaeartic	Biserkov, 1995
<i>Hemachatus haemachatus</i> ¹	Ethiopian	Hering-Hagenbeck and Boomker, 2000
<i>Heterodon platyrhinos</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Lacerta agilis</i>	Palaeartic	Lewin, 1992a
<i>Lampropeltis triangulum</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Naja nivea</i> ¹	Ethiopian	Hering-Hagenbeck and Boomker, 2000
<i>Natrix maura</i>	Palaeartic	Navarro et al., 1987; Cordero del Campillo et al., 1994
<i>Natrix natrix</i>	Palaeartic	Shimalov and Shimalov, 2000; Murai, et al., 1986; Lewin, 1992b; Kuzmin, 1996; Biserkov, 1995; Genov and Georgiev, 1998; Okulewicz and Wesolowska, 1999; Kirin, 2002
<i>Natrix tessellata</i>	Palaeartic	Biserkov, 1995; Genov and Georgiev, 1998
<i>Nerodia cyclopion</i>	Nearctic	Fontenot and Font, 1996
	Palaeartic and Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Nerodia erythrogaster</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Nerodia fasciata</i>	Nearctic	Fontenot and Font, 1996; Kuzmin et al., 2003
<i>Nerodia rhombifera</i>	Nearctic	Fontenot and Font, 1996; Kuzmin et al., 2003
<i>Nerodia sipedon</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Opheodrys vernalis</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Regina septemvittata</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Storeria dekayi</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Storeria occipitomaculata</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Thamnophis ordinoides</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Thamnophis proximus</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Thamnophis sauritus</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
<i>Thamnophis sirtalis</i>	Nearctic	Baker, 1978; Kuzmin et al., 2003
<i>Vipera berus</i>	Palaeartic	Lewin and Grabda-Kazubska, 1997
<i>Virginia stiatula</i>	Nearctic	Kuzmin et al., 2003
(Green snake) ²	Oriental	Wang and Wang, 1992

1 Corresponds to *R. fuscovenosa* f. *catanensis* (Rizo, 1902).

2 Corresponds to *R. fuscovenosa* var. *brevicauda* Chu, 1936.

ZOOTAXA

1257

A NEW RHABDIASID SPECIES FROM *NOROPS MEGAPHOLIDOTUS* (SAURIA: POLYCHROTIDAE) FROM MEXICO

Elizabeth A. Martínez-Salazar

Laboratorio de Helminología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México D.F., 04510. e-mail: eams@ibiologia.unam.mx

ABSTRACT: *Rhabdias leonae* n. sp., a parasite of the lungs of *Norops megapholidotus*, is described and illustrated. The Mexican taxon differs from the other species in the genus by a combination of characters: possession of 4 lips, corpus slightly inflated, slightly postequatorial vulva, and presence of swollen cuticle of anterior and posterior ends. This is the 12th species described in the Neotropical realm and the first species of *Rhabdias* described from an endemic Mexican lizard.

There are currently 54 species of *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905, distributed in the New and Old World, which occur in the lungs of several species of amphibians and reptiles (Baker, 1987; Bursey et al., 2003; Kuzmin, 2003; Kuzmin et al., 2003, 2005; Lhermitte-Vallarino and Bain, 2004; Sarkar and Manna, 2004; Bursey and Goldberg, 2005; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006; Tkach et al., 2006).

The relatively strict host specificity observed among species of *Rhabdias* is considered a valuable characteristic to identify species (Baker, 1978; Kuzmin et al., 2001, 2003, 2005). There are 5 species of the genus that infect lizards, i.e., *R. gemellipara* Chabaud, Brygoo, and Petter, 1961; *R. chamaleonis* (Skrjabin, 1916) Semenov, 1929; *R. japalurae* Kuzmin, 2003; and *R. jaraki* Lhermitte-Vallarino and Brain, 2004, which are distributed in the Old World; there is 1 species in the Neotropical region, *Rhabdias anolis* Bursey, Goldberg, and Telford, 2003, originally recorded from *Anolis frenatus* Cope, 1899, in Panama.

Species of *Norops* (monophyletic group into *Anolis* or section Beta of *Anolis*; see Nicholson, 2002) are distributed primarily in the American tropical mainland (Mexico to South America), with Caribbean representatives primarily in Cuba and Jamaica (Nicholson, 2002). *Norops megapholidotus* Smith, 1933, is endemic in Sierra Madre del Sur and the highlands of northern Oaxaca, Mexico (Flores-Villela, 1993). There are a few studies dealing with parasites in this lizard in Nayarit and Veracruz (Moravec et al., 1997; Mayén-Peña and Salgado-Maldonado, 1998; Goldberg and Bursey, 2000). The present paper describes a new species of *Rhabdias* parasitizing an endemic lizard in the Sierra Madre del Sur from Guerrero, México.

MATERIALS AND METHODS

From 12 to 14 June 2004, 9 specimens of *Norops megapholidotus* were collected in the Sierra de Malinaltepec: San Luis Acatlán, Tlapa de Comonfort Road, Guerrero, Mexico (17°06'35"N, 98°42'40"W, 2,169 m; 17°07'31"N, 98°41'59"W, 2,165 m; 17°07'25"N, 98°41'45"W, 2,200 m). Lizards were collected using nets or by hand, and then deposited in herpetological bags for their transportation. Animals were killed by intraperitoneal overdose of sodium pentobarbital. Each host was subsequently necropsied, and the organs were examined for helminths using a stereoscope. Lung parasites were initially placed in saline (0.65%) and afterward killed by immersion in 70% ethanol and stored in 70% ethanol. Nematodes were cleared in temporary preparations with glycerin. Drawings were made with the aid a drawing tube. Measurements are given in micrometers unless otherwise stated. Minimum and maximum values are given followed by mean and SD in parentheses. For the scanning electron microscopy (SEM), specimens were stored in 4% formalin, dehydrated in a series of gradual alcohol, and critical point

dried. Specimens were coated with a gold-palladium mixture and examined using a Hitachi S-2460N scanning electron microscope.

Voucher specimens of both hosts and parasites were deposited in the Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, México; Herpetological Collection, University of Texas in Arlington (UTA), Arlington, Texas (collects: JAC); and the Colección Nacional de Helmintos (CNHE), Mexico City, México.

Specimens of *Rhabdias americanus* (USPNC 081011.00, 089802.00), *R. ambystomae* (USPNC 082125.02), *R. chamaleonis* (USPNC 059095.00), *R. elegans* (USPNC 084920.00), *R. fülleborni* (USPNC 032536.00, 083796.00; CNHE 142-1, 3776), *R. hylae* (USPNC 091190.00), *R. joaquinensis* (USPNC 088047.02), *R. ranae* (USPNC 0885986.00), *R. savagei* (CNHE 5034), and *R. cf. sphaerocephala* (CNHE 4096, 4459) were also examined during this study for comparison.

DESCRIPTION

Rhabdias leonae n. sp.

(Figs. 1–10)

Description based on 11 gravid individuals (measurements on 9): Body elongated. Body length of parthenogenetic female 11.44–15.06 (12.65 ± 1.53) mm, maximum width 478–589 (548 ± 34). Anterior end rounded, posterior end tapered. Body cuticle swollen; swelling evident principally in both anterior and terminal ends, comparatively thin and uniform in middle body. Oral opening narrow surrounded by 4 weakly developed lips, each lip bearing small single papilla. Two small lateral amphids present. Buccal capsule infundibuliform in lateral view, circular apical view, 23–34 (29 ± 3) depth, with 11–19 (15 ± 2) width. Esophagus club shaped, with longer muscular anterior and glandular posterior parts. Esophagus length 670–751 (697 ± 28), representing 4.70–5.89% (5.56%) of the body length. Esophagus width 54–62 (58 ± 3) at anterior region of the body, 66–77 (71 ± 3) at muscular region, 70–77 (73 ± 3) at the glandular region. Posterior bulb 93–116 (104 ± 9) wide, slightly inflated corpus. Inconspicuous cuticular nerve ring at 217–244 (233 ± 10) from anterior region of body. Excretory duct short, excretory glands indistinct, located near posterior margin of nerve ring. Rectum thick walled. Intestine wide and filled with brown and black contents, easily distinguished from rest of internal structures. Vulva slightly postequatorial, distance from anterior region of body to vulva 6.0–8.06 (6.86 ± 80) mm, representing 52.51–56.22% (54.32%) of body length. Vulva lips indistinct. Tail comparatively short, conical, 217–325 (279 ± 41) long, representing 1.84–2.77% (2.21%) of body length, with sharp terminal point. Genital system amphidelphic, with approximately equal limbs. Ovaries straight, lying along intestine. Eggs numerous, oval, thin-walled containing larvae. Egg size 100–116 (106 ± 6) × 50–58 (54 ± 3).

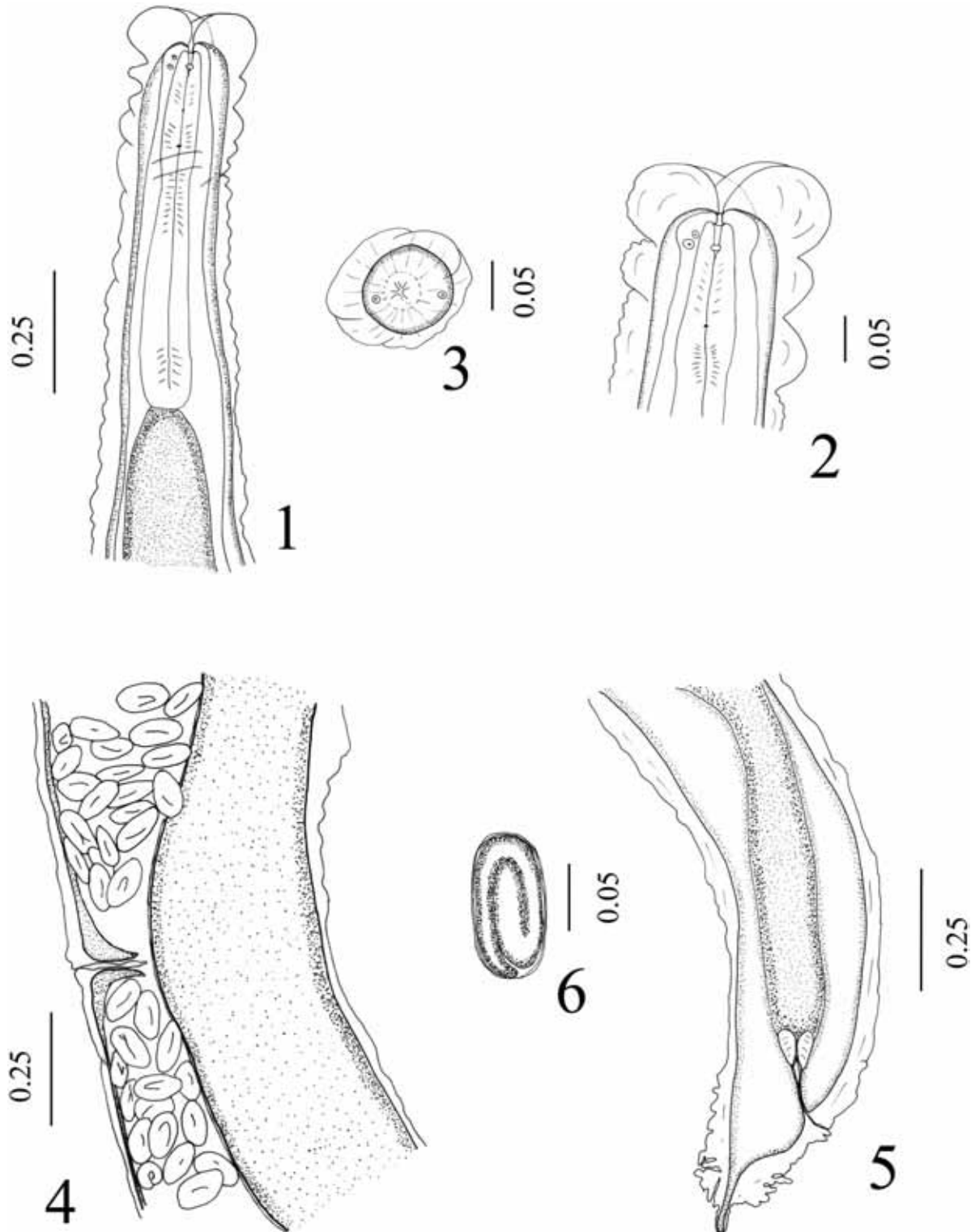
Taxonomic summary

Type specimens: Holotype, parthenogenetic female, Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, CNHE 5443; paratypes CNHE 5444, 5445, and 5450; and vouchers CNHE 5446–5449.

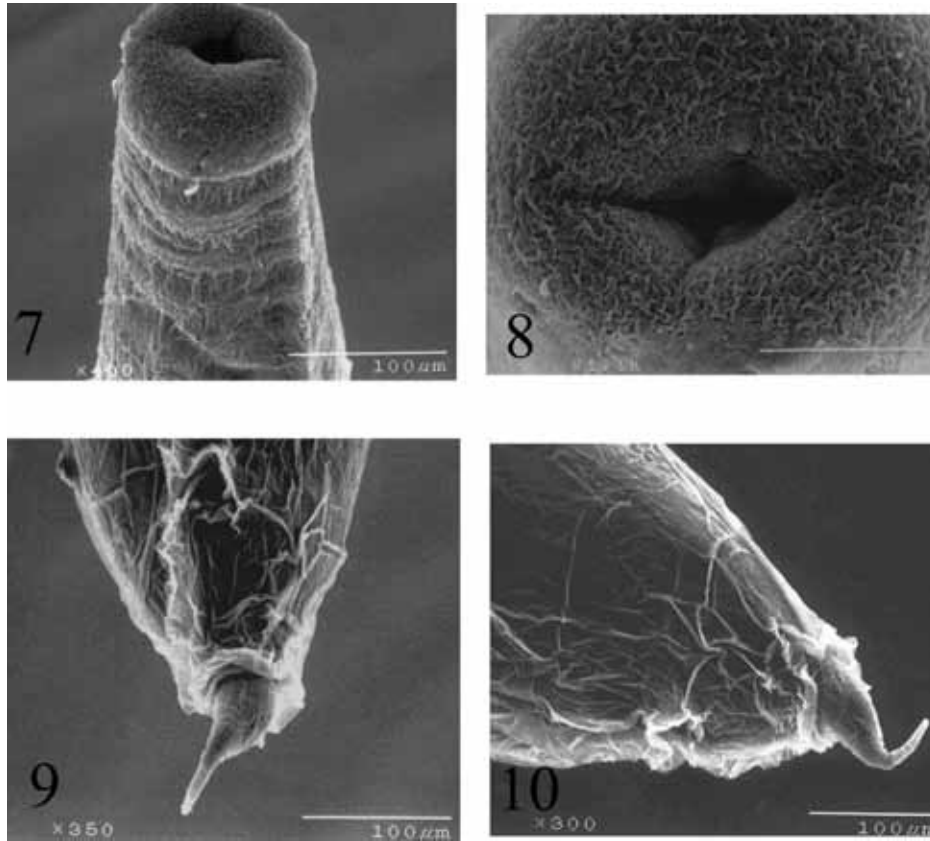
Type host: *Norops megapholidotus*, symbiotype JAC 25710, 25740, 25660, 25662, 25664, and 25665.

Type locality: Sierra de Malinaltepec: San Luis Acatlán, Tlapa de

Received 20 February 2006; revised 11 May 2006, 12 May 2006; accepted 15 May 2006.



FIGURES 1–6. *Rhabdias leonae* n. sp., parasite of *Norops megapholidotus* from Sierra de Malinatepec, Guerrero, México (1, 2, 4, 5, and 6—holotype, 3—paratype). (1) Anterior end, lateral view. (2) Cephalic end, lateral view. (3) Cephalic end, apical view. (4) Vulva region, lateral view. (5) Tail end, lateral view. (6) Eggs, lateral view. Scale bar values are given in millimeters.



FIGURES 7–10. Scanning electron microphotographs of *Rhabdias leonae* n. sp. details of the external morphology. (7) Anterior end, sublateral view. (8) Cephalic end (the material present a swollen cuticle that covers the lips structure and only the amphids are shown), apical view. (9) Shape of the tail, sharp terminal point, ventral view. (10) Shape of the tail, sharp terminal point, lateral view.

Comonfort Road, Guerrero, México (17°06'35"N, 98°42'40"W, 2,169 m; 17°07'31"N, 98°41'59"W, 2,165 m; 17°07'25"N, 98°41'45"W, 2,200 m).

Site infection: Lungs.

Etymology: The new species is named for Dr. Virginia León-Règagnon, Instituto de Biología at UNAM, for her contribution and dedication to study of the parasite fauna of amphibians and reptiles in México.

Remarks

Baker (1978) divided the species of *Rhabdias* into 3 groups based on the labial structures, i.e., lacking lips, 6 lips, and 2 pseudolabia. Subsequently, Kuzmin (2001) added a group that includes 4 lips (2 subdorsal and 2 subventral) and 2 lateral pseudolabia; recently, Bursey and Goldberg (2005) described a new group with 4 lips and without pseudolabia.

Rhabdias leonae belongs to the general group of species that possesses 4 lips, namely, *R. chamaleonis* (Skrjabin, 1916) Semenov, 1929; *R. africanus* Kuzmin, 2001; *R. jarki* Lhermitte-Vallariano and Bain, 2004; *R. savagei* Bursey and Goldberg, 2005; and *R. kongmonthaensis* Kuzmin, Tkach, and Vaughan, 2005. *Rhabdias leonae* differs from *R. jarki* in that its vulva is equatorial and in the esophagus length, which is shorter in the former species (670–751 [697] vs. 1,380–1,500, respectively). *Rhabdias africanus* can be distinguished from the new species by the presence of 2 subdorsal lips, 2 subventral lips, and 2 lateral pseudolabia, a preequatorial vulva, and a swollen body cuticle with irregular folds (*R. leonae* has a swollen cuticle mainly at the anterior and terminal ends). The specimens have a postequatorial vulva, resembling *R. chamaleonis*, *R. savagei*, and *R. kongmonthaensis*; however, it differs from *R. savagei* mainly in the body size (4.5–5.3 mm vs. 11.44–15.06 mm in *R. leonae*) and the swollen cuticle (cuticle inflated uniform vs. swollen cuticle evident principally at both anterior and terminal ends, comparatively thin and uniform in the middle body of the in *R. leonae*), and from *R. kongmonthaensis* by the presence 4 submedian

lips and 2 lateral pseudolabia and the esophagus length (530–630 vs. 670–751 [697] in *R. leonae*). *Rhabdias leonae* is separated geographically from *R. chamaleonis* in the Ethiopian Realm (as *R. africanus* and *R. jarki*) and *R. kongmonthaensis* from the Oriental Realm. *Rhabdias savagei* and *R. leonae* are distributed in the Neotropical realm; however, this last species is distributed in the northern limit of the Neotropics (Sierra Madre del Sur, Guerrero) and parasitizes a different host group, i.e., *R. savagei* in frogs and *R. leonae* in lizards. The host specificity is considered by several authors as an additional characteristic used to identify species of the genus (Baker, 1978; Kuzmin et al., 2001, 2003, 2005). Finally, *R. chamaleonis* resembles *R. leonae* in host preference, i.e., parasitizing lizards, but differs in the body size (24 mm vs. 11.44–15.06 [12.64] mm in *R. leonae*), egg size (136 × 76 vs. 106 × 54 in *R. leonae*), and esophagus length (1,225 vs. 670–751 [697] in *R. leonae*).

Rhabdias gemellipara and *R. japalurae* are similar to *R. leonae* in the host preference; however, *R. leonae* differs from *R. gemellipara* in body size (11.44–15.06 [12.65] mm vs. 8.41 mm in *R. gemellipara*), in its equatorial vulvae, in body width (478–589 [584] vs. 205 in *R. gemellipara*), in dimensions of the buccal capsule (23–34 [29] × 11–19 [15] vs. 7–10 [9] × 12–16 [15] in *R. gemellipara*), in tail length to body length ratio (1.84–2.77% [2.21%] vs. 3.1–4.4% [3.7%] in *R. gemellipara*), and in geographical distribution (Ethiopian Realm for *R. gemellipara*). *Rhabdias japalurae* can be distinguished from *R. leonae* by the presence of 6 circumoral lips, by the presence of equatorial vulvae, by esophagus length/body length ratio (4.70–5.89% [5.56%] vs. 7.97–12.1% in *R. japalurae*), by buccal capsule width (11–19 [15] vs. 28–30 in *R. japalurae*), and by geographical distribution (Oriental Realm for *R. japalurae*).

To date, there are 11 species of *Rhabdias* with a Neotropical distribution: *R. füelleborni* Travassos, 1926; *R. vellardi* Pereira, 1928; *R. elegans* Gutierrez, 1945; *R. mucronata* Schuurmans-Stekhoven, 1952;

R. truncata Schuurmans-Stekhoven, 1952; *R. androgynia* Kloss, 1971; *R. hermaphrodita* Kloss, 1971; *R. tobagoensis* Moravec and Kaiser, 1995; *R. anolis*; *R. savagei* Bursey and Goldberg, 2006; and *R. lamothei* Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006. Only 1 of these species parasitizes lizards, i.e., *R. anolis* has been found from *Anolis frenatus* in Panama (Bursey et al., 2003); *Norops tropidolepis* Boulenger, 1885, in Costa Rica (Bursey et al., 2004); and *Anolis punctatus* Daudin, 1802, in Reserva Cuzco Amazonico, Peru (Bursey et al., 2005). *Rhabdias anolis* differs from *R. leonae* by the presence of 6 lips, preequatorial vulvae, and a pair of sessile lateral papillae on the tail.

DISCUSSION

Of the 54 species of *Rhabdias* (Bursey et al., 2003; Kuzmin, 2003; Kuzmin et al., 2003, 2005; Lhermitte-Vallarino and Bain, 2004; Sarkar and Manna, 2004; Bursey and Goldberg, 2005; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006; Tkach et al., 2006), only 9 species have been recorded in México (Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006): 2 of Nearctic distribution (i.e., *R. americanus* Baker, 1987, and *R. ranae* Walton, 1929), 5 of Neotropical distribution (i.e., *R. füelleborni* Travassos, 1926; *R. elegans* Gutierrez, 1945; *R. tobagoensis*, *R. savagei*, and *R. lamothei*), and 2 species considered originally to have a Palearctic distribution (Baker, 1978) (i.e., *R. cf. sphaerocephala* Goodey, 1924, and *R. cf. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924). *Rhabdias leonae* is the first species described from an endemic Mexican lizard, and the second species described parasitizing lizards in the New World within the Neotropical realm. There are records of an undetermined species of *Rhabdias* parasitizing several species of anoles from Caribbean region (Torres-Ortiz, 1980; Bundy et al., 1987; Dobson et al., 1992); however, none of these species of anoles (*Anolis cristatellus*, *Anolis evermanni*, *Anolis gundlachi*, *Norops lineatopus*, and *Anolis watti*) is distributed in México (Flores-Villela, 1993).

There are few studies recording helminths for *Norops* spp. in Mexico: *Norops barkeri* is infected by 1 nematode, *Terranova* sp.; *Norops nebulosus* with 1 nematode, *Parapharyngodon alvarengai* Freitas, 1957 (Moravec et al., 1997; Mayén-Peña and Salgado-Maldonado, 1998; Goldberg and Bursey, 2000), and 2 cestodes, *Mesocestoides* sp. (Mayén-Peña and Salgado-Maldonado, 1998; Goldberg and Bursey, 2000) and *Oochoristica* sp. (Mayén-Peña and Salgado-Maldonado, 1998); and *Norops tropidonotus* with a filarial worm *Piratuaba* sp. (Lowichick et al., 1988). None has been found with a lung worm in Mexico.

The high biodiversity of Mexico is the result of a great number of factors, i.e., the variety of climate and topography, plus its complex geologic history (Flores-Villela and Gerez, 1994). In this context, the diversity of amphibians and reptiles is great in the Sierra Madre del Sur (Flores-Villela, 1998; Campbell, 1999); however, this region, particularly the Sierra de Malinaltepec, is largely unexplored for these hosts (Pérez-Ramos and Saldaña de la Riva, 2003), and, as a consequence, overall knowledge of their parasites is poor.

In Guerrero State, most of the endemic species of amphibians and reptiles are found in the mountain zone, as is the distribution of *N. megapholidotus* (Flores-Villela, 1993; Pérez-Ramos et al., 2000) and its lungworm, *R. leonae*. This new species of *Rhabdias* was found at high altitudes, ranging from 2,165 to 2,200 m. Additional studies on the parasite fauna in Sierra Madre del Sur, and several species of anoles, need to be extended.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Uri García, Rebecca Calisi, John Malone, Ma. Elena García, and Eric Smith for their assistance in fieldwork; Berenit Mendoza for assisting in processing samples for SEM; and Jorge Falcón-Díaz for his advice in the handling of specimens for optical microscopy. We thank Eric P. Hoberg, USNPC, Beltsville, Maryland, and Luis García-Prieto, CNHE, Instituto de Biología, UNAM, for the loan of specimens; MZFC and UTA collections for host identification. We also thank Virginia León-Règagnon and Luis García-Prieto (Instituto de Biología, UNAM) for their valuable comments on an early draft of the manuscript. Funding for this study was provided by National Science Foundation DEB-0102383 to V. León-Règagnon (Universidad Nacional Autónoma de México) and J. A. Campbell (University of Texas at Arlington), and CONACyT and DGEP-UNAM in form of scholarships to EAMS.

LITERATURE CITED

- BAKER, M. R. 1978. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* **56**: 2127–2141.
- . 1987. Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles. Memorial University of Newfoundland, Occasional Papers in Biology **11**: 1–325.
- BUNDY, D. A. P., P. VOGEL, AND E. A. HARRIS. 1987. Helminth parasites of Jamaican anoles (Reptiles: Iguanidae): A comparison of the helminth fauna of 6 *Anolis* species. *Journal of Helminthology* **61**: 77–83.
- BURSEY, C. R., AND S. R. GOLDBERG. 2005. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidea), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology* **91**: 600–605.
- , ———, AND C. L. MILLER. 2004. Two new species of *Falcaustra* and comments on Helminths of *Norops tropidolepis* (Sauria: Polychrotidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology* **90**: 598–603.
- , ———, AND J. R. PARMELEE. 2005. Gastrointestinal helminths from 13 species of lizards from Reserva Cuzco Amazonico, Peru. *Comparative Parasitology* **72**: 50–68.
- , ———, AND S. R. TELFORD, JR. 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology* **89**: 113–117.
- CAMPBELL, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. In *Distribution patterns of amphibians: A global perspective*, W. E. Duellman (ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, p. 111–209.
- DOBSON, A. P., S. V. PACALA, J. D. ROUGHGARDEN, E. R. HARPER, AND E. H. HARRIS. 1992. The parasite of *Anolis* lizards in northern Lesser Antilles. I. Patterns of distribution and abundance. *Oecologia* **91**: 110–117.
- FLORES-VILLELA, O. 1993. Herpetofauna Mexicana: Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. *Carnegie Museum Natural History Special Publications* **17**: 1–73.
- . 1998. Herpetofauna de México: Distribución y endemismo. In *Biodiversidad biológica de México*, T. P. Ramammorthy, R. Bye, and A. Lot (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, D.F., p. 251–278.
- , AND P. GEREZ. 1994. Biodiversidad y conservación en México: Vertebrados, vegetación y uso del Suelo. INIREB-Conservation International, CONABIO/UNAM México, México City, D.F., 439 p.
- GOLDBERG, S. R., AND C. R. BURSEY. 2000. Helminths of Mexican lizards: Geographical distribution. In *Metazoan parasites in the Neotropics: A systematic and ecological perspective*, G. Salgado-Maldonado, A. N. García-Aldrete, and V. M. Vidal-Martínez (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, D.F., p. 175–191.
- KUZMIN, Y. 2001. *Rhabdias africanus* sp. nov. (Nematoda: Rhabdiasidae), a new nematode species from the South African toads (Amphibia, Bufonida). *Acta Parasitologica* **46**: 148–150.
- . 2003. *Rhabdias japalurae* sp. nov. (Nematoda, Rhabdiasidae)

- from the japalures (Reptilia, Agamidae) and some notes on other *Rhabdias* spp. from lizards. *Acta Parasitologica* **48**: 6–11.
- , V. V. TKACH, AND S. SNYDER. 2001. *Rhabdias ambystomae* sp. nov. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the North American spotted salamander *Ambystoma maculatum* (Amphibia: Ambystomatidae). *Comparative Parasitology* **68**: 228–235.
- , ———, AND ———. 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Neartic. *Comparative Parasitology* **70**: 101–114.
- , ———, AND J. A. VAUGHAN. 2005. *Rhabdias kongmongthaensis* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Polypedates leucomystax* (Amphibia: Anura: Rhacophoridae) in Thailand. *Folia Parasitologica* **52**: 339–342.
- LHERMITTE-VALLARINO, N., AND O. BAIN. 2004. Morphological and biological study of *Rhabdias* spp. (Nematoda) from African chameleons with description of a new species. *Parasite* **11**: 15–31.
- LOWICHICK, A., L. NYSTUEN, AND M. PALAMA. 1988. Lizard hemoparasites from “Los Tuxtlas” Tropical Biology Station, Veracruz, México. *Journal of Parasitology* **74**: 885–888.
- MARTÍNEZ-SALAZAR, E. A., AND V. LEÓN-RÉGAGNON. 2006. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira* spp. (Colubridae) in Mexico, and including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* **1257**: 27–48.
- MAYÉN-PEÑA, E., AND G. SALGADO-MALDONADO. 1998. Helminths of four lizards from Nayarit, Mexico: *Anolis nebulosus* (Polychrotidae), *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae), *Phyllodactylus lanei* (Gekkonidae), and *Sceloporus nelsoni* (Phrynosomatidae). *Journal of the Helminthological Society of Washington* **65**: 108–111.
- MORAVEC, F., G. SALGADO-MALDONADO, AND E. MAYÉN-PEÑA. 1997. *Thubunaea ctenosauri* sp. n. (Nematoda: Physalopteridae) from the iguanid lizard *Ctenosaura pectinata* and other lizard helminths from Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington* **64**: 240–247.
- NICHOLSON, K. E. 2002. Phylogenetic analysis and a test of the current intrageneric classification of *Norops* (Beta *Anolis*). *Herpetological Monographs* **16**: 93–120.
- PÉREZ-RAMOS, E., AND L. SALDAÑA DE LA RIVA. 2003. Nueva especie de salamandra del género *Pseudoeurycea* (Amphibia: Caudata: Plethodontidae) de la región Amuzga, al sureste de Guerrero, México. *Acta Zoológica Mexicana* **89**: 55–68.
- , AND ———. 2000. A checklist of the reptiles and amphibians of Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* **7**: 21–40.
- SARKAR, M., AND B. MANNA. 2004. On a new species of the genus *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905 (Nematoda: Rhabditida) from *Bufo melanostictus* Schneider, 1799 from Belur and Habra, West Bengal, India, with a host-parasite list. *Philippine Journal of Science* **133**: 55–69.
- TKACH, V. V., Y. KUZMIN, AND E. E. PULIS. 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: The last sibling of *Rhabdias ranae*? *Journal of Parasitology* **92**: 631–636.
- TORRES-ORTIZ, R. A. 1980. Otro hospedador final para *Rhabdias* sp. (Nematoda) e implicaciones evolutivas de las especies del hospedador. *Caribbean Journal of Science* **16**: 109–114.

NEW SPECIES OF *RHABDIAS* (NEMATODA: RHABDIASIDAE) FROM *BUFO OCCIDENTALIS* (ANURA: BUFONIDAE) FROM SIERRA MADRE DEL SUR, MEXICO

Elizabeth A. Martínez-Salazar and Virginia León-Règagnon*

Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, D.F., 04510. e-mail: eams@ibiologia.unam.mx

ABSTRACT: *Rhabdias kuzmini* n. sp., a parasite of the lungs of *Bufo occidentalis*, is described and illustrated. This Mexican taxon differs from the related species in the genus by the possession of 4 lips (2 subdorsal and 2 subventral) and 2 lateral pseudolabia, corpus not inflated, a larger barrel-shaped buccal capsule, equatorial vulva, and the presence of a slightly swollen cuticle in the anterior and posterior ends of the body. This is the 16th species described in the Neotropical Realm and the first species of *Rhabdias* described from endemic anurans in México.

Fifty-nine *Rhabdias* species have been described; 46 species were listed by Bursey et al. (2003), 1 species was not considered in the list, and 12 additional species distributed on Ethiopian, Nearctic, Neotropical, Oriental, and Palearctic realms were described in recent years (Table I). Nine species of this genus have been recorded in México, occurring in the lungs of several species of amphibians and reptiles (see Martínez-Salazar, 2006; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006): *Rhabdias americanus* Baker, 1978; *Rhabdias elegans* Gutiérrez, 1945; *Rhabdias füelleborni* Travassos, 1926; *Rhabdias* cf. *fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924; *Rhabdias lamothei* Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006; *Rhabdias leonae* Martínez-Salazar, 2006; *Rhabdias ranae* Walton, 1929; *Rhabdias savagei* Bursey and Goldberg, 2005; *Rhabdias sphaerocephala* Goodey, 1924; and *Rhabdias tobagoensis* Moravec and Kaiser, 1995.

Recently, Kuzmin et al. (2007) suggested that the records of Bravo-Hollis and Caballero (1940), Brenes and Bravo-Hollis (1959), and Kloss (1971, 1974) reported as *Rhabdias sphaerocephala* from *Bufo marinus* Linnaeus, 1758 (syn. *Chaunus marinus* Linnaeus, 1758 [see Frost, Grant, Faivovich et al., 2006; Frost, Grant, and Mendelson, 2006]), from 2 different localities of Nicaragua and 3 in Costa Rica, correspond to a new species, *Rhabdias pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach, and Brooks, 2007 based on morphological and molecular data. Relying on this evidence, Kuzmin et al. (2007) affirmed that *R. sphaerocephala* is exclusively distributed in the Palearctic Realm.

There are few studies dealing with parasites of amphibians and reptiles in the Sierra Madre del Sur (Jiménez-Ruiz et al., 2003; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2005, 2006; Martínez-Salazar, 2006). During June and July 2004, an undescribed species of *Rhabdias* was collected in endemic toads from the Sierra Madre del Sur in Guerrero as part of a biodiversity inventory of parasites of amphibians and reptiles in México. We describe it herein.

MATERIALS AND METHODS

From 28 June to 2 July 2004, 13 specimens of *Bufo occidentalis* were collected in 3 localities in the Sierra Madre del Sur, Guerrero: Puerto del Bálsamo, San Antonio-Ciudad Altamirano Road (17°58'43"N, 101°12'51"W, 1,790 m), Vallecitos-El Durazno Road (17°47'05"N,

101°07'19"W, 1,619 m), and Vallecitos-Zihuaquío (W) Road (18°02'37"N, 101°18'03"W, 1,540 m). Toads were collected by hand and then deposited in herpetological bags for transport. Animals were killed by intraperitoneal overdose of sodium pentobarbital. Each host was subsequently necropsied, and the organs were examined for helminths using a stereoscope. Lung worms were initially placed in saline (0.65%); afterwards they were killed by immersion in 70% ethanol and stored in 70% ethanol. Nematodes were cleared with glycerin in temporary preparations. Drawings were made with the aid of a drawing tube. Measurements are given in micrometers unless otherwise stated. Minimum and maximum values are given followed by mean and SD in parentheses. For scanning electron microscopy (SEM), specimens were stored in 4% formalin, dehydrated in a series of gradual alcohol, and critical-point-dried. Specimens were coated with a gold-palladium mixture and examined in a Hitachi S-2460N scanning electron microscope at 15 kV.

Voucher specimens of hosts were deposited in the Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico (MZFC, Collects: JAC). Holotype, paratypes, and vouchers are deposited in the Colección Nacional de Helmintos (CNHE), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico, and vouchers in the U.S. National Parasite Collection (USNPC), Beltsville, Maryland.

Specimens of *R. americanus* Baker, 1987 (USPNC 081011.00, 089802.00), *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788) Stiles and Hassall, 1905 (USPNC 027065), *R. elegans* Gutiérrez, 1945 (USPNC 084920.00), *R. füelleborni* Travassos, 1926 (USPNC 032536.00, 083796.00; CNHE 3776), *R. ranae* Walton, 1929 (USPNC 0885986.00), and *R. cf. sphaerocephala* Goodey, 1924 (CNHE 002057, 002227, 002284) were also examined during this study for comparison.

DESCRIPTION

Rhabdias kuzmini n. sp.

(Figs. 1–8)

Description (on the basis of 40 gravid individuals [measurements on 15]): Body elongated. Body length 14.15–19.19 (15.95 ± 1.3) mm, maximum width 351–542 (399 ± 53). Anterior end truncated, posterior end tapered. Body cuticle slightly swollen in anterior and terminal end with irregular folds, comparatively thin in mid-body. Oral opening narrow, surrounded by 4 submedian weakly developed lips (2 subdorsal and 2 subventral), and 2 lateral pseudolabia. Amphids open on outer surface of pseudolabia. Each lip bearing a small single papilla on top. Buccal capsule barrel-shaped in lateral view, circular in apical view, walls sclerotized, 31–70 (58 ± 10) deep, 35–47 (40 ± 3) wide. Esophagus club-shaped, with shorter muscular and longer glandular part. Without inflated corpus. Esophagus length 833–1,008 (938 ± 40), 4.96–6.87 (5.91)% of body length. Esophagus width 66–81 (73 ± 4) at anterior region of the body, 78–93 (84 ± 3) at muscular region, 78–109 (88 ± 8) at the glandular region. Posterior bulb 105–132 (116 ± 8) wide. Inconspicuous cuticular nerve ring at 302–407 (320 ± 26) from the anterior region of the body. Excretory duct short, excretory glands indistinct, located near posterior margin of nerve ring. Rectum thick-walled, straight. Intestine wide and filled with brown and black contents, distinguished easily from the internal structures. Vulva near to middle body (equatorial vulva or slightly postequatorial), distance from the anterior end to vulva 7.47–10.09 (8.41 ± 74) mm, 49–55.96 (52.70)%

Received 12 January 2007; revised 29 March 2007; accepted 10 April 2007.

* To whom correspondence should be addressed.

TABLE I. Species of the genus *Rhabdias* not listed in Bursey et al. (2003).

Realm <i>Rhabdias</i> sp.	Type host	Length (mm)	Lip structure	Vulva position	Egg size (μm)	Esophagus (μm)
Ethiopian						
<i>R. bulbicauda</i> Sarkar and Manna, 2004	Toads	12.24–12.8	Not stated	Pre-equatorial	80–96 \times 32–48 (diameter)	640–880
<i>R. jarki</i> Lhermitte-Vallarino and Brain, 2004	Lizards	11.8–12.3	4 lips	Equatorial	125–138 \times 70–80	1,300–1,500
<i>R. kongmonthaensis</i> Kuzmin, Tkach, and Vaughan, 2005	Frogs	6.47–12.27	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	Postequatorial	Not stated	530–630
Nearctic						
<i>R. bakeri</i> Tkach, Kuzmin and Pulis, 2006	Frogs	6.22–10.692	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	Postequatorial	50–61 \times 94–113	521–590
<i>R. tarichae</i> Kuzmin, Tkach, and Snyder, 2003	Salamander	7.38–9.26	2 pseudolabia	Equatorial	120–137 \times 77–87	355–400
Neotropical						
<i>R. alabialis</i> Kuzmin, Tkach, and Brooks, 2007	Toads	7.67–9.27 (7.97)	Absent	Equatorial	92–105 (98.2) \times 52–57 (54.6)	340–445 (389)
<i>R. kuzmini</i> n. sp.	Toads	14.56–19.19 (16.49)	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	Equatorial	108–120 (113) \times 50–58 (54)	670–1065 (991)
<i>R. lamothei</i> Martínez-alazar and León-Règagnon, 2006	Snakes	2.51–3.43 (2.83)	6 lips	Equatorial	34–65 (53) \times 27–58 (33)	255–317 (289)
<i>R. leonae</i> Martínez-Salazar, 2006	Lizards	11.44–15.06 (12.65)	4 lips	Postequatorial	100–116 (106) \times 50–58 (54)	670–751(697)
<i>R. nicaraguensis</i> Bursey, Goldberg, and Vitt, 2007	Lizards	6.6–7.2 (6.9)	6 lips	Equatorial	95–104 (99) \times 52–61 (54)	573
<i>R. pseudosphaerocephala</i> Kuzmin, Tkach, and Brooks, 2007	Toads	6.17–9.60 (7.90)	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	Equatorial	Not stated	400–460 (410)
<i>R. savagei</i> Bursey and Goldberg, 2005	Frogs	4.5–5.3	4 lips	Postequatorial	80–92 \times 46–55	366–415
Oriental						
<i>R. japalurae</i> Kuzmin, 2003	Lizards	12.42–16	6 lips	Equatorial	112–115 \times 55–65	1,210–1,530
Palaeartic						
<i>R. vibakari</i> Kuzmin, 1996	Snakes	1.7–2.3 (2.0)	6 lips	Equatorial	40–42 \times 56–64	202–267 (251)

of body length. Vulva lips indistinct. Tail comparatively short, conical, 271–380 (308 \pm 27) long, 1.68–2.37 (1.93)% of body length, with sharp terminal point. Genital system amphidelphic, with approximately equal limbs. Ovaries straight, lying along intestine. Uteri filled with numerous eggs, oval, thin-walled containing larvae. Egg size 93–112 (103 \pm 5) \times 47–58 (51 \pm 4).

Taxonomic summary

Type specimens: Holotype, hermaphrodite, CNHE 5807; paratypes CNHE 5808–5809; and vouchers CNHE 5810–5811, USNPC 09955.00.

Type host: *Bufo occidentalis* Camerano 1879, symbiotype MZFC

FIGURES 1–6. *Rhabdias kuzmini* n. sp., parasite of *Bufo occidentalis* from Sierra de Madre del Sur: Puerto del Bálsamo, San Antonio-Ciudad Altamirano Road, Guerrero, México (1, 2, 4, 5, and 6, holotype; 3, paratype). **1.** Anterior end, lateral view. **2.** Cephalic end, lateral view. **3.** Cephalic end, apical view. **4.** Vulva region, lateral view. **5.** Tail end, lateral view. **6.** Eggs, lateral view. Scale bar values are given in millimeters.

FIGURES 7–8. Scanning electron microphotographs of *Rhabdias kuzmini* n. sp., details of the external morphology. **7.** Cephalic end, apical view (lips structure are shown). **8.** Tail, ventral view. Scale values are given micrometers.

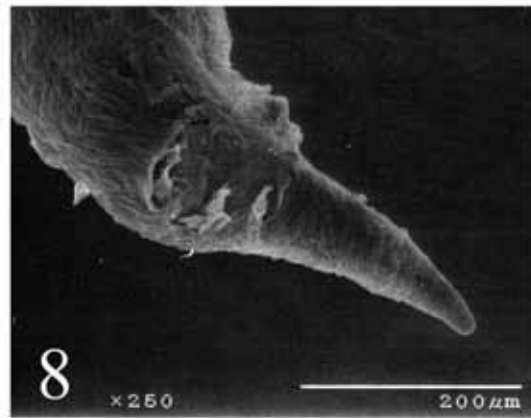
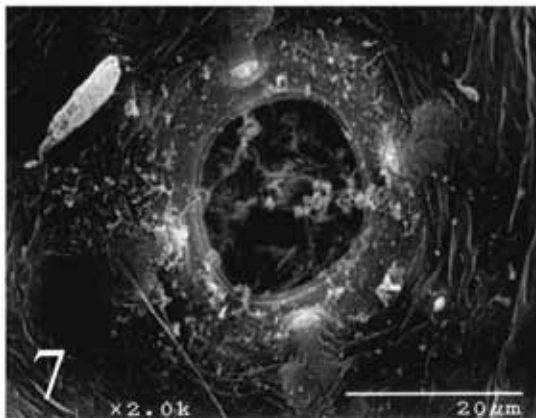
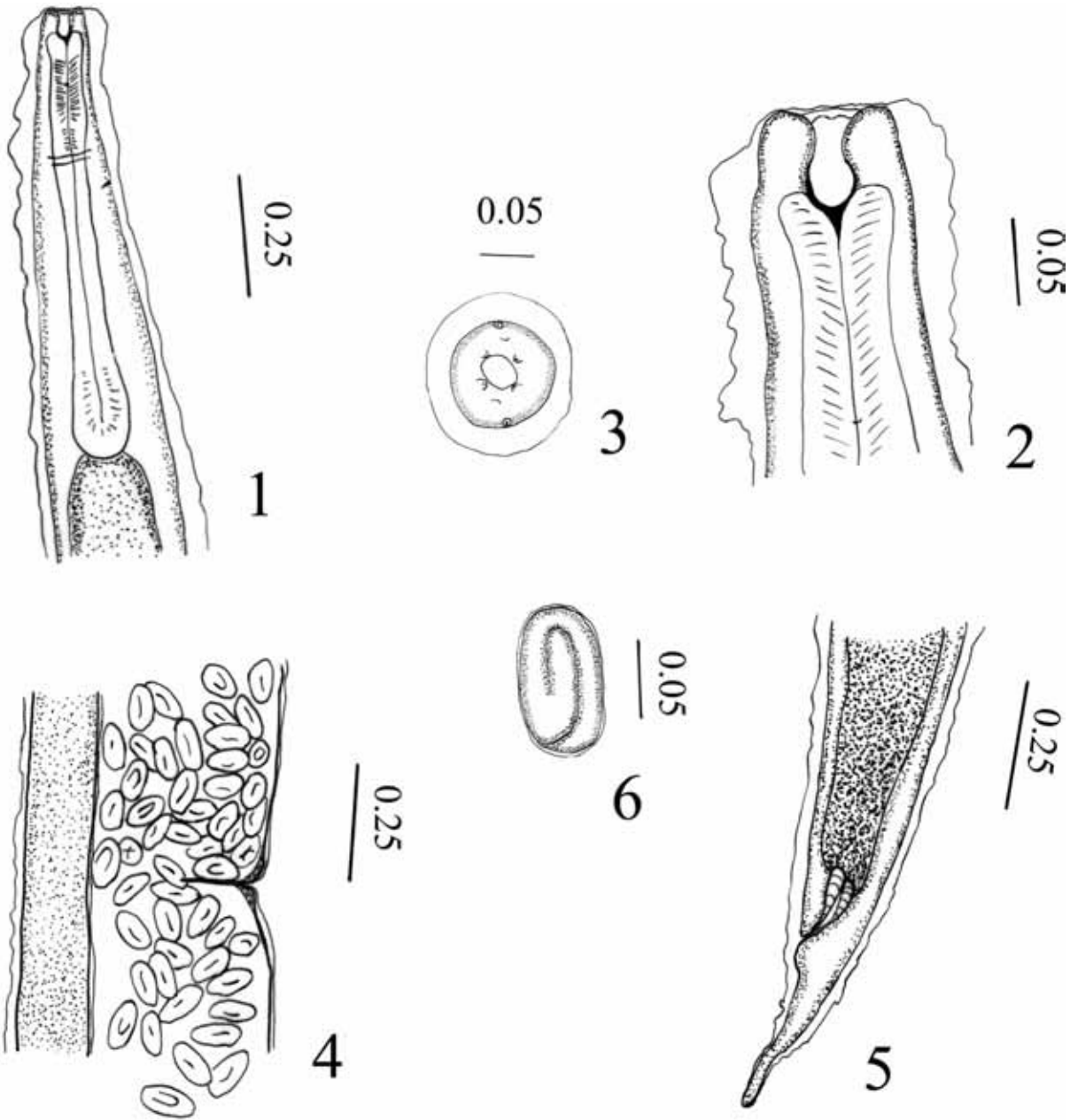


TABLE II. Comparison of morphometry in some *Rhabdias* spp.

Species	<i>R. kuzmini</i> n. sp.	<i>R. alabialis</i>	<i>R. africanus</i>	<i>R. americanus</i>	<i>R. androgyna</i>	<i>R. bakeri</i>
Reference	Present study	Kuzmin et al., 2007†	Kuzmin, 2001‡	Kuzmin et al., 2003	Kloss, 1971	Tkach et al., 2006†
Host	<i>Bufo occidentalis</i>	<i>Bufo marinus</i>	<i>Bufo maculatus</i>	<i>Bufo americanus</i>	<i>Bufo typhonius</i>	<i>Rana sylvatica</i>
Realm	Neotropical	Neotropical	African	Neotropical	Neotropical	Nearctic
Lips structure	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	Not stated	4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia
Body length (mm)	14.15–19.19 (15.95)	7.67–9.27 (7.97)	12.45–19.80 (16.44)	10.74–14.14 (12.46)	9.35–13.39 (11.31)	6.22–10.69 (9.27)
Body width	351–542 (399)	260–328 (315)	300–450 (377.5)	210–310	Not stated	225–406 (319)
Buccal capsule depth	31–70 (58)	10–10 (10)	15–20 (17.7)	10	Not stated	8–12 (11)
Buccal capsule width	35–47 (40)	10–15 (12)	20–23 (21.5)	12–15 (13)	Not stated	16–18 (17)
Esophagus length	833–1,008 (938)	340–445 (389)	575–710 (631.9)	770–870 (804), inflated corpus	577–618 (604), inflated corpus	521–590 (563)
Esophagus length compared with body length*	4.96–6.87 (5.91)	4.2–5.2 (4.6)	3.5–4.7 (3.9)	5.8–7.3 (6.5)	4.39–6.6 (5.47)	5.4–8.8 (6.1)
Anterior end esophagus width	66–81 (73)	32–37 (35)	45–50 (49.1)	37–42 (40)	Not stated	32–41 (38)
Muscular esophagus width	78–93 (84)	37–45 (37)	38–50 (41)	50–57 (52)	Not stated	39–49 (44)
Glandular esophagus width	78–109 (88)	32–35 (32)	40–60 (47.9)	45–50 (48)	Not stated	31–44 (40)
Bulb width	105–132 (116)	57–70 (65)	65–80 (73.1)	75–90 (82)	Not stated	50–72 (59)
Position of the vulva compared with body length*	49–55.96 (52.70)	47.2–51.8 (49.4)	46.8–49.7 (47.8)	47.9–52.2 (50.3)	44.11–52 (47.45)	54.6–60.9 (55.4)
Tail length	271–380 (308)	278–328 (303)	250–400 (331.3)	450–550	330–412 (371)	209–336 (290)
Tail length compared with body length*	1.68–2.37 (1.93)	3.1–3.8 (3.5)	1.6–3.2 (2.1)	3.3–4.5 (4.0)	2.77–3.67 (3.32)	2.6–4.2 (3.1)
Egg length	93–112 (103)	92–105 (98.2)	110–120	102–114§	Not stated	94–113
Egg width	47–58 (51)	52–57 (54.6)	60–75	54–65§	Not stated	50–61

* Expressed as percentage.

† Measurements of the paratypes followed by the holotype in parentheses.

‡ Measurements of the paratypes.

§ Measurements based on Baker (1978).

|| Measurements based on specimens from Montevideo, Uruguay.

Data based on Kloss (1974).

¶ At its widest point.

17653, and vouchers MZFC 17628, 17635, 17638, 17644, 17657, and 17659. JAC 25068, 25070, 25188, and 25273.

Synonymized with *Ollotis occidentalis* Camerano 1879 (Bufonidae), see Frost, Grant and Mendelson, 2006.

Type locality: Sierra Madre del Sur: Puerto del Bálsamo, San Antonio-Ciudad Altamirano Road, Guerrero, Mexico (17°58'43"N, 101°12'51"W, 1,790 m).

Other localities: Vallecitos-El Durazno Road (17°47'05"N, 101°07'19"W, 1,619 m) and Vallecitos-Zihuaquío (W) Road, Guerrero, Mexico (18°02'37"N, 101°18'03"W, 1,540 m).

Site of infection: Lungs.

Prevalence and intensity of infection: Eleven of 13 hosts infected (84.6%); 5.6 in intensity.

Etymology: The new species is named for Dr. Yuriy Kuzmin, for his contributions to the study of the Rhabdiasidae.

Remarks

Rhabdias kuzmini n. sp. belongs to the general group of species that possesses 4 submedian lips or "protuberances" (see Baker, 1978) and 2 lateral pseudolabia (see Kuzmin, 2001; Kuzmin et al., 2005), namely, *R. ranae* Walton, 1930, *R. americanus* Baker, 1978, *Rhabdias africanus*

TABLE II. Extended.

<i>R. elegans</i>	<i>R. füelleborni</i>	<i>R. hermaphrodita</i>	<i>R. kongmonthaensis</i>	<i>R. ranae</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>
Kloss, 1971	Travassos, 1926	Kloss, 1971	Kuzmin et al., 2005‡	Kuzmin et al., 2003	Kuzmin et al., 2007†
<i>Bufo arenarum</i>	<i>Bufo marinus</i>	<i>Bufo crucifer</i>	<i>Polypedates leucomystax</i>	<i>Rana pipiens</i>	<i>Bufo marinus</i>
Neotropical Not stated	Neotropical 6 lips	Neotropical Not stated	Ethiopian 4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	Nearctic 4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia	Neotropical 4 submedian lips + 2 lateral pseudolabia
8.07–10.25 (9.59)	10–12	4.07–11.56 (7.65)	6.47–12.27 (9.7)	4.99–8.24 (6.61)	6.17–9.60 (7.90)
270–357# 7#	470–480 9#	Not stated Not stated	200–300 (251) 10–15 (12)	250–350 (299) 7–10 (9.7)	290–380 (330) 7–12 (10)
7#	9#	Not stated	12–15 (14)	12–15 (14)	15–17 (17)
439–577	450–500, inflated corpus	268–663 (463)	530–630 (589)	500–620 (571)	400–460 (410)
4.73–5.62 (5.19)	4.5–4.16	4.33–9.17 (6.08)	5.1–8.8 (6.3)	7.3–11.2 (8.7)	4.4–6.5 (5.2)
Not stated	Not stated	Not stated	32–35 (34)	30–35 (32)	35–40 (37)
42–59#	10	Not stated	40–55 (44)	40–50 (44)	40–50 (42)
Not stated	Not stated	Not stated	32–42 (38)	35–42 (40)	35–42 (37)
Not stated 45.4–50.4 (48.94)	Not stated 47.5–50	Not stated 42.25–55.26 (48.99)	57–77 (66) 51.6–57.0 (54.4)	45–62 (53) 55.6–67.1 (62.7)	67–85 (72) 47.5–53.4 (49.7)
330–412 (312) 3.25–4.59 (4.98)	370–420 3.5–3.7	247–492 (328) 2.5–6.57 (4.26)	180–250 (217) 1.9–3.1 (2.3)	250–330 (290) 3.7–5.4 (4.4)	310–410 (350) 3.7–5.0 (4.4)
Not stated	125	Not stated	Not stated	82–107 (97)	Not stated
Not stated	80	Not stated	Not stated	37–55 (47)	Not stated

Kuzmin, 2001, *Rhabdias kongmonthaensis* Kuzmin, Tkach, and Vaughan, 2005, *Rhabdias bakeri* Tkach, Kuzmin, and Pulis, 2006, and *R. pseudospherocephala* Kuzmin, Tkach, and Brooks, 2007. All of them are typical parasites of anurans.

Rhabdias kuzmini n. sp. differs from *R. ranae*, *R. kongmonthaensis*, and *R. bakeri* in that those species present a postequatorial vulva vs. an equatorial or rarely slightly postequatorial vulva in *R. kuzmini* n. sp. (see Table II).

Additionally, *R. kuzmini* n. sp. differs from *R. ranae* in the body size, size of the buccal capsule, which is larger in *R. kuzmini* n. sp., in the shape of the buccal capsule (funnel-shaped vs. barrel-shaped in *R. kuzmini*), and the cuticular swelling along the body (absent in *R. ranae* vs. slightly swollen in *R. kuzmini*); the tail length/body length ratio is smaller in *R. kuzmini*, and the esophagus and posterior bulb are wider in *R. kuzmini* than in *R. ranae* (see Kuzmin et al., 2003, and Table II).

Rhabdias kuzmini n. sp. differs from *R. kongmonthaensis* by the esophagus length, larger in *R. kuzmini*, in their host group (*R. kuzmini* parasitizes toads [Bufonidae], whereas *R. kongmonthaensis* parasitizes

frogs [Rhacophoridae]) and in their geographical distribution, which is considerably isolated (*R. kongmonthaensis* is distributed in the Oriental Realm). Additionally, *R. kuzmini* n. sp. presents a larger buccal capsule compared with *R. kongmonthaensis* (Kuzmin et al., 2005; Table II).

The body size and buccal capsule size in *R. kuzmini* n. sp. are larger than in *R. bakeri*; those species differ in the shape of the buccal capsule (barrel-shaped in *R. kuzmini* vs. funnel-shaped in *R. bakeri*) and in the cuticular swelling (less prominent in *R. bakeri*); the esophagus and posterior bulb are wider in *R. kuzmini*, and tail length/body length ratio is larger in *R. bakeri* (Tkach et al., 2006; Table II).

Rhabdias africanus can be distinguished from *R. kuzmini* n. sp. by the presence of a pre-equatorial vulva; by esophagus length and buccal capsule size (larger in *R. kuzmini*); in egg width, which is smaller in *R. kuzmini*; and by the geographical distribution, the Neotropical Realm vs. the Ethiopian Realm in *R. africanus* (Kuzmin et al., 2005; Table II).

Our specimens have an equatorial vulva, resembling *R. americanus*. Both species are typical of toads; however, that species differs from *R. kuzmini* n. sp. mainly in the dimensions and shape of the buccal capsule

(smaller and funnel-shaped in *R. americanus* vs. larger and barrel-shaped in *R. kuzmini*), in the shape of anterior end (rounded vs. truncated in *R. kuzmini*), in the tail length/body length ratio (larger in *R. americanus*), and in the esophagus and posterior bulb width (smaller in *R. americanus*) (Kuzmin et al., 2003; Table II).

Six of the 15 described neotropical species of the genus are considered to be typical of toads (see Bursey et al., 2003; and Table I): *Rhabdias alabialis* Kuzmin, Tkach, and Brooks, 2007, *Rhabdias androgyna* Kloss, 1971, *R. elegans*, *R. füelleborni*, *Rhabdias hermaphrodita* Kloss, 1971, and *Rhabdias pseudosphaerocephala* [previously considered as *R. sphaerocephala* from *B. marinus* in México and Central and South America (Kuzmin et al., 2007)]. Additionally, 1 Nearctic species typical of toads has been recorded in México, *R. americanus*. The differences of *R. kuzmini* with this latter species have been detailed above.

Rhabdias alabialis differs from *R. kuzmini* n. sp. principally by the absence of lips in *R. alabialis*, in buccal capsule shape (triangular vs. barrel-shape in *R. kuzmini*), and in body size (larger in *R. kuzmini*) (Kuzmin et al., 2007; Table II).

The body size and the esophagus length are larger in *R. kuzmini* n. sp. than in *R. androgyna* and *R. hermaphrodita*; the tail length/body length ratio is smaller in *R. kuzmini*. Lip structure was not described in either of those species (Table II).

Rhabdias kuzmini n. sp. differs from *R. füelleborni* principally by the presence of 6 lips in that species (vs. 4 lips and 2 lateral pseudolabia in *R. kuzmini*); the body is larger in *R. kuzmini*, there are pre-equatorial vulva in *R. füelleborni* (vs. equatorial in *R. kuzmini*), and the esophagus is larger in *R. kuzmini* (Travassos, 1926; Table II).

Rhabdias elegans differs from *R. kuzmini* n. sp. in the dimensions of body, larger and wider in the new species; also, the buccal capsule is wider in *R. kuzmini*. The lip structure was not described in *R. elegans* (Gutiérrez, 1945). *Rhabdias elegans* was originally described from *Bufo arenarum* Gallardo, 1964 (syn. with *Chanus arenarum* Hansel, 1867) from La Plata, Argentina (Gutiérrez, 1945); however, the Mexican record is from *Leptodactylus melanonotus* Hallowell, 1861 (Goldberg et al., 2002). It is possible that *R. elegans* is not present in México and specimens from *L. melanonotus* correspond to a different species. Unfortunately, the Mexican specimens are not available for re-examination, since they were never deposited in a museum collection (Goldberg et al., 2002).

Rhabdias kuzmini n. sp. differs from *R. pseudosphaerocephala* (= *R. sphaerocephala* from *B. marinus* from México, Central America, and South America; see Kuzmin et al., 2007) in the dimensions of the body, larger and slightly wider in *R. kuzmini*; in the shape of the buccal capsule, which is smaller and funnel-shaped in *R. pseudosphaerocephala* (vs. barrel-shape in *R. kuzmini*); and the tail length/body length ratio is larger in *R. pseudosphaerocephala* (Kuzmin et al., 2007; Table II).

DISCUSSION

The relative host specificity of this parasite genus has been a controversial issue (Tkach et al., 2006). Host preference could be narrower than traditionally suggested; it has been recently observed that the same *Rhabdias* species is rarely found in representatives of different families of amphibians (Bursey et al., 2003; Kuzmin et al., 2001, 2005; Martínez-Salazar, 2006; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006). However, it is possible to find 1 species of *Rhabdias* parasitizing several host species of the same family, i.e., *R. bakeri* has been recorded in *Rana sylvatica* LeConte, 1825 (syn. with *Lithobates sylvaticus* LeConte, 1825 [see Frost, Grant, Faivovich et al., 2006]) and *Rana pipiens* Schreber, 1782 (syn. with *Lithobates pipiens* Schreber, 1782 [see Frost, Grant, Faivovich et al., 2006]); *R. africanus* parasitizes *Bufo maculatus* Laurent, 1972 (syn. with *Amietophrynus maculatus* Hallowell, 1854 [see Frost, Grant, Faivovich et al., 2006]) and *Bufo garmani* Meek, 1897 (syn. with *Amietophrynus garmani* Meek, 1897 [see Frost, Grant, Faivovich et al., 2006]). In the case of *R. kuzmini*, we found it in a Mexican endemic bufonid, *B. occidentalis* (syn. with *O. occidentalis* [see Frost, Grant, and Mendelson, 2006]), but it is pos-

sible that *R. kuzmini* parasitizes other Bufonids as well. *Bufo occidentalis* is an endemic anuran distributed in the Central Mexican Plateau, from eastern Jalisco and Michoacán in the west of the country to northwestern Guerrero and Oaxaca in the south. To our knowledge, there are no previous helminth records for *B. occidentalis* in México.

Rhabdias kuzmini was found at high elevations, ranging from 1,619 to 1,790 m in the Sierra Madre del Sur. This zone shows one of the highest species richness for amphibians and reptiles in México (Flores-Villela, 1998; Campbell, 1999). However, the Sierra Madre del Sur is largely unexplored for parasites. We anticipate that the richness in the Sierra Madre del Sur is much larger than observed in other regions for Rhabdiasidae and other helminth parasites of amphibians as well.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Ma. Antonieta Arizmendi, Elizabeth Beltrán, Ma. Elena García, Uri García, Luis Canseco, John Malone, Rosario Mata, Ricardo Mendoza, Sergio Murillo, and Eric N. Smith for their assistance in fieldwork; Berenit Mendoza-Garfias for assisting in processing samples for SEM, and Jorge Falcón-Ordaz for his advice in the handling of specimens for optical microscopy. We thank Eric P. Hoberg, USNPC, Beltsville, Maryland, and Luis García-Prieto, CNHE, Instituto de Biología, UNAM, for the loan of specimens; MZFC collection for host identification (Luis Canseco, Alberto Mendoza, and Edmundo Pérez). Funding for this study was provided by National Science Foundation DEB-0102383 to V.L.R. (Universidad Nacional Autónoma de México), and J. A. Campbell (University of Texas at Arlington); and CONACyT and DGEP-UNAM in form of scholarships to E.A.M.S.

LITERATURE CITED

- BAKER, M. R. 1978. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* **56**: 2127–2141.
- BRAVO-HOLLIS, M., AND E. C. CABALLERO. 1940. Nematodos parásitos de los batracios de México. IV. Anales del Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma de México **11**: 239–247.
- BRENES, R. R., AND M. BRAVO-HOLLIS. 1959. Helminths of the Republica de Costa Rica. VIII. Nematoda 2. Algunos nematodos de *Bufo marinus marinus* (L.) y algunas consideraciones sobre los géneros *Oxysomatium* y *Aplectana*. *Revista de Biología Tropical* **7**: 35–55.
- BURSEY, C. R., S. R. GOLDBERG, AND S. R. TELFORD, JR. 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology* **89**: 113–117.
- CAMPBELL, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. In *Distribution patterns of amphibians: A global perspective*, W. E. Duellman (ed.). The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, p. 111–209.
- FLORES-VILLELA, O. 1998. Herpetofauna de México: Distribución y endemismo. In *Diversidad biológica de México*, T. P. Ramammorthy, R. Bye, and A. Lot (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, D.F., p. 251–278.
- FROST, D. R., T. GRANT, J. FAIVOVICH, R. BAIN, A. HAAS, C. F. B. HADDAD, R. O. DE SÁ, S. C. DONNELLAN, C. J. RAXWORTHY, M. WILKINSON ET AL. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **297**: 1–370.
- , ———, AND J. R. MENDELSON III. 2006. *Ollotis* Cope, 1875 is the oldest name for the genus currently referred to as *Cranopsis* Cope, 1875 (Anura: Hylolides: Bufonidae). *Copeia* **3**: 558.
- GOLDBERG, S. R., C. R. BURSEY, G. SALGADO-MALDONADO, R. BAÉZ, AND G. C. CAÑEDA. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* **47**: 293–329.
- GUTIÉRREZ, R. O. 1945. Contribución al conocimiento de los nemátodos parásitos de anfibios argentinos. B.S. Thesis. Museo de la Plata, Argentina, 37 p.

- JIMÉNEZ-RUIZ, F. A., V. LEÓN-RÉGAGNON, AND J. A. CAMPBELL. 2003. A new species of *Spauligodon* (Nematoda: Pharyngodonidae) parasite of *Cnemidophorus* spp. (Lacertilia: Teiidae) from Southern Mexico. *Journal of Parasitology* **89**: 351–355.
- KLOSS, G. R. 1971. Alguns *Rhabdias* (Nematoda) de *Bufo* no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* **24**: 1–52.
- . 1974. *Rhabdias* (Nematoda, Rhabditoidea) from the *marinus* group of *Bufo*. A study of sibling species. *Arquivos de Zoologia* **25**: 61–120.
- KUZMIN, Y. 2001. *Rhabdias africanus* sp. nov. (Nematoda: Rhabdasiidae), a new nematode species from the South African toads (Amphibia, Bufonidae). *Acta Parasitologica* **46**: 148–150.
- , V. V. TKACH, AND D. R. BROOKS. 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdasiidae) from the marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology* **93**: 159–165.
- , ———, AND S. SYNDER. 2001. *Rhabdias ambystomae* sp. nov. (Nematoda: Rhabdasiidae) from the North American spotted salamander *Ambystoma maculatum* (Amphibia: Ambystomatidae). *Comparative Parasitology* **68**: 228–235.
- , ———, AND ———. 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdasiidae) from amphibians and reptiles of the Neartic. *Comparative Parasitology* **70**: 101–114.
- , ———, AND J. A. VAUGHAN. 2005. *Rhabdias kongmongthaensis* sp. n. (Nematoda: Rhabdasiidae) from *Polypedates leucomystax* (Amphibia: Anura: Rhacophoridae) in Thailand. *Folia Parasitologica* **52**: 339–342.
- MARTÍNEZ-SALAZAR, E. A. 2006. A new rhabdasiid species from *Norops megapholidotus* (Sauria: Polychrotidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* **92**: 1325–1329.
- , AND V. LEÓN-RÉGAGNON. 2005. Two new species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdasiidae), parasites of *Barisia* spp. and *Mesaspis* spp., in Mexico. *Zootaxa* **958**: 1–12.
- , AND ———. 2006. *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdasiidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* **1257**: 27–48.
- TKACH, V. V., Y. KUZMIN, AND E. E. PULIS. 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: The last sibling of *Rhabdias ranae*? *Journal of Parasitology* **92**: 631–636.
- TRAVASSOS, L. 1926. Entwicklung des *Rhabdias fulleborni* n. sp. *Deutsche Tropenmedizinische Zeitschrift* **30**: 594–602.



A new rhabdiasid species from *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico

Una especie nueva de rhabdiásido de *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) de la sierra de Manantlán, Jalisco, México

Elizabeth A. Martínez-Salazar

Laboratorio de Helmintología Dr. Eduardo Caballero y Caballero, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., Mexico.

Correspondent: eams@ibiologia.unam.mx

Abstract. *Rhabdias manantlanensis* sp. nov., a parasite of the lungs of *Craugastor occidentalis*, is illustrated and described. *Rhabdias manantlanensis* differs from related species in the genus by the combination of the following characters: elongated body, cuticle slightly swollen (thin and smooth), 6 weakly developed lips (4 submedian + 2 lateral), localization of nerve ring at 193-244 (220) μm from anterior end, muscular corpus slightly inflated, esophagus length/ body length ratio 5.11-6.57 (5.79%), tail relatively small, conical and with sharp terminal point, tail length/ body length ratio 1.48-3.27 (2.48) %, slightly pre-equatorial vulva (vulva length / body length ratio 41.66-51.59 [47.74] %), and cup-shape buccal capsule (11-19 [13] x 19-27 [21]). This is the 17th species of the genus *Rhabdias* described in the Neotropical realm and the 3rd described in the Sierra Madre del Sur, Mexico.

Key words: Anura, *Craugastor occidentalis*, taxonomy, lung worm, *Rhabdias manantlanensis* n. sp., Sierra Madre del Sur, México.

Resumen. Se describe e ilustra *Rhabdias manantlanensis* n. sp., parásito pulmonar de *Craugastor occidentalis*. *Rhabdias manantlanensis* difiere de las otras especies relacionadas del género por la combinación de los siguientes caracteres: cuerpo alargado, cutícula ligeramente ensanchada (delgada y lisa), 6 labios débilmente desarrollados (4 submediales y 2 laterales), localización del anillo nervioso a 193-244 (220) de la región anterior, corpus esofágico ligeramente ensanchado; relación longitud del esófago/ longitud corporal 5.11-6.57 (5.79) %, cola relativamente pequeña, cónica y con una terminación en punta, relación longitud de la cola/ longitud corporal 1.48-3.27 (2.48) %, vulva ligeramente pre-ecuatorial (relación longitud de la vulva/ longitud corporal 41.66-51.59 [47.74] %), y una cápsula bucal en forma de copa (11-19 [13] x 19-27 [21]). Esta es la 17^a especie del género *Rhabdias* descrita en la región Neotropical y la 3^a en la Sierra Madre del Sur, México.

Palabras clave: Anura, *Craugastor occidentalis*, taxonomía, parásito pulmonar, *Rhabdias manantlanensis* n. sp., Sierra Madre del Sur, México.

Introduction

Fifteen of about 60 species of the cosmopolitan genus *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905 are parasites of the lungs of anurans in the Americas. There are 4 nearctic species, *R. americanus* Baker, 1987, *R. joaquinensis* Ingles, 1935, *R. ranae* Walton, 1929, and *R. bakeri* Tkach, Kuzmin and Pulis, 2006 and 11 neotropical species, *R. alabialis* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007, *R. androgyna* Kloss, 1971, *R. elegans* Gutierrez, 1945, *R. füelleborni* Travassos, 1926, *R. hermaphrodita* Kloss, 1971, *R. mucronata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (species inquirenda, adults unknown),

R. tobagoensis Moravec and Kaiser, 1995; *R. truncata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (species inquirenda, adults unknown), *R. savagei* Bursey and Goldberg, 2005, *R. pseudospherocephala* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007 (= *R. sphaerocephala* of Bravo-Hollis and Caballero, 1940, Brenes and Bravo-Hollis, 1959, and Kloss, 1971, 1974), and finally *R. kuzmini* Martínez-Salazar and León-Règagnon (in press).

According to Martínez-Salazar and León-Règagnon (in press), 8 species of this general group have been recorded in México: *Rhabdias americanus*, *R. elegans*, *R. füelleborni*, *R. ranae*, *R. savagei*, *R. cf. sphaerocephala* (= *R. seudospherocephala* -records of Bravo-Hollis and Caballero, 1940), *R. tobagoensis*, and *R. kuzmini* (in press).

Recibido: 16 abril 2007; aceptado: 12 junio 2007

The Sierra de Manantlán Biosphere Reserve is located in the transition of the Nearctic and Neotropical realms and encompasses parts of the Sierra Madre del Sur (SPP, 1985). Studies of the parasite fauna of wild vertebrates in the Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico are practically nonexistent. There is only one study in the region, examining helminths of freshwater fish (Salgado-Maldonado et al., 2004).

The aim of this paper is to describe a new species of *Rhabdias* parasitizing an endemic anuran of the Sierra de Manantlán, Jalisco State, Mexico, as part of a biodiversity inventory of parasites of amphibians and reptiles in México.

Materials and methods

On June 15, 2003, 2 specimens of *Craugastor occidentalis* Taylor, 1921 were collected in Puerto los Mazos, Rancho los Mojos, in the Sierra de Manantlán, Jalisco State (19°41'18" N, 104°23'43" W; 1687 m). Anurans were collected by hand, and then deposited in herpetological bags for their transportation. Hosts were killed by intraperitoneal overdoses of sodium pentobarbital. Each host was subsequently necropsied, and the organs were examined for helminths using a dissecting microscope. Lung worms were initially placed in saline (0.65%), and afterwards killed by immersion in hot 4% formalin and stored in 70 % ethanol. Nematodes were cleared with glycerin in temporary preparations. Drawings were made with the aid of a drawing tube. Measurements are given in micrometers (μm) unless otherwise stated. Minimum and maximum values are given followed by mean and SD in parentheses. Taxonomic determinations at specific level were made comparing with original descriptions and specialized literature. For the scanning electron microscopy (SEM), specimens were stored in 4% formalin, dehydrated in a series of gradual alcohol, and critical point dried with carbon dioxide. Specimens were coated with a gold-palladium mixture and examined in a Hitachi S-2460N scanning electron microscope at 15kV.

Voucher specimens of hosts were deposited in the Herpetological Collection, University of Texas in Arlington, Texas (UTA). Holotype and paratypes are deposited in the Colección Nacional de Helminths (CNHE), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, México.

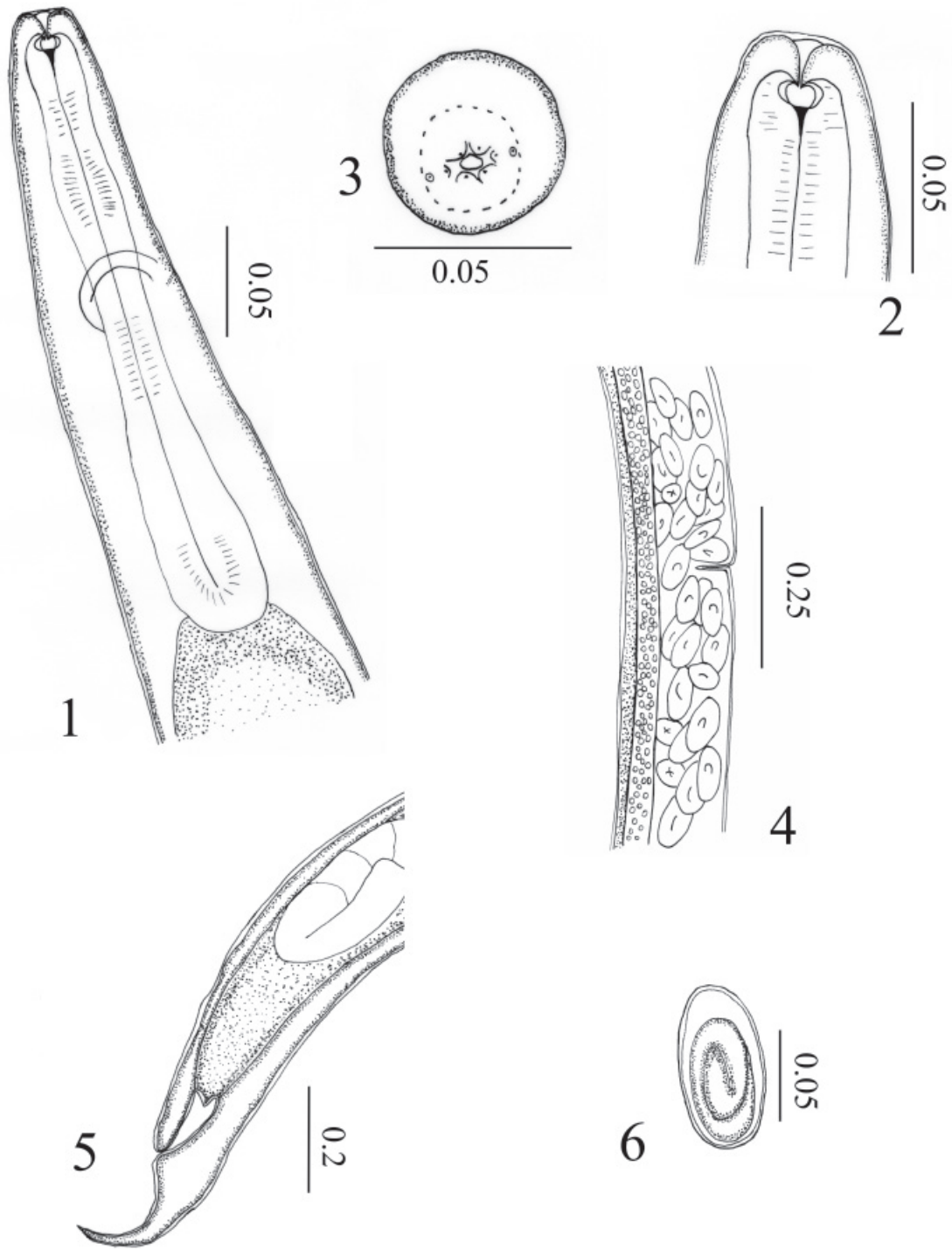
The following specimens were also examined during this study: *Rhabdias agkistrodontis* Sharpilo, 1976 (USPNC 092278.02), *R. ambystomae* Kuzmin, Tkach and Snyder, 2001 (USPNC 082125.02), *R. alabialis* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007 (USPNC 098144.00), *R. americanus* Baker, 1987 (USPNC 081011.00, 089802.00),

R. bakeri Tkach, Kuzmin and Pulis, 2006 (USPNC 096379.00, 096381.00), *R. bufonis* (Schrank, 1788) Stiles and Hassall, 1905 (USPNC 027065.00), *R. chamaeleonis* (USPNC 059095.00), *R. elegans* Gutierrez, 1945 (USPNC 084920.00, 087516.00), *R. eustreptos* MaCallum, 1921 (USPNC 042118.00), *R. füelleborni* Travassos, 1926 (USPNC 032536.00, 083796.00; CNHE 001975, 3771, 3776), *R. cf. fuscovenosa* (CNHE 3631), *R. hermaphrodita* Kloss, 1971 (USPNC 08525.00), *R. hylae* Johnston and Simpson, 1942 (USPNC 091190.00), *R. joaquinensis* Ingles, 1935 (USPNC 088047.02), *R. kuzmini* Martínez-Salazar and León-Règagnon (in press) (CNHE 05807, 5808, 5809, 5810, 5811; USPNC 99550.00), *R. lamothei* Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006 (CNHE 5375; 5376-5378, 5380), *R. leonae* Martínez-Salazar, 2006 (CNHE 5543, 5444, 5445, 5446-5449), *R. nipponica* Yamaguti, 1935 (USPNC 091354.00), *R. ranae* Walton, 1929 (USPNC 088586.00, 089190.00), *R. savagei* Bursey and Goldberg, 2005 (USPNC 094848.00; CNHE 5034), *R. pseudospherocephala* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007 (USPNC 098146.00), material originally assigned to *R. cf. sphaerocephala* Goodey, 1924 (CNHE 001986, 002057, 002227, 002284), and *R. vellardi* Pereira, 1928 (CNHE, 142-5).

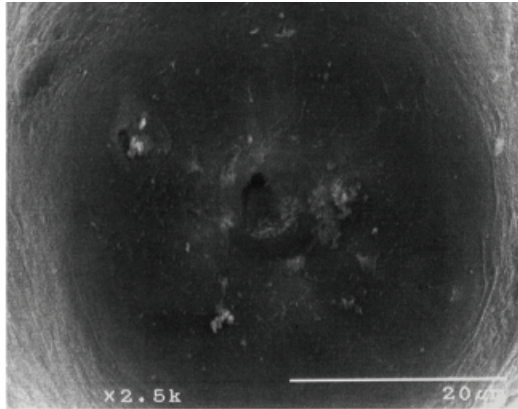
Description

Rhabdias manantlanensis n. sp. (Figs. 1 – 10)

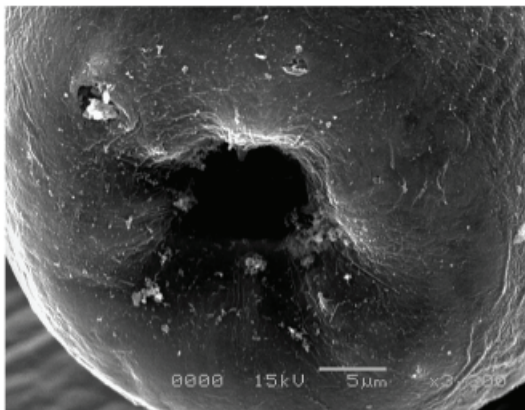
Description based on 11 gravid individuals (measurements on 8): Body cylindrical. Body length 6.48-9.64 (7.85 \pm 1.13) mm, maximum width 175-239 (203 \pm 26). Anterior end truncated, posterior end tapered with terminal point. Body cuticle typically not swollen or only slightly swollen, thin and smooth. Oral opening oval, surrounded with 6 weakly developed lips: four submedian situated close to the edge of oral opening, and two lateral, all with small cephalic papillae. Two small lateral amphids present near to lateral papillae. Buccal capsule well developed, cup-shape in lateral view, circular in apical view, 11-19 (13 \pm 2) depth, with 19-27 (21 \pm 2) width. Esophagus club-shaped. With a muscular corpus slightly inflated. Esophagus length 387-515 (451 \pm 38), representing 5.11-6.57 (5.79) % of the body length. Esophagus width 34-46 (39 \pm 4) at anterior region, 38-54 (47 \pm 4) at muscular region, 50-65 (55 \pm 5) at the glandular region. Posterior bulb 54-77 (67 \pm 9) wide. Inconspicuous cuticular nerve ring at 193-244 (220 \pm 17) from the anterior region of the body. Inconspicuous excretory duct, located near posterior margin of nerve ring. Intestine straight, with dark brown contents. Rectum thick-walled. Vulva near to middle body (slightly pre-equatorial), lips indistinct, distance from the anterior region of the body to vulva



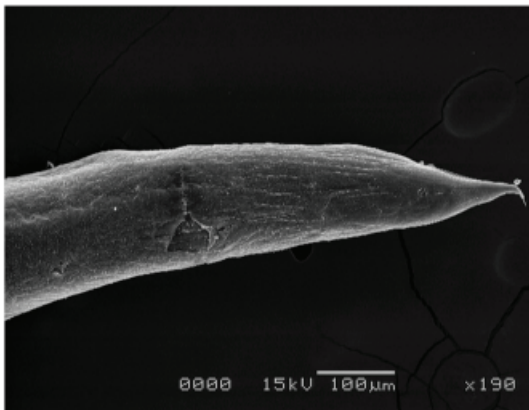
Figures 1-6. *Rhabdias manantlanensis* n. sp., parasite of *Craugastor occidentalis* from Sierra de Manantlán, Jalisco, México. (1) Anterior end, lateral view. (2) Cephalic end, lateral view. (3) Cephalic end, apical view. (4) Vulva region, lateral view. (5) Tail end, lateral, view. (6) Egg, lateral view. Scale bar values are given in mm.



7



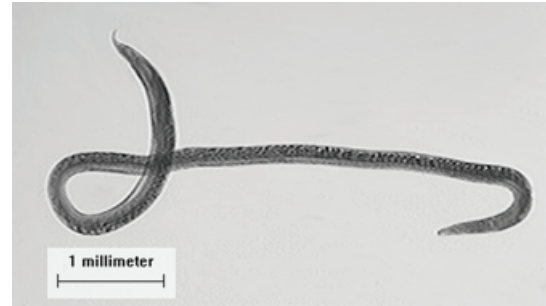
8



9

Figures 7-9. Scanning electron microphotographs of *Rhabdias manantlanensis* n. sp. details of the external morphology. (7) Anterior end, apical view. (8) Anterior end, subapical view. (9) Shape of the tail, sharp terminal point, ventral view.

2.86-4.57 (3.74±0.52) mm, representing 41.66-51.59 (47.74) % of body length. Genital system amphidelphic. Ovaries straight, lying along intestine. Tail comparatively short, conical, 143-232 (190±31) long, representing 1.48-3.27 (2.48) % of body length, with sharp terminal point.



10

Figure 10. *Rhabdias manantlanensis* n. sp. Body total, lateral view. Scale bar values are given in mm.

Uteri relatively large. Eggs numerous, oval, thin-walled containing fully developed larvae. Egg size 88-102 (94±4) long x 43-55 (50±3) wide (n=54).

Taxonomic summary

Type specimens: Holotype, CNHE 5804; and paratypes CNHE 5805, 5806.

Type host: *Craugastor occidentalis* Taylor, 1941 (Brachycephalidae). Symbiotype UTA A-57872. Synonymized with *Eleutherodactylus occidentalis* Taylor, 1941 (Eleutherodactylidae) (see Crawford and Smith, 2005; Frost et al., 2006).

Type locality: Puerto los Mazos, Rancho los Mojos, Sierra de Manantlán, Jalisco, México (19°41'18"N; 104°23'43"W, 1687m).

Site of infection: Lungs.

Prevalence and intensity of infection: 1 of 2 host infected (50%), 13.

Etymology: The new species is named after the type locality, in the Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico.

Remarks

Rhabdias manantlanensis differs from the related species by the following characteristics: body elongated, truncated anterior end, cuticle slightly swollen (thin and smooth), 6 weakly development lips (4 submedian + 2 lateral), localization of nerve ring at 193-244 (220) from anterior end, muscular corpus slightly inflated, esophagus length / body length ratio 5.11-6.57 (5.79) %, tail relatively small, conical and with sharp terminal point, tail length/body length ratio 1.48-3.27 (2.48) %, slightly pre-equatorial vulva (vulva length / body length ratio 41.66-51.59 (47.74) %), and the typical cup-shape of the buccal capsule [11-19 (13) x 19-27 (21)].

There are 15 *Rhabdias* species recorded in the

Americas considered to be typical of anurans (see Bursey et al., 2003; Bursey and Goldberg, 2005; Kuzmin et al., 2007; Martínez-Salazar and León-Régagnon (in press)): *R. alabialis*, *R. americanus*, *R. androgyna*, *R. bakeri*, *R. elegans*, *R. füelleborni*, *R. hermaphrodita*, *R. joaquinensis*, *R. kuzmini*, *R. mucronata*, *R. ranae*, *R. savagei*, *R. pseudospherocephala*, *R. tobagoensis* and *R. truncata*. Comparison of *R. manantlanensis* with *R. mucronata* and *R. truncata* is not possible because adults of these species are unknown.

Rhabdias alabialis, *R. americanus*, *R. androgyna*, *R. elegans*, *R. füelleborni*, *R. hermaphrodita*, *R. kuzmini*, and *R. pseudospherocephala* differs from *R. manantlanensis* n. sp. in host preference because all of them are typical parasites of Bufonidae.

Rhabdias alabialis differs from *R. manantlanensis* principally by the absence of lips, buccal capsule shape (triangular vs. cup in *R. manantlanensis*), and the dimensions of the body, is larger and wider in *R. alabialis* (7.67–9.27 (7.97) mm x 260–328 (315) in *R. alabialis*) (Kuzmin et al., 2007).

Rhabdias americanus can be distinguished from *R. manantlanensis* in the dimensions of the body, being larger and wider in *R. americanus* (10.74–14.14 (12.46) mm x 210–310 in *R. americanus*), the evident cuticular swelling along the body (outer layers of cuticle inflated in *R. americanus*), the presence of a evident corpus inflated in *R. americanus* (vs. slightly inflated in *R. manantlanensis*), the dimensions of the buccal capsule, is smaller in *R. americanus* (10 x 12–15 (13) in *R. americanus*), the tail length / body length ratio is larger in *R. americanus* (3.3–4.5 (4.0) in *R. americanus*) (data based on Kuzmin et al., 2003).

Rhabdias androgyna is slightly larger than *R. manantlanensis* (9.4–13.4 mm in *R. androgyna*), and is also distinguished by the presence of evident corpus inflation in *R. androgyna* (vs. slightly inflated in *R. manantlanensis*), the esophagus length is larger in *R. androgyna* (577–618 in *R. androgyna*), the evident cuticular swelling along the body (outer layers of cuticle inflated in *R. androgyna*) (data based on Kloss, 1971).

Rhabdias manantlanensis differs from *R. elegans* principally in the dimensions of the body, being larger and wider in *R. elegans* (8.07–10.25 (9.59) mm x 270–357 in *R. elegans*). In addition, the buccal capsule is smaller in *R. elegans* (7 x 7 in *R. elegans*), the swelling of the cuticle is completely inflated in *R. elegans*, the length tail / body length ratio is larger in *R. elegans* (3.25–4.59 (4.98) % in *R. elegans*), and the lips structure was not described in *R. elegans* (data based on Kloss, 1971; Gutierrez, 1945).

The new species differs from *Rhabdias füelleborni* in body size (10–20 mm vs. 6.48–9.64 (7.85) mm in *R.*

manantlanensis), the presence of an evident inflated corpus in *R. füelleborni* (vs. slightly inflated in *R. manantlanensis*), and the swelling of the cuticle (cuticle swollen with irregular folds vs. cuticle slightly, thin and smooth in *R. manantlanensis*) (data based on Travassos, 1926).

Rhabdias hermaphrodita differs from *R. manantlanensis* in its evident cuticular swelling along the body in *R. hermaphrodita* (vs. slightly swollen, thin and smooth in *R. manantlanensis*), the esophagus is longer in *R. hermaphrodita* (4.33–9.17 (6.08) in *R. hermaphrodita*), and the length tail / body length ratio is greater in *R. hermaphrodita* (2.54–6.57 (4.26) in *R. hermaphrodita*) (data based on Kloss, 1971).

Rhabdias manantlanensis differs from *R. kuzmini* by the dimensions of the body, being larger and wider in *R. kuzmini* (15.15–19.19 mm x 351–542 in *R. kuzmini*). In addition, the buccal capsule is larger and wider in *R. kuzmini* (31–70 (58) x 35–47 (40) in *R. kuzmini*), the shape of the buccal capsule differs (barrel-shaped vs. cup-shaped in *R. manantlanensis*), as does the cuticle swelling (cuticle slightly swollen in anterior and terminal ends with irregular folds vs. cuticle slightly swollen, thin and smooth in *R. manantlanensis*), data based on Martínez-Salazar and León-Régagnon (in press).

The new species differs from *Rhabdias pseudospherocephala* (= *R. spheroccephala* in Central and South America from *Chaunus marinus*, according to Kuzmin et al., 2007) in the dimensions of the body, being wider in *R. pseudospherocephala* (6.17–9.60 (7.90) mm x 290–380 (330) in *R. pseudospherocephala*). The buccal capsule is of a different shape (funnel-shaped vs. cup-shaped in *R. manantlanensis*), the length tail / body length ratio is larger in *R. pseudospherocephala* (3.7–5.0 (4.4)% in *R. pseudospherocephala*), and the swelling of the cuticle also differs (cuticle swollen principally on anterior end with irregular folds vs. cuticle slightly swollen, thin and smooth in *R. manantlanensis*) (Kuzmin et al., 2007).

Rhabdias R. bakeri, *R. joaquinensis*, *R. ranae*, and *R. savagei* differ from *R. manantlanensis* n. sp. by the host specificity and the presence of the post-equatorial vulvae, all of them are typical parasites of Ranidae.

Rhabdias manantlanensis differs from *R. ranae* and *R. bakeri* in body size. The new taxon is thinner than *R. ranae* and *R. bakeri* [4.99–8.24 (6.61) mm x 250–350 (299) in *R. ranae*; 6.22–10.69 (9.27) mm x 225–406 (319) in *R. bakeri* vs. 6.48–9.64 (7.85) mm x 175–239 (203) in *R. manantlanensis*]; the cuticle is inflated in *R. ranae*, and *R. bakeri*, the esophagus length / body length ratio is slightly smaller in *R. manantlanensis* [5.11–6.57 (5.79) vs. 7.3–11.2 (8.7) % in *R. ranae*, and 5.4–8.8 (6.1) % in *R. bakeri*]. *Rhabdias ranae* and *R. bakeri* also differ from the new species in the presence of a evident post-equatorial

vulvae in (data based on Kuzmin et al., 2003; Tkach et al., 2006).

Rhabdias manantlanensis differs from *R. joaquinensis* in that the body is smaller and wider in *R. joaquinensis*, the cuticle swelling in posterior two-thirds comparatively thin in the anterior third of the body with a fine cuticle with fine longitudinal striations in the anterior portion of the body, covered with irregular longitudinal and oblique folds in the posterior portion, transverse folds present in the posterior quarter of the body cuticle in *R. joaquinensis* (vs. cuticle not swollen or slightly swollen, thin and smooth in the new taxon); the buccal capsule is smaller and six prominent inner circle papillae are present, 10 small papillae in the outer circle, and 2 porelike amphids present in *R. joaquinensis* (vs. lips weakly developed, four submedian and two lateral, all with small cephalic papillae and 2 amphids)(data based on Kuzmin et al., 2003; Table 1).

The body of *Rhabdias manantlanensis* is larger and thinner than that of *R. savagei*, the buccal capsule is smaller in *R. savagei*, the length tail / body length ratio is larger in *R. savagei*, the cuticle is inflated in *R. savagei* (vs. cuticle slightly swollen, thin and smooth in *R. manantlanensis*), and the esophagus length / body length ratio is smaller in *R. manantlanensis* (data based on Bursey and Goldberg, 2005; Table I).

Finally, *Rhabdias tobagoensis* is a neotropical species resembling *R. manantlanensis* in general morphology (both species present a relatively large buccal capsule), and are typical for Brachycephalidae. This species was described from *Eleutherodactylus charlottevillensis* Kaiser, Dwyer, Feichtinger, and Schmid, 1995, which is distributed exclusively in Tobago, West Indies [previously confused with *E. cf. terraebolivaris* Rivero, 1961 (Moravec and Kaiser, 1995)]. However, *Rhabdias manantlanensis* differs from *R. tobagoensis* principally in the body width, being wider in *R. tobagoensis*. The outer body layers are inflated in *R. tobagoensis* (vs. cuticle slightly swollen, thin and smooth in *R. manantlanensis*), the buccal capsule is slightly larger in *R. manantlanensis* [11-19 (13) x 19-27 (21) vs. 6-9 (6) x 18-21 (18) in *R. tobagoensis*], the lip structure also differs (four submedian lips and two lateral lips vs. circumoral lips in *R. tobagoensis*), the localization of the nerve ring is more proximal to the anterior end in *R. tobagoensis*, the shape of the vulvar lips (lips indistinct vs. slightly elevated in *R. tobagoensis*), the esophagus length / body length ratio is slightly smaller in *R. manantlanensis*, and the length tail / body length ratio is slightly smaller in *R. manantlanensis* (data based on Moravec and Kaiser, 1995; Table I).

With respect to other species distributed in the Americas, only *Rhabdias eustreptos* (MacCallum, 1921)

Chitwood and Chitwood, 1934, the American form of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924) (its original distribution is in the Palaearctic Realm, and presents a pre-equatorial vulva, see Bursey et al. (2003); however, the American specimens present an equatorial vulva, see Martínez-Salazar and León-Régagnon, 2006), *R. lamothei* Martínez-Salazar and León-Régagnon, 2006, and *R. vellerdi* Pereira, 1928 belong to the general group of species that present 6 lips and equatorial vulvae as is the condition in *R. manantlanensis*. However, based on host preference, *R. manantlanensis* differs from all 4 species, which are parasites of snakes, whereas *R. manantlanensis* parasitizes anurans (Brachycephalidae). It has been observed that species of *Rhabdias* parasites of snakes never parasitize hosts of different orders (Kuzmin et al., 2003; Martínez-Salazar, 2006; Tkach et al., 2006).

There are other species that share with *Rhabdias manantlanensis* the condition of having 6 lips and equatorial vulva, but are distributed in other geographic realms, namely *R. hylae* Johnston and Simpson, 1942, distributed in the Australian Realm, *R. japalurae*, Kuzmin, 2003 in the Oriental Realm, finally *R. bufonis* (Schrank, 1788) Stiles and Hassall, 1905, *R. bermani* Rausch and Atrashkevich, 1984, and *R. vibakari* Kuzmin, 1996 in the Palaearctic Realm. All the species listed also differ from *R. manantlanensis* by the host preference (hylids in *R. hylae*, lizards *R. japalurae*, toads in *R. bufonis*, salamanders in *R. bermani*, and snakes in *R. vibakari*).

Discussion

A single species of *Rhabdias* is rarely found in representatives of more than one host group. The host preference can be quite narrow, even at the family level (Bursey et al., 2003; Kuzmin et al., 2003, Martínez-Salazar and León-Régagnon, 2006; Martínez-Salazar, 2006; Tkach et al., 2006). For example, *Rhabdias bakeri* is typical of ranids, *Rana sylvatica* LeConte, 1825 (syn. *Lithobates sylvaticus* (LeConte, 1825), see Frost et al., 2006), and *Ra. pipiens* Schreber, 1782 (syn. *L. pipiens* (Schreber, 1782), see Frost et al., 2006) (Tkach et al., 2006). Furthermore, more than one species of *Rhabdias* are typical of one bufonid species i.e., *R. füelleborni*, *R. alabialis* and *R. pseudospherocephala* are typical from *Bufo marinus* Linnaeus, 1758 (syn. *Chaunus marinus* (Linnaeus, 1758), see Frost et al., 2006) (Travassos, 1926; Kuzmin et al., 2007).

Rhabdias tobagoensis resembles the new species, with both of them parasitizing Brachycephalidae, but *R. tobagoensis* is distributed in Tobago, West Indies. There is a single record of *Rhabdias* cf. *tobagoensis* in Mexico;

Table 1. Comparison of morphometry of *Rhabdias manantlanensis* n. sp. with some related species

Species	<i>R. manantlanensis</i> n. sp.	<i>R. tobagoensis</i>	<i>R. joaquinensis</i>	<i>R. savagei</i>
Reference	Present study	Moravec and Kaiser, 2000	Kuzmin et al., 2003	Bursey and Goldberg, 2005
Host	<i>Craugastor occidentalis</i>	<i>Eleutherodactylus charlottevillensis</i> ⁺	<i>Rana aurora</i>	<i>Rana cf. forreri</i>
Realm	Neotropical	Neotropical	Nearctic	Neotropical
Lips structure	6 lips	6 lips	6 lips	4 lips
Body length (mm)	6.48-9.64 (7.85)	7.34-7.56 (7.34)	3.67-5.67 (4.25)	4.2-5.3 (4.8)
Body width	175-239 (203)	408-476 (476)	260-418 (260)	255-306 (276)
Buccal capsule depth	11-19 (13)	6-9 (6)	7-12 (9)	18-24 (20)§
Buccal capsule width	19-27 (21)	18-21 (18)	10-12 (11)	12-18 (14)
Esophagus length	387-515 (451)	476-530 (530)	485-518 (503)	366-415 (394)
Esophagus length compared to the body length*	5.11-6.57 (5.79)	6-7 (7)	8.7-13.6 (12)	7.83-8.71 (8.2)
Anterior end esophagus width	34-46 (39)	Not stated	22-27 (25)	Not stated
Muscular esophagus width	38-54 (47)	Not stated	31-47 (40)	Not stated
Glandular esophagus width	50-65 (55)	Not stated	27-37 (34)	Not stated
Bulb width	54-77 (67)	Not stated	37-55 (48)	43-52 (48)†
Position of the vulva compared to the body length*	41.66-51.59 (47.74)	45.36-48.80 (48.22)‡**	63.9-74.1 (70.6)	59.52-60.37 (60.41)
Vulva position	Equatorial (Slightly pre-equatorial)	Equatorial (slightly pre- or post-equatorial)‡	Post-equatorial	Post-equatorial
Tail length	143-232 (190)	210-276 (276)	115-203 (180)	171-201 (192)
Tail length compared to the body length*	1.48-3.27 (2.48)	2.86-3.65 (3.76)	3.0-5.0 (4.3)	3.79-4.07 (4)
Egg length	88-102 (94)	102-117 (108)	90-102 (98)	80-92 (87)
Egg width	43-55 (50)	48-57 (54)	47-55 (52)	46-55 (50)

*The original record was *Eleutherodactylus cf. terrabolivaris*, however its specimens correspond with previously confused with *Eleutherodactylus charlottevillensis*.

*Expressed as percentage.

§In diameter.

†Maximum width at posterior end.

**Ratio based on the maximum and minimum measurements present in the original description.

‡ In the original description mention that the vulva is situated near middle body (slightly pre- or postequatorial).

however, it was found parasitizing a different host group, i.e., *Dendropsaphus microcephalus* Cope, 1886 (Hylidae) (syn. *Hyla microcephala* (Cope, 1886), see Frost et al., 2006) in Veracruz State (Goldberg et al., 2002). Due to the conservative morphology of *Rhabdias*, some species can be misidentified (see re-determinations on Kuzmin et al., 2003, Tkach et al., 2006; Kuzmin et al., 2007). The specimens reported as *Rhabdias* cf. *tobagoensis* by Goldberg et al. (2002) could correspond to other species of the genus; however, the Mexican specimens are not available for re-examination. It is necessary to recollect this lung worm of the same host species in the Tuxtlas region, Veracruz State, to clarify the identity of this record, using other sources of characters such as SEM or using molecular data.

In the only study regarding the helminth fauna of Brachycephalidae in Mexico, the record of *Craugastor rhodopis* (Cope, 1867) (syn. *Eleutherodactylus rhodopis* Stejneger, 1904), in Veracruz State, Mexico is described (Goldberg et al., 2002). These authors reported the infection of 1 digenean, *Gorgoderina attenuata* Stafford, 1902, 5 nematodes, *Aplectana incerta* Caballero, 1949, *Cosmocerca podicipinus* Baker and Vaucher, 1934, *Oswaldocruzia* sp., *Porrocaecum* sp. (larva), and *Strongyluris* sp.; and 1 acanthocephalan, *Centrorhynchus* sp.; they did not find lung worms in this host species.

This host group present a geographic distribution that is strongly influenced by humidity, reasons why microendemic species are commonly restricted to small highland habitats of the mountain ranges of Middle American (Campbell, 1999). For this reason, and considering the host specificity observed in species of *Rhabdias*, it is possible that the geographical distribution of *Rhabdias manantlanensis* is restricted to Western Mexico (where this endemic anuran is located).

According to Crawford and Smith (2005), *Craugastor* dispersed into northern Central America from South America in the early Paleocene; based on this hypothesis and considering the host preference of species of *Rhabdias*, it is possible that the origin of this new rhabdiasid could be Neotropical, although this hypothesis needs to be corroborated with a molecular phylogenetic analysis of the species of the *Rhabdias*.

Rhabdias manantlanensis is the first species described from an endemic Mexican Brachycephalidae and the third *Rhabdias* species recorded in the Sierra Madre del Sur (Martínez-Salazar, 2006; Martínez-Salazar and León-Règagnon, in press). The Sierra Madre del Sur is home to many endemic organisms, and represents the highest biodiversity of amphibians and reptiles in Mexico (Flores-Villela, 1998). Richness of these vertebrates in this zone of the country suggests the existence of Rhabdiasidae still

waiting to be discovered. Additional studies on the parasite fauna of the Sierra de Manantlán, and vertebrates, need to be conducted.

Acknowledgments

To Ma. Antonieta Arizmendi, Florencia Bertoni, Luis Canseco, Tom Devitt, John Malone, Rosario Mata, Jesse Meik, Alejandro Ocegüera, Ricardo Paredes, Paulino Ponce, and Eric N. Smith for their assistance in fieldwork; Berenit Mendoza-Garfias for assisting in processing samples for SEM, and Jorge Falcón-Ordaz for his advice in the handling of specimens for optical microscopy. Rogelio Rosas for his help in microphotography. I thank Dr. Eric P. Hoberg, USNPC, Beltsville, Maryland, and Luis García-Prieto, CNHE, Instituto de Biología, UNAM, for the loan of specimens. Eric N. Smith for host identification (UTA). I also thank V. León-Règagnon for her valuable comments on an early draft of the manuscript. The specimens were collected under the Scientific Collecting License FAUT0056, issued to V. León Règagnon. Funding for this study was provided by National Science Foundation DEB-0102383 to V. León-Règagnon (Universidad Nacional Autónoma de México), and J. A. Campbell (University of Texas at Arlington); and CONACyT and DGEP-UNAM in form of scholarships to EAMS.

Literature cited

- Bravo-Hollis, M., and E. C. Caballero. 1940. Nematodos parásitos de los batracios de México. IV. Anales del Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 11:239-247.
- Brenes, R. R., and M. Bravo-Hollis. 1959. Helminths of the Republica de Costa Rica. VIII. Nematoda 2. Algunos nematodos de *Bufo marinus marinus* (L.) y algunas consideraciones sobre los géneros *Oxysomatium* y *Aplectana*. Revista de Biología Tropical 7:35-55.
- Bursey, C. R., and S. R. Goldberg. 2005. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidae), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana* cf. *forreri* (Anura: Ranidae) from Costa Rica. Journal of Parasitology 91:600-605.
- Bursey, C. R., S. R. Goldberg, and S. R. Telford. 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. Journal of Parasitology 89:113-117.
- Campbell, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. In Distribution patterns of amphibians: a global perspective, W. E. Duellman (ed.). The John Hopkins University Press, Baltimore. p. 111-209.
- Crawford, A. J., and E. N. Smith. 2005. Cenozoic biogeography and evolution in direct developing frogs of Central America (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) as inferred from a

- phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35:536-555.
- Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. Bain, A. Haas, C.F.B. Haddad, R.O. de Sá, S.C. Donnellan, C.J. Raxworthy, M. Wilkinson, A. Channing, J.A. Campbell, B.L. Blotto, P. Moler, R.C. Drewes, R.A. Nussbaum, J.D. Lynch, D. Green, and W.C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297:1-370.
- Flores-Villela. O. 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. In *Diversidad Biológica de México*, T. P. Ramammorthy, R. Bye, and A. Lot (eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. p. 251-278.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursley, G. Salgado-Maldonado, R. Baéz and C. Cañeda. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 47:293-329.
- Gutiérrez, R. O. 1945. Contribución al conocimiento de los nemátodos parásitos de anfibios argentinos. Bachelor Thesis, **Museo de la Plata. Argentina? PROPORCIONAR INSTITUCION EDUCATIVA Y CIUDAD, NO PAÍS.** 37p.
- Kloss, G. R. 1971. Alguns *Rhabdias* (Nematoda) de *Bufo* no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 24:1-52.
- Kloss, G. R. 1974. *Rhabdias* (Nematoda, Rhabditoidea) from the *marinus* group of *Bufo*. A study of sibling species. *Archivos de Zoología* 25:61-120.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and S. Synder. 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology* 70:101-114.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and D. R. Brooks. 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from the marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology* 93:159-165.
- Martínez-Salazar, E. A. 2006. A new rhabdiasid species from *Norops megapholidotus* (Sauria: Polychrotidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* 92:1325-1329.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon. 2006. *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* 1257:27-48.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Bufo occidentalis* (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, Mexico. *Journal of Parasitology* (in press).
- Moravec, F., and H. Kaiser. 1995. Helminth parasites from West Indian frogs, with descriptions of two new species. *Caribbean Journal of Science* 31:252-268.
- Salgado-Maldonado, G., N. Mercado-Silva, G. Cabañas-Carranza, J. M. Caspeta-Mandujano, R. Aguilar-Aguilar, and L. I. Iñiguez-Dávalos. 2004. Helminth Parasites of Freshwater Fishes of the Ayuquila River, Sierra de Manantlán Biosphere Reserve, West Central Mexico. *Comparative Parasitology* 71:67-72.
- Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP). 1985. Síntesis Geográfica del Estado de Jalisco. México. **SIN PÁGS??**
- Tkach, V. V., Y. Kuzmin, and E. E. Pulis. 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: the last sibling of *Rhabdias ranae*? *Journal of Parasitology* 92:631-636.
- Travassos L. 1926. Entwicklung des *Rhabdias fuelleborni* n. sp. *Deutsche Tropenmedizinische Zeitschrift* 30:594-602.

RH: MARTÍNEZ-SALAZAR ET AL. –NEW SPECIES OF *RHABDIAS* FROM *PSEUDACRIS REGILLA*.

NEW SPECIES OF *RHABDIAS* (NEMATODA: RHABDIASIDAE) AND OTHER HELMINTHS FROM *PSEUDACRIS REGILLA* (ANURA: HYLIDAE) FROM BAJA CALIFORNIA, MEXICO

Martínez-Salazar Elizabeth Aurelia¹, Pérez-Ponce de León Gerardo¹, Parra-Olea Gabriela², and González-Bernal Edna Leticia².

¹Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, ²Laboratorio de Herpetología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153. Del. Coyoacán. C.P. 04510 México, D.F. México. *e-mail*: eamas@ibiologia.unam.mx

ABSTRACT: *Rhabdias peninsularis* n. sp., parasite of the lungs *Pseudacris regilla* from Baja California, is described and illustrated. The new rhabdiasid differs from the related species in the genus by the combination of the following characters: possession of 4 lips (2 subdorsal and 2 ventral) and 2 lateral pseudolabia, cuticle swollen principally in both anterior and terminal ends with irregular folds and comparatively thin and smooth in middle body, corpus slightly inflated, localization of nerve ring at 127-201 (154±28) from anterior end, esophagus length / body length ratio 5-6.7 (5.78) %, vulva near to middle body (slightly post-equatorial), vulva length / body length ratio 47.90-60.06 (53.69)%, shown a conical tail with sharp terminal point and the tail length/body length ratio 2.9-4.15 (3.59) %, and cup-shape buccal capsule [7-11 (8) x 11-15 (12)], additionally the host preference (typical of hylids) and geographical distribution. This is the first described in the Nearctic Realm in Mexico.

Pseudacris regilla Baird y Girard, 1852 (= *Hyla regilla* Baird y Girard, 1852) (Anura: Hylidae: Hylinae) occurs from Pacific coast of North America from southern British Columbia to southern tip of the Baja California Peninsula (Stebbins, 1985). In our knowledge, there is only

one study dealing with helminths from *Pseudacris regilla* from Baja California South and North States in México (Goldberg et al., 2001). One species of *Rhabdias* were found parasitizing *Pseudacris regilla*, *R. ranae* from La Junta, La Ballena and Miraflores at Baja California Sur (USNPC.088586; 088594; 088596), and Isla Cedros and Cataviña at Baja California Norte (USNPC 088601; 088604) (Goldberg et al., 2001). However, these records are controversial due to this species of *Rhabdias* is typical to frogs from the Nearctic Realm (Kuzmin et al., 2003; Tkach et al., 2006) not hylids.

The host preference and the geographical distribution are elements initially employed in the identification of species into the genus, this association is narrower inclusively at family level e.g. one *Rhabdias* species is rarely found in representatives of different families of anurans (Burse et al., 2003; Kuzmin et al., 2001, 2003; Martínez-Salazar, 2008; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2007).

During the course of studies of parasites of amphibians from Baja California, States was found an undescribed species infecting the lungs of *Pseudacris regilla*, previously recorded as *Rhabdias ranae* in México (Goldberg et al., 2001). The purpose of this paper is to describe a new species of nematode harbored by *Pseudacris regilla* and to provide a helminth list for this host in some localities from Baja California, México.

MATERIALS AND METHODS

67 specimens of adult *Pseudacris regilla* were collected from seven localities during February 2005 and March 2006 (figure 1): La Bocana (N=17), San Ignacito, Cataviña (N=8), El Chorruto, Cataviña (N=2), Cataviña (N=2), San Ignacio (N= 27), Arroyo La Zorra (N=1), and Sierra La Laguna (N=10). The hylids were collected by hand, and then deposited in herpetological bags for transport. Animals were killed by intraperitoneal overdose of sodium pentobarbital. Each host was subsequently necropsied, and the organs were examined for

helminths using a stereoscope. Worms were initially placed in saline (0.65%), afterward they were killed by immersion in 70% ethanol and stored in 70 % ethanol. Trematodes were stained with Meyer's paracarmine and whole-mounted in Canada balsam. Nematodes were cleared with glycerin or Amman's Lactophenol in temporary preparations. Drawings were made with the aid of a drawing tube. Measurements are given in micrometers (μm) unless otherwise stated.

Minimum and maximum values are given followed by mean and SD in parentheses. For scanning electron microscopy (SEM), specimens were stored in 4% formalin, dehydrated in a series of gradual alcohol, and critical point dried. Specimens were coated with a gold-palladium mixture and examined in a Hitachi S-2460N scanning electron microscope at 15kV.

Voucher specimens of hosts were deposited in the Colección Nacional Herpetológica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México (IBH 21600-21654). Holotype, paratypes and vouchers were deposited in the Colección Nacional de Helminthos (CNHE), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico (accession numbers in table I).

Specimens of *Rhabdias alabialis* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007 (USNPC 098144.00), *R. ambystomae* Kuzmin, Tkach and Zinder, 2001 (USNPC 082125.00), *R. americanus* Baker, 1987 (USNPC 081011.00, 089802.00), *R. bakeri* Tkach, Kuzmin and Pulis, 2006 (USNPC 096379.00, 096381.00), *R. elegans* Gutierrez, 1945 (USNPC 084920.00, 087516.00), *R. eustreptos* MaCallum, 1921 (USNPC 042118.00), *R. füelleborni* Travassos, 1926 (USNPC 032536.00, 083796.00), *R. hermaphrodita* Kloss, 1971 (USNPC 08525.00), *R. hylae* Johnston and Simpson, 1942 (USNPC 091190.00), *R. joaquinensis* Ingles, 1935 (USNPC 088047.02), *R. kuzmini* Martínez-Salazar and León-Règagnon 2007 (CNHE 05807-5811; USNPC 099550.00), *R. lamothei* Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006 (CNHE 5375-5378, 5380), *R. leonae* Martínez-Salazar, 2006 (CNHE 5543, 5444-5449), *R. manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008

(CNHE 5804-5806), *R. ranae* Walton, 1929 (USNPC 088586.00, 089190.00, 089813.00), *R. savagei* Bursey and Goldberg, 2005 (USNPC 094848.00; CNHE 5034), *R. pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007 (USNPC 098146.00, CNHE 001986, 002057, 002227, 002284), and *R. vellardi* Pereira, 1928 (CNHE, 142-5) were also examined during this study for comparison.

RESULTS

Four species of Nematoda, *Oswaldocruzia pipiens* Walton, 1929, *Cosmocercoides variabilis* (Harwood, 1930) Travassos, 1931, Ascaridae gen. (larvae), and a new species of *Rhabdias* were found. Forty six *Pseudacris regilla* (68.65 %) were infected. Prevalence and intensity by helminth species are given in Table I. Description of the new species follows.

DESCRIPTION

Rhabdias peninsularis sp.

(Figs. 2 – 7)

Description (on the basis of 13 hermaphroditic individuals [measurements on 8]): Body cylindrical. Body length 5.84-7.28 (6.76 ± 0.51) mm, maximum width 270-334 (300 ± 19).

Anterior end rounded, posterior end tapered with terminal point. Body cuticle slightly swollen; swelling principally in both anterior and posterior ends, comparatively thin and smooth in middle body. Oral opening narrow, surrounded by 6 lips well developed: 4 submedian (2 subdorsal and 2 subventral), and 2 lateral. Amphids open on outer surface of lateral lips. Buccal capsule with a cup-shape in lateral view, circular in apical view, 15 (15 ± 0) depth, with 15-23 (17 ± 2) width.

Esophagus club-shaped, with shorter muscular and longer glandular part. Corpus slightly inflated.

Esophagus length 334-430 (402 ± 2), representing 5.56-6.4 (5.95) % of the body length.

Esophagus width 38-42 (39 ± 1) at anterior region, 42-46 (43 ± 1) at muscular region, 34-46 (41 ± 4) at the glandular region. Posterior bulb 77-135 (85 ± 20) wide. Inconspicuous cuticular nerve ring

at 131-201 (159±27) from the anterior region of the body, representing 1.94-3.37 (2.38) % of the body length. Inconspicuous excretory duct, located near posterior margin of nerve ring. Intestine straight, with dark brown contents. Rectum thick-walled. Vulva near to middle body, slightly post-equatorial, lips indistinct, distance from the anterior region of the body to vulva 3.15-3.85 (3.50±24) mm, representing 50-53.95 (51.91) % of body length. Genital system amphidelphic. Ovaries straight, lying along intestine. Oviducts bend of anterior oviduct approximately 0.98-1.3 (1.14±0.11) mm from anterior end; bend of posterior oviduct approximately 0.76-1.09 (0.98±0.10) mm from posterior end of body. Tail comparatively short, conical, 139-213 (171±22) long, representing 2.16-3.39 (2.54) % of body length, with sharp terminal point covering with swollen cuticle in all specimens. Uteri relatively large. Eggs numerous, oval, thin-walled containing fully developed larvae near to vulva. Egg size 85-104 (97±5) long x 42-54 (46±3) wide (n=28).

Taxonomic summary

Type specimens: Holotype, hermaphrodite, CNHE XXXX; paratypes CNHE XXX, and XXX.

Type host: *Pseudacris regilla* Baird y Girard, 1852 (= *Hyla regilla* Baird y Girard, 1852).

Type locality: La Bocana, Cataviña, Baja California Norte State, México.

Other localities: San Ignacio, Sierra La Laguna and Arroyo La Zorra, Baja California Sur State, México.

Previous records: Baja California Sur: La Junta; La Ballena, and Miraflores; Baja California: Norte Cataviña, (Goldberg et al., 2001).

Site of infection: Lungs.

Prevalence and intensity of infection: Nine of 68 host infected (13.23%); 1-15 intensity.

Etymology: The specific epithet, *peninsularis*, refers to the peninsula of the Baja California Peninsula, to which the geographic distribution of the new taxa is restricted.

Remarks

Rhabdias neotropicalensis differs from the related species by the combination of the following characters: possession of 4 lips (2 subdorsal and 2 ventral) and 2 lateral pseudolabia, cuticle swollen principally in both anterior and posterior ends, and terminal ends with irregular folds, comparatively thin and smooth in middle body, corpus slightly inflated, localization of nerve ring at 131-201 (159±27) from anterior end, esophagus length / body length ratio 5.56-6.4 (5.95), vulva near to middle body [slightly post-equatorial, vulva length / body length ratio 50-53.95 (51.91)] %, shown a conical tail with sharp terminal point and the tail length/body length ratio 2.16-3.39 (2.54)%, and cup-shape buccal capsule [15-15 (15) x 15-23 (17)], additionally the host preference and geographical distribution.

Sixteen *Rhabdias* species of 61 are considered typical from anurans: *R. alabialis* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007, *R. americanus* Baker, 1978, *R. androgyna* Kloss, 1971, *R. bakeri* Tkach, Kuzmin and Pulis, 2006, *R. elegans* Gutiérrez, 1945, *R. füelleborni* Travassos, 1926, *R. hermafrodita* Kloss, 1971, *R. joaquinensis* Ingles, 1935, *R. kuzmini* Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2007, *R. manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008, *R. mucronata* Schuurmans Stekhoven, 1952, *R. ranae* Walton, 1929, *R. savagei* Bursey y Goldberg, 2005, *R. pseudospherocephala* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007, *R. tobagoensis* Moravec, 1995, and *R. truncata* Schuurmans Stekhoven, 1952. Not was possible do a comparison of the new taxa with *R. mucronata* and *R. truncata* due to the adults of those species are unknown.

Rhabdias peninsularis n. sp., differs from *R. alabialis*, *R. americanus*, *R. androgyna*, *R. elegans*, *R. füelleborni*, *R. hermafrodita*, *R. kuzmini*, *R. pseudospherocephala* principally by the host preference (Bufonidae in all species vs. Hylidae in the new taxa). In general the body dimensions of this group of *Rhabdias* are relative larger than the new species (>6 to 19.80mm vs.

6.76 in the new taxa), as well the prominent swollen cuticle body (see table II in Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2007).

Additional, to the host preference the new taxa differ from *Rhabdias tobagoensis* and *R. manantlanensis* by the dimensions of the buccal capsule are slightly larger than *R. peninsularis* n. sp. [6-9 (6) x 18-21 (18) in *R. tobagoensis*, 11-19 (13) x 19-2 (21) in *R. manantlanensis* vs. 15 (15) x 15-23 (17) in the new taxa]. Both species parasite Brachycephalidae not Hylidae.

Rhabdias manantlanensis is smaller and *R. tobagoensis* is wider than the new taxa [408-476 (476) in *R. tobagoensis* vs. 270-334 (300)], the esophagus length/ body length ratio is smaller and the esophagus is wider in *R. manantlanensis* than *R. peninsularis* n. sp. [6-7 (7) % body length (BL) and 476-530 (530) in *R. tobagoensis* vs. 5-56-6.4 (5.95) % BL and 334-430 (402) in the new taxa]. While, the esophagus and tail length/ body length ratio is larger and present 6 circumoral lips in *R. tobagoensis* differs to the new taxa (vs. 4 submedian lips + 2 lateral in the new taxa).

Rhabdias peninsularis n. sp. differs from *R. savagei* principally by the presence of 4 lips, in the new taxa are 6 (4 submedian lips + 2 lateral) and the host preference ranids vs. hylids (Burse y Goldberg, 2005).

Rhabdias bakeri, *R. joaquinensis* and *R. ranae* resembling to the new taxa by the geographical distribution (Nearctic Realm), but differs from the host group, all *Rhabdias* species are typical of Frogs (Ranidae) not hylids as *R. peninsularis* n. sp.

The body size [6.22-10.69 (9.27) mm], tail length [209-336 (290)], esophagus length [5.4-8.8 (6.1)] and buccal capsule [8-12 (11) x 16-18 (17)] in *R. bakeri* are slightly larger than new taxa; differs from the cuticular swollen, in *R. bakeri* the cuticular swelling is less prominent in anterior part, from anterior end to level of distal part of esophagus and in the new taxa is

swollen principally in both anterior and posterior ends, comparatively thin and smooth in middle body (Tkach et al., 2006).

Rhabdias joaquinensis differs from the new taxa from the body size is relative smaller and esophagus is wider and presence a prominent fold anterior to level of vulva in *Rhabdias joaquinensis*, the tail length is larger in the new taxa; the cuticular swollen in *R. joaquinensis* including the posterior two-thirds, comparatively thin in anterior third of body. Surface of cuticle with longitudinal striations in anterior portion of body, covered with irregular longitudinal and oblique folds in posterior portion, transverse folds present in posterior quarter of the body cuticle; and in *Rhabdias peninsularis* n. sp. cuticle swollen principally in both anterior and posterior ends, and terminal ends with irregular folds, comparatively thin and smooth in middle body; *R. joaquinensis* present 6 inner circle papillae, 10 small papillae of outer circle and in the new taxa only observed a papilla in each lips not outer circle (Kuzmin et al., 2003).

Finally, *Rhabdias ranae* differs from *Rhabdias peninsularis* n. sp., by the esophagus length [500-620 (571) in *R. ranae* vs. 334-430 (402) in the new taxa), esophagus length/ body length ratio [7.3-11.2 (8.7)% vs. 5.56-6.4 (5.95) in the new taxa) and the tail length is larger than in the new taxa [209-336 (290) vs. 139-213 (171) in the new taxa] and differs by the host preference, *Rhabdias ranae* is restricted to Ranidae (Kuzmin et al., 2003), and the new taxa occurs in hylidae.

DISCUSSION

Goldberg et al. (2001), previously reported to *Rhabdias ranae* from *Hyla regilla* (= *Pseudocris regilla*) from Cataviña, Isla Cedros, La Junta, La Ballena and Miraflores at Baja California, Mexico; however this material correspond to the new taxa. Due to their uniform

morphology of a group of species and poorly know host specificity, and geographical distribution some species of *Rhabdias* were misidentified by their uniform morphology.

Traditionally, the material collected from several species of frogs of the families Hylidae and Ranidae were identified as *Rhabdias ranae* in Neartic Realm (Walton, 1930; Baker, 1987; Kuzmin et al., 2003; Tkach et al., 2006). Furthermore, more than one species of *Rhabdias* parasitizing different host orders is a controversial issue (Kuzmin, 2001; Martínez-Salazar, 2008; Martínez-Salazar and León-Regagnon, 2007; Tkach et al., 2006). Some authors have re-examined the material assigned to *R. ranae*, a part of this material are confused and with the re-examination of the specimens have been described 3 species which present a high relationship with a particular group of host: *R. ambystomae* typical to caudate, *R. joaquinensis* and recently *R. bakeri* from Ranidae (Kuzmin et al., 2001, 2003; Tkach et al., 2006). In particular, the record of *R. ranae* from *Pseudacris regilla* is a controversial issue, and re-evaluated the morphology of the samples deposited at USNPC and material from the several recollects from *Pseudacris regilla* determined that the material corresponds with the new taxa, *R. peninsularis*, which is typical from hylids (*Pseudacris regilla*, species endemic from Baja California) not ranids. The identity of the new taxa correspond to a different species to *Rhabdias ranae* has been corroborated using mitochondrial markers, and the host preference resulted a powerful characteristic in order to initially boundaries *Rhabdias* species (Martínez-Salazar and León-Regagnon, in current process).

With the exception of *Rhabdias peninsularis* n. sp., neither of the other 3 helminth species is unique to *Pseudacris regilla*, all of them were recorded by Goldberg et al. (2001), near of the present localities examined (see figure 1). *Oswaldocruzia pipiens* and *Cosmocercoides variabilis* are frequently encountered in amphibians and are widely distributed in North America (Baker, 1987; Goldberg and Bursey, 2001; Lehmann, 1965; Koller and Gaudin, 1977). In the case of

Oswaldocruzia pipiens is distributed on Nearctic Realm and parasitizing several groups of host (e.g. Bufonids, *Bufo americanus americanus*; hylids, *Pseudacris regilla*; ranids, *Rana baliri*), this trichostrongylid species has been reported previously in *Pseudacris regilla* in the localities, Cataviña, San Ignacio, and Miraflores from Baja California (Goldberg et al., 2001). The geographic range of this nematode species in other localities from Baja California were extends (table I). None parasites were found during this study from El Chorrito, Cataviña, San Ignacio, Cataviña, and Cataviña; aroud to Cataviña Bursey et al. (2001) recorded a metacercarie (*Fibricola* sp.), *Oswaldocruzia pipiens* and *Rhabdias ranae*, this last record correspond with *R. peninsularis* n. sp.

Cosmocerooides varibilis (=Syn. *Oxyuris dubia* Leidy, 1856; *Cosmocerooides dukae* (Holl, 1928), in part; *Oxysomatium variabilis* Harwood, 1930) were originally recorded from *Bufo nebulifer* (= *B. valliceps*) from Texas State (Harwood, 1930), this parasite is distributed in Noth America (Baker, 1987), Mexico (Goldberg et. al., 1999) and Panama (Bursey et al., 2007), parasitizing to different orders of host: salamanders (e.g. *Aneides flavipunctatus*, *Ambystoma macrodactylum*, *Dicamptodon ensatus* and *Taricha torosa*); bufonids (e.g. *Bufo americanus*, *B. boreas*, *B. hemiophrys*, *B. quercicus*, and *B. terrestris*); hylids (e.g. *Gastrophryne carolinensis*, *Hyla chrysocelis*, *Hyla squirella*, *Pseudacris regilla*, *P. clarkii*, *P. crucifer* and *P. triseriata*); ranids (e.g. *Rana areolata*, *Ra. aurora*, *Ra. blairi*, *Ra. catesbeiana*, *Ra. clamitans*, *Ra. magnaocularis*, *Ra. palustris*, *Ra. pipiens*, *Ra. sphenoccephala*, and *Ra. sylvatica*); lizards (e.g. *Barisia imbricata*, *Elgaria coerulea*, *E. kingii*, *E. paucicarinata*, *Eumeces fasciatus* and *Gerrhonotus ophiurus* and *Echinosaura horrida*), snakes (e.g. *Heterodon platirrhinos*, *Micrurus fulvius* and *Storeria dekayi*), and finally turtles (e.g. *Terrapene carolina* and *Terrapene ornata*) (data based on Bursey et al., 2007).

This is the second study of parasites of *Pseudacris regilla* from Baja California. Respecting to other records of *Rhabdias ranae* from *Pseudacris regilla* in North America (Goldberg and Bursey, 2001; Lehmann, 1965; Koller and Gaudin, 1977), we need to corroborated the identity of the material could be correspond with this new taxa. Additional studies on the parasite fauna of the amphibians and reptiles from Baja California need to be conducted.

Acknowledgments

We thank the Rogelio Rosas-Valdez, and Berenit Mendoza-Garfias for their help during laboratory work. Berenit Mendoza-Garfias for assisting in processing samples for SEM. I thank Dr. Eric P. Hoberg, USNPC, Beltsville, Maryland, and Luis García- Prieto, CNHE, Instituto de Biología, UNAM, for the loan of specimens. Funding for this study was provided by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) No. IN226605 and UC-MEXUS-CONACyT. CN-02-74 to GPO; PAPIIT No. IN220605 to GPPL; and CONACyT and DGEP-UNAM in form of scholarships to EAMS.

Literature cited

BAKER, M. R. 1987. Synopsis of the Nematode parasitic in amphibians and reptiles. Occasional Papers in Biology, Memorial University of Newfoundland **11**: 1-325.

BURSEY, C. R., S. R. GOLDBERG, AND S. R. TELFORD. 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. Journal of Parasitology **89**: 113-117.

———, ———, AND ———. 2007. Gastrointestinal Helminths of 14 Species of Lizards from Panama with Descriptions of Five New Species. Comparative Parasitology **74**: 108–140

HARWOOD, P. D. 1930. A new species of *Oxysomatium* (Nematoda) with some remarks on the genera *Oxysomatium* and *Aplectana*, and observations on the life history. *Journal of Parasitology*. **17**: 61–73.

GOLDBERG, S. R., AND C. BURSEY. 2001. Persistence of the nematode, *Oswaldocruzia pipiens* (Molineidae), in the Pacific treefrog, *Hyla regilla* (Hylidae), from California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* **100**: 44–50.

———, ———, AND J. L. CAMARILLO-RANGEL. 2003. Gastrointestinal helminths of seven species of sceloporine lizards from Mexico. *Southwestern Naturalist* **48**: 208–217

———, ———, AND E. W. A. GERGUS. 2001. Helminth the communities of subpopulations of the pacific treefrog, *Hyla regilla* (Hylidae), from Baja California, México. *The Sothwestern Naturalist* **46**: 223-230.

LEHMANN, D. L. 1965. Intestinal parasites of northwestern amphibians. *Yearbook of the American Philosophical Society*. Pp. 284-285

KOLLER, R. L. AND A. J. GAUDIN. 1977. An analysis of helminth infections in *Bufo boreas* (Amphibian: Bufonidae) and *Hyla regilla* (Amphibia: Hylidae) in southwestern California. *Southwestern Naturalist* **21**: 503-509.

KUZMIN, Y. 2001. *Rhabdias africanus* sp. nov. (Nematoda: Rhabdiasidae), a new nematode species from the South African toads (Amphibia, Bufonida). *Acta Parasitologica* **46**: 148–150.

———. 2003. *Rhabdias japalurae* sp. nov. (Nematoda, Rhabdiasidae) from the japalures (Reptilia, Agamidae) and some notes on other *Rhabdias spp.* from lizards. *Acta Parasitologica* **48**: 6–11.

- , V. V. TKACH, AND S. SNYDER. 2001. *Rhabdias ambystomae* sp. nov. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the North American spotted salamander *Ambystoma maculatum* (Amphibia: Ambystomatidae). *Comparative Parasitology* **68**: 228–235
- , ———, AND ———. 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology* **70**: 101-114
- MARTÍNEZ-SALAZAR, E. A. 2006. A new rhabdiasid species from *Norops megapholidotus* (Sauria: Polychrotidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* 92:1325-1329.
- . 2008. A new rhabdiasid species from *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79 (in press).
- , AND V. LEÓN-RÈGAGNON. 2006. *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* **1257**: 27-48.
- , AND ———. 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Bufo occidentalis* (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, Mexico. *Journal of Parasitology* **93**: 1171-1177.
- MORRONE, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe, Vol. 3. Zaragoza, Spain: Manuales & Tesis SEA.
- MORRONE, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Coleopterists Bulletin* **48**: 149-162.
- MORRONE, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of latin america and the caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.

STEBBINS, R.C. 1985. Western Reptiles and Amphibians. Houghton MiZin, New York.

TKACH, V. V., Y. KUZMIN, AND E. E. PULIS. 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: The last sibling of *Rhabdias ranae*? Journal of Parasitology **92**: 631–636.

WALTON, A. C. 1929. Studies on some nematodes of North American frogs. I. Journal of Parasitology **15**: 227–240.

FIGURE 1. Map of peninsula of Baja California, México, showing the recollection sites of the present study. Numbers correspond to Mexican biogeographic provinces proposed by Morrone (2001; 2004; 2006): 1. California, 2. Baja California, 3. Sonora, 4. Mexican Pacific Coast, 5. Sierra Madre Occidental, 6. Mexican Plateau.

FIGURES 2. *Rhabdias peninsularis* n. sp., parasite of *Pseudacris regilla* from Baja California, México. (A) Anterior end, lateral view. (B) Cephalic end, lateral view. (C) Vulva region, lateral view. (D) Tail end, lateral, view. (E) Egg, lateral view. Scale bar values are given in mm.

FIGURES 3. Scanning electron microphotographs of *Rhabdias peninsularis* n. sp. details of the external morphology. (A) Cephalic end, apical view. (B) Shape of the tail, sharp terminal point, ventral view.

Table I. Site of infection, number of helminths, prevalence, range of infection, localities* and accession numbers (CNHE) for helminth species from *Pseudacris regilla* from Baja California, Mexico.

Helminth species	Site of infection	Prevalence Number (%)	Range	Localities	Accession number CNHE
Nematoda					
<i>Oswaldocruzia pipiens</i>	Intestine	12 /17 (70.58%)	1-3	1	XXXX
		11/27 (40.74%)	1-5	5	XXXX
		7/10 (70%)	1-10	7	XXXX
<i>Cosmocercoides variabilis</i>	Intestine	4/10 (40%)	2-23	7	XXXX
<i>Ascaridae</i> gen. (larvae)	Muscle	2/27 (7.40%)	2-3	5	XXXX
	(encysted at stomach)				
<i>Rhabdias peninsularis</i> n. sp.	Lungs	5/17 (29.41%)	1-2	1	XXXX
		1/27 (3.70%)	1-3	5	XXXX
		1/1 (100%)	15	6	XXXX
		1/1 100(%)	2	7	XXXX

* Baja California: 1 = La Bocana; 2= San Ignacio, Cataviña; 3= El Chorrillo, Cataviña; 4= Cataviña. Baja California Sur: 5 = San Ignacio; 6= Arroyo La Zorra; 7= Sierra La Laguna. None parasites were found: 2, 3, and 4.

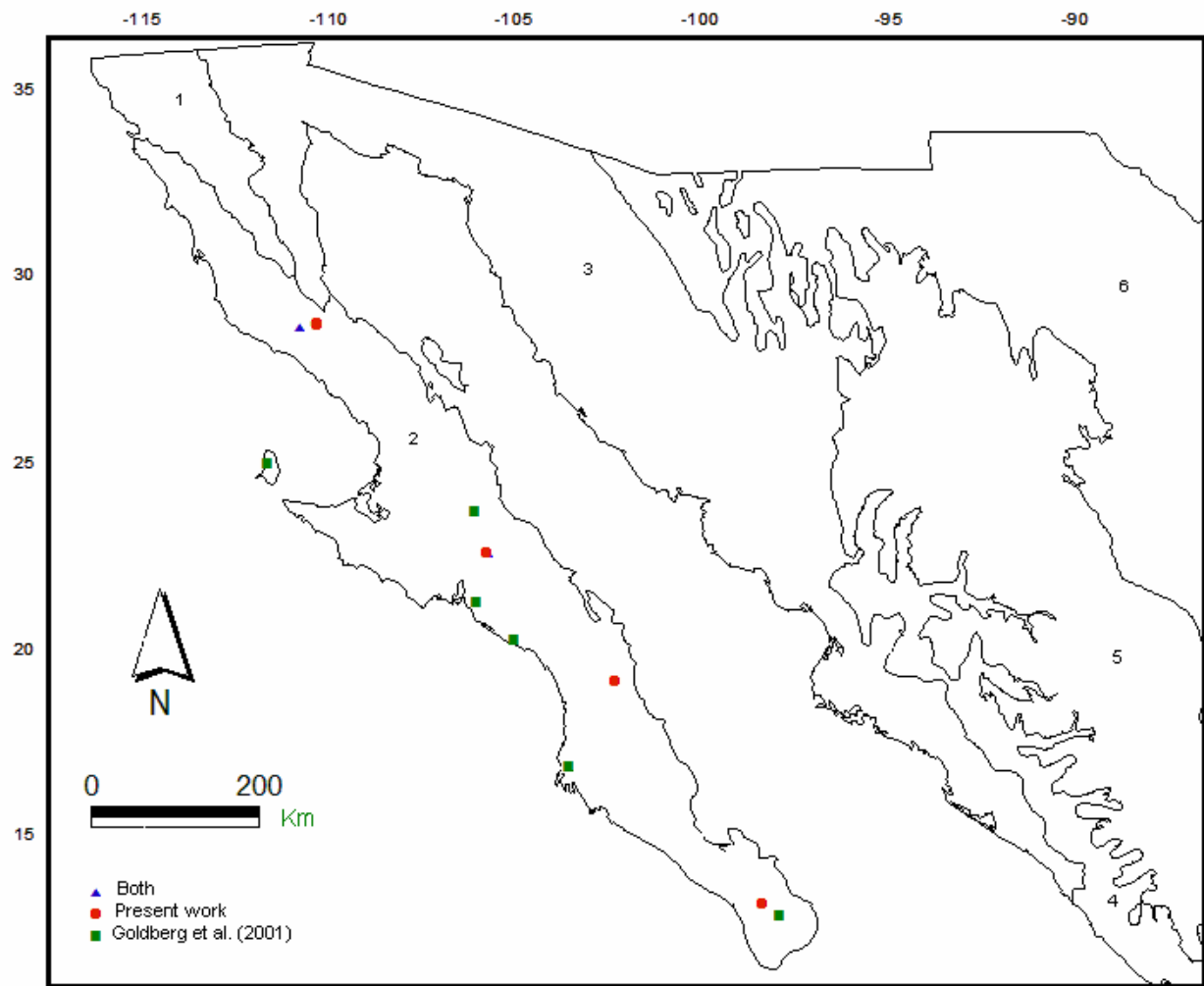


Figure 1.

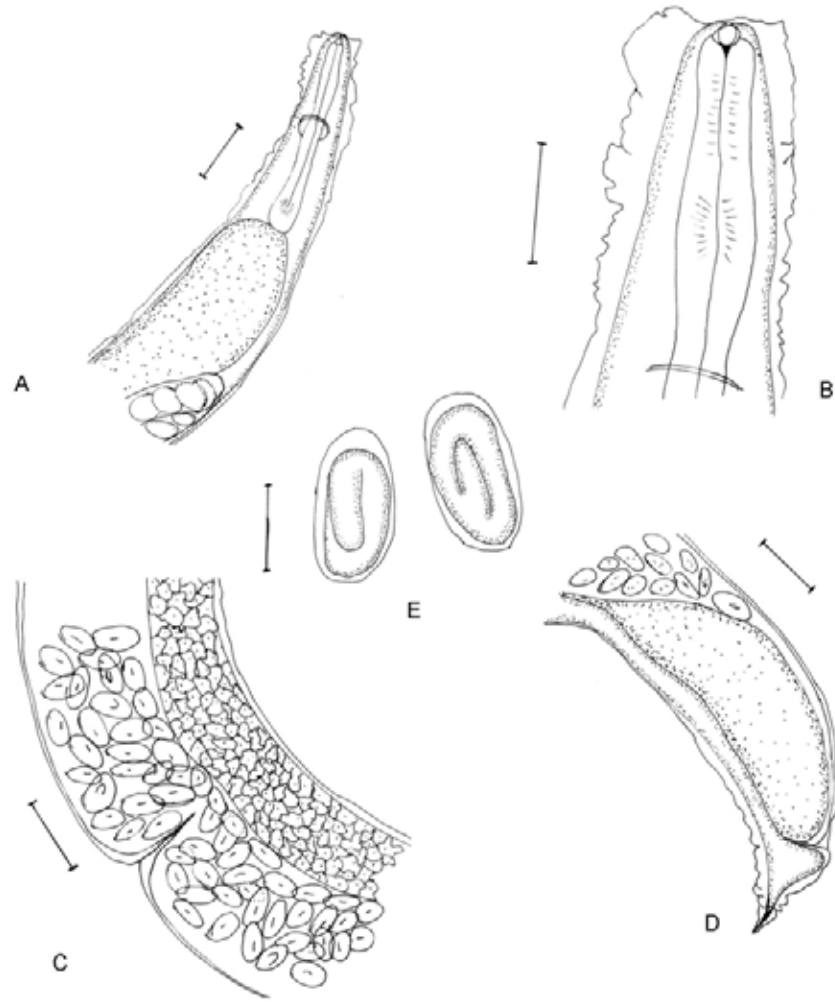


Figure 2.

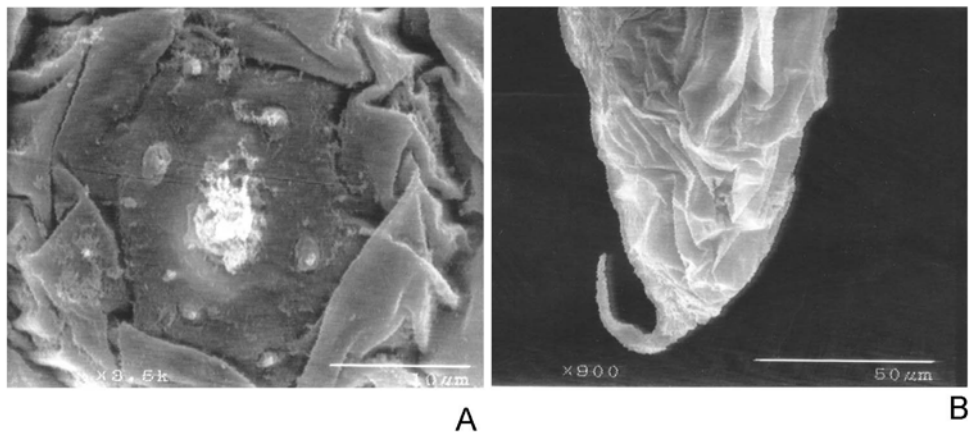


Figure 3.

RH: MARTÍNEZ-SALAZAR AND LEÓN-RÈGAGNON –NEW SPECIES OF RHABDIASID OF *LEPTODACTYLUS* FROM MEXICO.

MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR DESCRIPTION OF A NEW RHABDIASID SPECIES FROM THE BLACK-BACKED FROG, *LEPTODACTYLUS MELANONOTUS* (ANURA: LEPTODACTILYDAE) FROM MEXICO

Elizabeth A. Martínez-Salazar* and Virginia León-Règagnon

Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, D. F., 04510. *e-mail: eams@ibiologia.unam.mx*

ABSTRACT: *Rhabdias neotropicalensis* n. sp., parasite of the lungs of the black-backed frog, *Leptodactylus melanonotus* from Mexico, is described and illustrated. The new rhabdiasid differs from the related species in the genus by the combination of the following characters: possession of 6 lips well development (4 submedian + 2 lateral), cuticle slightly swollen in both anterior and terminal ends (thin with irregular folds) and thin and smooth in middle body, corpus not inflated, post-equatorial vulva, esophagus length / body length ratio 8.60–14.69 (10.52) %, shown a conical tail with sharp terminal point and the tail length/body length ratio 3.52-5.80 (4.45) %. The maximum divergence between *Rhabdias neotropicalensis* and *R. ranae* is 5.53%, 4.51% with *R. baker*, 4.38% with *R. sphaerocephala*, and finally 4.23% with *R. pseudosphaerocephala*, in the *rDNA* (ITS) (710 pb.). The sequences analyzed from the new taxa diverged to 0.14%. This is the 18th species of the genus *Rhabdias* described in the Neotropical realm and the third species described from anurans in México.

Five of 17 Neotropical species of the genus *Rhabdias* are considered to be typical of frogs (Burse et al., 2003; Bursey et al., 2007; Kuzmin *et al.*, 2007; Martínez-Salazar, 2006; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006; Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2007; Martínez-Salazar, 2008): *Rhabdias mucronata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (adults unknown), *Rhabdias*

tobagoensis Moravec and Kaiser, 1995; *Rhabdias truncata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (adults unknown), *Rhabdias savagei* Bursey and Goldberg, 2005, and *Rhabdias manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008.

Leptodactylus melanonotus Hallowell, 1861 (Anura: Leptodactylidae) occurs from the lowlands of Pacific and Gulf Slopes of México (from Sonora and Tamaulipas), through dry tropical to humid premontane Central America to central Ecuador (Frost, 2007). To our knowledge, there are only 3 studies dealing with helminths from the black-backed frog, *Leptodactylus melanonotus* in México (Razo-Mendivil and León-Règagnon, 2001; Goldberg and Bursey, 2002; Mata-López and León-Règagnon, 2005). And there are only 2 records of *Rhabdias* parasitizing to the black-backed frog: *R. elegans* Gutiérrez, 1945 from Laguna Escondida, Veracruz (Goldberg et al., 2002), and *R. ranae* Walton, 1929 from Alamos, Sonora State (Goldberg and Bursey, 2002), however both records are controversial due to these species are typical of other host groups. *Rhabdias elegans* is a typical species of toads in the Neotropical Realm, this species was described from *Bufo arenarum* Gallardo, 1964 (syn. with *Chanus arenarum* Hansel, 1867) in La Plata, Argentina (Gutiérrez, 1945); and by other hand, *Rhabdias ranae* is a species restricted to frogs from the Nearctic Realm (Kuzmin et al., 2003; Tkach et al., 2006).

During on ongoing inventory of the helminth fauna of amphibians from México conducted in México, we found an undescribed species of *Rhabdias* infecting the lungs of *Leptodactylus melanonotus*, and previously recorded as *R. elegans* and *R. ranae* in México (Goldberg et al., 2002; Goldberg and Bursey, 2002). We describe it herein.

MATERIALS AND METHODS

From 1999 to 2006, rhabdiasids from *Leptodactylus melanonotus* were collected from the Pacific lowlands and Gulf Slopes of México (table I and figure 1). The leptodactylids were

collected by hand, and then deposited in herpetological bags for transport. Animals were killed by intraperitoneal overdose of sodium pentobarbital. Each host was subsequently necropsied, and the organs were examined for helminths using a stereoscope. Lung worms were initially placed in saline (0.65%), afterward they were killed by immersion in 70% ethanol and stored in 70 % ethanol. Nematodes were cleared with glycerin or Amman's Lactophenol in temporary preparations. Drawings were made with the aid of a drawing tube. Measurements are given in micrometers (μm) unless otherwise stated. Minimum and maximum values are given followed by mean and SD in parentheses. For scanning electron microscopy (SEM), specimens were stored in 4% formalin, dehydrated in a series of gradual alcohol, and critical point dried. Specimens were coated with a gold-palladium mixture and examined in a Hitachi S-2460N scanning electron microscope at 15kV.

Voucher specimens of hosts were deposited in the Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México (MZFC). Holotype, paratypes, and vouchers are deposited in the Colección Nacional de Helminths (CNHE), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City, Mexico, and vouchers in the U. S. National Parasite Collection (USNPC), Beltsville, Maryland.

Specimens of *Rhabdias alabialis* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007 (USNPC 098144.00), *R. ambystomae* Kuzmin, Tkach and Zinder, 2001 (USNPC 082125.00), *R. americanus* Baker, 1987 (USNPC 081011.00, 089802.00), *R. bakeri* Tkach, Kuzmin and Pulis, 2006 (USNPC 096379.00, 096381.00), *R. bufonis* (Schrank, 1788) Stiles and Hassall, 1905 (USNPC 027065.00), *R. elegans* Gutierrez, 1945 (USNPC 084920.00, 087516.00), *R. eustreptos* MaCallum, 1921 (USNPC 042118.00), *R. fielleborni* Travassos, 1926 (USNPC 032536.00, 083796.00), *R. cf. fuscovenosa* (CNHE 3631), *R. hermaphrodita* Kloss, 1971 (USNPC 08525.00), *R. hylae* Johnston and Simpson, 1942 (USNPC 091190.00), *R. joaquinensis*

Ingles, 1935 (USNPC 088047.02), *R. kuzmini* Martínez-Salazar and León-Règagnon 2007 (CNHE 05807-5811; USNPC 099550.00), *R. lamothei* Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2006 (CNHE 5375-5378, 5380), *R. leonae* Martínez-Salazar, 2006 (CNHE 5543, 5444-5449), *R. manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008 (CNHE 5804-5806), *R. nipponica* Yamaguti, 1935 (USNPC 091354.00), *R. ranae* Walton, 1929 (USNPC 088586.00, 089190.00, 089813.00), *R. savagei* Bursey and Goldberg, 2005 (USNPC 094848.00; CNHE 5034), *R. pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007 (USNPC 098146.00, CNHE 001986, 002057, 002227, 002284), *R. cf. sphaerocephala* Goodey, 1924 (CNHE 4603), and *R. vellardi* Pereira, 1928 (CNHE, 142-5) were also examined during this study.

For molecular work, some specimens were fixed in 100% ethanol (see table I). Genomic DNA was extracted from single specimens following the protocol of Qiagen® DNeasy™ Tissue Kits (Qiagen, Valencia, California) according to the manufacturer's instructions. Polymerase chain reaction (PCR) was used for amplifying the DNA sample; on a thermocycler Mastercycler® gradient 5331 (Eppendorf Scientific), parameters and settings followed manufacturer's recommendations and Palumbi (1996). We amplified *rDNA* (internal transcribed spacer regions [partial sequence of ITS1+5.8S+ITS2 partial sequence]). PCR reactions were performed in a final volume of 25 µl: 2.5 µl 10× PCR buffer, 2.5 µl 10mM dNTP mixture (200 µM each), 1.25 µl 50 mM MgCl₂, 2.0 µl of each primer (10 pmol), 1-2 µl template DNA, 0.125 µl Taq DNA polymerase (5 units) Amplificasa (Biogenica), and ~11 µl of sterile distilled water.

Amplification and sequencing were performed using the following primers for *rDNA* [partial ITS1 + 5.8S + ITS2]: BD1 5'-gtc gta aca agg ttt cgc ta-3' and BD2 5'-tat cgt taa att cag cgg gt-3' (Bowles et al., 1995.); News2 (forward) 5' tgt gtc gat gaa gaa cgc ag and ITS2-RIXO (reverse) 5' ttc tat get taa att cag gg (Bowles et al., 1995).

The amplification program for partial sequences of ITS1 + 5.8 + ITS-2 (~500pb): 1 min at 94 C, followed by 35 cycles of 30 sec at 92 C, 30 sec at 50 C, and 1 min at 72 C, followed by 4 min at 72 C for final elongation. PCR products were purified using the Montage™ PCR centrifugal filter devices (Millipore Inc.).

Amplification products were sequenced in both directions using ABI BigDye (PE Applied Biosystems, Boston, Massachusetts) terminator-sequencing chemistry in a thermocycler Mastercycler® gradient 5331 (Eppendorf Scientific). Reaction products were separated purified in Centrisep Spin Columns (Princeton separations) and sequenced directly on an ABI Prism 310 automated DNA sequencer.

Sequences from *rDNA* were aligned by eye with *Rhabdias ranae* (GenBank DQ264766- DQ264769), *R. bakeri* (GenBank DQ264770- DQ264774), *R. sphaerocephala* (GenBank DQ845739-DQ845741) and *R. pseudosphaerocephala* (GenBank DQ845734- DQ845738) (Tkach et al., 2006; Kuzmin et al., 2007), and a pairwise distance matrix was obtained using the computer program Bioedit (Hall, 1999). Sequences obtained during this study will be deposited in GenBank–EMBL, acronyms are listed in table I. Alignment is available on request from the authors. Sequences of *rDNA* were aligned visually using the computer program Bioedit (Hall, 1999). All analyses were conducted using PAUP 4.0b10 (Swofford, 2002). Uncorrected distance matrices were obtained for examined sequences. The analyses were performed using unweighted parsimony (MP), a heuristic search were performed considering character states as unordered. Phylogenetic signal in the data set was estimated using the g^1 statistic (Hillis and Huelsenbeck, 1992) with 10,000 randomly generated tree. Bootstrap and Jackknife values were calculated with 1,000 replicates.

DESCRIPTION

***Rhabdias neotropicalensis* n. sp.**

(Figs. 3 – 4)

Description (on the basis of 18 hermaphroditic individuals [measurements on 13]): Body elongated. Body length 3.23-5.74 (4.32 ± 0.87) mm, maximum width 111-239 (169 ± 28). Anterior end rounded, posterior end tapered with terminal point. Body cuticle slightly swollen; swelling principally in both anterior and terminal ends, comparatively thin and smooth in middle body. Oral opening narrow, surrounded by 6 lips well developed: 4 submedian (2 subdorsal and 2 subventral), and 2 lateral. Amphids open on outer surface of lateral lips. Buccal capsule with a cup-shape in lateral view, circular in apical view, 5-11 (6 ± 2) depth, with 5-19 (9 ± 4) width. Esophagus club-shaped, with shorter muscular and longer glandular part. Without inflated corpus. Esophagus length 368-561 (423 ± 52), representing 8.40-14.23 (10.89) % of the body length. Esophagus width 19-38 (30 ± 5) at anterior region, 31-50 (39 ± 6) at muscular region, 38-58 (46 ± 6) at the glandular region. Posterior bulb 42-69 (52 ± 7) wide. Inconspicuous cuticular nerve ring at 213-329 (254 ± 44) from the anterior region of the body, representing 4.2-7.77 (5.94) % of the body length. Inconspicuous excretory duct, located near posterior margin of nerve ring. Intestine straight, with dark brown contents. Rectum thick-walled. Vulva near to middle body (slightly post-equatorial), lips indistinct, distance from the anterior region of the body to vulva 1.99-3.26 (2.87 ± 0.51) mm, representing 51.72-64.40 (56.63) % of body length. Genital system amphidelphic. Ovaries straight, lying along intestine. Tail comparatively short, conical, 186-290 (219 ± 28) long, representing 3.59-5.80 (5.25) % of body length, with sharp terminal point. Uteri relatively large. Eggs numerous, oval, thin-walled containing fully developed larvae near to vulva. Egg size 73-96 (81 ± 6) long x 38-58 (42 ± 5) wide (n=48).

Taxonomic summary

Type specimens: Holotype, hermaphrodite, CNHE XXXX; paratypes CNHE XXX, and XXX; and vouchers CNHE XXX, USNPC XXXX.

Type host: *Leptodactylus melanonotus* Hallowell, 1861.

Type locality: Piscifactoría de Teapa, Tabasco, México (17°34'29.8"N, 92°58'21.8"W, 33 m).

Other localities: Puente Arroyo El Seco, Colima (MZFC 19858); El Carrizal, Guerrero (MZFC 16278); La Sabana: Near to Km 54, Rancho "El Pinito", Guerrero; Laguna de Tres Palos, Guerrero; Los Mayos, Guerrero; San Pedro Las Playas, Guerrero; El Tule, Jalisco (MZFC 19845); La Cruz de Loreto, Jalisco (MZFC 19860); Emilio Carranza, Veracruz; La Victoria, Catemaco, Veracruz (MZFC 19661); Laguna Escondida, Veracruz; Escuela de Ciencias Biológicas (UJAT), Villahermosa, Tabasco (MZFC 19947); and Teapa, Tabasco.

Previous records: specimens identified as *Rhabdias ranae* from Sonora State (USNPC 089813) (Goldberg and Bursey, 2002), and *R. sphaerocephala* (CNHE 4603) from Veracruz State were re-determined as *R. neotropicalensis*. In the case of the specimens reported as *R. elegans* from Laguna Escondida, Veracruz State by Goldberg et al. (2002) it could be correspond with this species based on our observations (e.g. specimens collected from Laguna Escondida, Veracruz (La Victoria, Catemaco, and material examined from Barra de Sontecomapan Road (CNHE 4603), the last two places near to Laguna Escondida, Veracruz; however, the Mexican specimens of Goldberg et al. (2002) are not available for re-examination.

Site infection: Lungs.

Etymology: The new species is named after the geographical Realm of this lungworm and its host: Neotropical Realm.

Remarks

Rhabdias neotropicalensis differs from the related species by the following characteristics: body elongated, rounded anterior end, cuticle slightly swollen in both anterior and terminal ends (thin with irregular folds) and thin and smooth in middle body, 6 lips well development (4 submedian + 2 lateral), muscular corpus not inflated, esophagus length / body length ratio 8.60–

14.69 (10.52) %, a conical tail with sharp terminal point, tail length/body length ratio 3.52-5.80 (4.45) %, slightly post-equatorial vulva (vulva length / body length ratio 52.09-64.40 (56.92) %), and egg size 77-100 (86) x 36-54 (44).

There are five *Rhabdias* species recorded in the Neotropical Realm considered to be typical of frogs: *Rhabdias mucronata* Schuurmans Stekhoven, 1952, *Rhabdias tobagoensis* Moravec and Kaiser, 1995; *Rhabdias truncata* Schuurmans Stekhoven, 1952, *Rhabdias savagei* Bursey and Goldberg, 2005, and *Rhabdias manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008 (*in press*).

Comparison of the new taxa with *Rhabdias mucronata* and *R. truncata* not were possible due to the adults of those species are unknown.

Rhabdias neotropicalensis n. sp, differs from *R. savagei*, *R. tobagoensis* and *R. manantlanensis* principally by the host preference (Ranidae in *R. savagei*, Brachycephalidae in *R. tobagoensis* and *R. manantlanensis* vs. Leptodactylidae in the new taxa) (table II).

The new species of *Rhabdias* differs principally from *R. savagei* and *R. tobagoensis* by the number of lips (4 submedian lips in *R. savagei*, 6 circumoral lips in *R. tobagoensis* vs. 4 submedian and 2 lateral in the new taxa) (Bursey and Goldberg, 2005), however, resembling to *R. manantlanensis* by the number of lips and disposition (4 submedian and 2 lateral) (table II).

Rhabdias manantlanensis and *R. tobagoensis* differs from the new taxa by the body length, buccal capsule are larger in *R. manantlanensis* but wider in *R. tobagoensis* than *R. neotropicalensis*, the esophagus length to body length ratio is larger in the new taxa (table II), and the body cuticle (thin with irregular folds mainly at the anterior and posterior ends but thin and smooth in middle body in the new taxa vs. thin and smooth in *R. manantlanensis*, and the outer layers of body cuticle is inflated in *R. tobagoensis*).

Rhabdias neotropicalensis n. sp. belongs to the general group of species that possess 4 submedian lips or “protuberances” (see Baker, 1978) and 2 lateral pseudolabia (see Kuzmin,

2001; Kuzmin et al., 2001) and typical parasites of anurans, namely, *R. ranae* Walton, 1930, *R. americanus* Baker, 1978, *R. africanus* Kuzmin, 2001, *R. kongmonthaensis* Kuzmin, Tkach and Vaughan, 2005, *R. bakeri* Tkach, Kuzmin and Pulis, 2006, *R. pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach and Brooks, 2007, and *R. kuzmini* Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2007.

Rhabdias americanus, *R. africanus*, *R. kongmonthaensis*, *R. pseudosphaerocephala*, and *R. kuzmini* differ from the new taxa by the host preference, all parasites typical of Bufonids and by the dimensions body, all are larger and wider than *R. neotropicalensis* (see table II in Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2007). Only *Rhabdias ranae* and *R. bakeri* occur in Ranidae comparing with *R. neotropicalensis* n. sp. which parasitizing Leptodactylidae, and by the presence of a post-equatorial vulva.

Rhabdias neotropicalensis differs from *R. bakeri* in the body length (are larger *R. bakeri* and *R. ranae*), in the buccal capsule (is wider in *R. bakeri*), esophagus length (are larger in *R. bakeri* and *R. ranae*), in esophagus length to body length ratio (is relative larger in *R. neotropicalensis*), in the width muscular esophagus (are wider in *R. bakeri* and *R. ranae*), in the length tail (is smaller in the new taxa), and the eggs size are wider in *R. bakeri* (table II).

Molecular data: approximately 500 bp-long fragment (ITS1–5.8S–ITS2 partial sequences) was amplified (Figure 2). A total of 710 bp of ITS-1 + 5.8 + ITS-2 were aligned (data not shown). The DNA sequences of the new species and *Rhabdias ranae* diverge to 5.53%, with *R. bakeri* to 4.51%, with *R. sphaerocephala* to 4.38%, and finally *R. pseudosphaerocephala* to 4.23%. The percentage of genetic divergence between the samples analyzed from the new taxa ranged is 0.41%.

Of a total of 710 characters, 650 were constant, 3 variable characters were parsimony uninformative, and 57 characters were parsimony informative. Parsimony analysis using PAUP generated seven equally most parsimonious trees (length 78; CI 0.833). The consensus tree (Fig.

5) showed that *Rhabdias neotropicalensis* is closer relationship with *R. leonae*, than *R. kuzmini* using partial sequences of *rDNA*. The data set contains a significant phylogenetic signal ($g1=1.149886$, $P < 0.01$ critical value obtained from Hillis and Huelsenbeck, 1992).

The species identification of *Rhabdias* based on morphological characters is complicated due to the similitude morphological among groups of *Rhabdias*; for this reason species of *Rhabdias* have been confused with other, and several authors have been re-examined part of these materials in order to clarify the identity (i.e., Kuzmin, 2001; Kuzmin et al., 2003; Tkach et al., 2006). Recently, new tools in the differentiation among species into the genus *Rhabdias* are explored using *rDNA* sequences. Tkach et al. (2006) suggested that the internal transcribed spacer 1 (ITS-1) sequences of *rDNA* could be a good maker in order to identify species of *Rhabdias*.

This highly conserved gene regions are useful for investigating phylogenetic relationships at higher categorical levels, otherwise, the hypervariable gene regions are useful for elucidating phylogenetic relationships at lower categorical levels, and diagnostic and delimit cryptic species (recently diverged branches) (Nadler, 2002). In our case, we explore the partial sequences of *rDNA* could be powerful tool in order to differentiate related species in *Rhabdias* (Tkach et al., 2006; Kuzmin et al., 2007), and is important to accurate identification of species for any ecological or evolutionary investigation. Intraspecific variation of the *rDNA* sequence was observed in *R. neotropicalensis* but not in *R. leonae* (Table III).

The taxonomic arrangement of species allocated to the genus *Rhabdias* is complex, and sometimes data is not enough to establish clearly species boundaries, the strong morphological similarity among species as well as insufficient data on host specificity and geographical distribution. The lowlands of Pacific and Costal Plain of the Gulf of Mexico, are zones shows one of the highest species richness and endemism for amphibians and reptiles in México (Flores-

Villela, 1998; Campbell, 1999). This new species of *Rhabdias* was found at lowlands from Pacific and Coastal Plain of the Gulf of Mexico, ranging from 3 to 330m.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Ma. Antonieta. Arizmendi, Rocío Bautista, Florencia Bertoní, Cecilia Botello, Elisa Cabrera, Luis García-Prieto, Luis Jorge García (UAC, Colima), Martín García-Varela, Arlette Espinoza, Agustín Límenez, Serapio López (UJAT, Villahermosa, Tabasco), Rosario Mata, Berenit Mendoza, Luz Romero, Alejandro Ocegüera, David Osorio, Laura Paredes, Rogelio Rosas-Valdez, Ulises Razo-Mendivil, Sr. Santos Rodríguez Leal and family (from La Victoria, Catemaco), Eric Smith (UTA), and Alejandro Zaldivar for their for their assistance in fieldwork; Berenit Mendoza-Garfias for assisting in processing samples for SEM and Jorge Falcón for his advice in the handling of specimens for optical microscopy. Laura Márquez (IB-UNAM) assisted in the sequencing of samples. We thank Dr. Eric P. Hoberg, USNPC, Beltsville, Maryland, and Luis G. Prieto, CNHE, Instituto de Biología, UNAM, for the loan of specimens; Luis Canseco, Alberto Hernández, and Edmundo Pérez (MZFC) and Eric N. Smith (UTA) for host identification. Funding for this study was provided by National Science Foundation DEB-0102383 to V. León-Règagnon (Universidad Nacional Autónoma de México) and J. A. Campbell (University of Texas at Arlington); IN220605-PAPIIT to G. Pérez-Ponce de León (UNAM); ASP Willis A. Reid, Jr. student research grant to EAMS; and CONACyT and DGEP-UNAM in form of scholarships to EAMS.

LITERATURE CITED

- BAKER, M. R. 1987. Synopsis of the Nematod parasitic in amphibians and reptiles. Occasional Papers in Biology, Memorial University of Newfoundland 11: 1-325.
- FROST, D. R., 2006. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 4.0 (17 August 2006). Electronic Database accessible at

<http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html>. American Museum of Natural History, New York, USA.

BURSEY C. R., AND S. R. GOLDBERG. 2005. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidae), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology* **91**: 600–605.

BURSEY, C. R., S. R. GOLDBERG, AND L. J. VITT. 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) and other helminthes from *Norops capito* (Suria: Polychrotidae) from Nicaragua. *Journal of Parasitology* 93: 129-131.

_____, _____, AND S. R. TELFORD, JR. 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology* **89**: 113–117.

BOWLES, J., D. BLAIR, AND D. P. MCMANUS. 1995. A molecular phylogeny of the human schistosomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2: 103–109.

CAMPBELL, J. A. 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. *In* Distribution patterns of amphibians: A global perspective, W. E. Duellman (ed.). The John Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, p. 111–209.

FLORES-VILLELA, O. 1993. Herpetofauna Mexicana: Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. *Carnegie Museum Natural History. Special Publications* **17**: 1–73.

_____. 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. *In* Biodiversidad biológica de México, T. P. Ramammorthy, R. Bye, and A. Lot (eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México City, D.F., p. 251-278.

GOLDBERG, S. R., AND C. R BURSEY. 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist* 62: 160–169.

- _____, _____, SALGADO-MALDONADO, R. BAÉZ, AND G. C. CAÑEDA. 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* **47**: 293–329.
- GUTIÉRREZ, R. O. 1945. Contribución al conocimiento de los nemátodos parásitos de anfibios argentinos. Bachelor Thesis, 37p.
- Hall, T. A. 2001. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium* 41: 95-98.
- HILLIS, D. M., AND J. P. HULSENBECK. 1992. Signal, noise, and reability in molecular phylogenetic analysis. *Journal of Heredity* 83: 189-195.
- KUZMIN, Y. 2001. *Rhabdias africanus* sp. nov. (Nematoda: Rhabdiasidae), a new nematode species from the South African toads (Amphibia, Bufonida). *Acta Parasitologica* **46**: 148–150.
- _____. 2003. *Rhabdias japalurae* sp. nov. (Nematoda, Rhabdiasidae) from the japalures (Reptilia, Agamidae) and some notes on other *Rhabdias spp.* from lizards. *Acta Parasitologica* **48**: 6–11.
- _____, V. V. TKACH, AND D. R. BROOKS. 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from the marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology* 93:159-165
- _____, _____, AND S. SNYDER. 2001. *Rhabdias ambystomae* sp. nov. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the North American spotted salamander *Ambystoma maculatum* (Amphibia: Ambystomatidae). *Comparative Parasitology* **68**: 228–235
- _____, _____, AND _____. 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology* **70**: 101-114

- MATA-LÓPEZ, R., AND V. LEÓN-RÈGAGNON. 2005. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in anurans (Amphibia) from Mexico. *Systematic Parasitology* **62**: 185–190
- MARTÍNEZ-SALAZAR, E. A. 2006. A new rhabdiasid species from *Norops megapholidotus* (Sauria: Polychrotidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* **92**: 1325-1329.
- . 2008. A new rhabdiasid species from *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79 (in press).
- , AND V. LEÓN-RÈGAGNON. 2006. *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* 1257: 27-48.
- , AND ———. 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Bufo occidentalis* (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, Mexico. *Journal of Parasitology* 93: 1171-1177.
- NADLER, S. A. 2002. Species delimitation and nematode biodiversity: phylogenies rule. *Nematology* **4**: 615-625.
- PALUMBI, S. R. 1996. Nucleic acids II. The polymerase chain reaction. En: Hillis, D., C. Moritz y B. K. Mable (Eds). *Molecular Systematics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer., Pp. 205-247.
- RAZO-MENDIVIL, U. J. AND V. LEÓN-RÈGAGNON. 2001. *Glythelmins poncedeleoni* n. sp. (Trematoda: Macroderoididae) of amphibians from the Neotropical Region of México. *Journal of Parasitology* **87**: 686–691.
- SWOFFORD, D. L. 2002. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) Version 4.0b8. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

TKACH, V. V., Y. KUZMIN, AND E. E. PULIS. 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: The last sibling of *Rhabdias ranae*? *Journal of Parasitology* 92: 631–636.

FIGURE 1. Geographical distribution of *Rhabdias neotropicalensis* n. sp., *R. kuzmini* and *R. leonae* from Mexico. Shown acronyms of the samples examined in molecular study listed in table I. Regionalization of Flores-Villela (1993): 1. Central Plateau of Mexico (equivalent to Chihuahuense Desert); 2. Desert of Sonora and Peninsula of Baja California; 3. Transverse Volcanic Axis; 4. Sierra Madre del Sur and Highlands of northern Oaxaca; 5. Chiapas Highlands; 6. Gulf of Mexico costal plain and Yucatán Península; 7. Pacific coast, Balsas Basin, and Central Depression of Chiapas; 8. Sierra Madre Occidental; 9. Sierra Madre Oriental; 10. Tamaulipan Province.

FIGURE 2. Amplified fragments of the internal transcribed spacer 2 of *Rhabdias* from Mexico: (O) Control, (a) and (b) *R. leonae*, (c) *R. kuzmini*, (d) and (e) *R. neotropicalensis* n. sp.

FIGURES 3. *Rhabdias neotropicalensis* n. sp., parasite from *Leptodactylus melanonotus* from the lowlands of Pacific and Gulf Slopes of México. (A) Anterior end, lateral view. (B) Cephalic end, lateral view. (C) Vulva region, lateral view. (D) Tail end, lateral, view. (E) Eggs, lateral view.

Scale bar values are given in mm.

FIGURES 4. Scanning electron microphotographs of *Rhabdias neotropicalensis* n. sp., details of the external morphology. (A) Cephalic end, apical view (lips structure are shown). (B) Tail, ventral view. Scale values are given μm .

FIGURE 5. Phylogenetic relationship of some species of *Rhabdias* based on sequences partial of ITS1+5.8+ITS2 of *rDNA* (strict consensus from 7 parsimonious trees). Bootstrap/ jackknife shown below branches.

Table I. Hosts and localities of rhabdiasids used during this study. Accession numbers (CNHE) of specimens and DNA sequences.

Species	Host	Localities	No. accession	Reference
<i>Rhabdias kuzmini</i>	<i>Bufo occidentalis</i>	Sierra Madre del Sur: Puerto del Bálsamo, San Antonio- Ciudad Altamirano Road, Guerrero	c	Martínez-Salazar and León-Règagnon, 2007
<i>R. leonae</i>	<i>Norops megapholidotus</i>	Sierra de Malinaltepec: San Luis Acatlán, Tlapa de Comonfort Road, Guerrero	a b	Martínez-Salazar, 2006
<i>R. neotropicalensis</i> n. sp.	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	Coquimatlán-Los Amiales Road, Puente Arroyo El Seco, Colima Tres Palos Lagoon, Guerrero La Sabana: near to Km 54, Ranch "El Pinito", Guerrero Los Mayos, Guerrero San Pedro Las Playas, Guerrero El Carrizal, Guerrero El Tule, Jalisco	CNHE XXX CNHE XXX CNHE XXX CNHE XXX e CNHE XXX CNHE XXX CNHE XXX	PW PW PW PW PW PW PW

Table I. Continuation...

Species	Host	Localities	No. accession	Reference
<i>R. neotropicalensis</i> n. sp.	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	La Cruz de Loreto, Jalisco	CNHE XXX	PW
		La Victoria, Catemaco, Veracruz	d CNHE XXX	PW
		Laguna Escondida, Veracruz	CNHE XXX	PW
		Emilio Carranza, Veracruz	CNHE XXX	PW
		Piscifactoría de Teapa, Tabasco	CNHE XXX	PW
		Teapa, Tabasco	CNHE XXX	PW
		Escuela de Ciencias Biológicas, UJAT, Villahermosa, Tabasco	CNHE XXX	PW

* RH= acronym of sequence. PW= Present work.

Table II. Comparison of morphometry in some *Rhabdias* spp. with the new taxa.

Species	<i>R. neotropicalensis</i> n. sp.	<i>R. manantlanensis</i>	<i>R. tobagoensis</i>	<i>R. ranae</i>	<i>R. bakeri</i>
Reference	Present study	Martínez-Salazar, 2008	Moravec and Kaiser, 2000	Kuzmin et al., 2003	Tkach et al., 2006 †
Realm	Neotropical	Neotropical	Neotropical	Nearctic	Nearctic
Host (family)	<i>Leptodactylus melanonotus</i> (Leptodactylidae)	<i>Craugastor</i> <i>occidentalis</i> (Brachycephalydae)	<i>Eleutherodactylus</i> <i>charlottevillensis</i> ¶ (Brachycephalydae)	<i>Rana pipiens</i> (Ranidae)	<i>Rana sylvatica</i> (Ranidae)
Lips structure	4 submedian lips + 2 lateral	4 submedian lips + 2 lateral	6 lips circumoral	4 submedian lips + 2 lateral	4 submedian lips + 2 lateral
Body length (mm)	3.23-5.54 (4.35)	6.48-9.64 (7.85)	7.34-7.56 (7.34)	4.99-8.24 (6.61)	6.22-10.69 (9.27)
Body width	111-239 (169)	175-239 (203)	408-476 (476)	250-350 (299)	225-406 (319)
Buccal capsule depth	5-161 (6)	11-19 (13)	6-9 (6)	7-10 (9.7)	8-12 (11)

Table II. Continuation...

Species	<i>R. neotropicalensis</i> n. sp.	<i>R. manantlanensis</i>	<i>R. tobagoensis</i>	<i>R. ranae</i>	<i>R. bakeri</i>
Buccal capsule width	5-19 (9)	19-27 (21)	18-21 (18)	12-15 (14)	16-18 (17)
Esophagus length	368-561 (463)	387-515 (451)	476-530 (530)	500-620 (571)	521-590 (563)
Esophagus length compared to the body length*	8.41 – 14.69 (10.89)	5.11-6.57 (5.79)	6-7 (7)	7.3-11.2 (8.7)	5.4-8.8 (6.1)
Anterior end esophagus width	19-38 (30)	34-46 (39)	Not stated	30-35 (32)	32-41 (38)
Muscular esophagus width	31-50 (39)	38-54 (47)	Not stated	40-50 (44)	39-49 (44)
Glandular esophagus width	38-58 (46)	50-65 (55)	Not stated	35-42 (40)	31-44 (40)

Table II. Continuation...

Species	<i>R. neotropicalensis</i> n. sp.	<i>R. manantlanensis</i>	<i>R. tobagoensis</i>	<i>R. ranae</i>	<i>R. bakeri</i>
Bulb width	42-69 (52)	54-77 (67)	Not stated	45-62 (53)	50-72 (59)
Position of the vulva compared to the body length*	51.72-61.74 (56.63)	41.66-51.59 (47.74)	45.36-48.80 (48.22)‡**	55.6-67.1 (62.7)	54.6-60.9 (55.4)
Tail length	186-290 (219)	143-232 (190)	210-276 (276)	250-330 (290)	209-336 (290)
Tail length compared to the body length*	3.59-5.80 (5.25)	1.48-3.27 (2.48)	2.86-3.65 (3.76)	3.7-5.4 (4.4)	2.6-4.2 (3.1)
Egg length	77-100 (86)	88-102 (94)	102-117 (108)	82-107 (97)	94-113
Egg width	36-54 (44)	43-55 (50)	48-57 (54)	37-55 (47)	50-61

* Expressed as percentage. ¶ The specimens correspond with previously confused with *Eleutherodactylus charlottevillensis*. †

Measurements of the paratypes followed by the holotype in parenthesis. **Ratio based on the maximum and minimum measurements

present in the original description. ‡ In the original description mention that the vulva is situated near middle body (slightly pre- or post-equatorial).

Table II. Pairwise percentage sequence divergence within and among rhabdiasids analyzed from *rDNA*. *Rleo*= *Rhabdias leonae*; *Rkuz*= *Rhabdias kuzmini*; *Rneo*= *R. neotropicalensis* n. sp.; *Rran*= *R. ranae*; *Rspha*= *R. sphaerocephala*; *Rpseud*= *R. pseudospherocephala*; *Rbak*= *R. bakeri*.

Species	<i>Rleo</i>	<i>Rkuz</i>	<i>Rneo</i>	<i>Rran</i>	<i>Rspha</i>	<i>Rpseud</i>	<i>Rbak</i>
<i>Rleo</i>	0.01						
<i>Rkuz</i>	4.62	-					
<i>Rneo</i>	2.99-2.89	3.92-4.07	0.01				
<i>Rran</i>	4.19-4.02	4.62	5.53-5.68	0			-
<i>Rspha</i>	2.31-2.32	1.30	4.23-4.38	3.43	0		
<i>Rpseud</i>	2.16-2.16	3.03	4.23-4.36	3.72	2.29	0	
<i>Rbak</i>	2.18-2.45	2.74	4.51-4.65	3.42	3.43	3.72	0

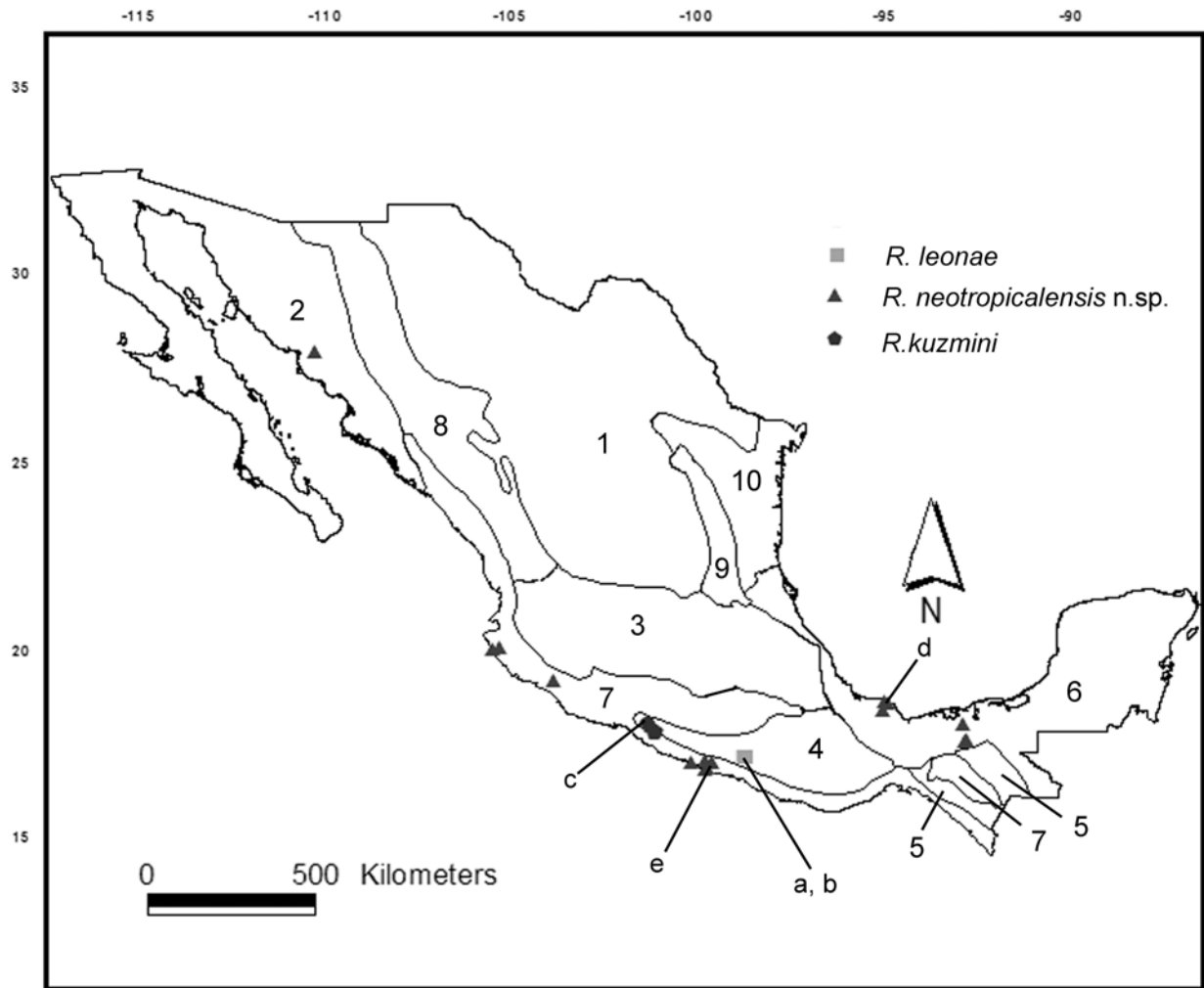


Figure 1.

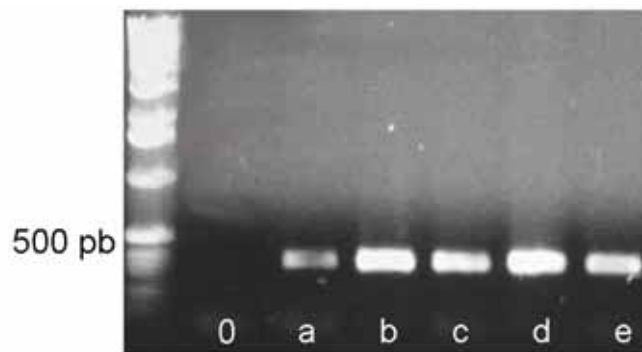


Figure 2.

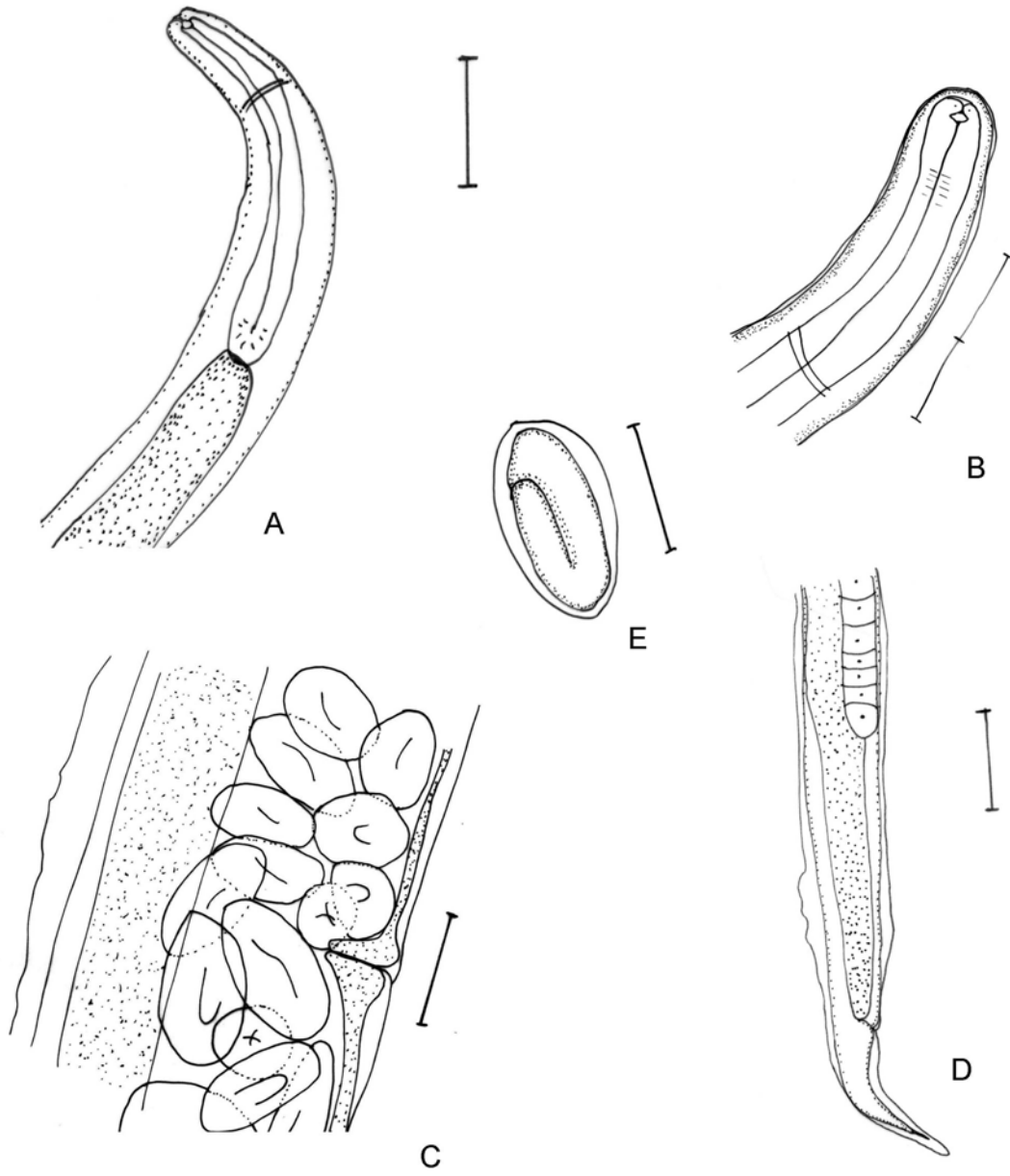


Figure 3.

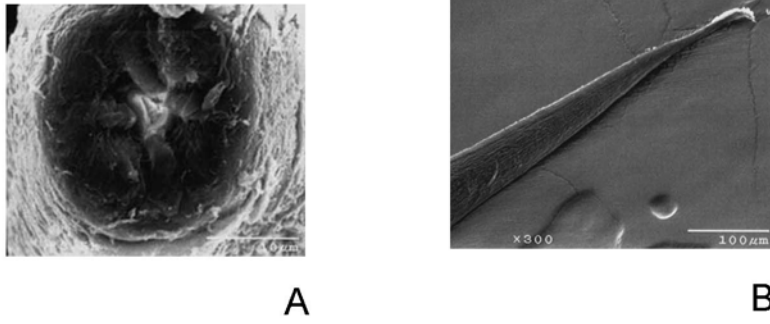


Figure 4.

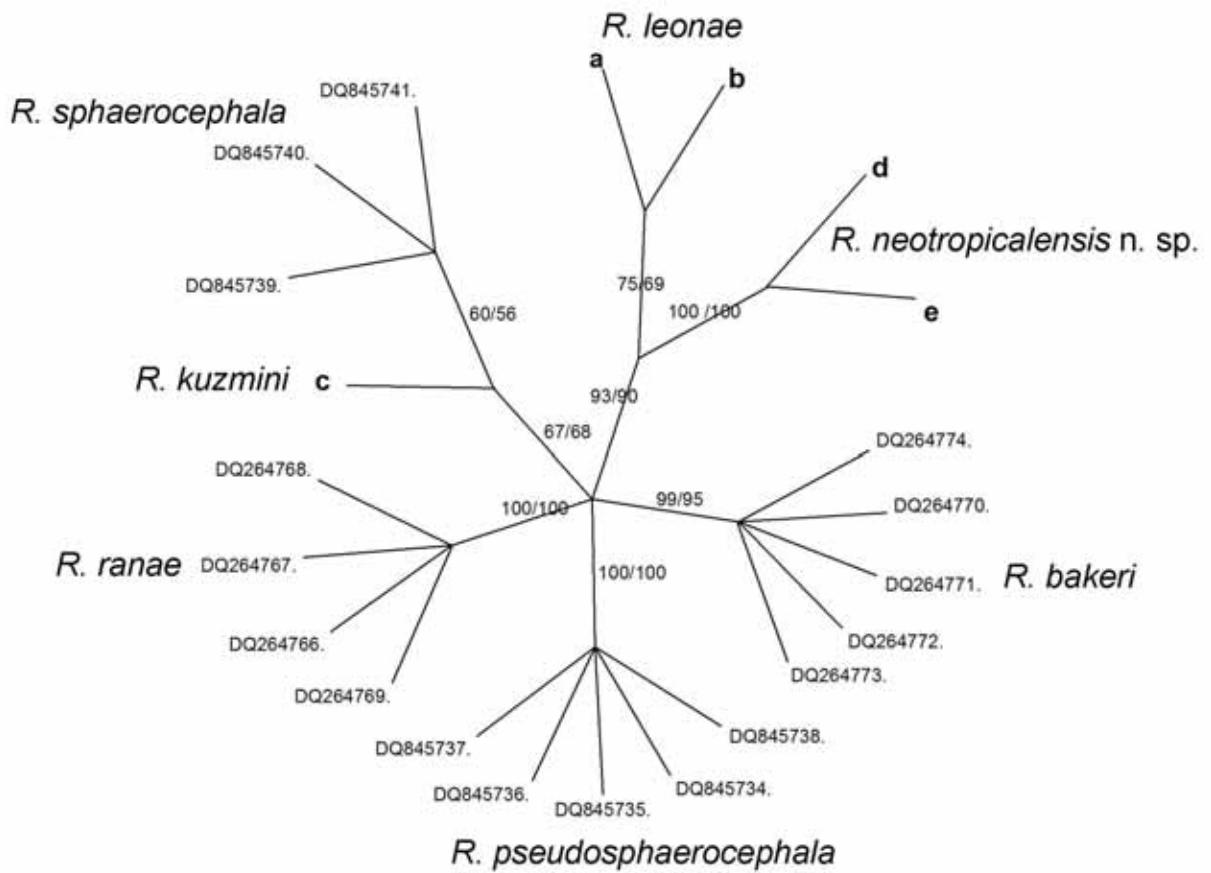


Figure 5.

Capítulo III

LÍMITES ENTRE ESPECIES DEL GÉNERO *RHABDIAS* STILES Y HASSALL 1905 (NEMATODA) EN MÉXICO, BASADOS EN SECUENCIAS DEL *mtDNA* Y MORFOLOGÍA.

Elizabeth A. Martínez-Salazar y Virginia León-Règagnon

Laboratorio de Helminología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, D. F., 04510.

El género cosmopolita *Rhabdias* Stiles y Hassall (1905), incluye alrededor de 60 especies nominales que son parásitos pulmonares de diversas familias de anfibios y reptiles. Catorce de éstas se han registrado en México (*Rhabdias americanus*, *R. cf. elegans*, *R. fülleborni*, *R. cf. fuscovenosa*, *R. kuzmini*, *R. lamothei*, *R. leonae*, *R. manantlanensis*, *R. neotropicalensis*, *R. peninsularis*, *R. ranae*, *R. savagei*, *R. pseudosphaerocephala* y *R. tobagoensis*). La diferenciación entre las especies del género es complicada debido su gran similitud morfológica y por el escaso conocimiento sobre su preferencia hospedatoria. Uno de los principales problemas en el grupo, radicaba en las especies con un amplio espectro de preferencia hospedatoria. En este estudio se analizaron secuencias de ácido desoxirribonucleico mitocondrial (*mtDNA*, por sus siglas en inglés) en el marco de la sistemática filogenética, tratando de esclarecer algunos de los problemas taxonómicos y delimitación de algunas de las especies en México. Del estudio morfológico inicial se determinó la presencia de *R. cf. alabialis*, *R. cf. americanus*, *R. cf. fülleborni*, *R. kuzmini*, *R. leonae*, *R. neotropicalensis*, *R. cf. pseudosphaerocephala*, *R. cf. ranae* (2 tipos morfológicos: uno del parásito de *Rana cf. magnaocularis* y el otro de *Pseudacris regilla-R. peninsularis*), *R. cf. savagei* y *R. cf. sphaerocephala* (3 tipos morfológicos: *Smilisca baudinii*, de *Ranas* del Pacífico y *Ranas* del Golfo de México y Costa Rica), así como otros tipos morfológicos parásitos de *Bufo marinus*, *B. marmoreus* y *Rana sierramadrensis*. Se analizaron secuencias parciales de dos regiones del *mtDNA*: 393 pb del citocromo c oxidasa subunidad 1 (*COX1*) y 485 pb citocromo b (*cyt b*), de individuos procedentes de 59 localidades de México y 2 de Costa Rica. Se efectuaron análisis filogenéticos (empleando el algoritmo de máxima parsimonia) utilizando el programa PAUP* 4.08b. A partir de las secuencias parciales del gen *COX1* se obtuvieron 365 árboles igualmente parsimoniosos (IC= 0.447, IR= 0.863) y del gen *cyt b* 16383 árboles (IC= 0.462, IR= 0.883), mientras que en el análisis de datos combinados fueron 327 árboles (IC= 0.448, IR= 0.390). Casi todos los grupos formados en el análisis filogenético con base en el análisis filogenético de ambos genes de manera separada y de datos combinados mantienen la identidad de las especies, pero la delimitación entre el grupo formado por *R. alabialis* y *Rhabdias* sp. no está resuelta, por lo que se requiere adicionar muestras de otras áreas y explorar otros marcadores moleculares para esclarecer la delimitación entre este grupo. Se requiere explorar la “ausencia de labios” como un carácter distintivo en *R. alabialis*, ya que presumiblemente no carecen de ellos, si no más bien no son completamente desarrollados y de ahí el problema taxonómico que impide delimitar con caracteres morfológicos la identidad del grupo formado que está respaldado tanto por el análisis del gen *cyt b* como el de análisis de datos combinados. El *COX1* exhibió un porcentaje de divergencia hasta el 15.01% y del 18.56% en el *cyt b* con respecto a *Entomelas floresvillelai* (grupo externo, Rhabdiasidae); la variación intraespecífica máxima fue de entre el 3.56% y 4.13%, mientras que la variación interespecífica máxima fue del 11.95% al 15.26%, respectivamente para cada gen. Se mapearon algunos caracteres de importancia taxonómica en el árbol de consenso estricto de datos combinados (ej. la posición de la vulva, tamaño corporal, la disposición y número de labios -o pseudolabios, y la preferencia hospedatoria), y de manera general se aprecia que no hay una correlación entre estos caracteres y la hipótesis filogenética, excepto para la preferencia hospedatoria, la cual podría ser empleada en la delimitación en los grupos de especies de *Rhabdias*. Con base en el árbol de consenso estricto se resolvieron algunos problemas taxonómicos y se descubren cinco nuevos taxones basados en evidencia morfológica y molecular.

Palabras clave: DNA mitocondrial, *COX1*, *cyt b*, límites entre especies, filogenias, sistemática molecular, parásito pulmonar, *Rhabdias*, Nematoda, Anfibios, Reptiles, México.

Introducción

Problemas taxonómicos en *Rhabdias*

Se han descrito sesenta especies del género *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905 alrededor del mundo, como parásitos pulmonares de diversos grupos de anfibios y reptiles (Kuzmin, 1996; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Lhermitte-Vakkari y Brain, 2004; Sarkar y Manna, 2004; Bursey y Goldberg, 2005; Bursey *et al.*, 2007; Kuzmin *et al.*, 2007; Martínez-Salazar, 2006, 2008; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006, 2007, 2008).

Catorce de las 60 especies se han registrado en México (tabla I): *Rhabdias americanus* Baker, 1978; *R. cf. elegans* Gutiérrez, 1945; *R. fülleborni* Travassos, 1926; *R. cf. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924; *R. kuzmini* Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007, *R. lamothei* Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006; *R. leonae* Martínez-Salazar, 2006; *R. manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008, *R. neotropicalensis* Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a), *R. peninsularis* Martínez-Salazar, Pérez-Ponce de León, Parra-Olea y González-Bernal (In prep. b), *R. ranae* Walton, 1929; *R. savagei* Bursey y Goldberg, 2005; *R. pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 (= *R. sphaerocephala* Goodey, 1924, acorde con Kuzmin *et al.* (2007) para los registros de Bravo-Hollis y Caballero y Caballero, 1940); y finalmente *R. tobagoensis* Moravec y Kaiser, 1995.

Este grupo de nemátodos es muy exitoso, contiene representantes en las 5 regiones biogeográficas y parasita diversas familias de anfibios y reptiles (Bursey *et al.*, 2003). A pesar de ser cosmopolita, el género presenta cierta preferencia hospedatoria, siendo lo más común que una especie de *Rhabdias* parasite a especies de una misma familia de huéspedes (Kuzmin *et al.*, 2003, 2007; Tkach *et al.*, 2006; Martínez-Salazar, 2006, 2008; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006, 2007); así mismo, su distribución geográfica se ha utilizado como un carácter adicional en la diferenciación de especies, agrupándolas como especies Paleárticas, Orientales, Neárticas, Neotropicales, Australianas y Etiópicas (Bursey *et al.*, 2003, 2007).

Hay especies de *Rhabdias* que se han registrado como parásitas en diferentes órdenes de huéspedes; sin embargo, al re-examinar ese material se ha observado que debido a la gran similitud morfológica entre algunas especies del género, éstas se habían determinado incorrectamente. En estos casos se han encontrado varias especies, que habían sido erróneamente asignadas a una sola, como ha sido el caso *Rhabdias ranae* (ver Goldberg *et al.*, 2001; Kuzmin *et al.*, 2001; Kuzmin *et al.*, 2007; Tkach *et al.*, 2006). Esta especie se había registrado en salamandras y en varios órdenes de anuros (ej. Baker, 1979a, 1979b; Goldberg *et al.*, 2001; Muzzall y Peebles, 1991; Woodhams *et al.*, 2000). Diversos autores re-examinaron ese material encontrando que se había determinado incorrectamente como *R. ranae*, cuando en

realidad se trataba de tres especies: *R. ambystomae* Kuzmin, Tkach y Snyder, 2001 parásita de *Ambystoma maculatum* Shaw, 1802 (Caudata) (Kuzmin *et al.*, 2001); *R. joaquinensis* Ingles, 1935 parásita de *Rana blairi* (Kuzmin *et al.*, 2003); y *R. bakeri* parásita de *Rana sylvatica* LeConte, 1825 (= *Lithobathes sylvaticus* LeConte, 1825) (Anura) (Tkach *et al.*, 2006).

Tabla I. Especies de *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905, no incluidas en Bursey *et al.*, 2003.

<i>Rhabdias</i> sp.	Grupo de huésped (tipo)	Región biogeográfica
<i>R. bulbicauda</i> Sarkar y Manna, 2004	Sapos	Etiópica
<i>R. jarki</i> Lhermitte-Vallarino y Brain, 2004	Lagartijas	
<i>R. kongmongthaensis</i> Kuzmin, Tkach y Vaughan, 2005	Ranas	
<i>R. bakeri</i> Tkach, Kuzmin y Pulis, 2006	Ranas	Neártica
<i>R. peninsularis</i> Martínez-Salazar, Pérez-Ponce de León, Parra-Olea y González-Bernal (In prep. b)	Ranas	
<i>R. tarichae</i> Kuzmin, Tkach y Snyder, 2003	Salamandras	
<i>R. alabialis</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007	Sapos	Neotropical
<i>R. kuzmini</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007	Sapos	
<i>R. lamothei</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006	Serpientes	
<i>R. leonae</i> Martínez-Salazar, 2006	Lagartijas	
<i>R. manatlanensis</i> Martínez-Salazar, 2008	Ranas	
<i>R. neotropicalensis</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a)	Ranas	
<i>R. nicaraguensis</i> Bursey, Goldberg y Vitt, 2007	Lagartijas	
<i>R. pseudosphaerocephala</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007	Sapos	
<i>R. savagei</i> Bursey y Goldberg, 2005	Ranas	
<i>R. japalurae</i> Kuzmin, 2003	Lagartijas	Oriental
<i>R. vibakari</i> Kuzmin, 1996	Serpientes	Paleártica

Rhabdias ranae se había registrado en México en diversos grupos de huéspedes: *Pseudacris regilla* Baird y Girard, 1852 (= *Hyla regilla* Baird y Girard, 1852) (Goldberg *et al.*, 2001), *Leptodactylus melanonotus* Hallowell, 1861 (Goldberg y Bursey, 2002), *Rana magnaocularis* Frost y Bagnara, 1974 (= *Lithobathes magnaocularis* Frost y Bagnara, 1974) (Goldberg y Bursey, 2002), y en *R. tarahumaræ* Boulenger, 1917 (= *Lithobathes tarahumaræ* Boulenger, 1917) (Bursey y Goldberg, 2001). De acuerdo con lo observado recientemente, los registros referentes a *P. regilla* y *L. melanonotus* en México, al re-examinar los ejemplares se ha logrado determinar que se tratan de otras especies del género, *R. peninsularis* y *R. neotropicalensis*, respectivamente (Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a); Martínez-Salazar *et al.* (In prep. b)). *Rhabdias ranae* es una especie específica de ránidos y no de otros grupos de anuros.

En el caso de *Rhabdias americanus* (típico de bufónidos), esta especie se ha registrado en *Bufo kelloggi* Savage 1954 (= *Anaxyrus kelloggi* Taylor, 1938) (Goldberg y Bursey, 2002), *B. mazatlanensis* Taylor, 1940 (= *Ollotis mazatlanensis* Taylor, 1940) (Goldberg y Bursey, 2002), y en *Smilisca baudinii* Duméril y Bibron, 1841 (= *Hyla baudinii* Duméril y Bibron, 1841) (Goldberg y

Burseley, 2002). Este último registro es dudoso y necesita corroborarse, debido a que esta especie es típica de *Bufo*.

Rhabdias füelleborni, parásito típico de bufónidos, se ha registrado en un amplio espectro de huéspedes en México: *Bufo marinus* Linnaeus, 1758 (= *Chaunus marinus* Linnaeus, 1758) (Goldberg *et al.*, 2002; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000, León-Règagnon *et al.*, 2005), *B. marmoreus* Wiegmann, 1833 (= *Ollotis marmorea* Wiegmann, 1833) (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000), *B. valliceps* Wiegmann, 1833 (= *Ollotis valliceps* Wiegmann, 1833) (Galicia-Guerrero, 1998¹), *Rana berlandieri* Baird, 1859 (= *Lithobates berlandieri* Baird, 1859) (León-Règagnon *et al.*, 2005), *R. vaillanti* Brocchi, 1877 (= *Lithobates vaillanti* Brocchi, 1877) (Goldberg *et al.*, 2002), *Smilisca cyanosticta* Smith, 1953 (Goldberg *et al.*, 2002). Los registros referentes a *Rana* spp. y *Smilisca cyanosticta* son controversiales.

Asimismo, el registro de *Rhabdias sphaerocephala* en América ha causado controversia (Baker, 1987; Kuzmin *et al.*, 2007). Esta especie originalmente se describió en la región Paleártica (Goodey, 1924), como parásito de *Bufo bufo* Laurenti, 1768 (= *Bufo vulgaris* Linnaeus, 1758). Considerando que la distribución geográfica es un carácter adicional para poder determinar inicialmente a las especies de *Rhabdias*, por lo que el aislamiento geográfico entre la forma “europea” y “americana” de *Rhabdias sphaerocephala*, es un elemento de peso para suponer que los registros de esta especie en México son dudosos, y requieren ser re-examinados, ya que podríamos estar confundiendo una o varias especies.

Rhabdias cf. *sphaerocephala* es típica de bufónidos de la región Paleártica, mientras que la(s) forma(s) mexicana(s) se han encontrado en más de un grupo de anuros: *Bufo marinus* (Bravo y Caballero y Caballero, 1940; Caballero y Caballero, 1949; Caballero-Deloya, 1974), *Smilisca baudinii* (In Lamothe-Argumedo *et al.*, 1997); *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*) (Martínez, 1969²), *R. forreri* Hillis, 1981 (= *Lithobates forreri* Boulenger, 1883) (material depositado en CNHE 4457, 4458 y 5559 fue originalmente asignado a ésta especie por Cabrera-Guzmán, 2002, y posteriormente en Cabrera-Guzmán *et al.*, 2007, la registran como *Rhabdias* sp.), y *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*) (Paredes-Calderón *et al.*, 2004). Los registros de *Smilisca* y *Rana* spp. necesitan re-examinarse, para corroborar su identidad específica.

¹ Galicia-Guerrero, S. 1998. Helminthos parásitos de tres especies de *Bufo* en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.

² Martínez, V. J. M. 1969. Parásitos de algunos anfibios colectados en diferentes áreas de los Municipios de Escobedo, Pesquería y Santiago, Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 48pp.

Recientemente, Kuzmin y colaboradores (2007), exploraron la identidad específica de *Rhabdias sphaerocephala* parásito de *Bufo marinus* de Centro y Sudamérica basándose en evidencia morfológica y molecular (rDNA). Los autores sugieren que los registros previos de *R. sphaerocephala* por Bravo-Hollis y Caballero y Caballero (1940), Brenes y Bravo-Hollis (1959) y Kloss (1971, 1974), son incorrectos y en realidad se trataba de una especie recientemente descrita para bufónidos de Nicaragua y Costa Rica, *R. pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007. Los registros previos de *Rhabdias sphaerocephala* de *Bufo marinus* en México deben ser corroborados con evidencia molecular, para poder esclarecer su identidad específica, debido a que en el trabajo de Kuzmin *et al.* (2007) en ningún momento mencionan que consultaron material procedente de México y solo examinaron muestras de Nicaragua y Costa Rica. En ese mismo estudio, Kuzmin *et al.* (2007) describen otra especie nueva, *Rhabdias alabialis*, también parasita de *Bufo marinus* en Centroamérica.

El caso de *Rhabdias fuscovenosa* en América (Baker, 1980), también ha causado controversia, ya que al igual que *R. sphaerocephala*, ésta se registró originalmente en la región Paleártica, para serpientes. En México se han registrado ejemplares de *Rhabdias* en diferentes especies de serpientes y debido a su gran similitud morfológica con la descripción de la especie Paleártica; se han identificado como tal, a ejemplares recolectados de *Thamnophis eques* Reuss, 1834 y *T. melanogaster* Wiegmann, 1830 (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2001; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002), *T. godmani* Günther, 1894, *T. proximus* Say, 1823, *Leptodeira annulata* Linnaeus, 1758, *L. maculata* Hallowell, 1861, *L. septentrionalis* Kennicott, 1859, *Sibon sartorii* Cope, 1863, y *Storeira* sp. (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006). La identidad específica de la(s) formas mexicana(s) de *R. fuscovenosa* necesita explorarse con más detalle.

Por otro lado, *Rhabdias elegans* es una especie típica de bufónidos de Sudamérica, parásito de *Bufo arenarum* Gallardo, 1964 (= *Chaunus arenarum* Hensel, 1867) (Gutiérrez, 1945³), que se ha registrado en México. El registro era dudoso, ya que se encontró como parásito de en un miembro de una familia distinta a la del huésped tipo, *Leptodactylus melanonotus* (Goldberg *et al.*, 2002), recientemente Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a), sugieren que el registro corresponde con la distribución y huésped tipo de *Rhabdias neotropicalensis*, más no con *R. elegans*.

Finalmente, *Rhabdias tobagoensis* es un parásito típico de eleutherodactylidos de las Islas del Caribe (Brachycephalydae), y éste se ha registrado en México en otro grupo de huéspedes distinto al del huésped tipo, *Hyla microcephala* Boulenger, 1898 (= *Dendropsophus*

³ Gutiérrez, R. O. 1945. Contribución al conocimiento de los nemátodos parásitos de anfibios argentinos. Tesis de licenciatura. Museo de la Plata, Argentina, 37 pp.

microcephalus Cope, 1886) (Hylidae) (Goldberg *et al.*, 2002). Como todos los casos anteriores, se necesita corroborar su identidad específica.

Caracteres moleculares y límites entre especies.

Se ha observado en diversos trabajos taxonómicos tradicionales que los caracteres morfológicos por sí solos no proveen suficiente información para establecer con claridad límites entre algunas especies de *Rhabdias* o para precisar sus relaciones de parentesco, debido a su gran similitud morfológica, por lo que la utilización de otra fuente de información como son los marcadores moleculares, es necesaria para abordar estos problemas.

Existe una gran variedad de técnicas para la obtención de marcadores moleculares (e. g. análisis de enzimas de restricción, DNA polimórfico amplificado al azar (RAPD's), electroforesis de enzimas, hibridación DNA-DNA, y secuencias de aminoácidos y del ácido desoxirribonucleico (DNA, por sus siglas en inglés), que son una valiosa fuente de caracteres. La técnica más comúnmente empleada en la inferencia filogenética y la definición de límites entre especies, es la secuenciación de DNA (ej. DNA mitocondrial {*mtDNA*}, DNA ribosomal {*rDNA*}), por ser las secuencias de DNA la fuente más abundante de caracteres. Éstas representan una excelente fuente de información, adicional a la que los caracteres morfológicos proveen (Hillis *et al.*, 1996).

La utilización de las secuencias de *mtDNA* y *rDNA* en estudios taxonómicos, filogenéticos a distintos niveles taxonómicos en parásitos se ha extendido por más de una década (Nadler, 1995; Razo-Mendivil *et al.*, 2004). Con estos estudios se ha complementado la información obtenida a partir de los caracteres morfológicos, e inclusive por sí solos, representan un gran potencial para reconocer especies genéticamente distintas pero morfológicamente similares, para establecer límites entre especies o para explorar sus relaciones filogenéticas (Nadler, 1992; Chilton *et al.*, 1997; Blaxter *et al.*, 1998; Nieberding *et al.*, 2004; Razo-Mendivil *et al.*, 2004).

En general, las secuencias de las regiones ITS-1 e ITS-2 del *rDNA*, son útiles para determinar afinidades filogenéticas entre especies de nemátodos muy relacionadas, así como para demostrar o refutar la validez taxonómica entre especies (Chilton *et al.*, 1997; Hung *et al.*, 1997, 1999; Gasser *et al.*, 1999; Nadler *et al.*, 2000).

En particular, dentro del género *Rhabdias* se han explorado para la delimitación de especies empleando genes nucleares (*rDNA*): genes 28S, 5.8S y los espaciadores internos 1 y 2 (ITS-1 e ITS-2). Se ha propuesto que la región ITS-1 presenta cierta variabilidad que puede ser útil en la diferenciación de especies (Tkach *et al.*, 2006; Kuzmin *et al.*, 2007).

No obstante, en la realización de estudios filogenéticos y/o de límites entre especies es deseable el análisis de más de un gen (Nadler, 2002), y se ha comprobado, que los genes mitocondriales han provisto información valiosa en este tipo de estudios (ej. *COX1* ó *cyt b*) (Blouin *et al.*, 1992; Okimoto *et al.* 1992; Blouin *et al.*, 1998; Keddie *et al.*, 1998; Hu *et al.*, 2002; Razo-Mendivil, *et al.*, 2004).

Se ha suscitado cierta controversia en la literatura acerca de los análisis filogenéticos moleculares a niveles jerárquicos intraespecíficos, no sólo en nemátodos, sino en otros grupos (Adams, 1998; Avise y Wollenberg, 1997; Baum, 1998; Graybeal, 1995; Nadler, 2002; Wiens y Penkrot, 2002). Sin embargo, se ha comprobado que con este tipo de análisis filogenéticos es posible aportar información sobre el origen, la evolución de diversas especies y principalmente sobre el reconocimiento de sus límites a partir del *mtDNA* (Avise, 2000; Wiens y Penkrot, 2002; Nadler, 2002; Nieberding *et al.*, 2004).

Hennig (1966) distinguió tres niveles en las relaciones genealógicas: la ontogenia (historia del desarrollo del individuo), tocogenia (desarrollo histórico de un grupo de individuos interconectados genéticamente) y filogenia (historia evolutiva de las especies). Los individuos que están interconectados por relaciones tocogenéticas (reticuladas) y presentan relaciones jerárquicas, se considerarían como especies (Wiley, 1981). Éste es un punto que se ha cuestionado al aplicar el método de la sistemática filogenética a nivel intraespecífico, debido a que tradicionalmente se ha empleado exclusivamente a nivel de especie (Nixon y Wheeler, 1990; Graybeal, 1995; Nadler, 2002) o a niveles supraespecíficos.

En la actualidad, debido al empleo de secuencias del *mtDNA* (genealogías de genes que incluyen árboles de haplotipos) es posible reconstruir las relaciones filogenéticas de las poblaciones (uno o varios individuos por población) (Avise, 2000), ya que esta molécula registra una historia matrilineal, la cual puede representarse filogenéticamente, incluso dentro de las poblaciones donde los patrones de relaciones ancestro-descendiente son tocogenéticas en lugar de filogenéticas (Davis, 1996), y por lo tanto sería correcto aplicar la metodología de la sistemática filogenética a nivel intraespecífico, no sólo en organismos asexuales sino también con reproducción sexual (Adams, 1998; Avise *et al.*, 1992; Avise, 2000; Nadler, 2002; Lantineri y Confalonieri, 2003).

Con base en este marco teórico, podríamos hablar de las relaciones filogenéticas entre las poblaciones de una especie o especies cercanamente relacionadas en nemátodos hermafroditas, como *Rhabdias* spp. o en *Entomelas* spp. Al incluir uno o varios individuos por cada población analizada, podrían reconocerse especies crípticas o polimórficas y de esta manera sería posible establecer con claridad los límites entre las especies de *Rhabdias* en el

marco de un hipótesis filogenética (ej. Anderson *et al.*, 1998; Wiens y Penkrot, 2002; Nadler, 2002; Nieberding *et al.*, 2004).

Los árboles de genes proveen una excelente herramienta para el estudio de la historia evolutiva de las poblaciones (grupos de poblaciones o subespecies), cuya distribución es congruente con los límites de provincias o distritos biogeográficos reconocidos tradicionalmente, y ha llegado a ser una poderosa aproximación para dilucidar los patrones geográficos contemporáneos de las especies (Arbogast y Kenagy, 2001). Esta aproximación es conocida como filogeografía (Avise, 2000), la cual analiza *a grosso modo* espacialmente a linajes génicos, enfatizando los aspectos históricos de la distribución actual de éstos, a nivel local o regional (Avise *et al.*, 1987). Esta es considerada como una subdisciplina de la biogeografía histórica; sus unidades de análisis (clados o grupos monofiléticos) se infieren a partir del análisis filogenético, examinando primariamente la estructura geográfica de linajes de genes dentro de una especie. Esta subdisciplina integra conceptos y técnicas de genética molecular, genética de poblaciones, demografía, sistemática filogenética, etología y paleontología (Avise, 2000).

Existen pocos estudios de este tipo en helmintos; en éstos principalmente se han utilizado los genes mitocondriales que codifican para proteínas citocromo c oxidasa subunidad 1 (COX1), citocromo b (*cyt b*) y la nicotidamina adenín deshidrogenasa subunidad 1 (ND1) (ej. Iwagami *et al.*, 2000; Criscione y Blouin, 2004; Nieberding *et al.*, 2004; Nieberding *et al.*, 2005; Razo-Mendivil *et al.*, 2004; Mejía-Madrid *et al.*, 2007).

Con base en el marco teórico anterior y dada la riqueza herpetofaunística de México (Flores-Villela, 1993; 1998), el escaso conocimiento helmintofaunístico en estos grupos de vertebrados, y la preferencia hospedatoria que muestra el género *Rhabdias*, el presente trabajo tiene como objetivos delimitar a las especies de *Rhabdias* spp. en México con base en el análisis filogenético de secuencias parciales de dos genes mitocondriales (COX1 y *cyt b*) y esclarecer algunos problemas taxonómicos del género en México, con base en el estudio molecular y morfológico.

Materiales y métodos

Ejemplares analizados

Se han recolectado rhabdiásidos de quince especies de anfibios y dos especies de reptiles para estudios moleculares, procedentes de 59 localidades de México y se incluyó dos localidades de Costa Rica (tabla II y figura 1).

Estudio morfológico

Previo al estudio molecular se identificó el material con base en los caracteres morfológicos diagnósticos y otros que pudieran aportar información taxonómica, mediante microscopía de luz; con ayuda de un ocular micrométrico. Los datos morfométricos se expresan en milímetros (mm), se presentan los valores mínimo y máximo, y entre paréntesis el promedio y la desviación estándar. Si se presenta alguna otra condición, ésta se explica en el texto.

En algunos casos se efectuó un estudio de superficie mediante MEB, el material se postfijó en formol al 4% o ácido acético; posteriormente a cada muestra se le trató con tetraóxido de Osmio al 2% durante tres horas, a 4 °C, lavando tres veces en buffer de fosfatos (pH 7,3), la primera durante una hora y las restantes, media hora cada una. Los nemátodos pulmonares se deshidrataron a través de series graduales de alcohol etílico, donde permanecieron hasta su desecación con CO₂ a punto crítico. Al final los nemátodos se montaron en placas de plata, cubiertas de oro y se examinaron en un microscopio electrónico Hitachi Stereoscan SEM Model S-2469N (15 kV).

Para la determinación taxonómica a nivel específico, se consultaron las descripciones originales y literatura especializada. También se estudiaron ejemplares del género *Rhabdias* y *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae) de las siguientes colecciones parasitológicas: Colección Nacional de Helminths, Instituto de Biología, UNAM, Ciudad de México, México (CNHE) y a la United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland (USNPC).

A continuación se enlistan los ejemplares de *Rhabdias* consultados para su comparación: *Rhabdias agkistrodontis* Sharpilo, 1976 (USPNC 092278.02), 082125.02), *R. alabialis* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 (USPNC 098144.00), *R. ambystomae* Kuzmin, Tkach y Synder, 2001 (USPNC 082125.02), *R. americanus* Baker, 1978 (USPNC 081011.00, 089802.00), *R. bakeri* Tkach, Kuzmin y Pulis, 2006 (USPNC 096379.00, 096381.00), *R. bufonis* (Schrank, 1788) Stiles y Hassall, 1905 (USPNC 027065.00), *R. chamaeleonis* (Skrjabin, 1916) Semenov, 1929 (USPNC 059095.00), *R. elegans* Gutiérrez, 1945 (USPNC 084920.00, 087516.00), *R. eustreptos* (McCallum, 1921) Chitwood, 1934 (USPNC 042118.00), *R. füelleborni* Travassos, 1926 (CNHE 1975, 4640, 3771, 3776, 4639, 4641, 4642, 1976, 1977; USPNC 032536.00, 083796.00), *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924 (CNHE 3631), *R. hermaphrodita* Kloss, 1971 (USPNC 08525.00), *R. hylae* Johnston y Simpson, 1942 (USPNC 091190.00), *R. joaquinensis* Ingles, 1935 (USPNC 088047.02), *R. nipponica* Yamaguti, 1935 (USPNC 091354.00), *R. pseudosphaerocephala* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 (USPNC 098146.00), *R. ranae* Walton, 1929 (USPNC 088586.00, 089190.00), *R. savagei* Bursey y Goldberg, 2005 (USPNC 094848.00; CNHE 5034), *R. cf. sphaerocephala* Goodey, 1924 (CNHE 2057, 1986,

2227, 2284, 4095, 4096, 4603, 2593), *R. vellardi* Pereira, 1924 (CNHE 1979), *Rhabdias* sp. (CNHE 3984, 4457, 4458, 4459). En el caso de *Entomelas*: *E. entomelas* (Dujardin, 1845) Travassos, 1930 (USPNC 032213.00, 061925.00) y *E. dujardini* (Maupas, 1916) Travassos, 1930 (USNPC 067139.00).

El material helmintológico se depositó y/o depositarán en la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología (CNHE). Los huéspedes se depositaron y/o depositarán en la Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México (MZFC) o ejemplares aún no catalogados, pero asignados a un número de donación (MZFC-ND)), en la Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América (UTA) o ejemplares aún no catalogados recolectados por Dr. Jonathan A. Campbell (JAC); en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, ejemplares recolectados por Dra. Gabriela Parra Olea (GP) y finalmente, ejemplares recolectados por el M. en C. Ricardo Paredes León (RPL)).

Estudio molecular

Una vez efectuada la determinación taxonómica, se procesó el material para su estudio molecular. Se analizaron 86 individuos procedentes de 17 especies de huéspedes: 59 localidades de México y 2 localidades de Costa Rica (tabla II y figura 1).

Se extrajo el DNA genómico de los ejemplares analizados por medio de alguna de las siguientes técnicas: 1) fenol/cloroformo (Hillis *et al.*, 1996), 2) Kit de extracción DNeasy Tissue Kit (Quiagen) (según las especificaciones recomendadas por el fabricante) y 3) con la técnica de extracción empleando DNAzol (Molecular Research Center, Cincinnati, Ohio) (Carreño y Nadler, 2003).

Se amplificaron las secuencias parciales de dos regiones del DNA mitocondrial (*mtDNA*): citocromo C oxidasa subunidad 1 (*COX1*) y citocromo b (*cyt b*) (Palumbi, 1996). Cada mezcla de reacción de amplificación contenía un volumen final de 25 µl: 2.5 µl de buffer PCR 10X, 2.5 µl de la mezcla de dNTP's, 1.25 µl de 50 mM de MgCl₂, 2.0 µl de cada primer (10 pmol/µl), 0.125 µl de la Taq DNA polimerasa (5 unidades, amplificasa Biogénica), 2 µl de DNA, y el resto de agua bidestilada y estéril (ddH₂O).

Para las amplificaciones y reacciones de secuenciación se emplearon varios juegos de iniciadores (primers), a continuación se describen las condiciones y primers empleados para cada gen. Para amplificar las secuencias parciales de los genes mitocondriales analizados, se emplearon en el caso del *COX1* los primers: CO1F 5'-ttt ttt ggg cat cct gag gtt tat-3' y CO1R 5'-taa aga aag aac ata atg aaa atg-3' (Bowles *et al.*, 1993). Para las secuencias parciales del gen

cyt b se emplearon 2 juegos de primers: CYTRRHALICHT 5'-cag aac gta aaa tag taa aag c-3' y CYTB 5'-ttt ttt tta ttt att tat tta cat att ttt aag gg-3' (Mejía-Madrid, Com. per.), y los primers Cytb Y 5'- tta wtt att tac ata ttt tta agg g -3' y Cytb X 5'- cag gwa caa tat gha ywg gac-3' (diseñados en el presente trabajo).

Las condiciones de PCR fueron las siguientes para amplificar la secuencia parcial del gen *COX1*: 95 °C por 1 min, 95 °C por 1 min, la temperatura variaba entre las muestras de 45-47 °C por 1:30 min, 72° C por 2: 30 min, por 30 ciclos, finalmente se mantuvo a 4 °C. En algunos casos se amplificaron las muestras con el siguiente programa: 94 °C por 5 min, 95 °C por 2 min, la temperatura variaba entre las muestras de 40-47 °C por 2 min, 72° C por 2 min, por 5 ciclos, segundos de 94 °C por 1 min, la temperatura variaba entre las muestras de 40-47 °C por 1 min, 72° C por 1 min, por 30 ciclos, finalmente se mantuvo a 4 °C.

Para la secuencias parciales del *cyt b*: 94 °C por 5 min, 95 °C por 2 min, la temperatura variaba entre las muestras de 40-47 °C por 2 min, 72° C por 2 min, por 5 ciclos, segundos de 94 °C por 1 min, la temperatura variaba entre las muestras de 40-47 °C por 1 min, 72° C por 1 min, por 30 ciclos, finalmente se mantuvo a 4 °C.

La reacción de amplificación, así como las reacciones de secuenciación se llevaron al cabo en un termociclador Mastercycler® gradient 5331 (Eppendorf Scientific). Al final de la PCR, los productos se visualizaron en un gel de agarosa 1% en buffer TAE.

Se purificó el DNA producto de la amplificación mediante el kit Quiagen QIAquick Spin purification (Qiagen Inc.), o con el método de purificación con acétato de sodio.

Se evaluó y cuantificó la muestra del purificado en un gel de agarosa 1% en buffer TAE.

Se llevó al cabo la reacción de secuenciación cíclica (Murray, 1989; Craxton, 1991) para obtener las secuencias de nucleótidos empleando el kit Big Dye Terminator® (Applied Biosystems) con los mismos primers utilizados en cada una de las amplificaciones respectivas.

La reacción de secuenciación para cada muestra (para cada sentido), contenía 2µl 2.5x sequencing buffer, 2 µl Big Dye terminador mix, 1 µl primer 10 pmol/µl, 1-2 µl de DNA purificado (depende de la concentración del producto purificado), y por último se adicionó ~5 µl de ddH₂O.

Las condiciones para la reacción de secuencia fueron las siguientes (la temperatura de alineación depende de la temperatura de alineación de cada primer): 96 °C por 3 min, 96 °C por 10 seg, temperatura de alineación de cada primer por 5 seg, 60° C por 4 min, por 25 ciclos, y finalmente se mantiene a 4 °C. En algunos casos se emplearon las siguientes condiciones: 94 °C por 2 min, 94 °C por 1 min, temperatura de alineación de cada primer por 1 minuto, 60° C por 4 min, por 25 o 30 ciclos, 60 °C por 5 min y finalmente se mantiene a 4 °C. Se recobraron las reacciones de secuencia empleando las columnas CentriSep (Princeton separations Inc.).

Cada secuencia se detectó con un secuenciador automático ABI Prism 310 marca Perkin-Elmer.

Análisis filogenéticos

Las relaciones filogenéticas entre los miembros de la familia Rhabdiasidae son inciertas, se desconoce cuál es el grupo hermano de *Rhabdias*, por lo que se utilizó un miembro de la familia Rhabdiasidae, *Entomelas floresvillelai* Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005 (Nematoda: Rhabdiasidae) como grupo externo, para explorar las relaciones filogenéticas intra e interespecíficas de las poblaciones analizadas de *Rhabdias* spp., y por su disponibilidad en el presente estudio.

Se obtuvo el porcentaje de divergencia para las secuencias entre cada muestra y se elaboró una matriz de similitud utilizando el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002), para cada gen analizado. Los análisis se efectuaron en el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002). Las secuencias obtenidas de los nemátodos pulmonares se editaron en el programa Bioedit versión 5.0.0 (Hall, 2001) y se alinearon usando el programa computacional Clustal W (Thompson *et al.*, 1994) integrado en el mismo. En el caso de las secuencias del *mtDNA* no hay inserciones o deleciones en los individuos analizados.

Para los genes analizados se realizaron análisis utilizando el criterio de máxima parsimonia (MP), con una búsqueda heurística con 100 réplicas al azar (todos los caracteres desordenados, con igual peso), con las opciones “stepwise addition” y “branch swapping” (intercambio de ramas) con la opción (TBR) “Tree Bisection and Reconnection” (corte y reconexión binaria) y para evaluar el soporte de ramas se aplicó una prueba de “Bootstrap” y “Jackknife” con 1000 réplicas, utilizando el programa PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2002).

Se obtuvieron de manera independiente las reconstrucciones filogenéticas por cada región analizado conforme se fueron obteniendo el total de secuencias a analizar (datos separados). Sin embargo, se efectuó la delimitación de especies a partir del análisis del conjunto de datos combinados.

Se efectuó una prueba de homogeneidad de particiones (ILD, por sus siglas en ingles, Incongruence Length Differences), mediante la opción “Incongruence Test (ILD)” en Winclada 1.00.08 (Nikson, 1999-2002), para determinar si los conjuntos de datos moleculares debería ser analizados por separado o combinados en una sola matriz de datos. La prueba explora la información contenida en matrices de diferentes grupos de datos (ej. *COX1* y *cyt b*). A partir del un árbol obtenido de una matriz de datos combinados, se mide el incremento en el número de

pasos y se compara con los árboles obtenidos a partir del grupo de datos individuales (Farris et al., 1994).

Se elaboró una matriz con la información combinada para ambos marcadores (878 pb.): 365 pares de bases (pb) para las secuencias parciales del *COX1* y 485 pb para las secuencias parciales de *cyt b* (se excluyó en cada fragmento la secuencia de los iniciadores); la matriz con datos combinada contiene un total de 86 taxones (incluyendo dos secuencias del grupo externo: *Entomelas floresvillela*).

Tabla II. Material analizado de la familia Rhabdiasidae para estudios moleculares. MZFC= Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México. MZFC-ND= Donación al MZFC. UTA = Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América. JAC=Recolectas Jonathan A. Campbell, UTA. ND= no depositado. NA= No se ha asignado.

Especie	Acrónimo	Huésped	# Colección (huésped)	Localidades	Estado	COX1	cyt b
<i>Entomelas floresvillelai</i>		<i>Barisia herrerae</i>	MZFC 15396	San José El Toto, Carretera Cuernavaca- Ocuilán	Estado de México	*	*
		<i>Barisia herrerae</i>	MZFC 15396	San José El Toto, Carretera Cuernavaca- Ocuilán	Estado de México	*	*
<i>R. cf. alabialis</i>		<i>Bufo marinus</i>	JAC 23606	Carretera Tepic-Puerto Vallarta	Nayarit	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	MZFC 17206	Carretera Tepic-Aguamilpas	Nayarit	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	Coquimatlán	Colima	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	JAC 23740	Carretera Teapa-Tomatlán, Cocoma	Jalisco	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	Afluentes del Río Armería	Colima	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	MZFC 19823	Presa Aguamilpas (embarcadero)	Nayarit	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	MZFC 19822	Santa Maria del Oro	Nayarit	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	San Pedro Lagunillas	Nayarit	*	*
<i>R. cf. americanus</i>		<i>Bufo compactilis</i>	MZFC 17873	Ojo Zarco ^a	San Luis Potosí	*	*
		<i>Bufo compactilis</i>	MZFC 17873	Ojo Zarco ^a	San Luis Potosí	*	*
		<i>Bufo mazatlanensis</i>	MZFC 19833	El Tule	Jalisco	*	*
		<i>Bufo mazatlanensis</i>	MZFC 19833	El Tule	Jalisco	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	Pantanos de Centla	Tabasco	*	*
<i>R. cf. fuelleborni</i>		<i>Bufo marinus</i>	ND	Pantanos de Centla	Tabasco	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	MZFC 19968	El Último Esfuerzo, Municipio Balancán ²	Tabasco	*	*
		<i>Bufo occidentalis</i>	MZFC 17653	Pto. del Bálsamo: Carretera San Antonio-Ciudad Altamirano	Guerrero	*	*
<i>R. kuzmini</i>		<i>Bufo occidentalis</i>	JAC 25068	Pto. del Bálsamo: Carretera San Antonio-Ciudad Altamirano	Guerrero	*	*
		<i>Bufo occidentalis</i>	MZFC 17657	Pto. del Bálsamo: Carretera San Antonio-Ciudad Altamirano	Guerrero	*	*
		<i>Bufo occidentalis</i>	MZFC 17635	Carretera Vallecitos- Zihuaquio	Guerrero	*	*

^a Material obtenido para este estudio en algunas recolectas del Dr. Gerardo Pérez Ponce de León y Rogelio Rosas.

Tabla II. Material analizado de la familia Rhabdiasidae para estudios moleculares. MZFC= Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México. MZFC- ND= Donación al MZFC. UTA = Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América. JAC= Recolectas Jonathan A. Campbell, UTA. ND= no depositado. NA= No se ha asignado (continuación).

Especie asignada	Acrónimo	Huésped	# Colección (huésped)	Localidades	Estado	COX1	cyt b
<i>R. kuzmini</i>		<i>Bufo occidentalis</i>	MZFC 17644	Carretera Vallecitos-El Durazno	Guerrero	*	*
		<i>Bufo occidentalis</i>	JAC 25070	Pto. del Bálsamo: Carretera San Antonio-Ciudad Altamirano	Guerrero	*	*
		<i>Bufo occidentalis</i>	JAC 25070	Pto. del Bálsamo: Carretera San Antonio-Ciudad Altamirano	Guerrero	*	*
<i>R. leonae</i>	12	<i>Norops megapholidotus</i>	JAC 25662	Sierra de Malinaltepec: Carretera San Luis Acatlán-Tlapa de Comonford	Guerrero	*	*
	42	<i>Norops megapholidotus</i>	JAC25710	Sierra de Malinaltepec: Carretera San Luis Acatlán-Tlapa de Comonford	Guerrero	*	*
	87	<i>Norops megapholidotus</i>	JAC25662	Sierra de Malinaltepec: Carretera San Luis Acatlán-Tlapa de Comonford	Guerrero	*	*
<i>R. neotropicalensis</i>		<i>Leptodactylus melanonotus</i>	ND	San Pedro Las Playas	Guerrero	*	*
		<i>Leptodactylus melanonotus</i>	ND	La Sabana	Guerrero	*	*
		<i>Leptodactylus melanonotus</i>	MZFC 19844	La Cruz de Loreto	Jalisco	*	*
		<i>Leptodactylus melanonotus</i>	ND	Piscifactoría de Teapa ^b	Tabasco	*	*
		<i>Leptodactylus melanonotus</i>	MZFC- 19664	La Victoria, Catemaco ^c	Veracruz	*	*
		<i>Pseudacris regilla</i>	ND	Cataviña ^c	Baja California Norte	*	*
<i>R. peninsularis</i> (<i>R. cf. ranae</i> ¹)		<i>Pseudacris regilla</i>	ND	San Ignacio ^c	Baja California Sur	*	*
		<i>Rana cf. magnaocularis</i>	NA	Carretera San José Mojarras-Paso de Lozada	Nayarit	*	*
<i>R. cf. savagei</i>		<i>Rana forreri</i>	NA	Puente Madre Vieja	Chiapas	*	*
<i>R. cf. sphaerocephala</i> ¹		<i>Rana vaillanti</i>	ND	Laguna Escondida ^d	Veracruz	*	*

^b Material obtenido para este estudio en algunas recolectas del Dr. Gerardo Pérez Ponce de León, Rogelio Rosas y Ulises Razo.

^c Material de donado para este estudio de algunas recolectas de Dra. Gabriela Parra, Dr. Gerardo Pérez Ponce de León y Edna González.

^d Puede ser considerada esta muestra también como parte del grupo de *Rhabdias cf. füelleborni*, acorde con el registro de Goldberg *et al.* (2002), o como *R. cf. sphaerocephala* acorde con Paredes-Calderón *et al.* (2004)

Tabla II. Material analizado de la familia Rhabdiasidae para estudios moleculares. MZFC= Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México. MZFC- ND= Donación al MZFC. UTA = Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América. JAC= Recolectas Jonathan A. Campbell, UTA. ND= no depositado. NA= No se ha asignado (continuación).

Especie asignada	Acrónimo	Huésped	# Colección (huésped)	Localidades	Estado	COX1	cyt b
<i>R. cf. sphaerocephala</i>^l		<i>Rana vaillanti</i>	MZFC 19701	La Victoria, Catemaco ^e	Veracruz	*	*
	95	<i>Rana brownorum</i>	ND	Piscifactoría de Teapa ^e	Tabasco	*	*
	123	<i>Rana brownorum</i>	NA	Camino La Estación de Biología Los Tuxtlas-Laguna Escondida ^f	Veracruz	*	*
	135	<i>Rana cf. brownorum</i>	MZFC 19956	Extensión Ríos, UJAT, Tenosique ^e	Tabasco	*	*
		<i>Rana taylori</i>	PARA-0175.01	Buenos Aires, Sector Caribe, Guanacaste ^g	Costa Rica	*	*
<i>R. cf. sphaerocephala</i>^{ll}		<i>Smilisca baudinii</i>	NA	Reserva comunal la Cruz, Ocosingo ^h	Chiapas	*	*
		<i>Smilisca baudinii</i>	ND	Piscifactoría de Teapa ^e	Tabasco	*	*
		<i>Smilisca baudinii</i>	PARA-0052.02	Cafetal, Santa Rosa, Guanacaste ^g	Costa Rica	*	*
<i>R. cf. sphaerocephala</i>^{lll}		<i>Rana forreri</i>	JAC 25035	Carretera Río Santiago-San Vicente	Guerrero	*	*
		<i>Rana forreri</i>	JAC 25100	San Vicente de Benítez	Guerrero	*	*
		<i>Rana forreri</i>	MZFC 19197	Carretera Las Parotas-Río Santiago	Guerrero	*	*
		<i>Rana sp. "Colima"</i>	ND	Rancho Julio Carrillo	Colima	*	*
		<i>Rana forreri</i>	MZFC 19197	Carretera Las Parotas-Río Santiago	Guerrero	*	*
		<i>Rana sp. "Papagayo"</i>	NA	Río Sabana	Guerrero	*	*
		<i>Rana sp. "Colima"</i>	ND	Rancho Julio Carrillo	Colima	*	*
		<i>Rana sp.</i>	NA	La Fortaleza, Chimalapas	Oaxaca	*	*
		<i>Rana sp. "Colima"</i>	NA	La Laguna, Las Palmas	Jalisco	*	*
	<i>R. cf. pseudosphaerocephala</i>		<i>Bufo marinus</i>	MZFC 17216	Carretera Portillo del Rayo-Pochutla	Oaxaca	*
9		<i>Bufo marinus</i>	ND	Carretera Mex 200, Zepolite-Puerto Ángel	Oaxaca	*	*
14		<i>Bufo marinus</i>	ND	Río Tehuantepec	Oaxaca	*	*
129		<i>Bufo marinus</i>	ND	San Pedro Las Playas	Guerrero	*	*

^e Material obtenido para este estudio en algunas recolectas del Dr. Gerardo Pérez Ponce de León y Rogelio Rosas.

^f Material de donado para este estudio de algunas recolectas de Elisa Cabrera y Florencia Bertoni.

^g Material de donado para este estudio de algunas recolectas del Dr. Daniel Brooks de Costa Rica.

^h Material de donado para este estudio de algunas recolectas de Elisa Cabrera, Ricardo Paredes y Florencia Bertoni.

Tabla II. Material analizado de la familia Rhabdiasidae para estudios moleculares. MZFC= Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México. MZFC- ND= Donación al MZFC. UTA = Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América. JAC= Recolectas Jonathan A. Campbell, UTA. ND= no depositado. NA= No se ha asignado (continuación).

Especie asignada	Acrónimo	Huésped	# Colección (huésped)	Localidades	Estado	COX1	cyt b
<i>R. cf. pseudosphaerocephala</i>	17	<i>Bufo marinus</i>	JAC25003	Carretera La Salinera-Vallecitos (El Camalote)	Guerrero	*	*
	80	<i>Bufo marinus</i>	JAC 25040	Carretera Los Llanos-Atoyac de Álvarez	Guerrero	*	*
<i>Rhabdias sp.^I</i>	143	<i>Bufo marmoratus</i>	JAC 24733	Mex 120, entre Apatzingan y Tepalcatepec	Michoacán	*	*
<i>Rhabdias sp.^{II}</i>	25	<i>Rana sierramadrensis</i>	JAC 25130	Carretera San Vicente Benítez-San Vicente de Jesús	Guerrero	*	*
	102	<i>Rana sierramadrensis</i>	JAC 25130	Carretera San Vicente Benítez-San Vicente de Jesús	Guerrero	*	*
<i>Rhabdias sp.^{III}</i>	23	<i>Rana sp.</i>	JAC 25304	Carretera (W) Vallecitos-Zihuaquio	Guerrero	*	*
		<i>Rana zweifeli</i>	JAC 25081	Carretera Puerto del Bálsamo-Vallecitos	Guerrero	*	*
<i>Rhabdias sp.^{III}</i>		<i>Rana zweifeli</i>	JAC 25464	Carretera Tumbiscatio de Ruiz-Playitas	Michoacán	*	*
		<i>Rana zweifeli</i>	MZFC 2340	Río Amacuzac	Morelos	*	*
		<i>Rana cf. forreri</i>	NA	Desviación Tepic-Santa María del Oro	Nayarit	*	*
		<i>Rana cf. forreri</i>	NA	Carretera Santa María del Oro- Cofradía	Nayarit	*	*
<i>Rhabdias sp.^{IV}</i>		<i>Bufo marinus</i>	JAC 23067	Mpio. Tapachula-Cantón Villa	Chiapas	*	-
		<i>Bufo marinus</i>	JAC 23277	Santo Domingo Zanatepec	Oaxaca	*	*
	40	<i>Bufo marinus</i>	MZFC- ND 808	Coatetelco	Morelos	*	*
	43	<i>Bufo marinus</i>	ND	Carretera Las Cangrejas-Las Trojes- Nuevo Hurecho ⁱ	Michoacán	*	*
	83	<i>Bufo marinus</i>	ND	Carretera Las Cangrejas-Las Trojes- Nuevo Hurecho ⁱ	Michoacán	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	MZFC 19668	Carretera Tierra Colorada- Acapulco, El Amante	Guerrero	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	Piscifactoría de Teapa ^j	Tabasco	*	*
		<i>Bufo perplexus</i>	MZFC 19929	Puente Cerca de Nexpa	Morelos	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	Puente Cerca de Nexpa	Morelos	*	*
	8	<i>Bufo marinus</i>	MZFC 17219	Carretera Tonalá-Costa Rica: La Sepultura	Chiapas	*	*

ⁱ Material obtenido para este estudio en algunas recolectas del Dr. Gerardo Pérez Ponce de León, Rogelio Rosas y Ulises Razo.

^j Material obtenido para este estudio en algunas recolectas del Dr. Gerardo Pérez Ponce de León, Rogelio Rosas y Omar Domínguez.

Tabla II. Material analizado de la familia Rhabdiasidae para estudios moleculares. MZFC= Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México. MZFC- ND= Donación al MZFC. UTA = Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América. JAC= Recolectas Jonathan A. Campbell, UTA. ND= no depositado. NA= No se ha asignado (continuación).

Especie asignada	Acrónimo	Huésped	# Colección (huésped)	Localidades	Estado	COX1	cyt b
<i>Rhabdias sp.</i> ^v	15	<i>Bufo marinus</i>	NA	Presita Villareal ^k	Nuevo León		
		<i>Bufo marinus</i>	NA	Presita Villareal ^k	Nuevo León	*	*
	56	<i>Bufo marinus</i>	NA	Laguna Higueras ^k	Nuevo León	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	Paso Canoa	Oaxaca	*	*
	48	<i>Bufo marinus</i>	ND	Salto de Eyipantla	Veracruz	*	*
		<i>Bufo marinus</i>	ND	Salto de Eyipantla	Veracruz	*	*
Total de secuencias						85	84

^k Las muestras provenientes de la Presita Villareal y Laguna Higueras, han sido registradas previamente como *Rhabdias füelleborni* (León-Régagnon *et al.*, 2005).

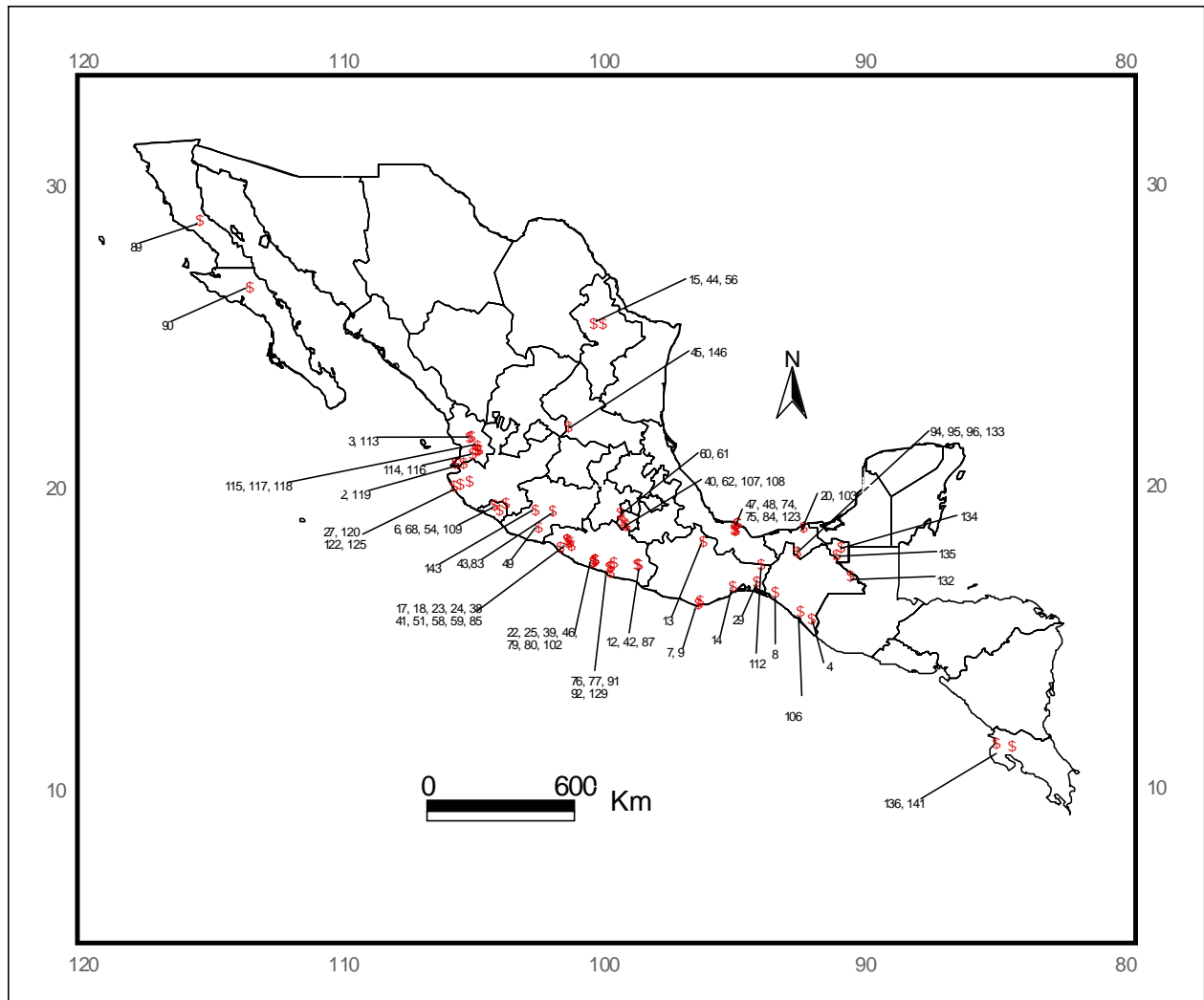


Figura 1. Localización de sitios de recolecta de Rhabdiasidae para su estudio molecular. Los números que corresponden con el acrónimo de las muestras analizadas (ver tabla II).

A partir de la matriz de datos combinados se efectuó una búsqueda heurística con 100 réplicas (todos los caracteres desordenados, con igual peso, TBR), con las opciones “stepwise addition” y “branch swapping” (intercambio de ramas) con la opción (TBR) “Tree Bisection and Reconnection” (corte y reconexión binaria) y para evaluar el soporte de ramas se aplicó una prueba de “Bootstrap” y “Jackknife” con 1000 réplicas, utilizando el PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2002), y se calculó el índice de Bremer para cada nodo (Bremer, 1988), mediante el programa de cómputo AutoDecay versión 4.0 (Eriksson, 1998).

Para los distintos tratamientos de se calculó el estadístico g1 con 1000 árboles al azar (Hillis y Huelsenbeck, 1992), utilizando el PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2002), la prueba se implementa con la opción “Evaluate Random Trees” (evaluar árboles al azar).

El estadístico mide el sesgo en la distribución de las longitudes de árboles elegidos al azar, sugiriendo que el sesgo está relacionado en simulaciones con una correcta estimación filogenética, dado que la covariación entre caracteres se emplea como un indicador de señal filogenética dentro de un conjunto de datos (Hillis y Huelsenbeck, 1992).

A partir del análisis filogenético combinado se exploraron algunos caracteres de importancia taxonómica en el género: tamaño corporal, la estructura de los labios, así como la preferencia hospedatoria (Baker, 1978; Kuzmin *et al.*, 2003).

En cada hipótesis se relacionó a grupos resultantes con su distribución geográfica (regiones naturales), siguiendo la propuesta de Flores-Villela (1993, 1998) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) (tabla III).

Tabla III. Regionalización definida por Flores-Villela (1993) y Goyenechea (2001; 2003).

Regiones Naturales [†]	Región	Acronimo	Descripción
Tierras secas extratropicales	1	MN	Mesa del Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense)
	2	DSON y PBC	Desierto de Sonora y Península de Baja California
Tierras altas tropicales frías	3	ENT	Eje Neovolcánico
	4	SMS y NO	Sierra Madre del Sur y Norte de Oaxaca
	5	TACHIS	Tierras altas de Chiapas
Tierras bajas tropicales	6	PCGM, PY	Planicie Costera del Golfo de México y Península de Yucatán
	7	TBP, CB, y DCHIS	Tierras bajas del Pacífico, Cuenca del Balsas y Depresión de Chiapas
Tierras altas extratropicales	8	SMOCC	Sierra Madre Occidental
	9	SMORI	Sierra Madre Oriental (parte alta)
Tierras subhúmedas extratropicales	10	TSANL y TSATAMPS	Tierras semiáridas de Nuevo León y Tamaulipas.

[†] West (1964) dividió a México en cinco regiones naturales, basándose en el clima y la vegetación, propuesta modificada por Flores-Villela (1993).

Resultados

Análisis morfológico

Del estudio morfológico previo al estudio molecular se logró identificar al menos trece especies del género *Rhabdias*: *R. cf. alabialis*, *R. cf. americanus*, *R. cf. füelleborni*, *R. kuzmini*, *R. leonae*, *R. neotropicalensis*, *R. cf. pseudosphaerocephala*, *R. cf. ranae* (uno del parásito de *Rana cf. magnaocularis* (*R. cf. ranae*^I)) y el otro de *Pseudacris regilla* (*R. cf. ranae*^{II}) que corresponde con *R. peninsularis*, *R. cf. savagei* y *R. cf. sphaerocephala* (identificando tipos morfológicos procedentes de *Smilisca baudinii* (*R. cf. sphaerocephala*^{III}), de *Ranas* del Pacífico (*R. cf. sphaerocephala*^{III}) y del Golfo del México y de Costa Rica (*R. cf. sphaerocephala*^I)). También se logró reconocer otros tipos morfológicos de *Rhabdias* procedentes de otros grupos

de huéspedes: *Bufo marinus* (*Rhabdias* sp.^{IV y V}), *B. marmoreus* (*Rhabdias* sp.^I), *Rana sierramadrensis* (*Rhabdias* sp.^{II}) y *Rana* sp. (*Rhabdias* sp.^{III}) (tabla II).

Cabe aclarar que la forma de *Rhabdias* procedente de *Leptodactylus melanonotus*, previamente registrada como *Rhabdias sphaerocephala* (CNHE 4603) y como *R. ranae* (USNPC 089813.00) (Goldberg y Bursey, 2002), corresponden con una especie nueva, *R. neotropicalenesis* (Martínez-Salazar y León-Règagnon, In prep. a); mientras que los ejemplares *Rhabdias* de *Pseudacris regilla* (previamente registrada como *R. ranae* por Goldberg et al., 2001 (USNPC 088586, 088594, 088596, 088601 y 088604), corresponden a *R. peninsularis* (= *R. cf. ranae*^{II}) (Martínez-Salazar et al. In prep. b).

Análisis molecular

Fragmentos amplificados y alineamiento de secuencias

Se amplificaron y obtuvieron 85 secuencias parciales de los genes COX1 (>500pb) y 84 del gen *cyt b* (~500 pb) del *mtDNA* (no se logró obtener la secuencia parcial de una muestra del *cyt b* del ejemplar No. 4) (ver tabla II, figuras 2 y 3).

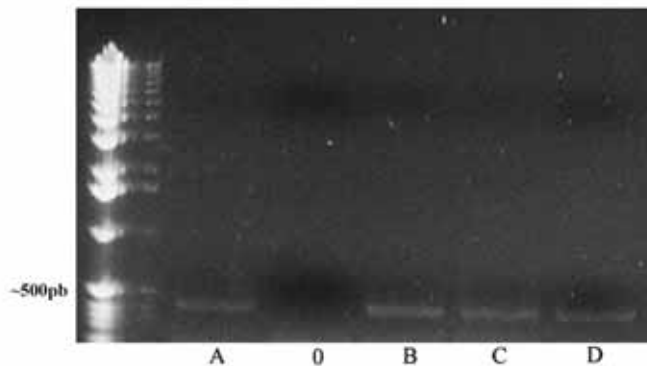


Figura 2. Fragmento amplificado por PCR de COX1 del *mtDNA* *Rhabdias* spp., en un gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio; procedentes de A) *Rana vaillanti*, B) *Rana brownorum*, C) *Rana* sp. "forma Colima", D) *Rana vaillanti*. 0 = Control.

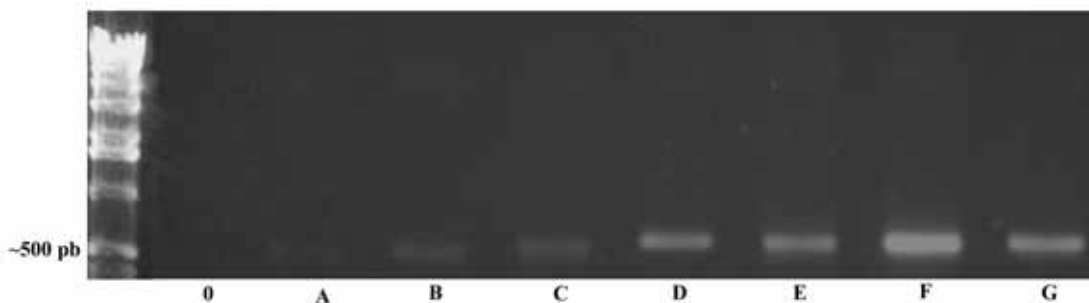


Figura 3. Fragmento amplificado por PCR de *cyt b* del *mtDNA* *Rhabdias* spp., en un gel de agarosa al 1% teñido con bromuro de etidio; procedentes de A) *Rana vaillanti*, B) *Rana zweifeli*, C) *Rana* sp. "forma Colima", D) *Bufo marinus*, E) *Bufo marinus*, F) *Bufo occidentalis*, G) *Bufo occidentalis*. 0 = Control.

En ambos fragmentos analizados se excluyeron las secuencias de los iniciadores en los análisis. El alineamiento para las secuencias parciales del *COX1* incluyendo las secuencias de los iniciadores fue de 443 pb y para las secuencias parciales del *cyt b* fue de 521 pb. Se analizó un total de 393 pb para el *COX1* y de 485 pb para el *cyt b* (apéndice III-I).

Gen COX1: el porcentaje de divergencia entre las secuencias de *Rhabdias* spp. y *Entomelas floresvillelai* (grupo externo) va del 10.94% (ej. muestra 60 vs. 114, 117 ó 118) al 15.01% (ej. muestra 61 vs. 89); y entre las muestras del grupo externo la variación es del 0.76% (ver apéndice III-II matriz completa ó tabla IV- muestra los mínimos y máximos % entre los grupos formados basado en la figura 4).

La máxima divergencia mostrada entre los grupos de *Rhabdias* fue del 11.95%, entre el grupo de *Rhabdias kuzmini* (parásito de *Bufo occidentalis*) y *Rhabdias* sp.^{II} (parásitos de *Rana sierramadrensis*) (ej. muestra 25 vs. 58). Dentro de los grupos (excepto los grupos que contenían 1 muestra, ej. muestras 143 y 106) presentaron secuencias idénticas (ej. grupo *Rhabdias leonae*, *Rhabdias* cf. *ranae*^I, etc.) y hasta del 3.56% entre poblaciones (ej. grupo identificado previamente como *R.* cf. *sphaerocephala*^{III} parásito de *Rana* spp. hacia la vertiente del Pacífico (ej. 54 vs. 92)) (ver apéndice III-II muestra la matriz completa ó tabla IV- muestra los mínimos y máximos % entre los grupos formados basado en la figura 4).

Gen cyt b: el porcentaje de divergencia entre las secuencias de *Rhabdias* spp. y el grupo externo (*Entomelas floresvillelai*) va del 12.37 (ej. muestra 60 vs. 143) al 18.56% (ej. muestra 61 vs. 41); y entre las muestras del grupo externo la variación es del 0.82%.

La máxima divergencia mostrada entre los grupos formados de *Rhabdias* va hasta el 15.26%, entre el grupo de *Rhabdias kuzmini* (parásito de *Bufo occidentalis*) y *Rhabdias* sp.^{II} (parásitos de *Rana sierramadrensis*) (ej. muestra 25 vs. 41). Y dentro de los grupos se presentaron secuencias idénticas (ej. *Rhabdias kuzmini* (parásito de *Bufo occidentalis*), *Rhabdias* sp.^{II} (parásitos de *Rana sierramadrensis*), etc.) y hasta del 4.13% entre poblaciones (ej. grupo identificado previamente como *R.* cf. *sphaerocephala*^{III} parásito de *Rana* spp. hacia la vertiente del Pacífico (ej. muestra 39 vs. 119)) (ver apéndice III-III ó tabla V- muestra los mínimos y máximos % entre los grupos formados basado en la figura 5).

Análisis filogenéticos.

COX1: del análisis de parsimonia de las secuencias parciales del gen *COX1*, se obtuvieron 365 árboles igualmente parsimoniosos (datos no presentados) (274 sitios fueron constantes, 5 caracteres variables no informativos y 114 informativos). En la figura 4 se

presenta el árbol de consenso estricto, mostrando los valores de Bootstrap, Jackknife e índice de Bremer.

A partir del árbol de consenso estricto se observan trece grupos que corresponden con algunas determinaciones previas de los ejemplares analizados. En la figura 4 se muestran los grupos formados en el árbol de consenso estricto (figura 4).

cyt b: Del análisis de parsimonia de las secuencias parciales del *cyt b*, se obtuvieron 16383 árboles igualmente parsimoniosos (datos no presentados) (308 sitios fueron constantes, 10 caracteres variables no informativos y 167 informativos). En la figura 5 se presenta el árbol de consenso estricto, se muestra los valores de Bootstrap, Jackknife e índice de Bremer.

En el árbol se muestran los grupos formados basado en las secuencias parciales del gen *cyt b* (figura 5), en su mayoría coinciden con los obtenidos por el análisis filogenético basado en secuencias parciales del gen *COX1* del *mtDNA*.

La señal filogenética fue significativa para ambos fragmentos analizados y para los datos combinados (*COX1*: $g1 = -0.327$, $p < 0.01$; *cyt b*: $g1 = -0.344$, $p < 0.01$; *COX1.cyt b* = $g1 = -0.352$, $p < 0.01$) (Hillis y Hulsenbeck, 1992).

Análisis combinado (secuencias parciales de los genes mitocondriales COX1 + cyt b): del fragmento amplificado de las secuencias parciales del gen *COX1* (84 muestras) y del *cyt b* (83 muestras) de *Rhabdias* spp. y 2 muestras de *Entomelas floresvillelai* (grupo externo), se obtuvo una matriz de datos combinados 878 pb (se excluyeron las secuencias de los iniciadores en el análisis para cada gen) (ver apéndice III-I). La prueba de homogeneidad de particiones indicó que los datos de los genes *COX1* y *cyt b* son significativamente congruentes ($P = 0.237$) (Farris *et al.*, 1995).

Del análisis de parsimonia de la matriz de datos combinados, se obtuvieron 327 árboles igualmente parsimoniosos (datos no presentados) (582 sitios fueron constantes, 15 caracteres variables no informativos y 281 informativos). En la figura 6 se presenta el árbol de consenso estricto, se muestra los valores de Bootstrap mostrando los valores de Bootstrap, Jackknife e índice de Bremer por encima de las ramas, se observan que los grupos que en su mayoría concuerdan con los formados en los análisis filogenéticos basado en las secuencias parciales del gen *COX1* y del *cyt b* del *mtDNA*.

Del estudio morfológico previo al estudio molecular se habían logrado identificar al menos 13 especies del género *Rhabdias*, y con base en el análisis filogenético del conjunto de datos combinados se resolvieron algunos problemas taxonómicos y se corroboró la independencia de algunos de estos taxones: *Rhabdias* cf. *americanus*, *R.* cf. *füelleborni*, *R. kuzmini*, *R. leonae*, *R. neotropicalensis*, *R. peninsularis*, *R. ranae* y *R.* cf. *savagei*. Asimismo, se

descubren 5 especies nuevas de *Rhabdias* en México (se presentan más adelante). La delimitación de *R. cf. alabialis* es controversial.

Tabla IV. Diferencias intra e interespecíficas de los grupos mostrados en la figura 4, basados en secuencias parciales del gen COX1 del mtDNA. Valores máximos y mínimos en negritas.

Grupo	<i>Efv</i>	<i>Rkuz</i>	<i>Rran</i>	<i>Rvp</i>	<i>Rgycr</i>	<i>Rsav</i>	<i>Rsierr</i>	<i>Ramer</i>	<i>Rpenin</i>	<i>Rsmil</i>	<i>Rleo</i>	<i>Rneot</i>	<i>Rüell</i>	<i>Rsp</i>
<i>Efv</i>	0.76													
<i>Rkuz</i>	11.70-12.21	0 – 0.5												
<i>Rran</i>	10.94 -11.95	8.14-9.66	0 – 4.07											
<i>Rvp</i>	11.45-12.46	8.14-9.41	2.54-5.59	0 – 3.56										
<i>Rgycr</i>	11.45-12.46	7.63-9.66	4.58-5.59	4.32-6.36	0 – 2.54									
<i>Rsav</i>	10.94-11.45	9.99-10.43	6.10-6.68	6.36-7.12	6.10-6.87	-								
<i>Rsierr</i>	13.74-14.29	11.95	10.68-11.70	10.43-11.19	10.68-10.95	10.94	0							
<i>Ramer</i>	11.29-14.29	8.65-10.17	7.12-10.17	6.36-9.96	7.12-9.99	10.68-12.21	10.68-13.74	0-6.99						
<i>Rpenin</i>	14.50- 15.01	9.92-9.41	7.63-8.65	8.14-9.92	8.14-8.90	10.17	10.17	7.37-9.16	0					
<i>Rsmil</i>	13.99-14.75	8.65-9.41	7.37-8.65	7.32-9.16	7.63-8.39	8.39-8.65	9.92-10.17	8.14-9.99	4.83-5.08	0 - 0.25				
<i>Rleo</i>	12.97	7.88-8.39	7.12-7.88	6.87-7.37	7.12-7.13	8.14	9.16	8.14-9.16	8.90	8.65-8.90	0			
<i>Rneot</i>	12.46-13.74	9.16-10.17	7.37-9.16	7.37-8.65	6.61-8.14	8.14-8.90	11.45-11.70	8.65-10.68	8.65-9.66	7.63-9.16	5.59-6.61	0-3.05		
<i>Rüell</i>	13.74-14.50	9.66-10.17	6.61-9.14	7.63-8.90	8.39-9.16	9.66	10-43	8.96-10.94	8.90	9.16-9.41	8.65-8.90	7.12-8.39	0-0.5	
<i>Rsp</i>	12.72-14.50	8.39-10.94	5.34-10.43	6.10-10.17	5.86-9.16	7.37-9.41	9.92-11.45	7.37-11.70	7.37-10.43	6.87-9.41	7.12-9.16	5.85-8.39	3.81-6.87	0-4.32

Efv = grupo de *Entomelas floresvillelai* (grupo externo).

Rkuz = Grupo *Rhabdias kuzmini*.

Rran = Grupo *R. cf. ranae* (incluye a *R. cf. ranae*^{II} y *Rhabdias* sp.^{III}, ver tabla II)

Rvp = Grupo *Rhabdias* sp. parásito de ranas hacia la vertiente del Pacífico (incluye a *R. cf. sphaerocephala*^{III}, ver Tabla II).

Rgycr = Grupo *Rhabdias* sp. parásito de ranas principalmente del Golfo de México y una muestra de Costa Rica (incluye a *R. cf. sphaerocephala*^I, ver Tabla II).

Rsav = Grupo *R. cf. savagei*

Rsierr = Grupo *Rhabdias* sp. parásito de *Rana sierramadrensis* (incluye a *Rhabdias* sp.^{II}, ver Tabla II).

Ramer = Grupo *R. cf. americanus* (incluye a *R. cf. americanus* y *Rhabdias* sp.^I, ver tabla II)

Rpenin = Grupo *R. peninsularis* parásito de *Pseudacris regilla* (= *R. cf. ranae*^I, ver tabla II).

Rsmil = Grupo *Rhabdias* sp. parásito de *Smilisca baudinii* (incluye a *R. cf. sphaerocephala*^{II}, ver tabla II).

Rleo = Grupo *R. leonae*.

Rneot = Grupo *R. neotropicalensis* (ver tabla II).

Rüell = Grupo *R. cf. füelleborni* (ver tabla II).

Rsp = Grupo *Rhabdias* sp. (incluye a *R. cf. alabialis*, *R. pseudospherocephala*, *Rhabdias* sp.^{IV} y *Rhabdias* sp.^V, en politomía, ver tabla II).

Tabla V. Diferencias intra e interespecíficas de los grupos mostrados en la figura 5, basados en secuencias parciales del gen *cyt b* del *mtDNA*. Valores máximos y mínimos en negritas.

Grupo	<i>Efv</i>	<i>Rkuz</i>	<i>Rran</i>	<i>Rvp</i>	<i>Rgycr</i>	<i>Rsav</i>	<i>Rsierr</i>	<i>Ramer</i>	<i>Rpenin</i>	<i>Rsmil</i>	<i>Rleo</i>	<i>Rneot</i>	<i>Rüell</i>
<i>Efv</i>	0.82												
<i>Rkuz</i>	18.14- 18.56	0-0.41											
<i>Rran</i>	15.25-16.08	11.54-12.58	0-2.06										
<i>Rvp</i>	16.67-16.49	12.16-13.82	4.12-5.97	0-4.13									
<i>Rgycr</i>	15.25-16.08	11.75-12.99	4.53-5.97	3.71-7.87	0-2.68								
<i>Rsav</i>	16.49-16.70	13.19-13.61	6.80-7.21	6.40-8.88	5.99-6.4	-							
<i>Rsierr</i>	15.67-15.87	14.84- 15.26	10.33-11.36	10.33-12.39	11.57-12.39	10.72	0						
<i>Ramer</i>	15.05-15.67	14.02-14.64	11.36-13.01	11.36-13.63	10.53-12.60	12.57-14.22	14.63-15.05	0-3.71					
<i>Rpenin</i>	15.67-16.08	14.63-15.05	10.74-11.77	10.95-12.60	10.33-11.57	11.13-11.34	14.02-14.22	11.95-13.61	0-0.20				
<i>Rsmil</i>	15.67-16.08	14.27-14.85	11.57-13.22	11.98-13.22	11.15-12.19	12.78-13.19	14.84-15.05	12.16-12.78	7.42-8.45	0.6-1.64			
<i>Rleo</i>	15.05-15.46	14.02-14.45	10.12-11.15	10.53-12.39	9.99-10.95	11.54	11.54-11.75	10.92-11.54	11.54-11.95	10.92-11.95	0-0.20		
<i>Rneot</i>	13.60-14.43	12.57-13.61	8.67-10.12	8.67-10.53	9.91-11.77	11.95-12.37	12.37-13.19	9.27-10.72	10.51-12.37	10.72-12.16	10.30-10.72	0.2-3.29	
<i>Rfüell</i>	14.63-14.84	14.02-14.42	10.74-11.15	10.53-11.15	10.74-11.98	12.57	14.02	10.30-11.13	10.51-10.30	10.72-11.75	11.95-12.16	10.30-11.54	0
<i>Rmar</i>	12.37 -12.57	10.72-14.44	10.74-11.57	10.53-11.15	10.12-11.36	11.95	12.37	9.07-9.69	10.92-11.13	10.72-11.34	9.89-10.10	9.07-10.72	10.72
<i>Rala+Rp</i>	15.05-15.87	13.19-14.44	8.8-10.31	8.88-11.15	9.71-11.57	10.51-11.54	12.57-13.81	11.34-12.57	10.51-11.13	11.13-12.16	10.51-11.54	9.07-11.54	5.15-5.77
<i>Rpseud</i>	14.22-15.46	12.16-13.61	9.11-10.74	9.29-11.15	9.09-11.13	10.54-11.75	12.58-13.19	10.93-11.95	10.31-11.34	10.51-11.95	10.30-11.34	9.48-10.93	4.51-5.56

Grupo	<i>Rmar</i>	<i>Rala+Rp</i>	<i>Rpseud</i>
<i>Rmar</i>	-		
<i>Rala+Rp</i>	10.30-11.13	0-2.26	
<i>Rpseud</i>	9.27-10.30	2.47-4.12	0-2.47

Efv = Grupo *Entomelas floresvillelai* (grupo externo).

Rkuz = Grupo *Rhabdias kuzmini*.

Rran = Grupo *R. cf. ranae* (incluye a *R. cf. ranae*^{II} y *Rhabdias sp.*^{III}, ver tabla II)

Rvp = Grupo *Rhabdias sp.* parásito de ranas hacia la vertiente del Pacífico (incluye a *R. cf. sphaerocephala*^{III}, ver Tabla II).

Rgycr = Grupo *Rhabdias sp.* parásito de ranas principalmente del Golfo de México y una muestra de Costa Rica (incluye a *R. cf. sphaerocephala*^I, ver Tabla II).

Rsav = Grupo *R. cf. savagei*

Rsierr = Grupo *Rhabdias sp.* parásito de *Rana sierramadrensis* (incluye a *Rhabdias sp.*^{II}, ver Tabla II).

Ramer = Grupo *R. cf. americanus* (incluye a *R. cf. americanus* y *Rhabdias sp.*^I, ver tabla II)

Rpenin = Grupo *R. peninsularis* parásito de *Pseudacris regilla* (= *R. cf. ranae*^I, ver tabla II).

Rsmil = Grupo *Rhabdias sp.* parásito de *Smilisca baudinii* (incluye a *R. cf. sphaerocephala*^{II}, ver tabla II).

Rleo = Grupo *R. leonae*.

Rneot = Grupo *R. neotropicalensis* (ver tabla II).

Rüell = Grupo *R. cf. füelleborni* (ver tabla II).

Rmar = Grupo *Rhabdias sp.* parásito de *Bufo marmoratus* (muestra incluida previamente dentro del grupo de *R. americanus*, pero en el análisis de *cyt b* (muestra inicialmente identificada como *Rhabdias sp.*^I), forma un grupo independiente, ver tabla II).

Rala+Rp = Grupo constituido por *R. cf. alabialis* y *Rhabdias sp.*^V en politomía (ver tabla II).

Rpseud = Grupo delimitado por *R. cf. pseudosphaerocephala* (incluye a las muestras asignadas a *R. cf. pseudosphaerocephala* y *Rhabdias sp.*^{IV}, ver tabla II).

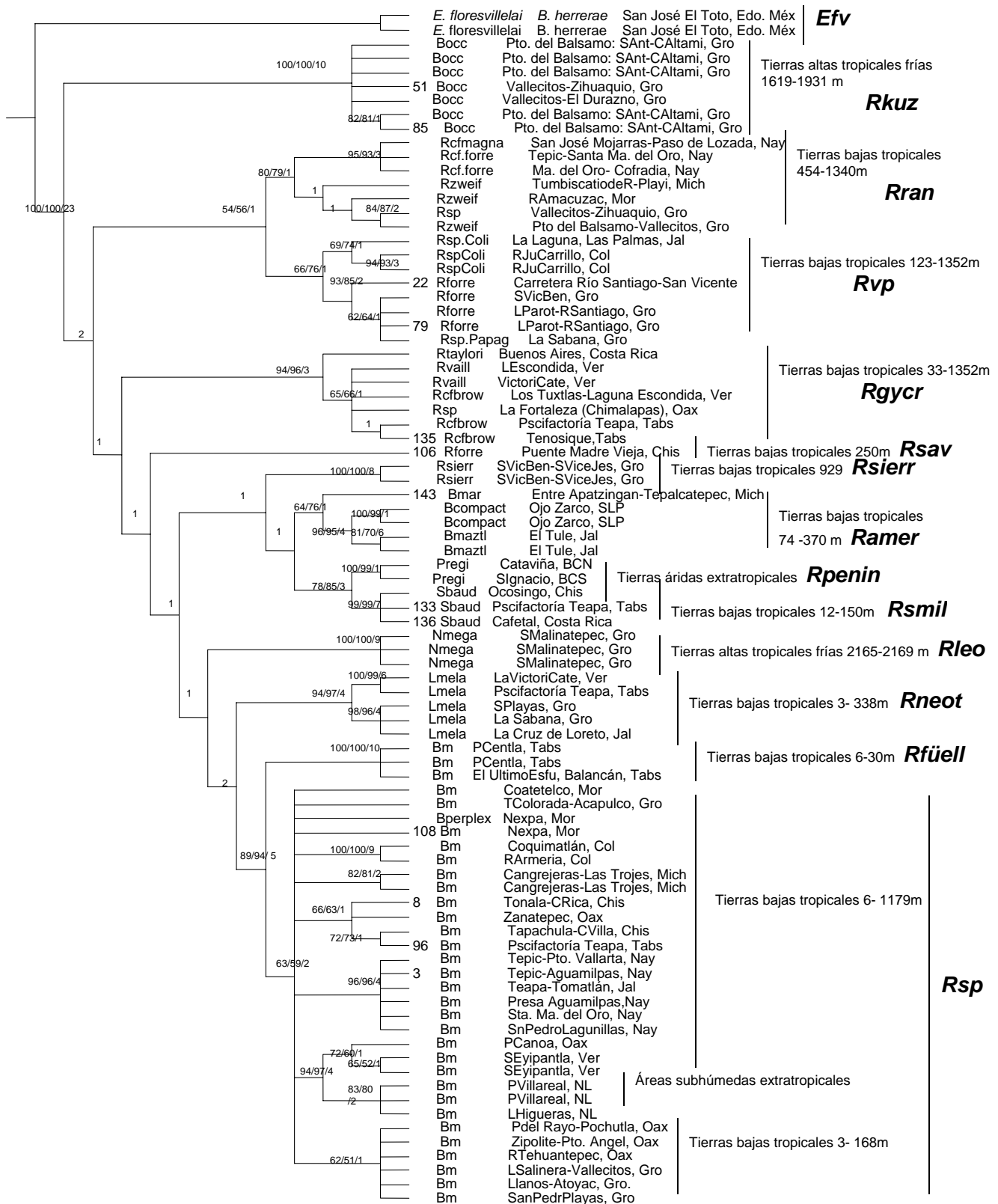


Figura 4. Consenso estricto de 365 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de *Rhabdias* spp. en México, basado en secuencias parciales del gen mitocondrial *COX1* (365 pasos, IC= 0.447, IR= 0.863, RC= 0.386). Se muestran los grupos formados, acrónimos como en la tabla IV. Los valores de Bootstrap/Jackknife/Bremer, por arriba de las ramas.

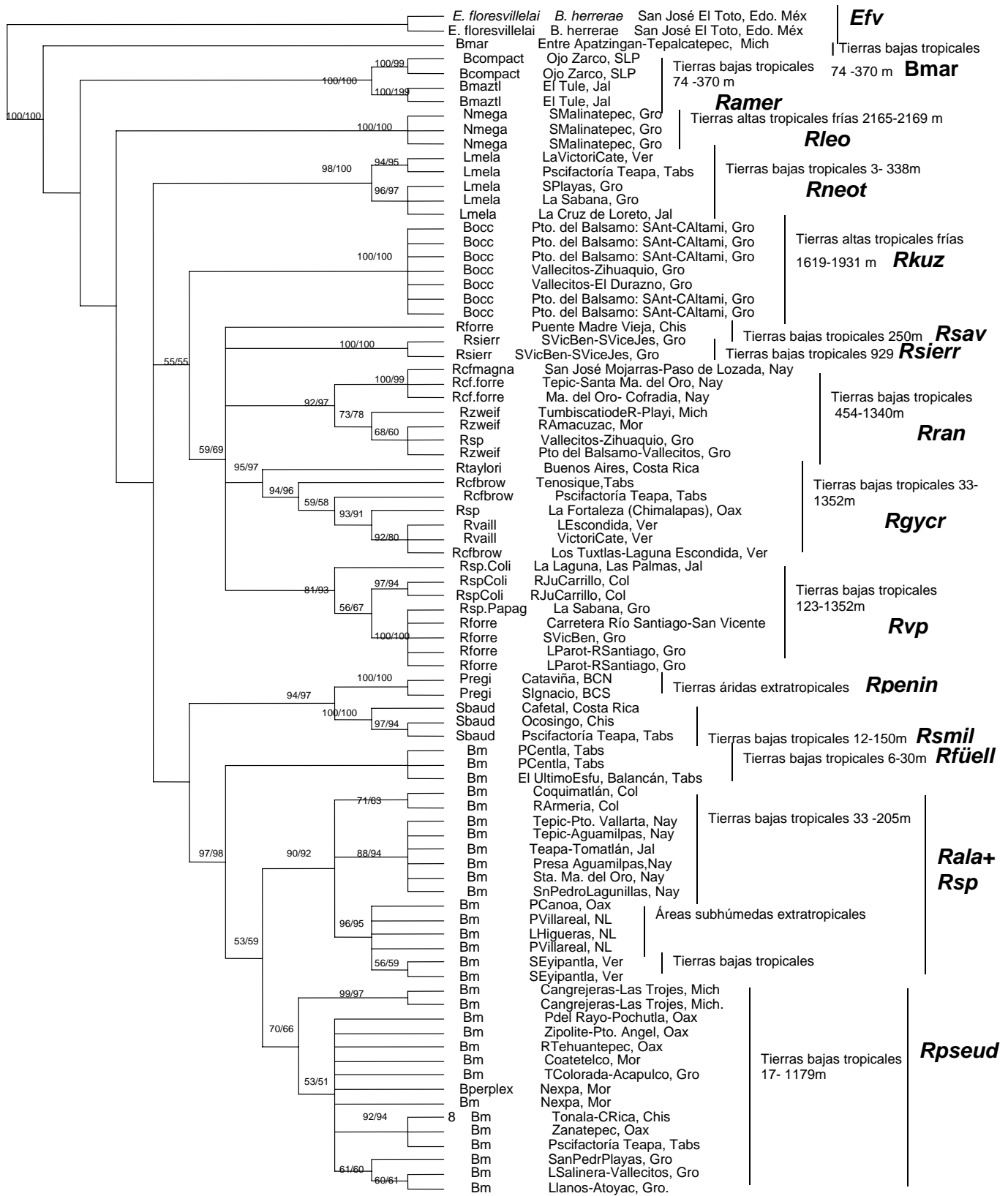


Figura 5. Consenso estricto de 16383 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de *Rhabdias* spp. en México, basado en secuencias parciales del gen mitocondrial *cyt b* (545 pasos, IC= 0.462, IR= 0.883, RC= 0.408). Se muestran los grupos formados, acrónimos como en la tabla IV. Los valores de Bootstrap/Jackknife/Bremer, por arriba de las ramas.

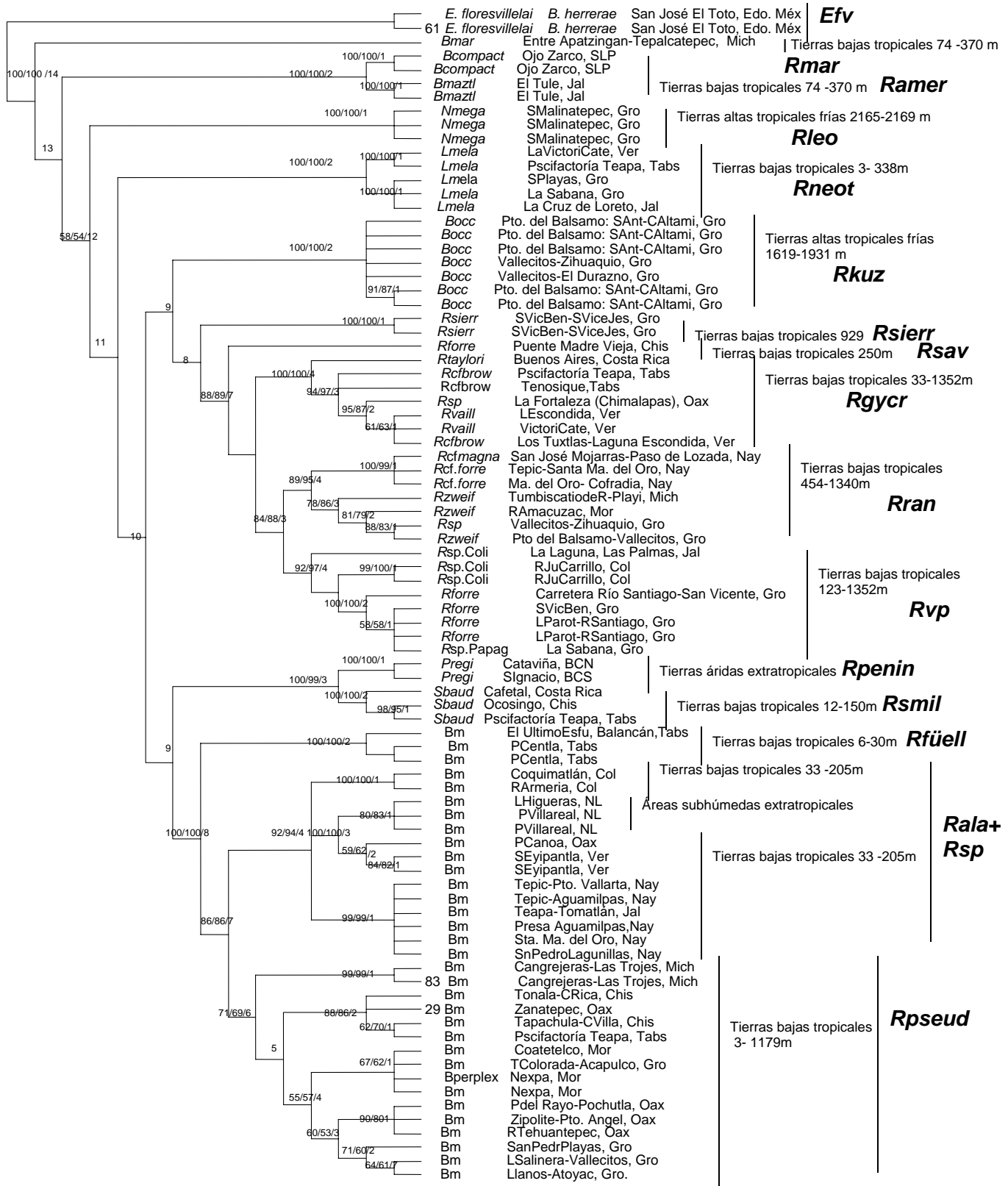


Figura 6. Consenso estricto de 327 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de *Rhabdias* spp. en México, basado en secuencias parciales de los genes mitocondriales *COX1* y *cyt b* (927 pasos, IC= 0.448, IR= 0.871, RC= 0.390). Se muestran los grupos formados, acrónimos como en la tabla IV. Los valores de Bootstrap/Jackknife/Bremer, por arriba de las ramas.

Relaciones filogenéticas y límites entre las especies de *Rhabdias*.

Definir qué es una especie es un problema antiguo y controversial, no hay un concepto universal que pueda ser aplicado en nemátodos (Adams, 1998) y pocos son los debates que se han formulado en cuanto al concepto adecuado (Adams, 1998; Nadler, 2002). Tradicionalmente se han empleado caracteres morfológicos que determinan a las especies en nemátodos empleando conceptos que van desde el tipológico hasta el evolutivo (Adams, 1998).

Con la exploración de nuevas fuentes de caracteres (ej. microscopía electrónica de barrido (MEB) o estudios morfométricos minuciosos), se ha puesto en evidencia la existencia de grupos de parásitos que presentan una gran variabilidad morfológica, estableciendo así morfotipos de una especie, o bien, especies morfológicamente muy similares que han sido consideradas como especies distintas. Cuando esto ocurre se presenta una fuente de información adicional a los caracteres morfológicos que son los moleculares, los cuales resultan ser informativos para poder delimitar a las especies.

Las secuencias de DNA provenientes de más de un gen robustece los análisis filogenéticos y con este tipo de estudios es posible delimitar con mas claridad a las especies (Nadler, 2002). En este punto pueden involucrarse al menos dos conceptos de especie en nemátodos, el evolutivo (Wiley, 1978) y/o el cladístico (una especie puede estar delimitada por una o más autapomorfías) (De Queiroz y Donoghue, 1988).

El presente trabajo adopta el concepto de especie evolutiva propuesto por Simpson (1961) y modificado por Wiley (1978, 1981), que lo definen como: “una especie evolutiva como un linaje único de poblaciones ancestro-descendientes que mantienen su identidad respecto a otros linajes y que tienen sus propias tendencias evolutivas y destino histórico”.

El reconocimiento de grupos monofiléticos es uno de los objetivos primordiales de la sistemática filogenética, lo cual ha sido cuestionado al llevar este reconocimiento a nivel intraespecífico (Graybeal, 1995; Davis, 1996). En este punto existen dos enfoques, el primero es el reconocimiento de grupos monofiléticos (haplogrupos exclusivos *sensu* Wiens y Penkrot, 2002), en la delimitación de especies (Baum y Donoghue, 1995), y el segundo es el reconocimiento de haplogrupos delimitados geográficamente en la búsqueda de patrones de distribución (Avice, 2000).

A continuación se describen los grupos delimitados a partir de los análisis filogenéticos basados en las secuencias parciales de *mtDNA*, caracteres morfológicos y su preferencia hospedatoria (especies de parásitos asociado a grupos de huéspedes).

El taxón más basal de la hipótesis filogenética (análisis de datos combinados, figura 6), incluye a un nuevo taxón procedente de *Bufo marmoratus* (“*Rhabdias* sp.^{1b}”), que es hermano del

resto de los grupos mostrados en la figura 6. A éste le sigue el grupo formado por *Rhabdias* cf. *americanus*, que comprende muestras analizadas procedentes de *Bufo compactilis* Wiegmann, 1833 (= *Anaxyrus compactilis*, Frost et al., 2006) y *B. mazatlanensis* (= *Ollotis mazatlanensis* Taylor, 1940).

Dos grupos se muestran, el formado por *Rhabdias leonae* (parásito de *Norops megapholidotus*) y por otro lado el grupo de *R. neotropicalensis* (parásito de *Leptodactylus melanonotus*).

Después se forman 2 grandes clados. El primero incluye: ((((((*Rhabdias* sp. nov. = "*Rhabdias* cf. *sphaerocephala*"^{III}", procedente de *Ranas* del Pacífico), (*Rhabdias* cf. *ranae*)), *Rhabdias* sp. nov. = "*Rhabdias* cf. *sphaerocephala*"^{III} procedente de *Ranas* del Golfo de México y Costa Rica), *R. savagei*), *Rhabdias* sp. nov. = "*Rhabdias* sp."^{III} procedente de *Rana sierramadrensis*), *Rhabdias kuzmini* parásito de *Bufo occidentalis*).

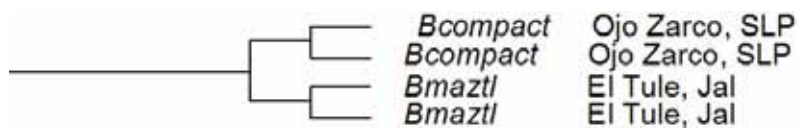
El segundo incluye: ((((*R. pseudosphaerocephala* + *Rhabdias* sp.^{IV}, procedentes de *Bufo marinus*), (*R. alabialis* + *Rhabdias* sp.^V, procedentes de *Bufo marinus*)), (*Rhabdias* cf. *füelleborni* parásito de *Bufo marinus*)), (*R. peninsularis* = "*R. cf. ranae*"^{III} de *Pseudacris regilla*, *Rhabdias* sp. nov. = "*Rhabdias* cf. *sphaerocephala*"^{III} procedente de *Smilisca baudinii*)).

Las especies delimitadas a partir del análisis filogenético de datos combinados, se muestran a continuación:

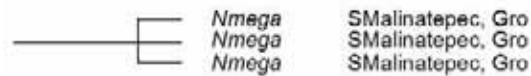
Grupo *Rmar*. Comprende a una población de *Rhabdias* sp.^I. parásita de *Bufo marmoratus* (considerada dentro del grupo de *Rhabdias* cf. *americanus* en el árbol de COX1 y el cual mantiene su independencia en el árbol *cty b* y en el de datos combinados), constituye un nuevo taxón que se distribuye alrededor de los 370m; esta población se encuentra localizada en la Cuenca del Balsas (CB) y está asociada a tierras bajas tropicales.

————— 143 *Bmar* Entre Apatzingan-Tepalcatepec, Mich

Grupo *Ramer*. Incluye a poblaciones de *Rhabdias* cf. *americanus* (apoyo del 100%). *Rhabdias americanus* se describió en la región Neártica (Baker, 1978), pero las poblaciones analizadas de este taxón en México comprenden principalmente una distribución hacia centro y oeste del país, en tierras bajas tropicales.



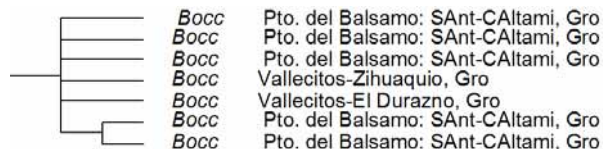
Grupo Rleo. Es un clado exclusivo para *Rhabdias leonae* (apoyo del 100%); este es parásito de *Norops* y endémico en la Sierra Madre del Sur (SMS), asociado a tierras altas tropicales frías (Martínez-Salazar, 2006).



Grupo Rneo. Este grupo se encuentra asociado a *Leptodactylus melanonotus* (apoyo del 100%), su distribución es hacia las tierras bajas tropicales; *Rhabdias neotropicalensis* comprende poblaciones de la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) y de las Tierras Bajas del Pacífico (TBP) (Martínez-Salazar y León-Règagnon, *in prep.*).



Grupo Rkuz. Incluye las poblaciones de *Rhabdias kuzmini* (apoyo del 100%), parásito endémico de *Bufo occidentalis*; éste se distribuye en la Sierra Madre del Sur (SMS) y se encuentra asociado a tierras altas tropicales frías (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007).



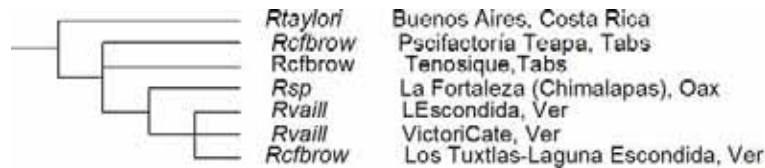
Grupo Rsierr. *Rhabdias* sp. nov. (= *Rhabdias* sp.^{II}), parásito de *Rana sierramadrensis* (apoyo del 100%), se distribuye en la Sierra Madre del Sur (SMS), asociado a las tierras bajas tropicales (~ por los 681m).



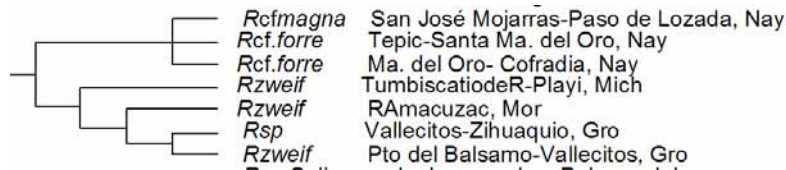
Grupo Rsav. Incluye una muestra de *Rhabdias* cf. *savagei* (apoyo del 88% como hermano del grupo *Rgycr*), procedente de *Rana* cf. *forreri*, este gusano está asociado a tierras bajas en la tierras bajas del Pacífico (TBP) y hay un registro en las en las tierras semiáridas en de Nuevo León (TSANL). Se ha registrado previamente en Costa Rica y en México (Burse y Goldberg, 2005; León-Règagnon *et al.*, 2005).



Grupo Rgycr. Este grupo (considerado previamente como *Rhabdias* cf. *sphaerocephala*^I) se encuentra asociado a un grupo de *Rana* spp. (apoyo del 100%), su distribución es principalmente a lo largo de de la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM), en México y una población de Costa Rica. El nuevo taxón está asociado a las tierras bajas tropicales.



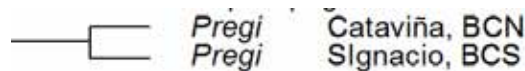
Grupo Rran. *Rhabdias* cf. *ranae* se encuentra asociado a *Rana* spp., su distribución es a lo largo de las Tierras Bajas del Pacífico (TBP) (apoyo del 89%).



Grupo Rvp. Este nuevo taxón (considerado previamente como *Rhabdias* cf. *sphaerocephala*^{III}) se encuentra asociado a *Rana* spp. (apoyo del 92%), se distribuye en las Tierras Bajas del Pacífico (TBP).



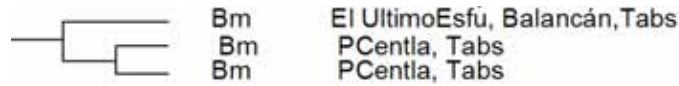
Grupo Rpenin. Este grupo incluyen poblaciones de *Rhabdias peninsularis* (referidas como *Rhabdias* cf. *ranae*^I) se encuentra asociado a *Pseudacris regilla* (apoyo del 100%), y se distribuye en tierras secas extratropicales, a lo largo de la Península de Baja California (PBC) (Martínez-Salazar *et al.* (in prep.)).



Grupo Rsmil. Las poblaciones analizadas de este nuevo taxón provienen de *Smilisca baudinii* de la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) y una población de Costa Rica. Estos ejemplares habían sido identificados como parte *Rhabdias* cf. *sphaerocephala*^{II} (tabla II) (apoyo del 100%).



Grupo *Rfüell*. *Rhabdias füelleborni* es una especie considerada como neotropical (Burse et al., 2003), la localidad tipo de *R. füelleborni* se encuentra en Brasil (Travassos, 1926), pero las poblaciones analizadas en el presente trabajo están asociadas a las tierras bajas tropicales hacia el Golfo de México (apoyo del 100% y como hermano del grupo *Rala* + *Rsp* y *Rpseud* del 86%).



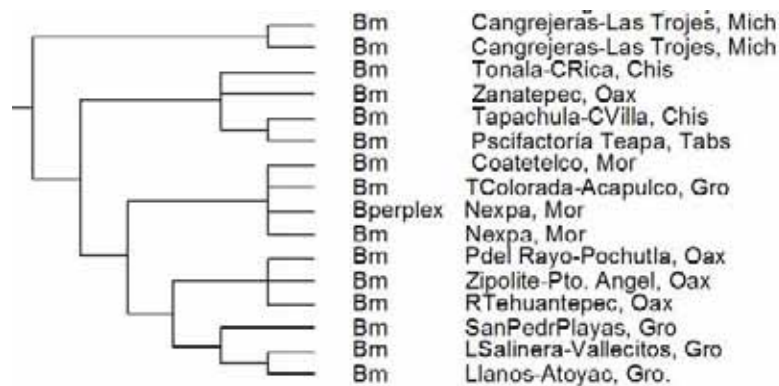
Grupo *Rala+Rsp*. Este grupo comprende poblaciones de *Rhabdias alabialis* (2 subgrupos, con un apoyo del 100 y 99% respectivamente) en politomía con las de *Rhabdias* sp.^v (el grupo *Rala+Rsp* con un soporte del 92%). Las poblaciones analizadas de *Rhabdias alabialis* se encuentran asociadas a las tierras bajas tropicales del Pacífico y para el grupo *Rhabdias* sp.^v se distribuye hacia la Planicie costera del Golfo de México (éste último grupo tiene un apoyo del 100%).



No es clara la delimitación de especies en este grupo formado (*Rala+Rsp*), morfológicamente las poblaciones de *Rhabdias alabialis* se distinguen del resto de las especies similares dentro del género por la ausencia de labios o pseudolabios, sin embargo, muestras consideradas como *R. cf. alabialis* en el presente estudio, ej. en una muestra proveniente de la Carretera Tepic-Aguamilpas, Nayarit (localidad de la muestra #3), se logra detectar una estructura similar a labios (vista apical en SEM), pero no es muy evidente, debido a que se encuentran cubiertos por una capa de gruesa cutícula (ver más adelante figuras 10a y b) y un esófago ligeramente ensanchado; sin embargo, por medio de microscopía óptica los labios no son evidentes. Por otro lado, las poblaciones del grupo formado por las poblaciones de *Rhabdias* sp.^v, muestran 6 labios evidentes (4 submediales y 2 laterales) y con un bulbo esofágico ensanchado (ej. ver más adelante la figura 11a, muestra proveniente de la Presita Villareal, Nuevo León, localidad de las muestras # 48 y 84). Tanto *Rhabdias alabialis* como

Rhabdias sp.^v son parásitas de *Bufo marinus* y a pesar la evidente diferenciación morfológica de estos grupos, molecularmente la independencia de estos grupos no está apoyada.

Grupo *Rpseud*. Este grupo comprende poblaciones de *Rhabdias pseudosphaerocephala* y *Rhabdias* sp.^{iv} parásitos típicos de *Bufo marinus*, este subgrupo se distribuye hacia el centro y hacia tierras bajas tropicales (TBP) (apoyo del 71%). En la mayoría de las muestras de *Rhabdias* sp.^{iv} solo eran evidentes 2 pseudolabios y cuatro labios submediales característicos de *R. pseudosphaerocephala* no eran muy claros ni en los estudios con MEB ni con los de microscopía óptica, sin embargo, por el presente estudio con evidencia molecular se logró corroborar que se tratan de poblaciones de *R. pseudosphaerocephala*.



El grupo *Rala+Rsp* y *Rpseud* aparecen como grupos hermanos, con un apoyo del 86% (ver figura 6), estos grupos parasitan a bufónidos principalmente a *Bufo marinus*. Solo *R. pseudosphaerocephala* se encontró en *Bufo perplexus* Taylor, 1943 (= *Ollotis perplexa* Taylor, 1943) (muestra # 107), éste huésped se encuentra en simpatria con *Bufo marinus*, huésped típico de *R. pseudosphaerocephala*.

Discusión y conclusiones

Análisis filogenéticos

La identificación y descripción de especies es una de las tareas más importantes para los parasitólogos (Lamothe-Argumedo, 1987); el reconocimiento de éstas en su conjunto nos permite establecer aproximaciones sobre de la riqueza específica de un grupo, siendo éste el punto de partida para abordar otros tipos de estudios tales como los de ciclos de vida, desarrollo embrionario, filogenéticos, biogeográficos, etc. La sistemática filogenética en la actualidad constituye la base de la taxonomía, debido a que nos permite generar hipótesis de relaciones de parentesco sujetas a comprobación y así obtener información sobre el posible origen y diversificación de un grupo particular (Pérez-Ponce de León, 1997).

Se ha estimado que los nemátodos son uno de los grupos más abundantes de metazoarios en la tierra (de Ley, 2005); constituyendo uno de los grupos morfológicamente más diversos, así como en términos de riqueza específica. A pesar de este hecho, hay muchas especies que aún están por reconocerse (Hugot *et al.*, 2001). *Rhabdias* es uno de los géneros de nemátodos más numerosos (constituido por casi 60 especies) y debido a que algunas especies presentan una gran similitud morfológica entre sí, se obscurece la clara identificación de éstas. En el presente trabajo se exploró una fuente de caracteres nueva en la taxonomía del grupo, como son los caracteres moleculares basados en secuencias de *mtDNA* (Blaxter, 2004), en el marco de la sistemática filogenética (Nadler, 2002).

Las figuras 4 y 5, muestran que las relaciones interespecíficas son inciertas entre los grupos, difiriendo entre los análisis basados en los genes y con respecto al análisis de datos combinados. Sin embargo, los grupos formados se observa que a partir de los análisis filogenéticos basados en las secuencias parciales de los genes *COX1* y del *cyt b*, así como en el de datos combinados, se mantienen los grupos que incluyen a *Rhabdias* cf. *americanus* (Ramer), *R. leonae* (Rleo), *R. neotropicalensis* (Rneo), *R. kuzmini* (Rkuz), *Rhabdias* sp. parásito de *Rana sierramadrensis* (Rsierr), *R. cf. savagei* (Rsav), *Rhabdias* sp. parásito de ranas de la vertiente del Pacífico (*Rpgycr*), *R. cf. ranae* (Rran), *Rhabdias* sp. parásito de ranas principalmente del Golfo de México y Costa Rica (*Rvp*), *R. peninsularis* parásito de *Pseudacris regilla* (Ppreg), *Rhabdias* sp. parásito de *Smilisca baudinii* (Rsmil) y *R. cf. füelleborni* (Rfüell).

La posición del *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoreus*, muestra # 143, ver tabla II) es controversial. En análisis basado en secuencias parciales del *COX1* (figura 4) se incluye dentro del grupo de *R. cf. americanus*, mientras que en el análisis basado en secuencias parciales del *cyt b* y en el análisis de datos combinados (figura 5 y 6), se excluye de este grupo. Podemos considerarlo como grupo hermano de *R. cf. americanus*. De acuerdo con los valores de soporte que estos últimos análisis presenta el grupo *R. cf. americanus sensu stricto* (excluyen a *Rhabdias* sp. de *B. marmoreus*, muestra # 143) y con base en evidencia morfológica, se propone como un taxón independiente del grupo *R. cf. americanus*. Para respaldar los datos morfológicos y corroborar su independencia, será necesario incluir más muestras de este taxón en el análisis molecular.

En el caso de las muestras asignadas a *R. cf. alabialis*, *R. cf. pseudospherocephala*, *Rhabdias* sp.^{IV} y *Rhabdias* sp.^V, parásitas de *Bufo marinus*, se presentan en politomía en el análisis de las secuencias parciales del gen *COX1* (pero su valor de apoyo es bajo), mientras que en la hipótesis basada en *cyt b* y en el análisis de datos combinados se resuelve parcialmente la identidad de estos taxones. Se forman 2 grupos, uno formado por las

poblaciones originalmente asignadas a *R. cf. pseudospherocephala* y a *Rhabdias* sp.^{IV}, mientras que el otro grupo contiene las poblaciones morfológicamente muy distintas, *R. cf. alabialis* y *Rhabdias* sp.^V

Las poblaciones de *Rhabdias* sp.^{IV}, corresponden con *R. pseudospherocephala*. No hay una clara delimitación molecular entre las poblaciones de *R. cf. alabialis* y *Rhabdias* sp.^V. Es necesario incluir más muestras de otras localidades o genes (ej. secuencias de región ITS-1 del rDNA) para esclarecer la identidad específica de estas poblaciones en conflicto.

Desafortunadamente no se cuenta con ninguna secuencia de *R. cf. alabialis* para poder corroborar la información morfológica previa. En el caso de las poblaciones asignadas a *R. pseudospherocephala*, será necesario corroborar la identidad específica comparando con las secuencias de rDNA (ITS1 e ITS2) disponibles en genbank (Tkach *et al.*, 2006; Kuzmin *et al.*, 2007).

Con base en el análisis filogenético de datos combinados, se exploraron algunos caracteres morfológicos de importancia taxonómica (Baker, 1978; Kuzmin *et al.*, 2003). A partir del estudio morfológico previo y del análisis filogenético molecular, se logró esclarecer algunas de las controversias acerca los registros de *Rhabdias* con una preferencia hospedatoria amplia (ej. Bravo y Caballero y Caballero, 1940; Bursey y Goldberg, 2001; Caballero y Caballero, 1949; Cabrera-Guzmán, 2002; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Goldberg *et al.*, 2001; Goldberg y Bursey, 2002; León-Règagnon *et al.*, 2005; Paredes-Calderón, 2004). Dichos aspectos se abordan en varias secciones.

Mapeo de algunos caracteres de importancia taxonómica en *Rhabdias*.

a) Forma y distribución de los labios (o pseudolabios) en el análisis filogenético de datos combinados: en la figura 7 se presenta el mapeo de uno de los caracteres de importancia taxonómica en rhabdiásidos (Kuzmin *et al.*, 2003), la disposición y número de labios (o pseudolabios) en el análisis filogenético de datos combinados.

Se puede observar *a grosso modo* que la presencia de 6 labios (4 submediales y 2 laterales) es probablemente una condición plesiomórfica y la más común en el grupo. La ausencia de labios se presenta como un autapomorfía de *R. alabialis*, y la condición de 6 labios circumorales es una autapomorfía de *Rhabdias* sp. (de la vertiente del Golfo de México y Costa Rica). La condición de 4 labios y de 6 labios muy próximos entre sí, aparentemente ha aparecido más de una vez independientemente en la historia evolutiva del grupo.

b) La posición de la vulva en el análisis filogenético de datos combinados: en la figura 8 se presenta el mapeo de la localización de la vulva (expresado en % de la longitud del cuerpo),

en el análisis filogenético de datos combinados. Se observa que la condición más común y probablemente la condición plesiomórfica es la presencia de una vulva hacia la mitad del cuerpo (ecuatorial); sin embargo esta característica varía entre las especies analizadas. La posición post-euatorial de la vulva agrupa a las especies de *Rhabdias* de ranas (excepto a *Rhabdias* sp. parásito de *Rana sierramadrensis*). La posición pre-euatorial de la vulva se observa como una autapomorfía del taxón *R. cf. fuelleborni*, mientras que las otras condiciones han aparecido más de una vez en la evolución del grupo.

Se podría decir con base en estos resultados, que la posición de la vulva en *Rhabdias* es una característica que de manera general refleja las afinidades filogenéticas de algunas de estas especies de *Rhabdias*.

c) *Tamaño corporal en el análisis filogenético de datos combinados*: en la misma figura 8, se muestran los intervalos expresados en mm, de la longitud corporal. Con base en esta característica, se distinguen especies relativamente “pequeñas” (ej. de 3.23 –7.45 mm) y especies grandes” (ej. de 7.57 a 19.19 mm). Las especies de *Rhabdias* de ránidos, hílidos y leptodactílidos pueden considerarse como “pequeñas”, mientras las de bufónidos y polichrótidos pueden considerarse como especies “grandes” (figura 8).

Preferencia hospedatoria en *Rhabdias* en México.

La preferencia hospedatoria se ha considerado como un carácter adicional para la determinación de las especies de *Rhabdias* (Burseley *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Tkach *et al.*, 2006), sin embargo esta característica no había sido explorada en un contexto filogenético.

Con base en los resultados del análisis de datos combinados (o análisis de datos separados), podemos corroborar que la preferencia hospedatoria puede ser un carácter adicional que puede contribuir en la delimitación de grupos de especies de *Rhabdias*.

En la figura 7, se puede observar un patrón en relación con la preferencia hospedatoria: hay una asociación entre grupos de especies de *Rhabdias* y los huéspedes a los que parasitan, lo que está respaldado por los valores altos de bootstrap que se presentan en cada grupo.

Esta preferencia hospedatoria es más estrecha entre los grupos de *Rhabdias* y sus huéspedes, de lo que tradicionalmente se había sugerido, en general nos permite observar un patrón, de manera general podemos afirmar que: ninguna especie de *Rhabdias* de bufónidos podrá alojarse en grupos de ránidos, o viceversa. Tampoco, encontraremos una especie de *Rhabdias* de lagartijas, como parásitos de anfibios. Lo que si es posible encontrar dentro de este sistema parásito-hospedero, son grupos de especies de *Rhabdias* cercanamente

emparentadas que habitan una misma especie de huésped (ej. *Rhabdias alabialis*, *Rhabdias* cf. *fuelleborni* y *R. pseudosphaerocephala* son parásitos típicos de *Bufo marinus*).

Si encontramos registros de una especie particular de *Rhabdias* en varios grupos (familias u órdenes de huéspedes), será necesario corroborar su determinación. No hay que olvidar en la morfología por sí, no permite la fácil diferenciación entre especies muy similares, más bien, podemos emplear una combinación de caracteres para establecer la identidad específica de alguna *Rhabdias* de interés. Un buen inicio para la identificación en las especies del género *Rhabdias*, además de la distribución geográfica, sería basarnos en los grupos a los que preferentemente parasita (ver figura 7).

Debido a que estos gusanos son cosmopolitas, y desafortunadamente no contamos con la suficiente información sobre su distribución geográfica o ciclos de vida, la preferencia hospedatoria podría constituir un elemento importante en la sistemática del género (la información obtenida a partir de los análisis filogenéticos respalda esta sugerencia, ver figura 7 y 8).

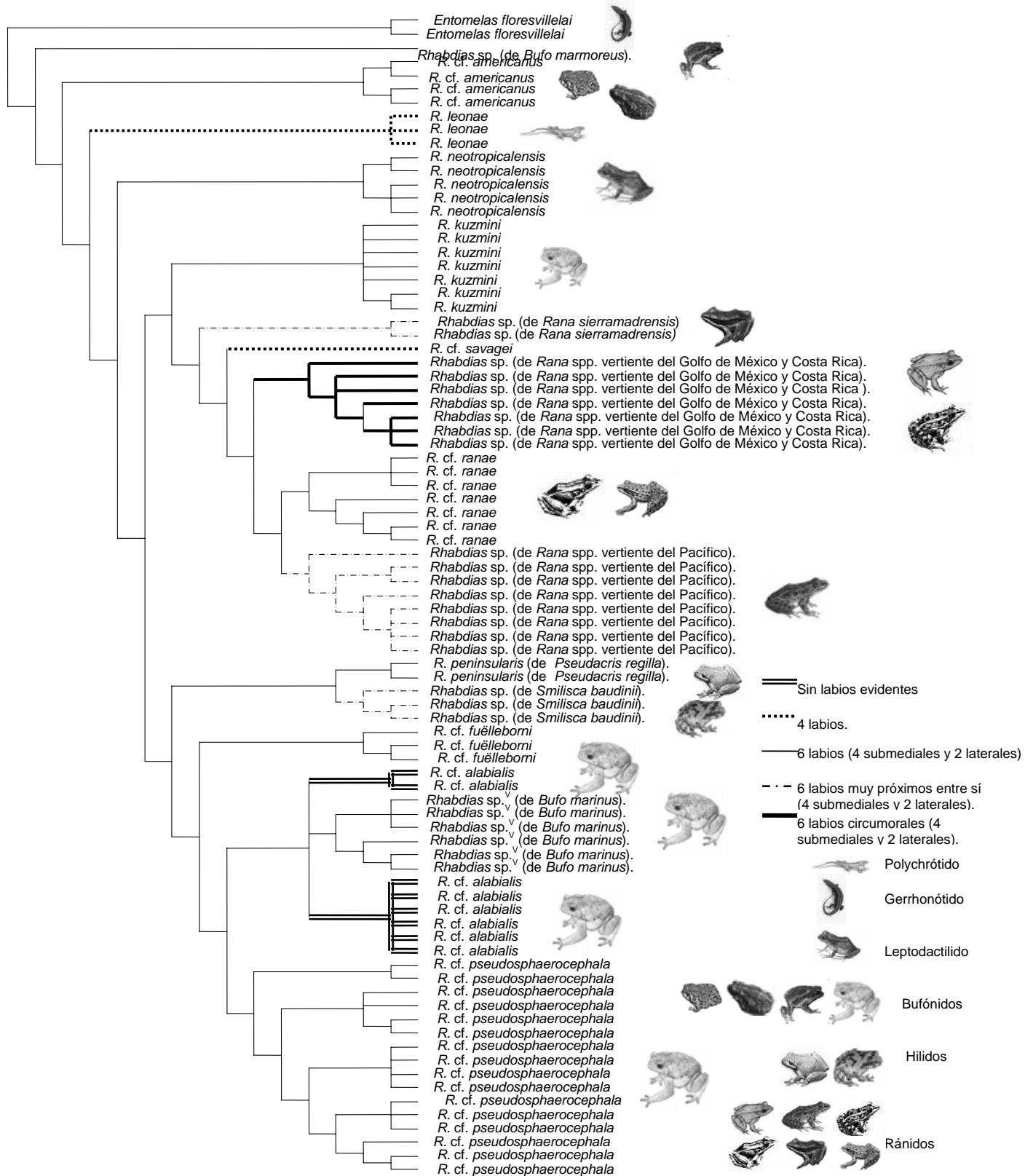


Figura 7. Se muestra el mapeo de la disposición y número de labios (o pseudolabios), carácter de importancia taxonómica en Rhabdiasidae, en el árbol de consenso estricto de 327 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de *Rhabdias* spp. en México, basado en secuencias parciales de los genes mitocondriales *COX1* y *cyt b* (se muestran los valores de bootstrap). Ver tabla IV para los acrónimos.

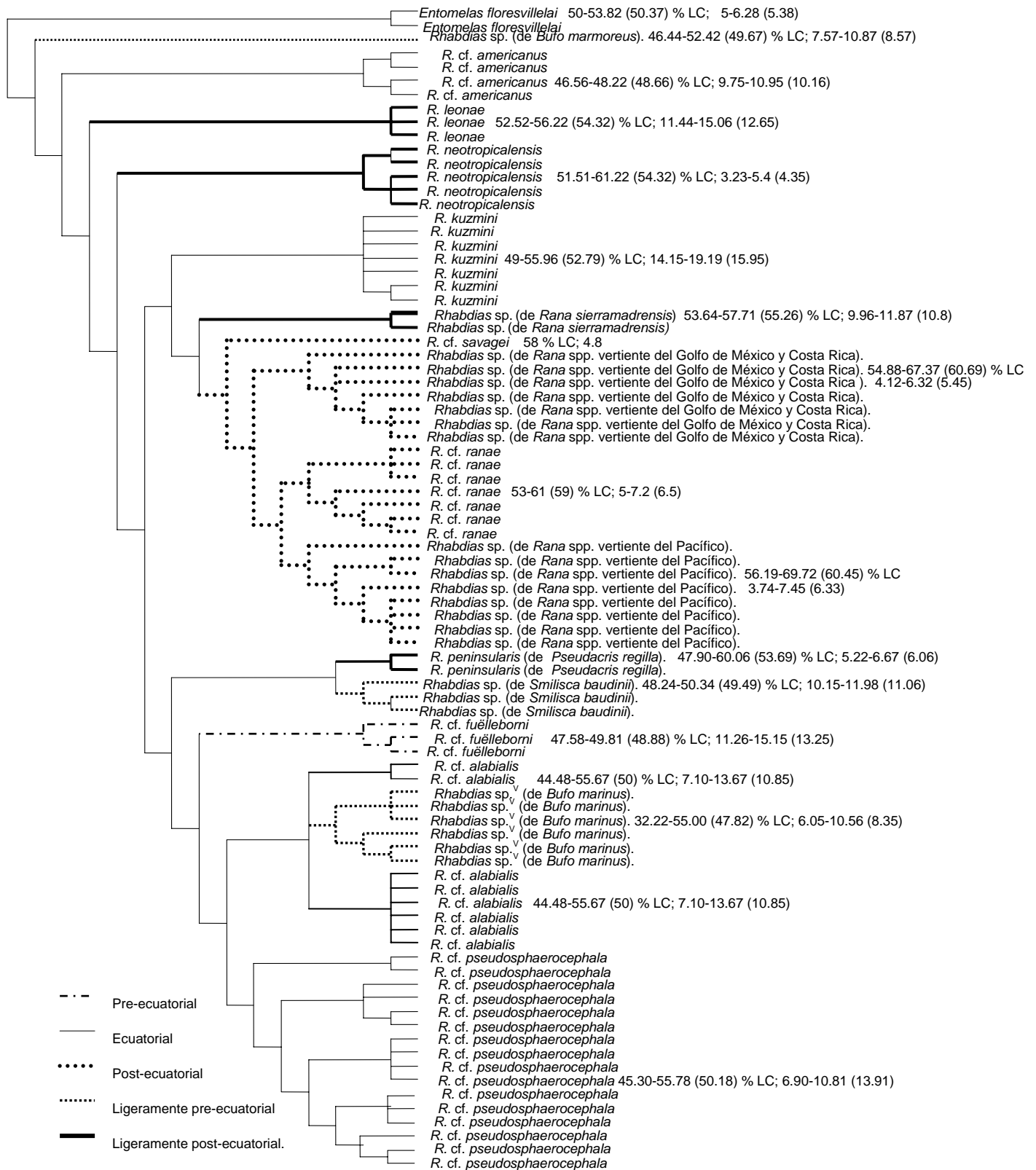


Figura 8. Se muestra el mapeo de la disposición de vulva con respecto a la longitud el cuerpo (LC), y el tamaño corporal (mm), caracteres de importancia taxonómica en Rhabdiasidae, en el árbol de consenso estricto de 327 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de *Rhabdias* spp. en México, basado en secuencias parciales de los genes mitocondriales *COX1* y *cyt b* (se muestran los valores de bootstrap).

Implicaciones taxonómicas

Debido a la estrecha preferencia hospedatoria detectada en el análisis filogenético del grupo (ver figura 7), fue necesario corroborar algunos registros dudosos en México (algunos de ellos con evidencia molecular y otros solo con morfología).

***Rhabdias ranae*.**

Se ha encontrado registros de *Rhabdias ranae* en México en diversos grupos de huéspedes (ej. distintos de ránidos y un leptodactílido), por lo cual la determinación de este material se pone en duda.

Esta especie ha sido registrada en *Pseudacris regilla* (Goldberg *et al.*, 2001), *Leptodactylus melanonotus* (Goldberg y Bursey, 2002), *Rana magnaocularis* (Goldberg y Bursey, 2002) y en *R. tarahumarae* (Bursey y Goldberg, 2001). Tanto los registros de *Rhabdias ranae* en *Pseudacris regilla* (Goldberg *et al.*, 2001), como los de *Leptodactylus melanonotus* (Goldberg y Bursey, 2002) son controversiales.

Al re-examinar el material determinado como *Rhabdias ranae* de *Leptodactylus melanonotus* procedente de Alamo, Sonora (USNPC089813.00; Goldberg y Bursey, 2002) y aquel determinado como *R. sphaerocephala* procedente de la Barra de Sontecompan, Veracruz (CNHE 4603), se observó que éste corresponde con una especie nueva, la que ya estaba siendo descrita, *Rhabdias neotropicalensis* (In prep.).

Goldberg *et al.* (2002), registraron la presencia de *R. elegans* en esta misma especie de huésped, desafortunadamente el material no fue depositado en alguna colección, por lo que no fue posible re-examinarlo. Dada la preferencia hospedatoria y la localidad de este registro (Laguna Escondida, Veracruz) y con base en nuestros análisis filogenéticos, podemos adelantar que se trata de *Rhabdias neotropicalensis* (In prep.).

Mediante el análisis molecular (*COX1* + *cyt b*, o por evidencia separada), se mantiene la separación de los grupos formados por un lado *Rhabdias peninsularis* de *Pseudacris regilla* (grupo *Rpenin*), y *R. neotropicalensis* por el otro, aquella procedente de *Leptodactylus melanonotus* (grupo *Rneot*),

El grupo *Rran*, constituido exclusivamente por *Rhabdias* cf. *ranae*, incluye una muestra de *Rana* cf. *magnaocularis* (*R. ranae* se había registrado en este huésped por Goldberg y Bursey, 2002). Lamentablemente, no fue posible recolectar muestras de *Rhabdias ranae* de *Rana tarahumarae* (Bursey y Goldberg, 2001), para confirmar también su identificación. *Rhabdias* cf. *ranae* (grupo *Rran*) mantienen su independencia del grupo de *R. peninsularis* de *Pseudacris regilla* (*Rpenin*).

Morfológicamente, *Rhabdias* parásito de *Leptodactylus melanonotus* y *Rhabdias* de *Pseudacris regilla* presentan cierta similitud morfológica con *Rhabdias ranae*, de ahí la posible confusión en su determinación empleando exclusivamente caracteres morfológicos; sin embargo, al explorar la región anterior y posterior anterior del cuerpo por medio de SEM, se puede ver claramente una diferencia en su forma (ver figura 9).

La preferencia hospedatoria como un elemento adicional en la taxonomía del género y algunos caracteres morfológicos permitieron claramente la separación entre estos ejemplares (Martínez-Salazar *et al.* (in prep.), Martínez-Salazar y León-Règagnon (in prep.)).

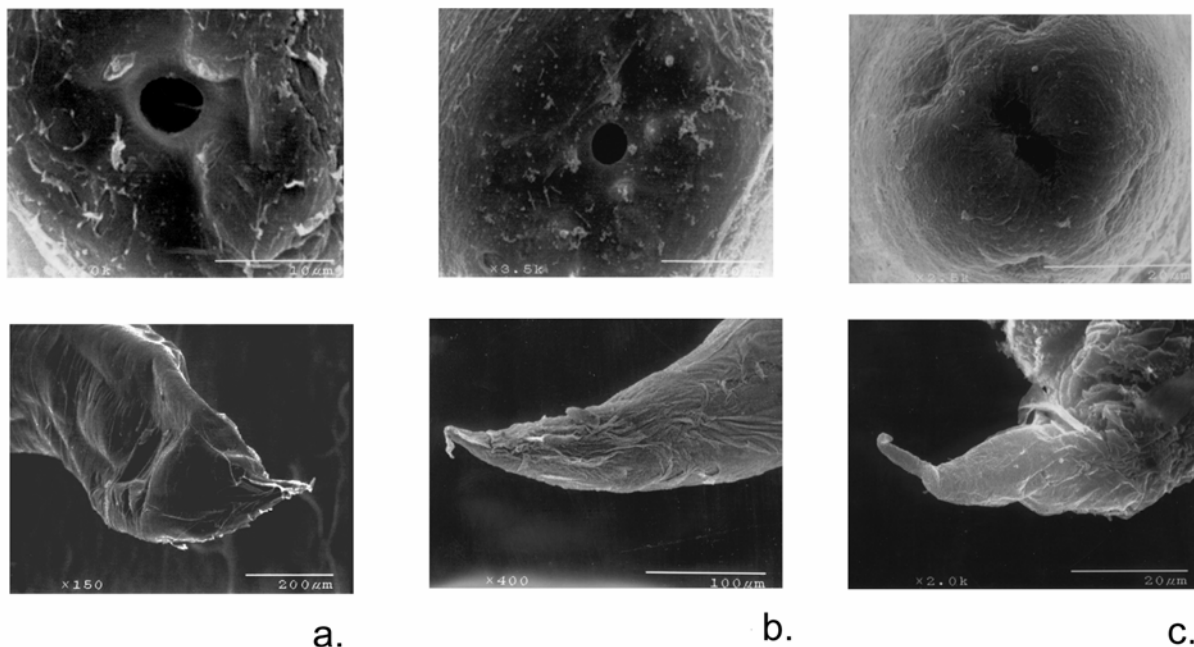


Figura 9. *Rhabdias* que se han considerado como *R. cf. ranae*. a. Región anterior y posterior (parásito de *Pseudacris regilla* (procedente de Cataviña, Baja California Norte (Martínez-Salazar *et al.*, in prep.)). b. Región anterior y posterior (parásito de *Leptodactylus melanonotus*, procedente de La Cruz de Loreto, Jalisco (Martínez-Salazar y León-Règagnon, in prep.)). c. Región anterior y posterior (parásito de *Rana* sp., procedente de Carretera Tumbiscatio de Ruiz-Playitas, Michoacán). Valores de la escala dada en μm .

***Rhabdias füelleborni*.**

Rhabdias füelleborni fue originalmente descrita en Brasil como parásito de *Bufo marinus* (Travassos, 1926). En México esta ha sido registrada en diversos géneros de anfibios: *Bufo marinus* (Goldberg *et al.*, 2002; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; León-Règagnon *et al.*, 2005), *B. marmoreus* (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000), *B. valliceps* (Galicia-Guerrero, 1998⁴), *Rana*

⁴ Galicia-Guerrero, S. 1998. Helmintos parásitos de tres especies de *Bufo* en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.

berlandieri (= *Lithobates berlandieri*) (León-Règagnon *et al.*, 2005), *R. vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*) (Goldberg *et al.*, 2002), y *Smilisca cyanosticta* Smith, 1953 (Goldberg *et al.*, 2002).

No fue posible recolectar e incluir muestras de *Rhabdias* provenientes de *Smilisca cyanosticta* o de *Bufo valliceps* para estudios morfológicos y/o moleculares.

Las muestras de *Rhabdias* cf. *füelleborni* (grupo *Rfüe*) mediante el análisis molecular, muestran independencia de aquellas muestras provenientes de *Bufo marmoreus*, y de *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*) (Paredes-Calderón *et al.* (2004) registraron en este huésped a *Rhabdias* cf. *sphaerocephala*¹ (como se denota en el presente trabajo, ver tabla II).

Mientras que las muestras de *Rhabdias* provenientes de *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*), constituyen un nuevo taxón, que mantiene independencia de *Rhabdias* cf. *füelleborni*. La única muestra analizada de *Bufo marmoreus* (denotada como *Rhabdias* sp.¹ en el presente trabajo, grupo *Rmar*), también formó un grupo independiente de *Rhabdias* cf. *füelleborni* y de los otros grupos de bufónidos (1) *R. cf. pseudosphaerocephala* y 2) *R. alabialis* + *Rhabdias* sp.^v

Las muestras de *Rhabdias* sp.^v (ej. muestras # 15, 44, 56 y 13, ver tabla II) de *Bufo marinus* habían sido consideradas como *R. füelleborni* parásito de *Bufo marinus* (León-Règagnon *et al.*, 2005), sin embargo, debido a su gran similitud morfológica entre *R. füelleborni* y *Rhabdias* sp.^v, se habían determinado incorrectamente. *Rhabdias* sp.^v, forma un subgrupo que se encuentra en politomía con poblaciones de *R. cf. alabialis* (ver figura 6); para poder resolver esta politomía será necesario incluir más material de *Rhabdias* de *Bufo marinus* del centro del país y otras especies relacionadas al análisis filogenético, y así corroborar la identidad de *Rhabdias* sp.^v

Como *R. cf. alabialis* y *Rhabdias* sp.^v (grupos muy relacionados) parasitan a *Bufo marinus*, esto podría ser un elemento adicional para provocar que la taxonomía entre grupos sea conflictiva. Como anteriormente se mencionó, *Rhabdias* sp.^v sí se logra diferenciar de *Rhabdias* cf. *alabialis*, principalmente en la forma y disposición de labios (4 submediales y 2 laterales), mientras que *R. alabialis* carece de éstos.

A pesar de esta diferencia, en los ejemplares de *R. cf. alabialis* se logró detectar una estructura en la región anterior que se asemejan a los “labios”, esa estructura no es muy evidente, debido a que se encuentran cubierta por cutícula, impidiendo verla claramente (ver la figuras 10 a y b, ejemplares provenientes de la carretera Tepic-Aguamilpas, Nayarit -localidad de la muestra #3).

De cualquier forma a pesar de esta determinación morfológica, se requieren nuevos estudios morfológicos y moleculares para esclarecer la identidad de *Rhabdias* sp.^v y determinar si *R. alabialis* presenta “labios” poco o escasamente desarrollados, más que si carece de ellos como se describió originalmente.

En la actualidad, no se cuenta con ninguna secuencia de *rDNA* o *mtDNA* disponible en Genbank para *Rhabdias alabialis*, que pudiera ayudarnos para corroborar la identificación del material estudiado, solo hay secuencias del *rDNA* para *R. bakeri*, *R. ranae* y *R. pseudosphaerocephala*; Tkach *et al.* (2006) y Kuzmin *et al.* (2007), sugieren el empleo de secuencias de la región ITS-1 del *rDNA* para identificar a las especies en *Rhabdias*. Será necesario explorar la región ITS-1 en los ejemplares aquí estudiados.

Se pueden diferenciar de manera preliminar algunas muestras que habían sido consideradas originalmente como *R. fülleborni* provenientes de distintos grupos de huéspedes y por medio de algunos caracteres morfológicos (ver figuras 10 y 11). Las descripciones de *Rhabdias* sp. proveniente de *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*) (ejemplares tratados como *R. cf. sphaerocephala*¹ y/o *R. cf. fülleborni*) y de *Bufo marmoratus* (*Rhabdias* sp.¹) se presentan más adelante.

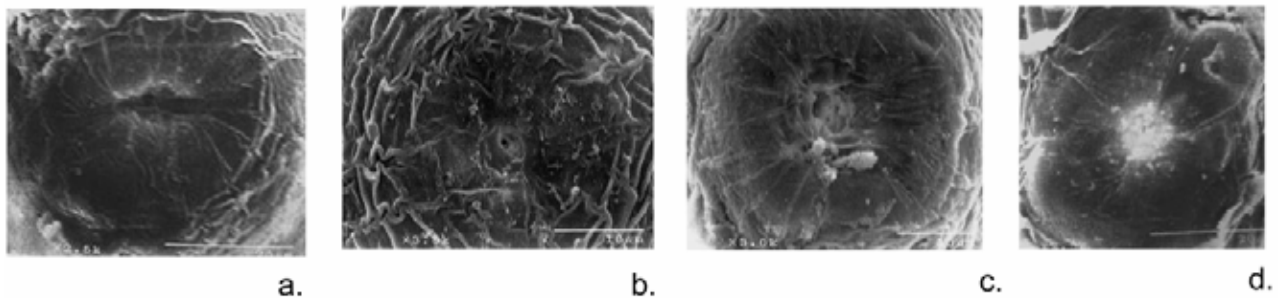


Figura 10. *Rhabdias* cf. *alabialis* parásito de *B. marinus*, procedente de Carretera Tepic-Aguamilpas, Nayarit: a. Región anterior (no hay labios), b. Región anterior (no es muy claro la presencia de labios, que se encuentran cubiertos por la cutícula). *Rhabdias* cf. *alabialis* parásito de *B. marinus*, procedente de Coquimatlán, Colima: c. Región anterior (no hay labios). *Rhabdias* cf. *fülleborni* parásito de *Bufo marinus*, procedente de Pantanos de Centla, Tabasco: d. Región anterior (la presencia de 4 labios submediales y 2 pseudolabios laterales no muy evidentes). Valores de la escala dada en μm .

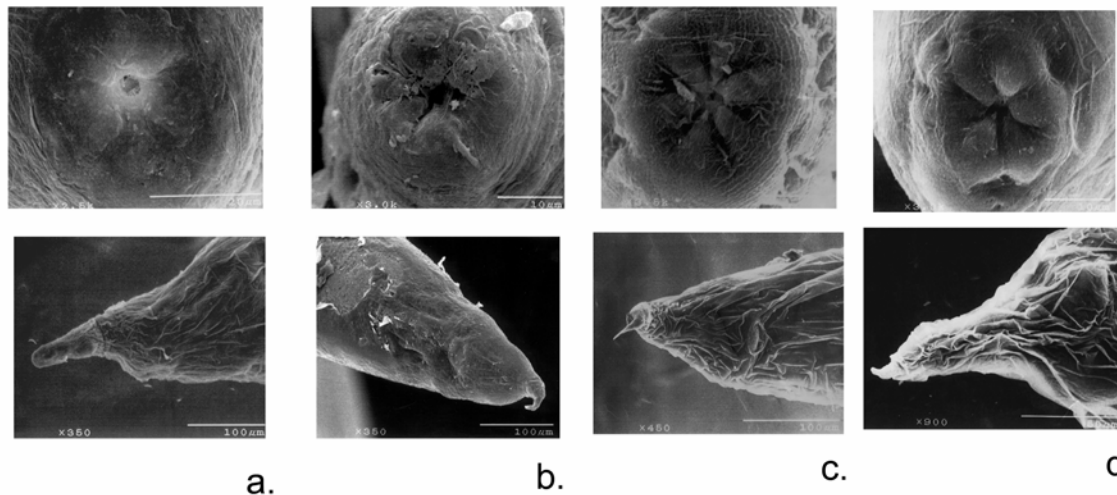


Figura 11. *Rhabdias* que han consideradas como *R. cf. fülleborni*. a. Región anterior y posterior (parásito de *Bufo marinus*, procedente de Presita Villareal, Nuevo León). b. Región anterior y posterior (parásito de *B. marmoreus*, procedente del Tule, Jalisco). c. Región anterior y posterior (parásito de *Rana berlandieri*, Chimalapas, Oaxaca). d. Región anterior y posterior (parásito de *Rana vaillanti*, procedente de Laguna Escondida, Veracruz). 6 labios: circumorales en las *Rhabdias* de *Rana berlandieri* y *Rana vaillanti*. 6 labios: 4 submediales y 2 laterales en las *Rhabdias* de *Bufo marinus* y *B. marmoreus*. Valores de la escala dada en μm .

***Rhabdias americanus*.**

Rhabdias americanus ha sido registrada como parásito típico de varios miembros dentro de la familia Bufonidae en la región Neártica (Baker, 1978; Kuzmin *et al.*, 2003). Se encontró por primera vez como parásito de *Bufo americanus* en Ontario, Canadá, y a partir de este momento se ha recolectado en diversas especies: *Bufo alvarius* Girard en Baird, 1859 (= *Ollotis alvaria* Girard en Baird, 1859), *B. americanus* Holbrook, 1836 (= *Anaxyrus americanus* Holbrook, 1836), *B. cognatus* Say en James, 1823 (= *A. cognatus* Say en James, 1823), *B. debilis* Girard, 1854 (= *A. debilis* Girard, 1854), *B. hemiophrys* Cope, 1886 (= *A. hemiophrys* Cope, 1886), *B. microscaphus* Cope, 1867 (= *A. microscaphus* Cope, 1867), *B. retiformis* Sanders y Smith, 1951 (= *A. retiformis* Sanders y Smith, 1951) y *B. woodhousii* Girard, 1854 (= *A. woodhousii* Girard, 1854) (Baker, 1978, 1987; Goldberg y Bursey, 1991, Goldberg *et al.*, 1995; Bursey y Goldberg, 1998; Bolek y Coggins, 2000, Kuzmin *et al.*, 2003; Reiber *et al.*, 1940).

Hay dos registros de *Rhabdias americanus* en *Spea multiplicata* Cope, 1863 (en Nuevo México) y en *Scaphiopus couchii* Baird, 1854 (en Arizona) (Goldberg *et al.*, 1995), sin embargo, dada la preferencia hospedatoria mostrada en el presente estudio molecular, podemos sugerir que es necesario corroborar esta determinación, ya que *Spea* y *Scaphiopus* son de la familia Scaphiopodidae, no de la Bufonidae.

En México, como ya se mencionó se ha registrado en *Bufo kelloggi* Taylor, 1938 (= *Anaxyrus kelloggi* Taylor, 1938), *B. mazatlanensis* (Goldberg y Bursey, 2002) y en *Smilisca baudinii* (Goldberg y Bursey, 2002).

En el análisis molecular se incluyó una muestra de *Rhabdias* cf. *americanus* de *Bufo compactilis*. Cabe mencionar que Kuntz (1941), registra a *Rhabdias* sp. en *Bufo speciosus* Girard, 1854 (= *Anaxyrus speciosus* Girard, 1854; = *B. compactilis* Wiegmann, 1833), y muy probablemente se trata de *Rhabdias americanus*, como lo sugiere dada la evidencia del presente estudio.

Por otro lado, sabemos que el registro de *Smilisca baudinii* es controversial, debido a que la preferencia hospedatoria de *Rhabdias americanus* es a Bufonidae no a Hylidae. En el análisis molecular (*COX1* + *cyt b*, o por evidencia separada), se mantienen separados los grupos formados por los ejemplares de *Rhabdias* cf. *americanus* de *Bufo mazatlanensis* + *B. compactilis*, de los de *Smilisca baudinii* (*Rhabdias* cf. *sphaerocephala*^{II}).

Además de la evidencia molecular, es posible diferenciar morfológicamente a ambos grupos (figura 12), los detalles de esta diferenciación, así como la descripción de la especie nueva parásita de *Smilisca baudinii* se presentan más adelante.

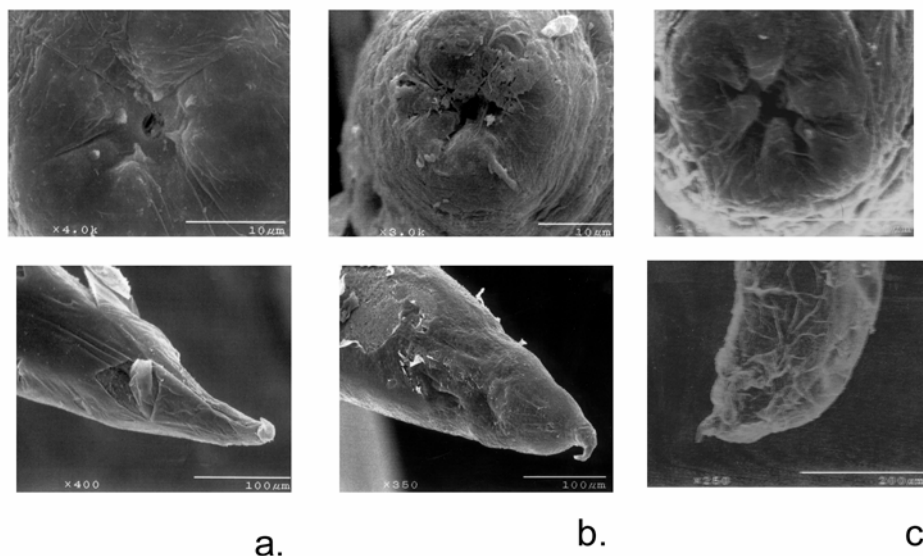


Figura 12. *Rhabdias* cf. *americanus* y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*). *Rhabdias* cf. *americanus*: a. Región anterior y posterior (parásito de *Bufo compactilis*, Ojo Zarco, San Luis Potosí. b. Región anterior y posterior (parásito de *B. mazatlanensis*, procedente del Tule, Jalisco). *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii* procedente de El Potrero, Veracruz): c. Región anterior y posterior. Valores de la escala dada en mm. Todas ellas presentan una similitud en comparación con la forma y disposición del número de labios (4) y pseudolabios (2), pero la preferencia hospedatoria soporta la separación entre ellas (ver figura 6).

***Rhabdias* cf. *sphaerocephala*.**

Recientemente, se ha comprobado que *Rhabdias sphaerocephala* no existe en América (Kuzmin *et al.*, 2007). Estos autores basándose en un estudio morfológico y molecular de material de Costa Rica y Nicaragua, comentan que los registros previos de Bravo-Hollis y Caballero y Caballero (1940), Brenes y Bravo-Hollis (1959) y Kloss (1971, 1974), asignados a *R. sphaerocephala* como parásito de *Bufo marinus* son incorrectos e implícitamente sugieren que se trata de *R. pseudosphaerocephala*. Desafortunadamente en el trabajo de Kuzmin *et al.* (2007), no emplearon muestras de México, para poder corroborar su afirmación.

Originalmente *R. sphaerocephala* se ha registrado en un amplio espectro de huéspedes en México (distintas familias de anfibios), además de *Bufo marinus* (huésped tipo de *R. pseudosphaerocephala*): *Smilisca baudinii* (en Lamothe-Argumedo *et al.*, 1997), *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*) (Martínez, 1969⁵), *R. forreri* (= *Lithobates forreri*) (material depositado en CNHE 4457, 4458 y 5559 fue originalmente designado a ésta especie por Cabrera-Guzmán, 2002, y posteriormente en Cabrera *et al.*, 2007, la registran como *Rhabdias* sp.), y en *Rana vaillantii* (= *Lithobates vaillantii*) (Paredes-Calderón *et al.*, 2004) (ver figura 14).

Al re-examinar el material de *Rhabdias* cf. *sphaerocephala* depositado en CNHE y con base en material proveniente de diversas recolectas efectuadas en el presente trabajo, se trataron de esclarecer algunos de estos registros controversiales. Será necesario corroborar la información presentada en el trabajo basada en evidencia morfológica con nuevos estudios moleculares (ej. Tkach *et al.* 2006 y Kuzmin *et al.* 2007, han sugerido comparar secuencias de la región ITS-1 del rDNA para delimitar a las especies de *Rhabdias*).

En el caso de la forma recolectada de *Rana vaillantii* (= *Lithobates vaillantii*) de Laguna Escondida, Veracruz (*Rhabdias* cf. *sphaerocephala*¹), había sido considerada como *Rhabdias* cf. *fuelleborni* (Goldberg *et al.*, 2002), o como *R. cf. sphaerocephala* (Paredes-Calderón, 2004), constituye un nuevo taxón (grupo formado por *Rgycr*, ver figura 6). Este grupo mantiene su independencia de *Rhabdias* cf. *fuelleborni* o de *R. cf. pseudosphaerocephala* (= *R. cf. sphaerocephala*).

La presencia de *Rhabdias pseudosphaerocephala* en México (= afirmación de Kuzmin *et al.*, 2007 para algunos registros previos de *R. cf. sphaerocephala* de *Bufo marinus* en México), fue explorada en el presente trabajo a partir del material depositado en la CNHE, empleando otras fuentes de caracteres adicionales (MEB y estudios moleculares), además de los

⁵ Martínez, V. J. M. 1969. Parásitos de algunos anfibios colectados en diferentes áreas de los Municipios de Escobedo, Pesquería y Santiago, Nuevo León, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. 48pp.

generados por la taxonomía tradicional (microscopía óptica). Cabe mencionar que no en todos los casos se obtuvo material para estudios moleculares.

El estudio de MEB ha resultado ser una fuente de caracteres importante para comparar a las especies del género, principalmente al describir la región anterior y posterior del cuerpo de *Rhabdias* (Kuzmin *et al.* 2001,2003; Kuzmin *et al.*, 2007; Martínez-Salazar, 2006, 2008; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006, 2007; Tkach *et al.*, 2006).

Dentro del material determinado como *Rhabdias* cf. *sphaerocephala*: CNHE 1986, 2057, 2227, 2284, 4457, 4458 y 5559) (de Bravo y Caballero y Caballero, 1940; Brenes y Bravo-Hollis, 1959; Caballero y Caballero, 1949, 1954; Caballero-Deloya, 1974), se logró reconocer algunas muestras incorrectamente determinadas (material con los números de catálogo: CNHE1986, 2057, 2227, 2284).

Al material estudiado con MEB de las muestras CNHE 1986, 2057, y 2284, se les asignaron nuevos números de acceso: CNHE 5812, 5813, 5814, y 5815 respectivamente (por las condiciones de conservación y la cantidad del material depositado y solo se analizó una parte del material depositado). En general, los ejemplares presentaron 4 labios submediales y 2 laterales, y presentan cierta similitud con los especímenes de Huixtla, Chiapas (1986), y de Veracruz, Veracruz (2057), ésta característica y su morfometría (datos no presentados) los asemeja con *Rhabdias* cf. *pseudosphaerocephala* (figura 13).

En el presente trabajo se logró amplificar muestras de *Rhabdias* cf. *pseudosphaerocephala* provenientes de algunas localidades distribuidas en los Estados de Chiapas, Guerrero, Morelos, Michoacán, Oaxaca y Tabasco. Dichas muestras y aquellas asignadas a *Rhabdias* sp.^v, presentan la misma condición en la forma y disposición de labios, pero difieren en su morfometría (datos no presentados) (ver figura 13a). Con base en los análisis moleculares, al final se determina que *Rhabdias* sp.^v es parte del grupo formado por *R. alabialis*, y no del grupo de *R. cf. pseudosphaerocephala* (figura 6: grupo *Rala + Rsp*).

En el grupo de *Rala+Rsp* (ver figura 6), se incluyen muestras de *Rhabdias* del Salto de Eyipantla, Veracruz (muestras # 48 y 84), lugar muy próximo a Catemaco, Veracruz (donde se había registrado una forma de lo que se consideraba como *Rhabdias* cf. *sphaerocephala* =*R. cf. pseudosphaerocephala*). Los ejemplares provenientes de Catemaco son morfológicamente más similares a *R. pseudosphaerocephala* (USPNC 098146.00), que a los ejemplares del Salto de Eyipantla, Veracruz.

Probablemente, *R. pseudosphaerocephala* como otras especies muy similares de *Rhabdias* (ej. *Rhabdias* sp.^v), se co-distribuyen en México parasitando el mismo huésped, ej. como es el

caso de *R. pseudosphaerocephala* y *R. cf. alabialis*, especies que son típicas de *Bufo marinus* en Costa Rica (Kuzmin *et al.*, 2007).

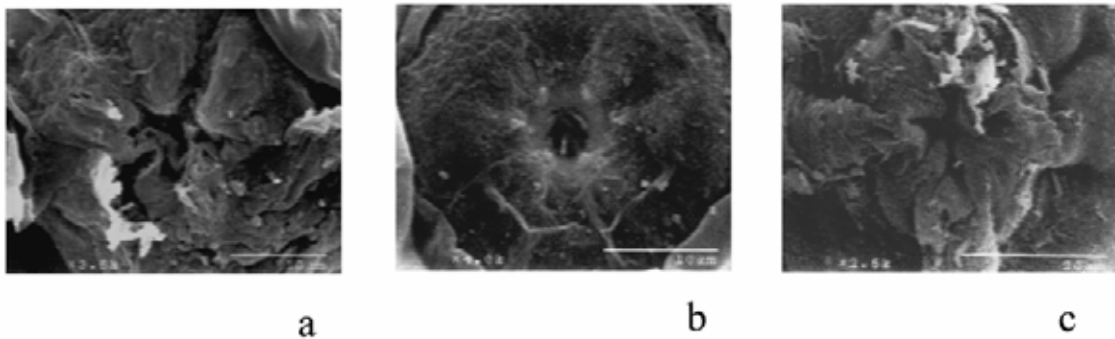


Figura 13. *Rhabdias* cf. *pseudosphaerocephala*. Detalles de la morfología externa de *Rhabdias* sp. parásito de *Bufo marinus* (región anterior), provenientes de: a. Veracruz, Veracruz (CNHE 5813). b. Catemaco, Veracruz (CNHE 5814). c. Río Tibirí, Paso Ancho, San José, Caserío de la Peña, Tercero, Costa Rica (CNHE 5815). Valores de la escala dada en μm .

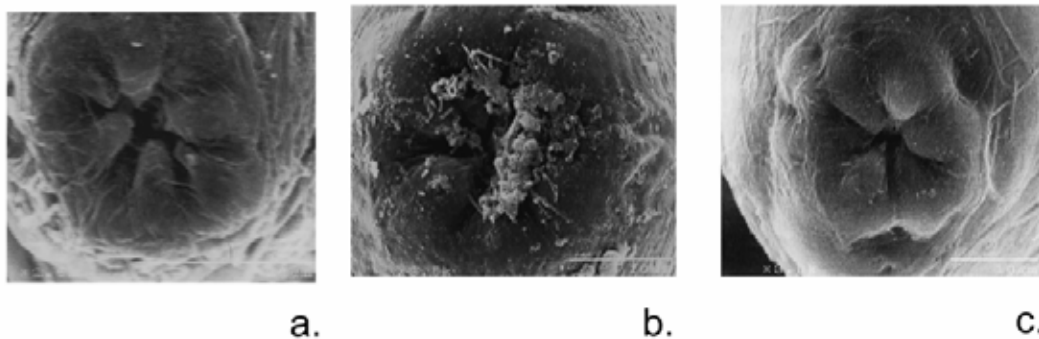


Figura 14. *Rhabdias* que se habían considerado como *R. cf. sphaerocephala*, muestran la región anterior. a. Parásito de *Smilisca baudinii* procedente de El Potrero, Veracruz. b. Parásito de *Rana* cf. *forreri* procedente de San Pedro Las Playas, Guerrero. c. Parásito de *Rana vaillantii* procedente de Laguna Escondida, Veracruz. 6 labios circumorales: b y c; 6 labios (4 submediales y 2 laterales): a. Valores de la escala dada en μm .

***Rhabdias* cf. *savagei*.**

Burse y Goldberg (2005), describieron a *Rhabdias savagei* como parásito de *Rana* cf. *forreri* (una especie de huésped aun no descrita) en Guanacaste, Costa Rica; en México se ha registrado como parásito de *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*) en La Laguna Higueras, Nuevo León (desafortunadamente no se logró extraer DNA de esta población para incluirla en el análisis filogenético) (León-Règagnon *et al.*, 2005). Se re-examinó el material para corroborar su determinación empleado SEM. Estos ejemplares se compararon con los parátipos (USPNC

094848.00) y se corrobora la presencia de esta especie en México, la especie se caracteriza por la presencia de 4 labios y una vulva post-ecuatorial (figura 15).

Cabe mencionar que el material de *Rhabdias* depositado en USPNC 098691.00 (parásito de *Eleutherodactylus caryophyllaceus*), 089710.00 (*E. gollmeri*), 089714.00 (*E. melanostictus*), 0.98748.00 (*Hyla loquax*) y 09867.00 (*Smilisca phaeota*), está determinado como *Rhabdias savagei*, sin embargo, dada la preferencia hospedatoria y la morfología, las determinaciones son controversiales, muy probablemente los ejemplares correspondan a otras especies, ya que *Rhabdias savagei* es típica de *Rana* no de *Eleutherodactylus*, *Hyla* o *Smilisca*.

Existe un gran problema en cuanto a la taxonomía del género *Rana* (= *Lithobates*) (Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004), debido a que se ha observado que hay un complejo de especies de “*Rana forreri*”. Esto es un inconveniente si tratamos de asociar las especies de *Rhabdias* con grupos particulares de ranas.

Como se observa en la figura 6, la muestra proveniente de *Rana* cf. *forreri* del Puente Madre Vieja, Chiapas (asignada a *Rhabdias* cf. *savagei*), mantiene su identidad respecto a las otras especies de *Rhabdias* parásitas de *Rana* spp. (en todos los análisis se mantiene separada de cualquier otro grupo de *Rhabdias* de ranas).

Sin embargo, dada la complejidad que existe para determinar a las especies del grupo de “*Rana forreri*”, muchos de los registros del presente trabajo a pesar de haberse recolectado de este grupo de huéspedes, seguramente corresponden a distintas especies huéspedes (Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004).

Podemos sugerir que los huéspedes de *R. cf. ranae*, *Rhabdias* sp. (= *Rhabdias* sp.^{III}) y *Rhabdias* sp. de la vertiente del Pacífico, podrían corresponder con distintas especies de huéspedes de los asignados a *Rana* cf. *forreri* en México (ver Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004) (ver figura 6). La hipótesis debe ser confirmada, cuando se conozca la determinación completa de los huéspedes de *Rhabdias* asignados a “*Rana* cf. *forreri*”.

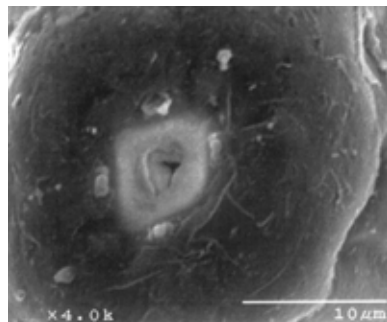


Figura 15. Región anterior de *Rhabdias* cf. *savagei*, procedente de La Laguna Higueras, Nuevo León. Valores de la escala dada en μm.

***Rhabdias* cf. *elegans*, *R.* cf. *tobagoensis* y *R.* cf. *fuscovenosa*.**

Desafortunadamente no se lo logró obtener material de *Rhabdias* cf. *elegans* y *R.* cf. *tobagoensis*. En el caso particular de *Rhabdias* cf. *fuscovenosa* no se logró extraer DNA, aún cuando *Rhabdias elegans* es una especie parásita de bufónidos de Sudamérica (Gutiérrez, 1945⁶), Goldberg y colaboradores (2002) la registraron en *Leptodactylus melanonotus* en México. Se ha comprobado que los registros de Goldberg y Bursey, 2002 (para *Rhabdias ranae*) y de Goldberg *et al.*, 2002 (para *Leptodactylus melanonotus*), en realidad se tratan de *Rhabdias neotropicalensis* (in prep.).

Es poco probable que *Rhabdias elegans* se encuentre en México parasitando a un leptodactílido, ya que *Bufo arenarum* es el huésped tipo de la especie y se distribuye en las costas del sureste de Brasil, noreste de Uruguay, así como en poblaciones en los Andés, Bolivia, Argentina y en Paraguay (Frost, 2007), su distribución no llega a México.

Los registros de *Rhabdias tobagoensis* como parásito de *Hyla microcephala* (= *Dendropsophus microcephalus* Cope, 1886) (Hylidae) (Goldberg *et al.*, 2002), dada la preferencia hospedatoria basada en los resultados arrojados del presente trabajo, continúan siendo dudosos.

Éste parásito es típico de eleutherodactílidos de las Islas del Caribe (*Eleutherodactylus charlottevillensis* Kaiser, Dwyer, Feichtingerm y Schmid, 1995 (Moravec y Kaiser, 1995)). Una especie muy similar a *Rhabdias tobagoensis*, ha sido descrita recientemente para otro miembro de los eleutherodactílidos, *Rhabdias manantlanensis* parásito de *Craugastor occidentalis* (Brachycephalidae) (desafortunadamente, no se logró extraer DNA de esta especie para poderla incluir en el análisis filogenético).

Dada la similitud morfológica de la forma americana de *Rhabdias fuscovenosa* con la especie de distribución europea, se continúa registrando a esta especie en América. Sin embargo, los registros de *R.* cf. *fuscovenosa* han causado controversia (ej. Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006), ya que se ha registrado en diferentes familias de serpientes (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2001; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006). La identidad específica de la (s) forma (s) mexicana (s) de *R. fuscovenosa* necesita explorarse con más detalle con evidencia molecular. Muy probablemente se trate de un complejo de especies (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006).

⁶ Gutiérrez, R. O. 1945. Contribución al conocimiento de los nemátodos parásitos de anfibios argentinos. Tesis de licenciatura. Museo de la Plata, Argentina, 37pp.

Especies nuevas de *Rhabdias*.

A continuación se presentan las descripciones de 5 nuevos taxones que fueron evidenciados con base su morfología, preferencia hospedatoria y con base en el análisis molecular (secuencias parciales de *COX1* y *cyt b*, *mtDNA*, figura 6): tres especies parásitas de ránidos, una de bufónidos y una de hílidos.

***Rhabdias* de ránidos.**

1) ***Rhabdias* sp.** (parásito de *Rana sierramadrensis*)

(Figura 16 y 17).

La descripción de basa en 10 individuos grávidos (medidas de 8): El cuerpo cilíndrico, mide 9.96-11.87 (10.80 \pm 0.607) mm de largo por 557-637(593 \pm 33) de ancho. Cutícula delgada y ligeramente ensanchada con bordes irregulares en la región anterior y la posterior (a nivel de la cola), delgada y uniforme a la mitad del cuerpo. Boca provista con seis labios completamente bien desarrollados, muy próximos entre ellos a la boca (4 submediales y 2 laterales, distribuidos casi a la misma distancia entre ellos); la cápsula bucal mide 7-11 (10 \pm 1) de profundidad y 11-15 (15 \pm 1) de ancho. Esófago en forma de embudo. El esófago mide 510-637 (575 \pm 39) de longitud, representando 4.69-5.92 (5.34) % de la longitud del cuerpo por 46-65 (55 \pm 6) de ancho en la región anterior del cuerpo, 54-69 (60 \pm 5) en la región muscular y 62-77 (66 \pm 6) en la región glandular. El bulbo esofágico mide 65-93 (75 \pm 8) de ancho. Bulbo esofágico ligeramente ensanchado. Anillo nervioso inconspicuo a 239-286 (261 \pm 22) de la región cefálica, representando 2.41-2.88 (2.01) % de longitud del cuerpo. La vulva ligeramente post-ecuatorial, a 5.57-6.85 (5.97 \pm 46) de la región anterior del cuerpo, representando 53.64-57.71 (55.26) % de longitud del cuerpo, con labios inconspicuos. La cauda cónica mide 213-290 (260 \pm 31) de longitud, representando 1.85-2.87 (2.42) % de longitud del cuerpo, terminada en punta afilada y cubierta por cutícula. Huevos numerosos, larvados próximos a la vulva y en diferentes estados de desarrollo a lo largo del útero, 104-116 (113 \pm 4) de lago por 54-62 (56 \pm 2) de ancho.

Huésped tipo: *Rana sierramadrensis*, simbiotipo JAC25130. Vouchers: JAC25587, JAC21269 MZFC 19368, y MZFC 19365. El huésped endémico, distribuido en la Sierra Madre del Sur de Guerrero y Oaxaca, México (Frost, 2007).

Localidad tipo: Carretera San Vicente de Benítez-San Vicente de Jesús, Guerrero (17°17'03" N; 100°16'27" W; 929m).

Otras localidades: Carretera Atoyac de Álvarez- Nueva Delhi, Guerrero (17°15'22"N; 100°18'29" W; 719m); San Vicente de Benítez, Guerrero (17°15'25"N; 100°16'46" W; 879m); Sierra Madre del Sur: Carretera Pochutla (15°56'58"N; 96°28'16"W; 681m).

Comentarios adicionales: Hasta el momento se ha encontrado como parásito exclusivo de *Rana sierramadrensis* y distribuido en la Sierra Madre del Sur, asociado a las tierras bajas tropicales (entre los 681 y 929m). En el análisis molecular, es la especie basal dentro del grupo de *Rhabdias* de ranas. Grupo hermano de *R. savagei* (ver figura 6).

Hábitat: Pulmones

Comentarios taxonómicos: *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) difiere del resto de las especies relacionadas por la presencia de 6 labios muy próximos a la boca (4 submediales y 2 laterales), vulva ligeramente post-ecuatorial, presenta una cutícula delgada y ligeramente ensanchada con bordes irregulares en la región anterior y la posterior (a nivel de la cola), y a la mitad del cuerpo es delgada y uniforme. El esófago representa el 4.69-5.92 (5.34) % de la longitud del cuerpo y su cauda el 1.85-2.87 (2.42) % de longitud del cuerpo, la cual termina en una punta afilada y cubierta por cutícula.

Nueve de la casi 60 especies descritas para el género se encuentran distribuidas en América, como *Rhabdias* típicas de ranas (ver Bursey *et al.*, 2003; Bursey y Goldberg, 2005; Kuzmin *et al.*, 2007; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007, Martínez-Salazar, 2008, Martínez-Salazar y León-Règagnon (*in prep.*): *R. bakeri* Tkach, Kuzmin y Pulis, 2006, *R. joaquinensis* Ingles, 1935, *R. manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008, *R. mucronata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (especie inquerenda, se desconoce la fase adulta), *R. neotropicalensis* Martínez-Salazar y León-Règagnon (*in prep.*), *R. peninsularis* Martínez-Salazar, Pérez-Ponce de León, Parra-Olea y González-Bernal (*In prep. b.*), *R. ranae* Walton, 1929, *R. savagei* Bursey y Goldberg, 2005, *R. tobagoensis* Moravec y Kaiser, 1995 y *R. truncata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (especie inquerenda, se desconoce la fase adulta). La comparación de *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) con *R. mucronata* y *R. truncata* no fue posible debido a que no se conocen los estados adultos de esta especie.

Rhabdias tobagoensis, *R. peninsularis* y *R. manantlanensis* difieren de *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) por su especificidad (preferencia) hospedatoria, parásitos típicos de hílidos. Un caso similar ocurre con *R. neotropicalensis*, también difiere de *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), debido a que este es un parásito típico de leptodactílidos (ver figura 6).

Rhabdias bakeri, *R. joaquinensis*, *R. ranae* y *Rhabdias savagei*, presentan una similitud con respecto a la preferencia hospedatoria, todas son parásitos de ranas.

El nuevo taxón difiere de *Rhabdias savagei* (distribuido en la región Neotropical), principalmente por el número de labios, 4 labios en *Rhabdias savagei* vs. 6 labios en *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), además de las dimensiones del cuerpo, es más

pequeño y delgado en *R. savagei*, el esófago es más grande en el nuevo taxón. *R. savagei* es complemente post-ecuatorial (59.52-60.37 (60.41)%) (Burse y Goldberg, 2005), mientras que el nuevo taxón es ligeramente post-ecuatorial (53.64-57.71 (55.26) %) (ver tabla VI).

Tanto *R. bakeri*, *R. joaquinensis* y *R. ranae* difieren del nuevo taxón, ya que éstas se distribuyen en la región Neártica y en nuevo taxón se distribuye en la región Neotropical y además parasita a un huésped endémico para México. Éstas especies presentan cierta similitud con respecto al nuevo taxón en la disposición de los labios (4 labios submediales y 2 laterales).

Rhabdias bakeri es más delgado que el nuevo taxón. La cubierta cuticular presenta bordes irregulares a lo largo del cuerpo, pero es menos prominente de la región anterior hasta el nivel del esófago en *R. bakeri*, mientras que en el nuevo taxón la cutícula es delgada y ligeramente ensanchada con bordes irregulares evidentes en la región anterior y posterior (a nivel de la cola), mientras que es delgada e uniforme a la mitad del cuerpo. La cápsula bucal es más ancha en *R. bakeri* que en el nuevo taxón, es más ancho el esófago en la región anterior, muscular y glandular en el nuevo taxón, así como el bulbo esofágico, la relación de la longitud de la cola /longitud del cuerpo es menor en el nuevo taxón que en *R. bakeri* (Tkach *et al.*, 2006; ver tabla VI).

El nuevo taxón difiere de *Rhabdias joaquinensis* en las dimensiones del cuerpo que es más pequeño y delgado en *Rhabdias joaquinensis*. *R. joaquinensis* es complemente post-ecuatorial (63.9-74.1 (70.6) %), mientras que el nuevo taxón es ligeramente post-ecuatorial (53.64-57.71 (55.26) %) y tiene una cápsula bucal relativamente más pequeña que el nuevo taxón. La relación de la longitud del esófago /longitud del cuerpo es menor en el nuevo taxón que en *R. joaquinensis*, el bulbo esofágico es más ancho en el nuevo taxón, la relación de la longitud de la cola /longitud del cuerpo es menor en el nuevo taxón que en *R. joaquinensis* (Kuzmin *et al.*, 2003; ver tabla VI).

Rhabdias ranae es una especie pequeña y delgada, así como su cápsula bucal por lo que difiere del nuevo taxón. El nuevo taxón el esófago es más ancho en la región anterior, muscular y glandular, así como su bulbo esofágico, mientras que la relación de la longitud del esófago con respecto a la longitud del cuerpo es menor que en *R. ranae*, la relación de la longitud de la cola /longitud del cuerpo es menor en el nuevo taxón (Kuzmin *et al.*, 2003; ver tabla VI).

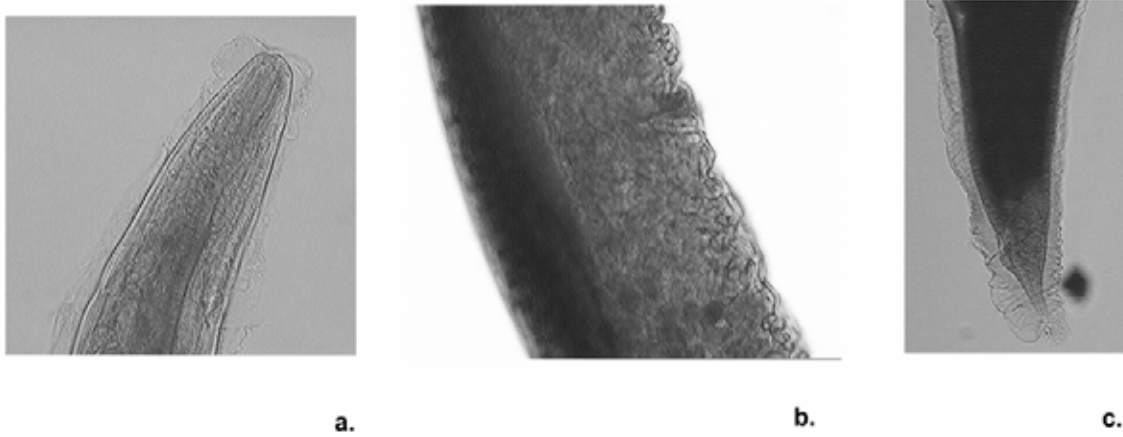


Figura 16. *Rhabdias* sp. parásito de *Rana sierramadrensis* distribuido en la Sierra Madre del Sur, México (microfotografías). a. Región anterior, vista lateral. b. Región de la vulva, vista lateral. C. Región posterior (cola), vista lateral.

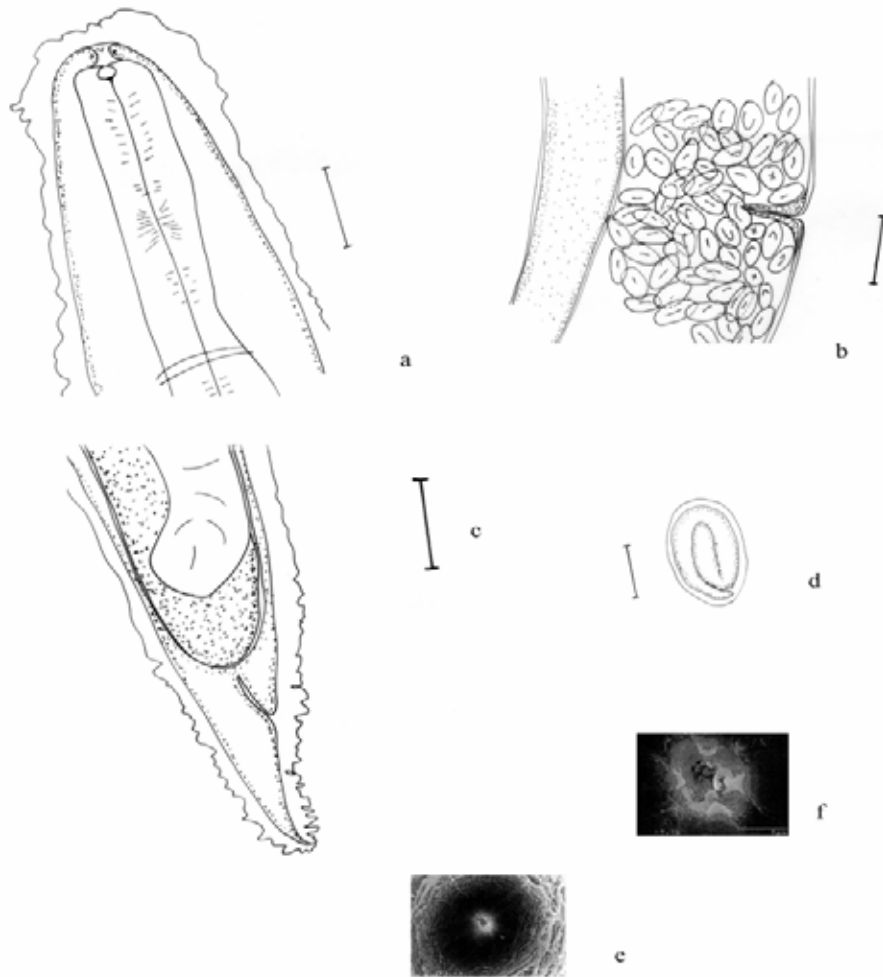


Figura 17. *Rhabdias* sp. parásito de *Rana sierramadrensis* distribuido en la Sierra Madre del Sur, México (microscopía óptica y SEM). a. Región cefálica, vista apical. b. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral. d. Huevo, vista lateral. Detalles de la morfología externa (SEM) e. Región cefálica, Vista apical. f. detalle de los labios.

2) *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* spp. principalmente el “Golfo de México” y “Costa Rica”) (Figuras 18 y19).

La descripción de basa en 26 individuos grávidos (medidas de 22): El cuerpo cilíndrico, mide 4.12-6.32 (5.45±0.61) mm de largo por 159-334 (242±48) de ancho. Cutícula muy delgada inconspicua, sin bordes irregulares. Boca provista con seis labios circumorales bien desarrollados, muy próximos a la boca, distribuidos casi a la misma distancia uno de otro; la cápsula bucal mide 6-11(7±2) de profundidad y 6-15 (9±3) de ancho. Esófago en forma de embudo, éste mide 344-511 (442±37) de longitud, representando 6.59-11.26 (8.21) % de la longitud del cuerpo por 23-31 (27±2) de ancho en la región anterior del cuerpo, 31-42 (36±3) en la región muscular y 34-46 (40±3) en la región glandular. El bulbo esofágico mide 38-58 (51±4) de ancho. Bulbo esofágico con una ligera dilatación. Anillo nervioso inconspicuo a 178-298 (211±35) de la región cefálica, representando 2.93-5.36 (3.93) % de longitud del cuerpo. La vulva post-ecuatorial, a 2.5-3.8 (3.30±32) de la región anterior del cuerpo, representando 54.88-67.37 (60.69) % de longitud del cuerpo, con labios inconspicuos. La cauda cónica mide 197-383 (249±42) de longitud, representando 3.73-6.06 (4.57) % de longitud del cuerpo, terminada en punta afilada y cubierta por cutícula. Huevos numerosos, larvados próximos a la región de la vulva, en diferentes estados de desarrollo, 81-108 (93±6) de largo por 38-54 (46±3) de ancho.

Huésped tipo: *R. vaillanti* Brocchi, 1877 (= *Lithobates vaillanti* Brocchi, 1877) simbiotipo MZFC 19701. Vouchers: MZFC 12889, 12893, 12895, 19955, 19956 y 19732. UTA A53272.

Localidad tipo: Laguna Escondida, Veracruz (18°35'30.2"N; 95°05'15.6" W; 138m).

Otras localidades: La Victoria, Catemaco, Veracruz (18°22'24.1" N; 95°07'44.5" W; 300m).

Otros huéspedes y localidades del presente estudio: *Rana taylori*: Buenos Aires, Costa Rica; *Rana brownorum* Sanders, 1973 (= *Lithobates brownorum* Sanders, 1973): Piscifactoría de Teapa, Tabasco (17°34'59.7"N, 92°53'32.1"W, 33m), Extensión Ríos, UJAT, Tenosique, Tabasco (17° 29'14.6"N; 91°25' 37.2"W, 55m), Camino a La Estación de Biología Los Tuxtlas-Laguna Escondida, Veracruz (18°35'30.2"N; 95°05'15.6"W,138m); *Rana* sp.: La Fortaleza, Chimalapas, Oaxaca (17°9'33.3"N, 94°13'45"W,89m); San Antonio Chimalapas, Oaxaca (16°39'30"N, 94°11'36"W, 1035m). *Rana* cf. *berlandieri*: Paso Canoa, Oaxaca (18°00'34.3"N, 96°19'20.6"W, 29m). *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*): Petén: frente al Cerro Cahuí, Guatemala (16° 59.82N, 89° 42.30"W, 140m).

Registros previos: *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*): Laguna Escondida, Veracruz (CNHE 4095, 4096, previamente registrada como *Rhabdias sphaerocephala*) (Paredes-

Calderón *et al.*, 2004; Guillén-Hernández, 1992⁷); Laguna Escondida, Veracruz (previamente registrada por Goldberg *et al.*, 2002 como *R. füelleborni*). *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*): Estación de los Tuxtlas, Veracruz (previamente registrada como *Rhabdias* sp.) (Guillén-Hernández, 1992⁸). *Rana* sp.: Olas de Moca, Suchitepez, Guatemala (CNHE 001976, previamente registrada como *Rhabdias füelleborni*), Monte de Oro, Sololá, Guatemala (CNHE 001977, previamente registrada como *R. füelleborni*) (Caballero y Caballero, 1954).

Comentarios adicionales: Se ha encontrado como parásito de diversas especies de *Rana* co-distribuidas en las tierras bajas tropicales entre los 33 y 1352m. En el análisis molecular, está relacionado con *Rhabdias savagei* y de las poblaciones mexicanas de *Rhabdias* cf. *ranae*.

Hábitat: Pulmones

Comentarios taxonómicos: *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* spp. principalmente del “Golfo de México” y “Costa Rica”) difiere del resto de las especies relacionadas por la presencia de 6 labios circumorales, vulva post-ecuatorial con labios inconspicuos, presenta una cutícula muy delgada, sin bordes irregulares, el esófago representa el 6.59-11.26 (8.21) % de la longitud del cuerpo, cauda cónica y afilada, cubierta por cutícula y que representa el 3.73-6.06 (4.57) % de longitud del cuerpo.

De las especies parásitas típicas de anuros en América solo *Rhabdias bakeri*, *R. joaquinensis*, *R. ranae*, *R. savagei* y *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), presentan una similitud con respecto a la preferencia hospedatoria, todas son parásitos de ranas, como éste nuevo taxón.

Rhabdias savagei claramente se diferencia de éste nuevo taxón, por la presencia de 4 labios, mientras que el nuevo taxón presenta 6 labios circumorales.

Tanto *Rhabdias bakeri*, *R. joaquinensis* y *R. ranae* difieren del nuevo taxón, ya que éstas se distribuyen en la región Neártica y en nuevo taxón se distribuye en la región Neotropical. *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) y éste nuevo taxón se distribuyen en la región Neotropical, sin embargo y ninguno de sus huéspedes se presentan co-distribuidos.

Éstas especies difieren con respecto al nuevo taxón en la disposición de los labios: 4 labios submediales y 2 laterales en *R. bakeri*, *R. joaquinensis* y *R. ranae* vs. 6 labios circumorales en *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* spp. principalmente del “Golfo de México” y “Costa Rica”) (ver tabla VI).

^{7 y 8} Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de “Los Tuxtlas”, Veracruz. Bachelor Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

Rhabdias sp. (parásito de *Rana* spp. principalmente del “Golfo de México” y “Costa Rica”) difiere de *R. bakeri*, por que en éste último tiene un cuerpo ligeramente más ancho y largo. La cubierta cuticular presenta bordes irregulares a lo largo del cuerpo, pero es menos prominente de la región anterior hasta el nivel del esófago en *R. bakeri*, mientras que en el nuevo taxón la cutícula es muy delgada, sin bordes irregulares, y en la región de la cauda está cubierta ligeramente por cutícula, y a la mitad del cuerpo es delgada e uniforme. La cápsula bucal es más ancha en *R. bakeri* que en el nuevo taxón, la relación de la longitud de la cola /longitud del cuerpo es ligeramente mayor en el nuevo taxón que en *R. bakeri* (Tkach *et al.*, 2006; ver tabla VI).

El nuevo taxón es ligeramente más delgado que *Rhabdias joaquinensis*, cápsula bucal relativamente más pequeña en el nuevo taxón, la relación de la longitud del esófago /longitud del cuerpo es ligeramente menor en el nuevo taxón que en *R. joaquinensis* (Kuzmin *et al.*, 2003; ver tabla VI).

La cápsula bucal en el nuevo taxón es ligeramente más pequeña en *Rhabdias ranae* que en el nuevo taxón, es más delgado el esófago en la región anterior, muscular y glandular en el nuevo taxón, así como el bulbo esofágico (Kuzmin *et al.*, 2003; ver Tabla VI).

Rhabdias sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) difiere de éste nuevo taxón en la cubierta cuticular la cual es delgada y ligeramente ensanchada con bordes irregulares en la región anterior y la posterior (a nivel de la cola), pero delgada e uniforme a la mitad del cuerpo., mientras que el nuevo taxón no presenta bordes irregulares y solo hacia la región posterior presenta una cola cubierta. *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) es más grande y la cápsula bucal es más pequeña, la relación de la longitud de la cola /longitud del cuerpo es mayor en el nuevo taxón que en *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) (ver tabla VI).

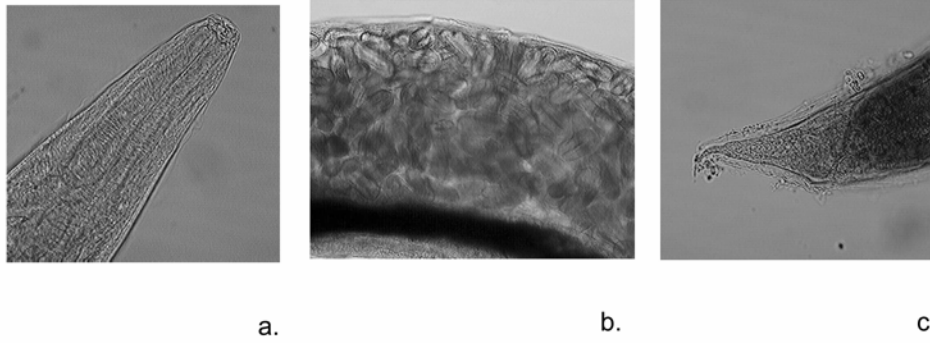


Figura 18. *Rhabdias* sp. parásito de ranas distribuidas en el Golfo de México y Costa Rica (microfotografías). a. Región anterior, vista lateral. B. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral.

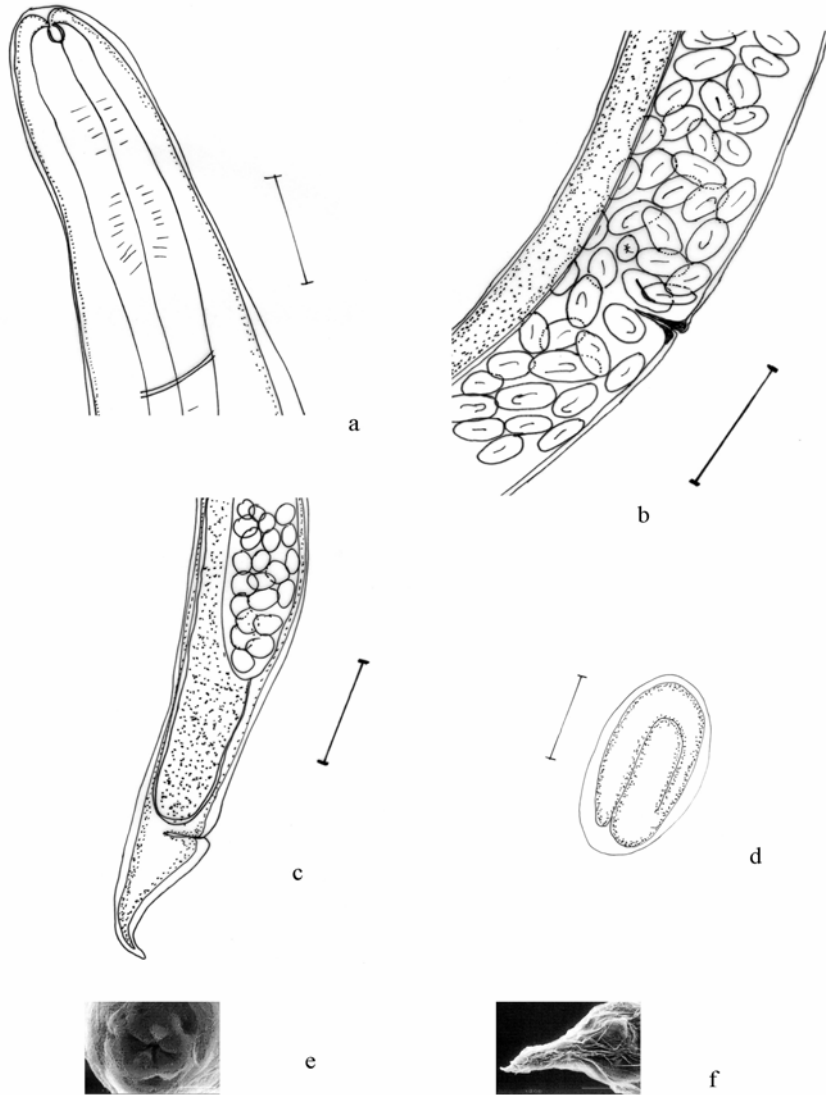


Figura 19. *Rhabdias* sp. parásito de ranas distribuidas en el Golfo de México y Costa Rica, México (microscopía óptica y SEM). a. Región anterior, vista lateral. b. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral. d. Huevo, vista lateral. e. Detalles de la morfología externa, SEM de la región cefálica, vista apical. f. Forma de la terminación de la cola, vista lateral.

3) ***Rhabdias* sp.** (parásito de *Rana* spp. vertiente del Pacífico)
(Figuras 20 y 21).

La descripción de basa en 19 individuos grávidos (medidas de 13): El cuerpo cilíndrico, mide 3.74-7.45 (6.33 ± 1.05) mm de largo por 255-414 (342 ± 56) de ancho. Cutícula delgada, ligeramente ensanchada hacia la región anterior y posterior del cuerpo, no tan evidente hacia la mitad del cuerpo. Boca provista con seis labios completamente evidentes muy próximos a la boca (distribuidos muy próximos uno de otro, y su disposición es de 4 labios submediales y 2 laterales); la cápsula bucal mide 3.8-11 (6 ± 3) de profundidad y 7-15 (12 ± 3) de ancho. Esófago en forma de embudo. El esófago mide 449-573 (525 ± 43) de longitud, representando 7.12-11.99 (8.5) % de la longitud del cuerpo por 19-38 (29 ± 4) de ancho en la región anterior del cuerpo, 23-50 (38 ± 6) en la región muscular y 23-46 (39 ± 6) en la región glandular. El bulbo esofágico mide 31-58 (50 ± 8) de ancho. Bulbo esofágico con una ligera dilatación. Anillo nervioso inconspicuo a 205-302 (236 ± 31) de la región cefálica, representando 2.31-6.20 (3.56) % de longitud del cuerpo. La vulva post-ecuatorial, a 2.43-4.19 (3.80 ± 0.51) mm de la región anterior del cuerpo, representando 56.19-69.72 (60.45) % de longitud del cuerpo, con labios inconspicuos. La cauda cónica relativamente pequeña, mide 158-251 (215 ± 29) de longitud, representando 2.31-6.20 (3.56) % de longitud del cuerpo, terminada en punta muy afilada y cubierta por cutícula. Huevos numerosos, larvados, en diferentes estados de desarrollo, 77-104 (94 ± 9) de largo por 42-58 (49 ± 7) de ancho.

Huésped tipo: *Rana cf. forreri*, simbiotipo JAC25035. Vouchers: MZFC 19197, JAC25100, JAC25623).

Localidad tipo: Carretera Río Santiago-San Vicente, Guerrero ($100^{\circ}16'44''N$; $100^{\circ}16'44''W$; 904m).

Otras localidades: Carretera Las Parotas-Río Santiago, Guerrero ($17^{\circ}14'54''N$; $100^{\circ}19'51''$; 770m); San Vicente de Benítez, Guerrero ($17^{\circ}17'26''N$; $100^{\circ}16'46''W$; 951m); Laguna Tres Palos, Guerrero.

Otros huéspedes y localidades: *Rana* sp. "Papagayo" (reconocida por Hillis *et al.*, 1983; Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004): Río Sabana, Guerrero ($17^{\circ}05'03.7''N$; $99^{\circ}43'47.6''W$; 447m). *Rana* sp. "forma Colima" (reconocida por Hillis *et al.*, 1983; Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004): La Laguna, Las Palmas, Jalisco ($20^{\circ}50'11.2''N$; $105^{\circ}07'31.1''W$; 123m); Rancho Julio Carrillo, Colima; Coquimatlán, Colima ($20^{\circ}22'23''N$; $103^{\circ}34'33''W$; 135m).

Registros previos: Rana forreri: San Pedro Las Playas, Guerrero (CNHE 4459, 4457 y en la Carretera Acapulco-Aeropuerto, Guerrero (CNHE 4458), previamente registrada como *R. sphaerocephala*) (éstos registros fueron registrados como *Rhabdias sphaerocephala* por Cabrera-Guzmán (2002) y posteriormente Cabrera *et al.* (2007) la registran como *Rhabdias* sp.).

Distribución y comentarios adicionales: Hasta el momento se ha encontrado como parásito de *Rana* sp. “forma Colima” y “*Rana* cf. *forreri*” distribuido hacia la vertiente del Pacífico, asociado a las tierras bajas tropicales (~123 y 951m). En el análisis molecular, la especie se encuentra relacionada con el grupo de *Rhabdias* cf. *ranae*.

Hábitat: Pulmones.

Comentarios taxonómicos: De las especies americanas, solo *Rhabdias bakeri*, *R. joaquinensis*, *R. ranae*, *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), y *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* spp. principalmente del “Golfo de México”), presenta con cierta similitud con respecto a la preferencia hospedatoria, todas son parásitas de ranas.

Sin embargo, *R. savagei* difiere del nuevo taxón por la presencia de 4 labios (vs. 6 labios en el nuevo taxón) (ver tabla VI).

Rhabdias ranae es más ligeramente más delgada que el nuevo taxón, el ancho del esófago es relativamente menor que *R. ranae* que en el nuevo taxón, la cola es mayor en *R. ranae* (Kuzmin *et al.*, 2003; ver tabla VI).

Rhabdias sp. (parásito de *Rana* spp. de la “vertiente del Pacífico”) difiere de *R. bakeri*, por que en éste último tiene un cuerpo y esófago relativamente más largo, la cubierta cuticular, la cual presenta bordes irregulares a lo largo del cuerpo, pero es menos prominente de la región anterior hasta el nivel del esófago en *R. bakeri*, mientras que en el nuevo taxón la cutícula es cutícula muy delgada, ligeramente ensanchada hacia la región anterior y posterior del cuerpo, no tan evidente hacia la mitad del cuerpo. La cápsula bucal y el esófago es relativamente más ancho en *R. bakeri* que en el nuevo taxón (Tkach *et al.*, 2006; ver tabla VI).

Rhabdias joaquinensis es completamente post-ecuatorial (63.9-74.1 (70.6) %) en comparación con el nuevo taxón (56.19-69.72 (60.45)%), *R. joaquinensis* presenta una cutícula inflada en hacia la región posterior abarcando dos terceras partes del cuerpo y relativamente delgada en la región anterior (primer tercio del cuerpo), presentado ligeras estriaciones en la región anterior del cuerpo y cubierto de pliegues en la región posterior, mientras que en el nuevo taxón la cutícula es delgada, ligeramente ensanchada hacia la región anterior y posterior del cuerpo, no tan evidente hacia la mitad del cuerpo, y no hay pliegues evidentes ni en la región anterior o posterior. El nuevo taxón difiere de *R. joaquinensis* por la cantidad de papilas

que contiene cada labios en *R. joaquinensis* presenta 6 papilas (una en cada labio) y 10 pequeñas papilas alrededor, mientras que en el nuevo taxón solo fue evidente una papila por cada labio. La relación de la longitud del esófago /longitud del cuerpo es ligeramente menor en el nuevo taxón que en *R. joaquinensis*, bulbo esofágico es casi indistinto con el de *R. joaquinensis* que en el nuevo taxón, la longitud de la cola es mayor en el nuevo taxón (Kuzmin *et al.*, 2003; ver tabla VI).

Rhabdias sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) difiere de éste nuevo taxón en la cubierta cuticular la cual es delgada y ligeramente ensanchada con bordes irregulares en la región anterior y la posterior (a nivel de la cola), pero delgada e uniforme a la mitad del cuerpo, mientras que el nuevo taxón la cutícula es muy delgada, ligeramente ensanchada hacia la región anterior y posterior del cuerpo, no tan evidente hacia la mitad del cuerpo, no presenta bordes irregulares como en *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*). El nuevo taxón es más pequeño que *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), la relación de la longitud de la cola /longitud del cuerpo es mayor en el nuevo taxón (ver tabla VI).

En nuevo taxón difiere de *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* spp. del “Golfo de México” y “Costa Rica”) difieren en el ancho del cuerpo, el cual es ligeramente más ancho en el nuevo taxón, la longitud de la cola es mayor en el nuevo taxón (ver tabla VI).

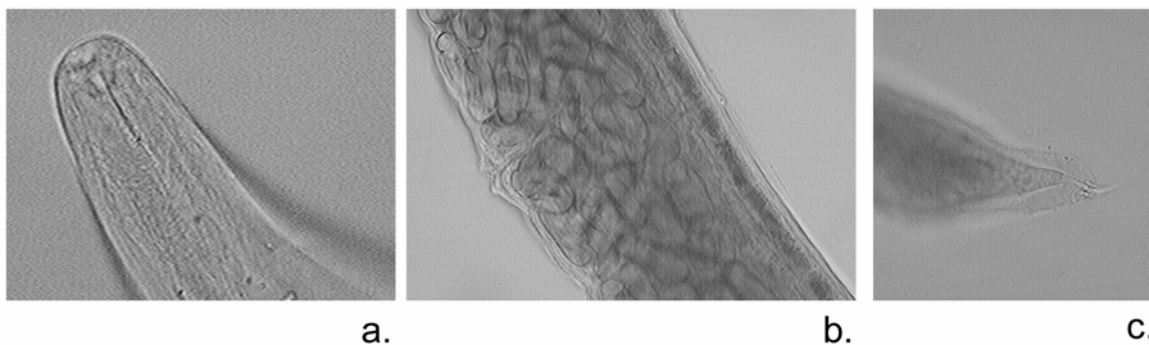


Figura 20. *Rhabdias* sp. “parásito de *Rana* spp. vertiente de Pacífico”, México (microfotografías). a. Región anterior, vista lateral. B. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral.

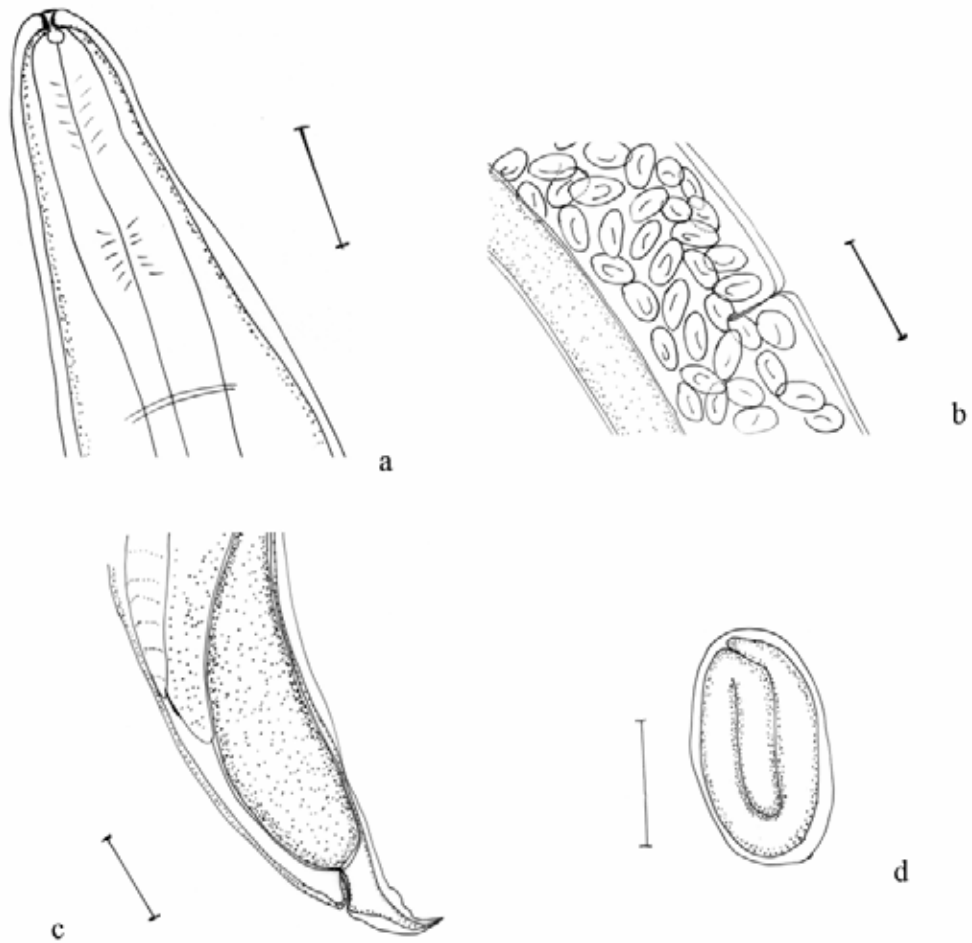


Figura 21. *Rhabdias* sp. "parásito de *Rana* spp. vertiente de Pacífico", México (microscopía óptica y SEM). a. Región anterior, vista lateral. b. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral. d. Huevo, vista lateral. de *Rana* sp. "forma Colima" (apertura oral cerrada): e. Detalles de la morfología externa, SEM de la región cefálica, vista apical. f. Forma de la terminación de la cola, vista lateral. de *Rana* cf. *forreri* (apertura oral abierta): g. Detalles de la morfología externa, SEM de la región cefálica, vista apical. h. Forma de la terminación de la cola, vista lateral.

Tabla VI. Comparación morfométrica de *Rhabdias* sp. parásito de ránidos, con algunas especies relacionadas.

Especie	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Rhabdias</i> sp. (del "Golfo de México" y "Costa Rica")	<i>Rhabdias</i> sp. (del Pacífico)	<i>R. ranae</i>	<i>R. bakeri</i>	<i>R. joaquinensis</i>	<i>R. savagei</i>
Referencia	Presente trabajo	Presente trabajo	Presente trabajo	Kuzmin <i>et al.</i> , 2003	Tkach <i>et al.</i> , 2006 †	Kuzmin <i>et al.</i> , 2003	Burse y Goldberg, 2005
Huésped	<i>Rana sierramadrensis</i>	<i>Rana</i> spp.	<i>Rana</i> spp.	<i>R. pipiens</i>	<i>R. sylvatica</i>	<i>R. aurora</i>	<i>R. cf. forreri</i>
Distribución	Neotropical	Neotropical	Neotropical	Neártica	Neártica	Neártica	Neotropical
Disposición de los labios	4 labios submediales + 2 pseudolabios laterales)	6 circumorales (4 labios submediales + 2 pseudolabios laterales)	4 labios submediales + 2 pseudolabios laterales)	4 labios submediales + 2 pseudolabios laterales)	4 labios submediales + 2 pseudolabios laterales)	4 labios submediales + 2 pseudolabios laterales)	4 labios
Largo del cuerpo (mm)	9.96-11.87 (10.80)	4.12-6.32 (5.45)	3.74-7.45 (6.33)	4.99-8.24 (6.61)	6.22-10.69 (9.27)	3.67-5.67 (4.25)	4.2-5.3 (4.8)
Ancho del cuerpo	557-637 (593)	159-334 (242)	255-414 (342)	250-350 (299)	225-406 (319)	260-418 (303)	255-306 (276)
Largo de la cápsula bucal	7-11 (10)	6-11 (7)	3.8-11(6)	7-10 (9.7)	8-12 (11)	7-12 (9)	18-24 (20)§
Ancho de la cápsula bucal	11-15 (15)	6-15 (9)	7-15 (12)	12-15 (14)	16-18 (17)	10-12 (11)	12-18 (14)
Longitud del esófago	510-637 (575)	344-511 (442)	449-573 (525)	500-620 (571)	521-590 (563)	485-518 (503)	366-415 (394)
Longitud del esófago respecto a la longitud total del cuerpo*	4.69-5.92 (5.34)	6.59-1.26 (8.21)	7.12-11.99 (8.5)	7.3-11.2 (8.7)	5.4-8.8 (6.1)	8.7-13.6 (12)	7.83-8.71 (8.2)
Ancho del esófago en región anterior	46-65 (55)	23-31 (27)	19-38 (29)	30-35 (32)	32-41 (38)	22-27 (25)	No fue medido
Ancho del esófago en la región muscular	54-69 (60)	31-42 (36)	23-50 (38)	40-50 (44)	39-49 (44)	31-47 (40)	No fue medido
Ancho del esófago en la región glandular	62-77 (66)	34-46 (40)	23-46 (39)	35-42 (40)	31-44 (40)	27-37 (34)	No fue medido

Tabla VI. Continuación...

Especie	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Rhabdias</i> sp. (del "Golfo de México" y "Costa Rica")	<i>Rhabdias</i> sp. (del Pacífico)	<i>R. ranae</i>	<i>R. bakeri</i>	<i>R. joaquinensis</i>	<i>R. savagei</i>
Ancho del bulbo esofágico	65-93 (75)	38-58 (51)	31-58 (50)	45-62 (53)	50-72 (59)	37-55 (48)	43-52 (48)†
Posición de la vulva respecto a la longitud total del cuerpo*	53.64-57.71 (55.26)	54.88-67.37 (60.69)	56.19-69.72 (60.45)	55.6-67.1 (62.7)	54.6-60.9 (55.4)	63.9-74.1 (70.6)	59.52-60.37 (60.41)
Posición de la vulva	Ligeramente Post-ecuatorial	Post-ecuatorial	Post-ecuatorial	Post-ecuatorial	Post-ecuatorial	Post-ecuatorial	Post-ecuatorial
Longitud de la cola	213-290 (260)	197-383 (249)	205-302 (236)	250-330 (290)	209-336 (290)	115-203 (180)	171-201 (192)
Longitud de la cola respecto a la longitud total del cuerpo*	1.82-2.87 (2.42)	3.73-6.06 (4.57)	2.31-6.20 (3.56)	3.7-5.4 (4.4)	2.6-4.2 (3.1)	3.0-5.0 (4.3)	3.79-4.07 (4)
Largo de los huevos	104-116 (113)	81-108 (93)	77-104 (94)	82-107 (97)	94-113	90-102 (98)	80-92 (87)
Ancho de los huevos	54-62 (56)	38-54 (46)	42-58 (49)	37-55 (47)	50-61	47-55 (52)	46-55 (50)

*Expresado en porcentaje.

§ El diámetro.

† Medidas de los paratipos y entre paréntesis la del holotipo.

***Rhabdias* de bufónidos.**

- 4) ***Rhabdias* sp.** (parásito de *Bufo marmoreus*)
(Figuras 22-23).

La descripción de basa en 9 individuos grávidos (medidas de 6): El cuerpo cilíndrico, mide 7.57-10.87 (8.58±1.23) de largo por 239-350 (284±42) de ancho. Cutícula delgada y ligeramente ensanchada con bordes irregulares en la región anterior y la posterior (a nivel de la cola) del cuerpo. Boca provista con seis labios completamente evidentes (4 submediales y 2 laterales, distribuidos casi a la misma distancia entre ellos); la cápsula bucal mide 7-11 (9±2) de profundidad y 7-19 (12±4) de ancho. Esófago en forma de embudo. El esófago mide 360-515 (394±59) de longitud, representando 4.02-4.96 (4.6) % de la longitud del cuerpo, 19-38 (29±7) de ancho en la región anterior del cuerpo, 27-46 (36±7) en la región muscular y 31-54 (42±8) en la región glandular. El bulbo esofágico mide 42-62 (52±9) de ancho. Bulbo esofágico ligeramente ensanchado. Anillo nervioso inconspicuo a 147-267 (194±42) de la región cefálica, representando 1.92-3.53 (2.29) % de longitud del cuerpo. La vulva cerca de la mitad del cuerpo (ligeramente pre-ecuatorial o ecuatorial), a 3.88-5.54 (4.25±63) de la región anterior del cuerpo, representando 46.44-52.42 (49.67) % de longitud del cuerpo, con labios inconspicuos. La cauda cónica relativamente pequeña, mide 147-267 (194±4) de longitud, representando 1.96-3.84 (2.79) % de longitud del cuerpo, terminada en punta muy afilada y cubierta por cutícula. Huevos numerosos, larvados, en diferentes estados de desarrollo, 85-108 (94±9) de largo por 42-54 (48±4) de ancho.

Huésped tipo: *Bufo marmoreus*, simbiotipo JAC23741. Vouchers: JAC 23853, 23741.

Localidad tipo: Carretera Mex 120, entre Apatzingan y Tepalcatepec, Michoacán (19°09'23"N, 102°16'43"W, 370m).

Otras localidades: Carretera Teapa-Tomatlán, Jalisco (20°04'25"N, 104°50'36"W, 382); Carretera Melaque-Autlán, Mex 80, Jalisco (19°25'49"N, 104°40'19"W, 382m); y Cerro de Oro, Oaxaca (18°00'29.0"N, 96°16'20.0"W, 51m). Emiliano Zapata, Jalisco (previamente había sido registrado como *R. fülleborni*) (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000).

Distribución y comentarios adicionales: Hasta el momento se ha encontrado como parásito exclusivo de *Bufo marmoreus* distribuido en las Tierras Bajas Tropicales (~ por entre los 51 y 382 m). En el análisis molecular, es el grupo más basal junto con *Rhabdias* cf. *americanus* (también es parásito de bufónidos) (ver figura 6).

Hábitat: Pulmones

Comentarios taxonómicos: *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoreus*) difiere del resto de las especies relacionadas por la presencia de 6 labios muy próximos a la boca (4

submediales y 2 laterales, distribuidos casi a la misma distancia entre ellos), ligeramente precuatorial, presenta una cutícula delgada y ligeramente ensanchada con bordes irregulares en la región anterior y la posterior (a nivel de la cola) del cuerpo, el esófago representa el 4.69-5.92 (5.34) % de la longitud del cuerpo. La cauda cónica que representa el 4.02-4.96 (4.6) % de longitud del cuerpo, terminada en punta afilada y cubierta por cutícula.

De las especies americanas de *Rhabdias*, solo *R. americanus* Baker, 1978, *R. alabialis* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007, *R. pseudospherocephala* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007, *R. kuzmini* Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007, *R. elegans* Gutiérrez, 1945, *R. füelleborni* Travassos, 1926, *R. hermafrodita* Kloss, 1971 y *R. androgyna* Kloss, 1971, presenta cierta similitud con el nuevo taxón debido a su preferencia hospedatoria, todos son parásitos típicos de bufónidos.

Rhabdias americanus se diferencia de éste nuevo taxón, porque en este último el ancho (en promedio), largo del esófago y la relación de éste con la longitud del cuerpo es menor que en *R. americanus*, mientras que la longitud de la cola y la relación de ésta con respecto de la longitud del cuerpo es mayor en *R. americanus* que en el nuevo taxón, la cutícula es más prominente en *R. americanus* que en el nuevo taxón (Baker, 1978; ver tabla VII).

El nuevo taxón se diferencia de *R. alabialis*, por que éste ultimo carece de labios evidentes a diferencia del nuevo taxón que presenta 6 labios bien desarrollados (4 submediales y 2 laterales), la longitud de la cola es menor en el nuevo taxón que en *R. alabialis*, la cutícula es más prominente en *R. alabialis* que en el nuevo taxón (Kuzmin *et al.*, 2007; tabla VII).

Rhabdias pseudospherocephala presenta una relación de la longitud del esófago con respecto a la longitud del cuerpo ligeramente menor, presenta un bulbo esofágico más ancho, la longitud de la cola y la relación de ésta con respecto de la longitud del cuerpo es mayor en *R. pseudospherocephala* que en el nuevo taxón, mientras que la cutícula es menos prominente en el nuevo taxón (Kuzmin *et al.*, 2007; ver tabla VII).

El nuevo taxón se logra diferenciar fácilmente de *Rhabdias kuzmini* en las dimensiones del tamaño corporal, la cápsula bucal, la longitud del esófago y cola, así como su relación con respecto a la longitud del cuerpo es mayor en *R. kuzmini* que en el nuevo taxón, también la cutícula a lo largo del cuerpo es más prominente que en el nuevo taxón (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007; ver tabla VII).

Rhabdias elegans es más larga y ancha que el nuevo taxón, la longitud de la cola y su relación con la longitud del cuerpo es menor en el nuevo taxón que en *R. elegans* (Kloss, 1971; ver tabla VII).

Rhabdias füelleborni en general es relativamente larga y más ancha que el nuevo taxón, presenta un evidente corpus ensanchado, mientras que en el nuevo taxón solo presenta una ligera dilatación, la longitud de la cola y su relación con la longitud del cuerpo es mayor que en el nuevo taxón, los huevos son más anchos y tiene una cutícula mas prominente en *R. füelleborni* (Travassos, 1926; ver tabla VII).

Rhabdias hermafrodita se diferencian del nuevo taxón en la longitud del esófago el cual es relativamente mayor en *R. hermaphrodita*, y la longitud de la cola como su relación con la longitud del cuerpo es mayor en *R. hermaphrodita* que en el nuevo taxón, y la cutícula es menos prominente que en *R. hermaphrodita* (Kloss, 1971; ver tabla II).

Finalmente, *Rhabdias androgyna* es ligeramente mayor que el nuevo taxón, la longitud de la cola es menor en el nuevo taxón que en *R. androgyna*, y la cutícula es menos prominente que en este último (Kloss, 1971; ver tabla II).

Tabla VII. Comparación morfométrica de *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoreus*) con algunas especies relacionadas.

Especie	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>R. americanus</i>	<i>R. alabialis</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>	<i>R. kuzmini</i>
Referencia	Presente trabajo	Kuzmin <i>et al.</i> , 2003	Kuzmin <i>et al.</i> , 2007†	Kuzmin <i>et al.</i> , 2007†	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007
Huésped	<i>Bufo marmoreus</i>	<i>Bufo americanus</i>	<i>Bufo marinus</i>	<i>Bufo marinus</i>	<i>Bufo occidentalis</i>
Distribución	Neotropical	Neotropical	Neotropical	Neotropical	Neotropical
	4 labios submediales +	4 labios submediales +	Sin labios evidentes	4 labios submediales + 2	4 labios submediales +
Disposición de los labios	2 pseudolabios laterales	2 pseudolabios laterales		pseudolabios laterales	2 pseudolabios laterales
Largo del cuerpo (mm)	7.57-10.87 (8.58)	10.74-14.14 (12.46)	7.67-9.27 (7.97)	6.17-9.60 (7.90)	14.15-19.19 (15.95)
Ancho del cuerpo	239-350 (284)	210-310	260-328 (315)	290-380 (330)	351-542 (399)
Largo de la cápsula bucal	7-11 (9)	10	10-10 (10)	7-12 (10)	31-70 (58)
Ancho de la cápsula bucal	7-19 (12)	12-15 (13)	10-15 (12)	15-17 (17)	35-47 (40)
Longitud del esófago	360-515 (394)	770-870 (804), corpus ensanchado	340-445 (389)	400-460 (410)	833-1008 (938)
Longitud del esófago respecto a la longitud total del cuerpo*	4.02-4.96 (4.6)	5.8-7.3 (6.5)	4.2-5.2(4.6)	4.4-6.5 (5.2)	4.96-6.87 (5.91)
Ancho del esófago en región anterior	19-38 (29)	37-42 (40)	32-37 (35)	35-40 (37)	66-81 (73)
Ancho del esófago en la región muscular	27-46 (36)	50-57 (52)	37-45 (37)	40-50 (42)	78-93 (84)

Tabla VII. Continuación...

Especie	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>R. americanus</i>	<i>R. alabialis</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>	<i>R. kuzmini</i>
Ancho del esófago en la región glandular	31-54 (42)	45-50 (48)	32-35 (32)	35-42 (37)	78-109 (88)
Ancho del bulbo esofágico	42-62 (52)	75-90 (82)	57-70 (65)	67-85 (72)	105-132 (116)
Posición de la vulva respecto a la longitud total del cuerpo*	46.44-52.42 (49.67)	47.9-52.2 (50.3)	47.2-51.8 (49.4)	47.5-53.4 (49.7)	49-55.96 (52.70)
Posición de la vulva	Ligeramente pre-ecuatorial	Ecuatorial	Ecuatorial	Ligeramente pre-ecuatorial	Ecuatorial
Longitud de la cola	147-267 (194)	450-550	278-328 (303)	310-410 (350)	271-380 (308)
Longitud de la cola respecto a la longitud total del cuerpo*	1.96-3.84 (2.79)	3.3-4.5 (4.0)	3.1-3.8 (3.5)	3.7-5.0 (4.4)	1.68-2.37 (1.93)
Lago de los huevos	85-108 (94)	102-114‡	92-105 (98.2)	No fue medido	93-112 (103)
Ancho de los huevos	42-54 (48)	54-65‡	52-57 (54.6)	No fue medido	47-58 (51)

Tabla VII. Continuación...

Especie	<i>R. elegans</i>	<i>R. füelleborni</i>	<i>R. hermaphrodita</i>	<i>R. androgyna</i>
Referencia	Kloss, 1971□	Travassos, 1926	Kloss, 1971	Kloss, 1971
Huésped	<i>Bufo arenarum</i>	<i>Bufo marinus</i>	<i>Bufo crucifer</i>	<i>Bufo typhonius</i>
Distribución	Neotropical	Neotropical	Neotropical	Neotropical
Disposición de los labios	No fue observado	6 labios	No fue observado	No fue observado
Largo del cuerpo (mm)	8.07-10.25 (9.59)	10-12	4.07-11.56 (7.65)	9.35-13.39 (11.31)
Ancho del cuerpo	270-357§	470-480	No fue medido	No fue medido
Largo de la cápsula bucal	7 §	9§	No fue medido	No fue medido
Ancho de la cápsula bucal	7§	9§	No fue medido	No fue medido
Longitud del esófago	439-577	450-500, corpus ensanchado	268-663 (463)	577- 618 (604) corpus ensanchado
Longitud del esófago respecto a la longitud total del cuerpo*	4.73-5.62 (5.19)	4.5-4.16	4.33-9.17 (6.08)	4.39-6.6 (5.47)
Ancho del esófago en región anterior	No fue medido	No fue medido	No fue medido	No fue medido
Ancho del esófago en la región muscular	42-59▲§	10▲	No fue medido	No fue medido
Ancho del esófago en la región glandular	No fue medido	No fue medido	No fue medido	No fue medido

Tabla VII. Continuación...

Especie	<i>R. elegans</i>	<i>R. füelleborni</i>	<i>R. hermaphrodita</i>	<i>R. androgyna</i>
Ancho del bulbo esofágico	No fue medido	No fue medido	No fue medido	No fue medido
Posición de la vulva respecto a la longitud total del cuerpo*	45.4-50.4 (48.94)	47.5-50	42.25-55.26 (48.99)	44.11-52 (47.45)
Posición de la vulva	Post-ecuatorial≈	Pre-ecuatorial	Post-ecuatorial≈	Post-ecuatorial≈
Longitud de la cola	330-412 (312)	370-420	247-492 (328)	330-412 (371)
Longitud de la cola respecto a la longitud total del cuerpo*	3.25-4.59 (4.98)	3.5-3.7	2.54-6.57 (4.26)	2.77-3.67 (3.32)
Lago de los huevos	No fue medido	125	No fue medido	No fue medido
Ancho de los huevos	No fue medido	80	No fue medido	No fue medido

* Expresado en porcentaje.

° Medidas de los paratipos

† Medidas de los paratipos y entre paréntesis la del holotipo.

‡ Medidas basadas en Baker (1978).

□ Medidas basadas en los ejemplares de Montevideo, Uruguay.

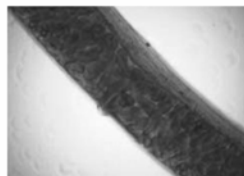
§ Basado en Kloss (1974).

▲ El valor máximo.

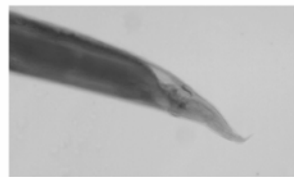
≈ Basado en Bursey *et al.*, 2003.



a



b



c

Figura 22. *Rhabdias* sp. parásito de *Bufo marmoratus* (microfotografías). a. Región anterior, vista lateral. B. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral.

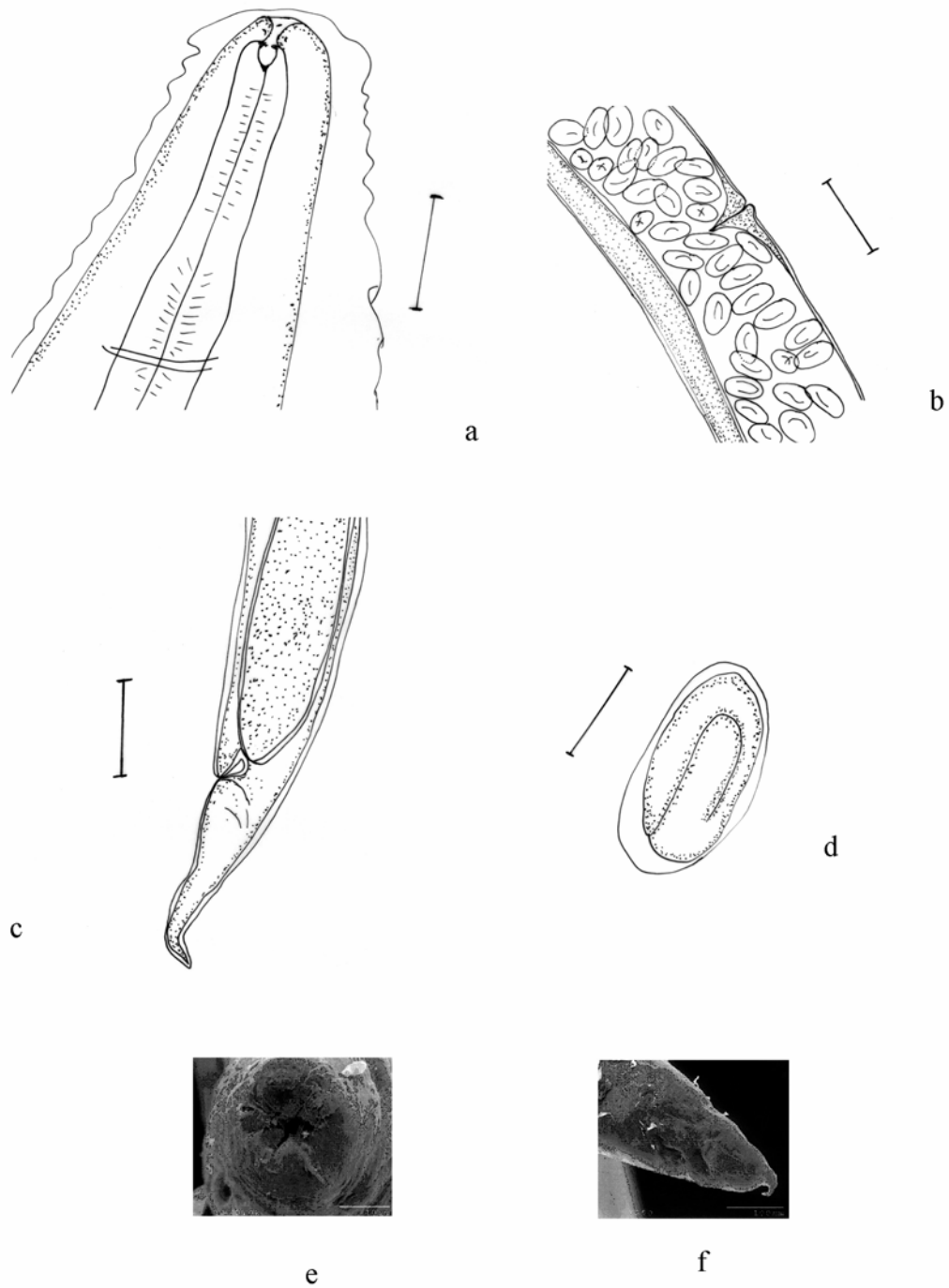


Figura 23. *Rhabdias* sp. parásito de *Bufo marmoratus* (microscopía óptica y SEM). a. Región anterior, vista lateral. b. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral. d. Huevo, vista lateral. e. Detalles de la morfología externa, SEM de la región cefálica, vista apical. f. Forma de la terminación de la cola, vista lateral.

Rhabdias de hílidos.

5) ***Rhabdias* sp.** (parásito de *Smilisca baudinii*)

(Figuras 24-25).

La descripción de basa en 8 individuos grávidos (medidas de 6): El cuerpo cilíndrico, mide 10.15-11.98 (11.06±0.90) mm de largo por 318-414 (354± 49) de ancho. Región anterior truncada y posterior cónica. Cutícula delgada, muy ligeramente ensanchada hacia la región anterior, no tan evidente hacia la mitad del cuerpo y región posterior. Boca provista con seis labios completamente evidentes muy próximos a la boca (distribuidos muy próximos uno de otro, y su disposición es de 4 labios submediales y 2 laterales); cápsula bucal subesférica, mide 7-7 (7±0) de profundidad y 11-15 (12±1) de ancho. Esófago en forma de embudo. El esófago mide 372-399 (386±11) de longitud, representando 3.31-3.71 (3.50) % de la longitud del cuerpo por 27-31(30±1) de ancho en la región anterior del cuerpo, 34-46 (39±4) en la región muscular y 50-54 (51±1) en la región glandular. El bulbo esofágico mide 54-62 (58±3) de ancho. Bulbo esofágico con una ligera dilatación. Anillo nervioso inconspicuo a 182-244 (210±32) de la región cefálica, representando 1.51-2.33 (1.92) % de longitud del cuerpo. La vulva cerca de la mitad del cuerpo, ligeramente pre-ecuatorial, a 5.03-5.92 (5.47±49) de la región anterior del cuerpo, representando 48.24-50.34 (49.49) % de longitud del cuerpo, con labios casi inconspicuos. La cauda cónica relativamente pequeña, mide 182-375 (289±101) de longitud, representando 1.74-3.21 (2.57) % de longitud del cuerpo, terminada en punta muy afilada y cubierta por cutícula. Huevos numerosos, larvados, en diferentes estados de desarrollo, 89-100 (95±4) de lago por 38-42 (41±1) de ancho.

Huésped tipo: *Smilisca baudinii* Duméril y Bibron, 1841 (= *Hyla baudinii* Duméril y Bibron, 1841), simbiotipo MZFC 17327. Vouchers: RPL0118, MZFC 17358.

Localidad tipo: Carretera Puerto Vallarta-Talapa de Allende, Jalisco (20°49'42"N, 105°01'06"O, 287m.).

Otras localidades: Reserva comunal La Cruz, Ocosingo, Km 148, Carretera Palenque, Chiapas (16°43.36"N, 90°55.487"O, 150m); Municipio Ocosingo-Frontera Corozal: Carretera 3, Chiapas (16°47'29.9"N, 91°02'27.2"O, 209m); San Pedro Las Playas, Guerrero (16°49'11.6"N, 99°42'42.6"O, 12m); Talpa-Tomatlán, Sierra Cocoma, Jalisco (MZFC 17358) (20°09'13"N, 104°51'06"O, 460m); Piscifactoría de Teapa, Tabasco (17°34'59.7"N, 92°53'32.1"O, 33m); Buenos Aires, Costa Rica.

Registros previos: Potrero, Veracruz (CNHE 002593, previamente registrada como *Rhabdias sphaerocephala*) (en Lamothe-Argumedo *et al.*, 1997); Navjoa, Sonora (Goldberg y

Burseley, 2002, previamente registrada como *R. americanus*); La Estación Los Tuxtlas, Veracruz (Guillén-Hernández, 1992⁹, previamente registrada como *Rhabdias* sp.).

Comentarios adicionales: Hasta el momento se ha encontrado como parásito exclusivo de *Smilisca baudinii* asociado a las tierras bajas tropicales (entre los 681 y 929m). Éste nuevo taxón forma un grupo distinto de los formados por *R. cf. ranae*, *R. cf. americanus* y del grupo de *Rhabdias* sp. (parásito de *Pseudacris regilla*). En el análisis molecular, es la especie hermana de *Rhabdias* sp. parásito de *Pseudacris regilla*, ambos parásitos de la familia Hylidae (ver figura 6).

Hábitat: Pulmones

Comentarios taxonómicos: *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) difiere del resto de las especies relacionadas por la presencia de 6 labios (distribuidos muy próximos uno de otro, y su disposición es de 4 labios submediales y 2 laterales), mide 10.15-11.98 (11.06) mm de larga por 318-414 (354) de ancha, vulva cerca de la mitad del cuerpo, ligeramente precuatorial, cutícula delgada y poco prominente, ligeramente ensanchada en la región anterior, el esófago representa el 3.31-3.71 (3.50) % de la longitud del cuerpo. La cauda cónica que representa el 1.74-3.21 (2.57) % de longitud del cuerpo, terminada en punta afilada y cubierta por una ligera cutícula, casi inconspicua.

De las especies americanas de *Rhabdias*, *R. alabialis* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007, *R. americanus* Baker, 1978, *R. androgyna* Kloss, 1971, *R. bakeri* Tkach et al., 2006, *R. elegans* Gutiérrez, 1945, *R. füelleborni* Travassos, 1926, *R. hermafrodita* Kloss, 1971, *R. joaquinensis* Ingles, 1935, *R. kuzmini* Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007, *R. manantlanensis* Martínez-Salazar, 2008 (aceptado), *R. mucronata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (especie inquerenda, se desconoce la fase adulta), *R. neotropicalensis* Martínez-Salazar y León-Règagnon (in prep.), *R. peninsularis* Martínez-Salazar, Pérez-Ponce de León, Parra-Olea y González-Bernal (in prep.), *R. ranae* Walton, 1929, *R. savagei* Bursey y Goldberg, 2005, *R. pseudospherocephala* Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007, *R. tobagoensis* Moravec, 1995, *R. truncata* Schuurmans Stekhoven, 1952 (especie inquerenda, se desconoce la fase adulta), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. del “Golfo de México” y “Costa Rica”), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. del Pacífico) y *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*) parasitan anuros. La comparación con *R. mucronata* y *R. truncata* parásitos de ranas no fue posible debido a que no se conocen los estados adultos de esta especie.

⁹ Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de “Los Tuxtlas”, Veracruz. Bachelor Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

El nuevo taxón se logra diferenciar de *R. alabialis*, *R. americanus*, *R. androgyna*, *R. elegans*, *R. füelleborni*, *R. hermafrodita*, *R. kuzmini*, *R. pseudospherocephala* y *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*) por la preferencia hospedatoria, éstas especies son típicas de bufónidos no de hílidos. Con base en este mismo argumento también logramos distinguir al nuevo taxón de *R. bakeri*, *R. joaquinensis*, *R. ranae*, *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. del “Golfo de México” y “Costa Rica”), y *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. del Pacífico), éstas son típicas de ranas. Así mismo se diferencia de *R. neotropicalensis* parasita a Leptodactylidae no Hylidae.

Rhabdias sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) parasita hílidos como *R. manantlanensis*, *R. tobagoensis* y *R. peninsularis*.

El nuevo taxón parasita miembros de la familia Hylidae no a Brachycephalidae como son *Rhabdias manantlanensis* y *R. tobagoensis*.

Rhabdias manantlanensis es más delgada pero la cápsula bucal es más larga y ancha que el nuevo taxón. Mientras en *R. tobagoensis* tiene 6 labios circumorales, una cápsula bucal más ancha y la longitud de la cola es mayor que con respecto a *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) (ver tabla VIII).

Filogenéticamente es grupo hermano de *R. peninsularis* (ver figura 6), ambas parasitan a miembros de la familia Hylidae pero diferentes géneros. *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) es más larga, así como la longitud de la cola es mayor, pero la relación del esófago con respecto a la longitud del cuerpo es menor que en *R. peninsularis*. Difieren ligeramente en la posición de la vulva (post-ecuatorial): 48.24-50.34 (49.49) % en el nuevo taxón vs. 47.90-60.06 (53.69) en *R. peninsularis* (ver tabla VIII).

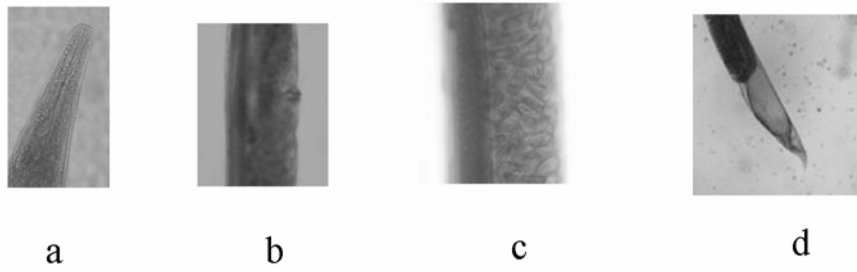


Figura 24. *Rhabdias* sp. parásito de *Smilisca baudinii* (microfotografías). a. Región anterior, vista lateral. B. Región de la vulva, vista lateral. d. detalle de los huevos, vista lateral. d. Región posterior, cola, vista lateral.

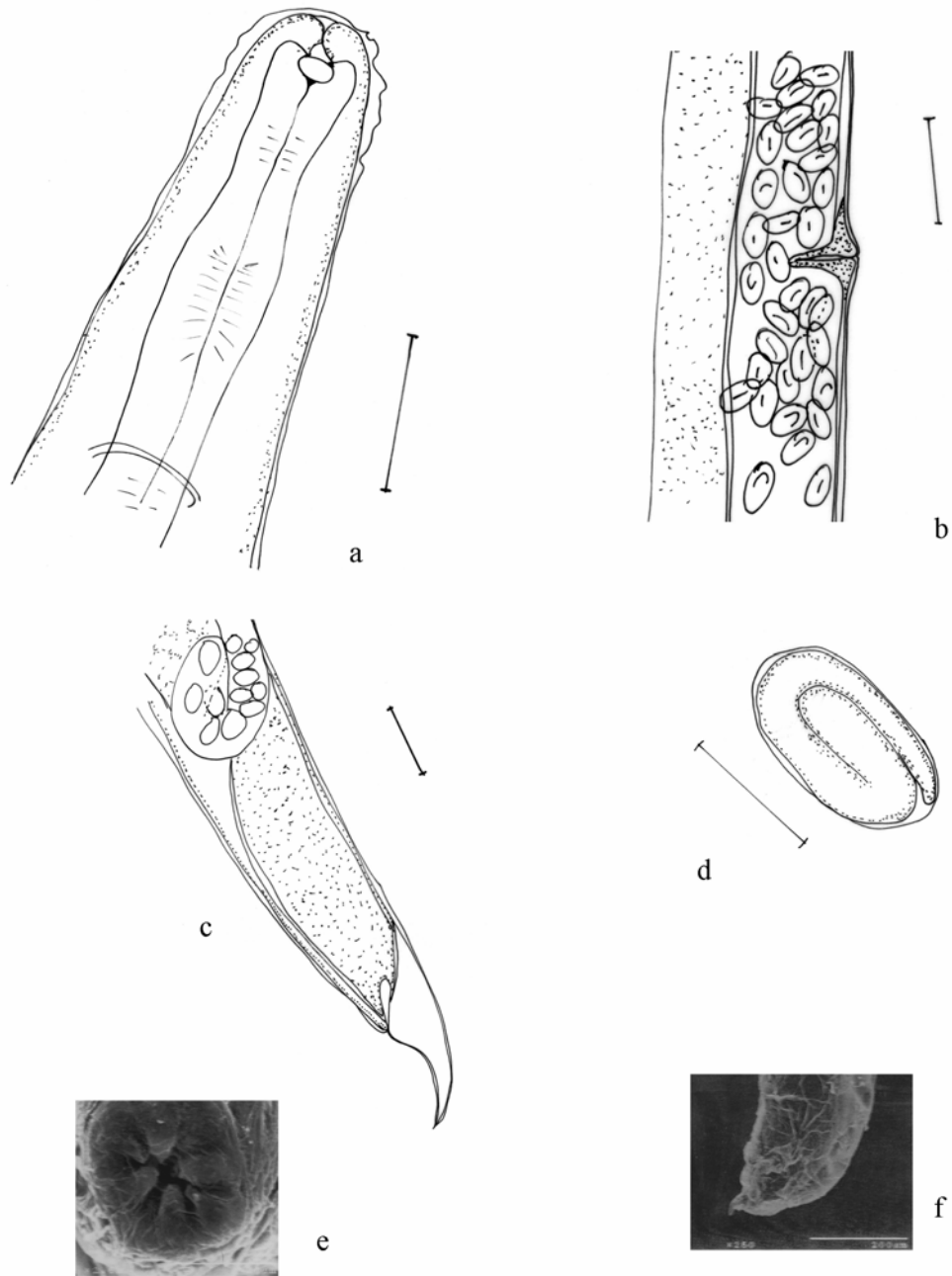


Figura 25. *Rhabdias* sp. parásito de *Smilisca baudinii* (microscopía óptica y SEM). a. Región anterior, vista lateral. b. Región de la vulva, vista lateral. c. Región posterior, cola, vista lateral. d. Huevo, vista lateral. e. Detalles de la morfología externa, SEM de la región cefálica, vista apical. f. Forma de la terminación de la cola, vista lateral.

Tabla VIII. Comparación morfométrica de *Rhabdias* parásito de *Pseudacris regilla* y *Smilisca baudinii*, con algunas especies relacionadas.

Especie	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Rhabdias peninsularis</i>	<i>R. tobagoensis</i>	<i>R. manantlanensis</i>
Referencia	Presente trabajo	Martínez-Salazar <i>et al.</i> (in prep.)	Moravec y Kaiser, 1995	Martínez-Salazar, 2008
Huésped	<i>Smilisca baudinii</i>	<i>Pseudacris regilla</i>	<i>Eleutherodactylus charlottevillensis</i> ▲	<i>Craugastor occidentalis</i>
Distribución	Neotropical	Neotropical	Neotropical	Neotropical
Disposición de los labios	4 labios submediales y 2 laterales	4 labios submediales y 2 laterales	6 labios	6 labios
Largo del cuerpo (mm)	10.15-11.98 (11.06)	5.22-6.67 (6.60)	7.34-7.56 (7.34)	6.48-9.64 (7.85)
Ancho del cuerpo	318-414 (354)	318-430 (360)	408-476 (476)	175-239 (203)
Largo de la cápsula bucal	7-7 (7)	7-11 (8)	6-9 (6)	11-19 (13)
Ancho de la cápsula bucal	11-15 (12)	11-15 (12)	18-21 (18)	19-27 (21)
Longitud del esófago	372-399 (386)	318-366 (347)	476-530 (530)	387-515 (451)
Longitud del esófago respecto a la longitud total del cuerpo*	3.31-3.71 (3.50)	5-6.7 (5.78)	6-7 (7)	5.11-6.57 (5.79)
Ancho del esófago en región anterior	27-31 (30)	27-31(28)	No fue medido	34-46 (39)
Ancho del esófago en la región muscular	34-46 (39)	38-42 (38)	No fue medido	38-54 (47)
Ancho del esófago en la región glandular	50-54 (51)	42-54 (47)	No fue medido	50-65 (55)
Ancho del bulbo esofágico	54-62 (58)	50-62 (55)	No fue medido	54-77 (67)
Posición de la vulva respecto a la longitud total del cuerpo*	48.24-50.34 (49.49)	47.90-60.06 (53.69)	45.36-48.80 (48.22) †**	41.66-51.59 (47.74)
Posición de la vulva	Ecuatorial (ligeramente pre-ecuatorial)	Ecuatorial (ligeramente pre o post-ecuatorial)	Ecuatorial (ligeramente pre o post-ecuatorial) †	Ecuatorial (ligeramente pre-ecuatorial)

Tabla VIII. Continuación...

Especie	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Rhabdias peninsularis</i>	<i>R. tobagoensis</i>	<i>R. manantlanensis</i>
Longitud de la cola	182-375 (289)	193-251 (216)	210-276 (276)	143-232 (190)
Longitud de la cola respecto a la longitud total del cuerpo*	1.74-3.21 (2.57)	2.9-4.15 (3.59)	2.86-3.65 (3.76)	1.48-3.27 (2.48)
Largo de los huevos	89-100 (95)	93-112 (99)	102-117 (108)	88-102 (94)
Ancho de los huevos	38-42 (41)	54-58 (55)	48-57 (54)	43-55 (50)

*Expresado en porcentaje.

§ El diámetro.

▲ Originalmente se registró a *Eleutherodactylus* cf. *terrabilivaris*, sin embargo este ejemplar corresponde con *Eleutherodactylus charlottevillensis*.

† Ancho máximo.

**Relación del mínimo y máximo, basado en la descripción original.

‡ En la descripción original la vulva la sitúan cerca de la mitad del cuerpo (ligeramente pre o post-ecuatorial).

Consideraciones finales

La delimitación de especies basada en una sola fuente de información (ej. un fragmento de un gen o datos morfológicos) puede ser controversial, pero ésta puede ser robusta cuando se emplean en conjunto distintos tipos de datos, tales como son los datos morfológicos, ecológicos, o moleculares (Funk y Omland, 2003), e inclusive si conocemos datos sobre su distribución geográfica y preferencia hospedatoria en parásitos pueden resultar muy informativos (ej. como en *Rhabdias*).

En la última década se han utilizado intensamente los genes mitocondriales (ej. *COX1* o *COX2*), como una herramienta que se han utilizado ampliamente y convertido como “tradicionales” para delimitar especies (ej. “DNA taxonomy”, como un sistema unificador para clasificar a todos los grupos de organismos (Tautz *et al.*, 2002; Hebert y Gregory, 2005)), debido a que pueden proveer más información en algunos casos de divergencia reciente entre las especies, en comparación con los genes nucleares (Avice, 2000; Blouin *et al.*, 2002). El uso de estos caracteres han estado en controversia (principalmente el *COX1*) (Lipscomb *et al.*, 2003), creando así un gran debate acerca de su uso y sobre la importancia para delimitar especies de manera “universal” (ej. Consortium for the Barcode of Life: <http://barcoding.si.edu/>) (Ebach y Holdrege, 2005; Hebert y Gregory, 2005). Uno de los principales fines y con ello el empleo de este tipo de caracteres mitocondriales es para acelerar el conocimiento de los inventarios taxonómicos e incrementar el análisis de la diversidad (Hebert *et al.*, 2003), siendo una herramienta muy poderosa.

El empleo por sí solo de un gen mitocondrial no resolvió completamente los límites entre especies del género *Rhabdias* analizadas. Grupos muy relacionados de *Rhabdias* de *Bufo marinus* en politomía analizando un fragmento del gen *COX1* (soporte del 63%) no fueron resueltos, mientras que con un fragmento del gen *cyt b*, los taxones en conflicto parcialmente se resolvieron, separando 2 grupos, uno formado por muestras de *R. cf. pseudosphaerocephala* (soporte 70%, ver figura 4) y el otro grupo contiene a muestras de *R. alabialis* y *Rhabdias* sp.^v en politomía (soporte 90%, ver figura 5).

Los árboles de genes pueden presentar incongruencia entre los diferentes genes, debido a diferentes procesos, ej. sorteo de linajes, coalescencia profunda, duplicación génica o transferencia génica horizontal (Avice, 2000; Nadler, 2002). De ahí la importancia de emplear más de un marcador molecular y la morfología para robustecer la delimitación de especies en el marco de la sistemática filogenética (Avice; 2000; Nadler, 2002; Wiens y Penkrot, 2002). Al emplear la evidencia total del conjunto de datos de los genes *COX1* y *cyt b*, se obtuvo un resultado más robusto (ver figura 6).

Las relaciones entre los taxa del grupo formado por *R. alabialis* y *Rhabdias* sp.^v no están resueltas, por lo que se requiere adicionar más muestras de otras localidades y explorar la región ITS-2 del *rDNA* para poder esclarecer la delimitación entre este grupo. Así mismo, es necesario explorar la “ausencia de labios” como un carácter distintivo en *R. alabialis*, ya que presumiblemente no carecen de ellos, si no más bien no son muy evidentes (ver la figura 10 a y b) y de ahí el problema taxonómico que impide la falta de resolución en el análisis molecular del grupo formado tanto por el análisis del gen *cyt b* como el de análisis de datos combinados.

Considerando de manera general que los genes mitocondriales analizados presentan una tasa alta de divergencia en comparación con los genes nucleares (Nadler, 2002), la información obtenida con los análisis de datos separados o combinados, se puede emplear como una herramienta de reconocimiento inicial de grupos que pueden representar especies no descritas (ej. *Rhabdias* sp. parásito de *Rana* sp. hacia el Pacífico y Costa Rica, parásito de *Rana* sp. hacia el Golfo de México, parásito de *Smilisca baudinii*, parásito de *Pseudacris regilla*, parásito de *Rana sierramadrensis* o de *Bufo marmoratus*) y resolución de problemas taxonómicos (ej. los registros previos de *R. ranae*, *R. fülleborni*, *R. americanus* y lo que se consideraba como *R. sphaerocephala* en una amplia variedad de huéspedes en México), la información fue corroborada con otras fuentes de información tales como son la preferencia hospedatoria y la morfología (SEM) de *Rhabdias*.

Será necesario explorar la región ITS-1 del *rDNA* de algunos de los ejemplares aquí estudiados para corroborar algunas determinaciones, aunque solo se cuenta con secuencias de esta región para *R. bakeri*, *R. ranae* y *R. pseudosphaerocephala* (Tkach *et al.*, 2006; Kuzmin *et al.*, 2007).

Hay congruencia total entre los grupos de *Rhabdias* formados en el análisis molecular y su preferencia hospedatoria (ver figura 7). Ninguna especie de *Rhabdias* de Ranidae parasita a Bufonidae; esta hipótesis debe ser corroborada al explorar las relaciones filogenéticas de las especies que constituyen al género.

La amplia variedad de anfibios y reptiles a los que parasita este género de nemátodos, sugiere que la historia del género *Rhabdias* ha sido complicada, debido a que cada grupo de sus huéspedes presenta historias independientes.

La distribución de la mayoría de los grupos de huéspedes analizados en el presente trabajo tienen una distribución Neotropical (Frost, 2007). Los huéspedes se distribuyen principalmente en las tierras bajas tropicales tanto hacia la vertiente del Pacífico como hacia el Golfo de México y algunas zonas de tierras altas tropicales frías (Sierra Madre del Sur); estas regiones son de las más ricas para varios grupos de la biota Mexicana (Ramammorthy *et*

al., 1993), y han sido poco exploradas en busca de helmintos parásitos de estos grupos de huéspedes, como se pudo observar en el presente trabajo con base en herramientas morfológicas y moleculares, se descubrieron cinco especies de la familia Rhabdiasidae. Dada la riqueza herpetofaunística de México (Flores-Villela, 1998; Flores-Villela y Goyenechea, 2003), muchos otros Rhabdiasidae están por descubrirse al explorar las regiones del centro y norte del país, zonas poco exploradas para parásitos.

Agradecimientos

Agradecemos a Ma. Antonieta Arizmendi, Rocio Bautista, Elizabeth Beltrán, Cecilia Botello, Luis Canseco, Ma. Elena García, Uri García, Florencia Bertoni, Elisa Cabrera, Rebecca Calisi, Alejandro Carbajal, Omar Domínguez, Oscar Flores-Villela, Arlett Espinoza, Rebecca Calisi, Carlos Hernández, John Malone, Alejandro Ocegüera, Luis Jorge García Márquez, Rosario Mata, Ricardo Mendoza, Jesse Meik, Sergio Murillo, Leticia Ochoa, Ricardo Paredes, Laura Paredes, Kirk Saster, Rodolfo Pérez, Sr. Santos Rodríguez Leal y familia, Raúl Hernández-Gómez y su familia, María de la Luz Romero, Rogelio Rosas, Ulises Razo, Eric N Smith y Alejandro Zaldívar por su ayuda en la recolección de *Rhabdiasidae* y sus huéspedes en el campo. Al Dr. Daniel Brooks por los ejemplares de procedentes de Costa Rica donados para el estudio molecular. Al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León (GPPL), Dra. Gabriela Parra-Olea (GPO) y a la Biol. Edna L. González-Bernal por el material procedente de *Pseudacris regilla*. Elisa Cabrera, Ricardo Paredes y Florencia Bertoni por algunas muestras procedentes de "Los Tuxtlas", Veracruz y de Ocosingo, Chiapas. A David Osorio por el material procedente de los Chimalapas, Oaxaca. A la M. en C. Laura M. Márquez-Valdelamar por su ayuda en la secuenciación. Al Dr. Martín García-Varela por su ayuda para la amplificación de algunas muestras en su laboratorio (IB-UNAM). A la M. en C. Berenit Mendoza-Garfias por el procesamiento y toma de microfotografías de la muestras para SEM (IB-UNAM). Al Dr. Jorge Falcón-Ordáz por su asistencia y ayuda para efectuar los cortes de la región anterior del material analizado. Luis García Prieto (CNHE), Instituto de Biología, UNAM y Dr. Eric P. Hoberg (USNPC), Beltsville, Maryland por el préstamo del material de empleado para su estudio morfológico. Al M. en C. Luis Canseco, Dr. Oscar Flores-Villela, Biol. Alberto Mendoza y M.en.C. Edmundo Pérez (Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), UNAM), así como al Dr. Eric N Smith y Carl Franklin (Amphibian and Diversity Research Center, University of Texas at Arlington (UTA) por la identificación y catalogación de los huéspedes. The National Science Foundation DEB-0102383 a cargo del Dr. J. A. Campbell (University of Texas at Arlington) y VLR (UNAM). A los proyectos CONACYT J27985-N (VLR, UNAM) y IN2206605-PAPIIT (GPPL, UNAM), que de manera directa e indirecta contribuyeron también en la obtención del material recolectado. A la comunidad de Frontera Corozal, por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo, de esta última se agradece al proyecto: COI-0435/B1 ¿*Lacandonia schismatica*: recurso genético estratégico para México y conservación de la Selva Lacandona? SEMARNAT-CONACYT a cargo de la Dra. Elena Álvarez-Buylla del Instituto de Ecología. EAMS agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas otorgadas durante los estudios de doctorado. A CONACYT, por el apoyo integral para la formación de doctores. Así como al apoyo otorgado a EAMS en el 2006 por ASP Willis A. Reid, Jr. Student Research Grant, para la obtención del material de algunas muestras de *Leptodactylus*, *Bufo* y *Rana*.

Literatura citada

- Adams, B. J.** 1998. Species concepts and the evolutionary paradigm in modern nematology. *Journal of Nematology* 30: 1–21.
- Anderson, T. M., M. S. Blouin, and R. N. Beech.** 1998. Population biology of parasitic nematodes: applications of genetic markers. *Advances in Parasitology* 41: 219-283.
- Arbogast, B., and G. J. Kenagy.** 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 819-825.
- Avise, J. C.** 2000. *Phylogeography. The history and formation of new species.* Massachusetts: Harvard University Press, 447pp.

- Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb, and N. C. Saunders.** 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 489-522.
- Avise, J. C., J. M. Quattro, and R.C. Vrijenhoek.** 1992. Molecular clones within organismal clones: mitochondrial DNA phylogenies and the evolutionary histories of unisexual vertebrates. *Evolutionary Biology* 26: 225-246.
- Avise J. C., and K. Wollenberg.** 1997. Phylogenetics and the origin of species. *Proceedings National Academy Sciences B.* 94: 7748-7755.
- Baker, M. R.** 1978. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 56: 2127- 2141.
- Baker, M. R.** 1979a. The free-living and parasitic development of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology* 57: 161-178.
- Baker, M. R.** 1979b. Seasonal population changes in *Rhabdias ranae* Walton, 1929 (Nematoda: Rhabdiasidae) in *Rana sylvatica* in Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 57: 179–183.
- Baker, M. R.** 1980. Revision of *Entomelas* Travassos, 1930 (Nematoda: Rhabdiasidae) with a review of genera in the family. *Systematic for Parasitology* 1: 83-90.
- Baker, M. R.** 1987a. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology* 57: 161 –178.
- Baum, D. A.** 1998. Individuality and the existence of species through time. *Systematic Biology* 47: 641-653.
- Baum, D. A. and M.J. Donoghue.** 1995. Choosing among alternative ‘phylogenetic’ species concepts. *Systematic Botanic* 20: 560-573.
- Blaxter, M. L.** 2004. The promise of a DNA taxonomy. *Philosophical Transactions Royal Society B* 359: 669–679.
- Blaxter, M. L., P. De Ley, J. Garey, L. X. Liu, P. Scheldeman, A. Vierstraete, J. Vanfleteren, L. Y.Mackey, M. Dorris, L. M.Frisse, J. T. Vida, and W. K. Thomas.** 1998. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda. *Nature* 392: 71–75.
- Blouin, M. S.** 2002. Molecular prospecting for cryptic species of nematodes: mitochondrial DNA versus internal transcribed spacer. *International Journal for Parasitology* 32: 527–531.
- Blouin, M.S., C.A. Yowell, C.H. Courtney, and J.B. Dame.** 1998. Substitution bias, rapid saturation, and the use of mtDNA for nematode systematics. *Molecular Biology and Evolution* 15: 1719-1727.
- Blouin, M.S., J. B. Dame, C.A. Tarrant, and C.H. Courtney.** 1992. Unusual population genetics of a parasitic nematode: mtDNA variation within and among populations. *Evolution* 46: 470-476.
- Bolek, M. G., and J. R. Coggins.** 2000. Seasonal occurrence and community structure of helminth parasites from the eastern American toad, *Bufo americanus americanus*, from southeastern Wisconsin, U.S.A. *Comparative Parasitology* 67: 202–209.
- Bowles, J., D. Blair, and D. P. McManus.** 1995. A molecular phylogeny of the human schistosomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 2: 103–109.

- Bravo-Hollis, M., y E. Caballero y Caballero.** 1940. Nematodos parásitos de los batracios de México. IV. Anales del Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 11: 239–247.
- Bremer, K.** 1988. The limits of amino sequence data in angiosperm phylogenetic reconstruction. *Evolution* 42: 795-803.
- Brenes, R. R., y M. Bravo-Hollis.** 1959. Helmintos de la Republica de Costa Rica. VIII. Nematoda 2. Algunos nematodos de *Bufo marinus marinus* (L.) y algunas consideraciones sobre los géneros *Oxysomatium* y *Aplectana*. *Revista de Biología Tropical* 7: 35–55.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 1998. Helminths of the Canadian toad, *Bufo hemiophrys* (Amphibia: Anura), from Alberta, Canada. *Journal of Parasitology* 84: 617–618.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 2001. *Falcaustra lowei* n. sp. and other helminths from the Tarahumara frog, *Rana tarahumarae* (Anura: Ranidae), from Sonora, México. *Journal of Parasitology* 87: 340–344.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 2005. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidae), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology* 91: 600–605.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and S. R. Telford Jr.** 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology* 89: 113–117.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and L. J. Vitt.** 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) and other helminthes from *Norops capito* (Suria: Polychrotidae) from Nicaragua. *Journal of Parasitology* 93: 129-131.
- Caballero y Caballero, E.** 1949. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Nematoda. 5ª parte. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 20: 279–292.
- Caballero y Caballero, E.** 1954. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. 8ª parte. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 25: 259–274.
- Caballero-Deloya, J.** 1974. Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz. Nematoda. I. Algunos nemátodos parásitos de *Bufo horribilis* Wiegmann, 1833. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 45: 45–50.
- Cabrera-Guzmán, E.** 2002. Comunidades de helmintos parásitos de *Rana forreri* Boulenger, 1883 (Amphibia: Ranidae) en dos localidades del municipio de Acapulco, Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Herpetologica Mexicana* 10: 63.
- Cabrera-Guzmán, E., V. León-Règagnon, and L. García-Prieto.** 2007. Helminth Parasites of the Leopard Frog *Rana cf. forreri* (Amphibia: Ranidae) in Acapulco, Guerrero, Mexico. *Comparative Parasitology* 74: 96-107.
- Carreño, R. A., and S. A. Nadler.** 2003. Phylogenetic analysis of the Metastrongyloidea (Nematoda: Strongylida) inferred from ribosomal RNA gene sequences. *Journal of Parasitology* 89: 965–973.
- Chilton N.B., R. B. Gasser, and I. Beveridge.** 1997. Phylogenetic relationships of Australian strongylid nematodes inferred from ribosomal DNA sequence data. *International Journal for Parasitology* 27: 1481-1494.

- Craxton, M.** 1991. Linear amplification sequencing: a powerful method for DNA sequencing. *Methods* 3: 20-24.
- Criscione, C. D., and M. S. Blouin.** 2004. Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes. *Evolution* 58: 198-202.
- Davis, J. I.** 1996. Phylogenetics, molecular evolution, and species concepts. *Bioscience* 46: 502-511.
- De Ley, P.** 2005. A quick tour of nematode diversity and the backbone of nematode phylogeny (January 25, 2006), WormBook, ed. The *C. elegans* Research Community, WormBook, doi/10.1895/wormbook.1.41.1, <http://www.wormbook.org>.
- De Queiroz, K. and M. J. Donoghue.** 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistics* 4: 317-338.
- Ebach, M. C., and C. Holdrege.** 2005. DNA barcoding is no substitute for taxonomy. *Nature* 434: 697.
- Eriksson, T.** 1998. AutoDecay ver. 4.0 (program distributed by the autor). Department of Botany, Stockholm University. Stockholm.
- Farris, J. S., M. Källersjö, A. G. Kluge, and C. Bult.** 1995. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315-319.
- Flores-Villela, O.** 1993. Herpetofauna of México: Distribution and endemism. In: T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot, and F. Fa (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York. Pp. 253-280.
- Flores-Villela, O.** 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. In: *Biodiversidad Biológica de México*, T. P. Ramammorthy, R. Bye, and A. Lot (Eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México., Pp. 251-278.
- Flores-Villela, O., y I. Goyenechea.** 2001. A comparison of hypothesis of historical area relationships for México and Central America, or in search for the lost pattern. En: J. Johnson, R. G. Webb, and O. Flores-Villela (Eds.). *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*. Centennial Museum. Special Publication. University of Texas, El Paso, Texas, USA.,1: 171-181
- Flores-Villela, O., y I. Goyenechea.** 2003. Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. In: Morrone, J.J. & Llorente, B.J. (Eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, CONABIO, Posgrado de la UNAM and Facultad de Ciencias-UNAM., Pp. 289–296.
- Frost, D. R.** 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Funk, D.J., and K. E. Omland.** 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA. *Annual Review Ecology, Evolution and Systematics* 34: 397–423.
- Galicia-Guerrero, S., C. R. Bursey, S. R. Goldberg, and G. Salgado-Maldonado.** 2000. Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco, México. *Comparative Parasitology* 67: 129–133.
- Gasser R. B., and H. Hoste.** 1995. Genetic markers for closely related parasitic nematodes. *Molecular and Cellular Probes* 9:315–320.

- Goldberg, S. R., and C. R. Bursey.** 1991. Helminths of 3 toads, *Bufo alvarius*, *Bufo cognatus* (Bufonidae) and *Scaphiopus couchii* (Pelobatidae), from Southern Arizona. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 58:142–146.
- Goldberg, S. R., and C. R. Bursey.** 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist* 62: 160–169.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and E. W. A. Gergus.** 2001. Helminth Communities of Subpopulations of the Pacific Treefrog, *Hyla regilla* (Hylidae), from Baja California, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 46: 223-230.
- Goldberg, S. R., Bursey, G. Salgado-Maldonado, R. Baéz, and G. C. Cañeda.** 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 47: 293–329.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and R. Tawil.** 1995. Helminths of and introduced populations of the giant toad, *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae), from Bermuda. *Journal of Helminthological Society of Washington* 62: 64-67.
- Goodey, T.** 1924. The anatomy and life-history of the nematode *Rhabdias fuscovenosa* from the grass snake *Tropidonotus natrix*. *Journal of Helminthology* 2: 51-64.
- Graybeal, A.** 1995. Naming species. *Systematic Biology* 44: 237-250.
- Hall, T. A.** 2001. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium* 41: 95-98.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball, and J. R. de Waard.** 2003 Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 270: 313–321.
- Hebert, P. D. N., and T. R. Gregory.** 2005. The promise of DNA barcoding for taxonomy. *Systematic Biology* 54: 852–859.
- Hennig, W.** 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. 263 pp.
- Hillis, D. M., and J. P. Hulsenbeck.** 1992. Signal, noise, and reability in molecular phylogenetic analysis. *Journal of Heredity* 83: 189-195.
- Hillis, D.M., J. Frost, and D. A. Wright.** 1983. Phylogeny and biogeography of the *Rana pipiens* complex: a biochemical evaluation. *Systematic Zoology* 32: 132–143.
- Hillis, D. M., B. K. Mable, and C. Moritz.** 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. En: *Molecular Systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (Eds.) Sinauer, Sunderland, Massachusetts. pag. 321-383.
- Hu, M., N. B. Chilton, and R. B. Gasser.** 2002. Long PCR-based amplification of the entire mitochondrial genome from single parasitic nematodes. *Molecular and Cellular Probes* 16: 261-267.
- Hugot, J. P. Baujard, P. y S. Morand, S.** 2001 Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. *Nematology* 3: 199–208.
- Hung G. C., N.B. Chilton, I. Beveridge, A. McDonnell, J.R. Lichtenfels, and R.B. Gasser.** 1997. Molecular delineation of *Cylicocyclus nassatus* and *C. ashworthi* (Nematoda: Strongylidae). *International Journal for Parasitology* 27: 601–605.

- Hung G. C., N.B. Chilton, I. Beveridge, X.Q. Zhu, J.R. Lichtenfels, and R.B. Gasser.** 1999. Molecular evidence for cryptic species within *Cylicostephanus minutus* (Nematoda: Strongylidae). *International Journal for Parasitology* 29:285–291
- Iwagami, M., L. Y. Ho., K. Su., P. F. Lai., M. Fukushima, M. Nakano, D. Blair, K. Kawashima, and T. Agatsuma.** 2000. Molecular phylogeographic studies on *Paragonimus westermani* in Asia. *Journal of Helminthology* 74: 315-322.
- Jiménez-Ruiz, F. A., L. García-Prieto, and G. Pérez-Ponce de León.** 2002. Helminth infracommunity structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis eques* and *Thamnophis melanogaster* from the mesa Central of México. *Journal of Parasitology* 88: 454–460.
- Keddie, E.M., T. Higazi, and T. R. Unnasch.** 1998. The mitochondrial genome of *Onchocerca volvulus*: sequence, structure, and phylogenetic analysis. *Molecular Biochemical Parasitology* 95: 111–27.
- Kloss, G. R.** 1971. Alguns *Rhabdias* (Nematoda) de Bufo no Brasil. *Papéis Avulsos de Zoologia* 24: 1–52.
- Kloss, G. R.** 1974. *Rhabdias* (Nematoda, Rhabditoidea) from the *marinus* group of *Bufo*. A study of sibling species. *Arquivos de Zoologia* 25: 61–120.
- Kuntz, R. E.** 1941. The metazoan parasites of some Oklahoma Anura. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science* 21: 33-34.
- Kuzmin, Y.** 1996. New nematode species *Rhabdias vibakari* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lung of *Vibakari* snake (*Amphisma vibakari*, Colubridae). *Vestnik zoologii* 2: 73-75.
- Kuzmin Y.** 2003. *Rhabdias japalurae* sp. nov. (Nematoda, Rhabdiasidae) from the japalures (Reptilia, Agamidae) and some notes on other *Rhabdias* spp. from lizards. *Acta Parasitologica*, 48 (1): 6-11.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and D. R. Brooks.** 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from the marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology* 93: 159-165.
- Kuzmin Y., V. V. Tkach, and S. D. Snyder.** 2001. *Rhabdias ambystomae* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the North American spotted salamander *Ambystoma maculatum* (Amphibia: Ambystomatidae). *Comparative Parasitology* 68: 228-235.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and S. D. Synder.** 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology* 70: 101-114.
- Lamothe, A. R.** 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. A.G.T. Editor. México, D. F. 43p.
- Lamothe-Argumedo, R.** 1987. Importancia de la taxonomía en parasitología. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Zoológica* 58: 883-886.
- Lamothe-Argumedo, R., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, and G. Pérez-Ponce de León.** 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO, México, 211pp.
- Latineri, A., y V. A. Confalonieri.** 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. En: Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía. Morrone, J. J. y J. Llorente B. (eds). CONABIO, Posgrado de la UNAM y Facultad de Ciencias, UNAM. Pp: 185–193.

- León-Règagnon, V., E. A. Martínez-Salazar, D. Lazcano-Villareal and R. Rosas-Valdez.** 2005. Helminth parasites of four species of anurans from Nuevo Leon, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50: 251–258.
- Lhermitte-Vallarino, N., and O. Bain.** 2004. Morphological and biological study of *Rhabdias* spp. (Nematoda) from African chameleons with description of a new species. *Parasite* 11: 15–31.
- Lipscomb, D., N. Platnick, and Q. Wheeler.** 2003. The intellectual content of taxonomy: a comment on DNA taxonomy. *Trends Ecology and Evolution*: 18: 65–66.
- Martínez-Salazar, E. A.** 2006. A new rhabdiasid species from *Norops megapholidotus* (Sauria: Polychrotidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* 92:1325–1329.
- Martínez-Salazar, E. A.** 2008. A new rhabdiasid species from *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79 (en prensa).
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2005. Two new species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae), parasites of *Barisia* spp. and *Mesaspis* spp., in Mexico. *Zootaxa* 958: 1–12.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2006. *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* 1257: 27–48.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Bufo occidentalis* (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, Mexico. *Journal of Parasitology* 93: 1172-1178.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** Morphological and molecular description of a new rhabdiasid species from the black-backed frog, *Leptodactylus melanonotus* (Anura: Leptodactilydae) from México (In prep. a).
- Martínez-Salazar, E. A., Pérez-Ponce de León, G., Parra-Olea, G., and González-Bernal, E. L.** New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) and other helminths from *Pseudacris regilla* (Anura) from Baja California, Mexico (In prep. b).
- Mejía-Madrid, H. H., E. Vázquez-Domínguez, and G. Pérez-Ponce de León.** 2007. Phylogeography and freshwater basins in central Mexico: recent history as revealed by the fish parasite *Rhabdochona lichtenfelsi* (Nematoda). *Journal of Biogeography* 34: 787–801.
- Moravec, F., and H. Kaiser.** 1995. Helminth parasites from West Indian frogs, with descriptions of two new species. *Caribbean Journal of Science* 31: 252-268.
- Murray, V.** 1989. Improved double stranded DNA sequencing using the linear polymerase chain reaction. *Nucleic Acids Research* 17: 88-89.
- Muzzall, P. M., and C. R. Peebles.** 1991. Helminths of the wood frog, *Rana sylvatica*, and spring peeper, *Pseudacris c. crucifer*, from Southern Michigan. *Journal of the Helminthological Society of Washington* 58: 263–265.
- Nadler, S. A.** 1992. Phylogeny of some ascaridoid nematodes, inferred from comparison of 18S and 28S rRNA sequences. *Molecular Biology and Evolution* 9: 932–944.
- Nadler, S. A.** 1995. Advantages and disadvantages of molecular phylogenetics: A case study of ascaridoid nematodes. *Journal of Nematology*, 27:423-432.

- Nadler, S. A.** 2002 Species delimitation and nematode biodiversity: phylogenies rule. *Nematology* 4: 615–625.
- Nadler, S.A., E. P.Hoberg, D. S. S. Hudspeth, and L. G. Rickard.** 2000. Relationships of *Nematodirus* species and *Nematodirus battus* isolates (Nematoda: Trichostrongyloidea) based on nuclear ribosomal DNA sequences. *Journal of Parasitology* 86: 588–601.
- Nieberding C, S. Morand, R. Libois, and J. R. Michaux.** 2004. A parasite reveals cryptic phylogeographic history of its host. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 271: 2559–2568.
- Nieberding, C., R. Libois, C. J. Douady, S. Morand, and J. R. Michaux.** 2005. Phylogeography of a nematode (*Heligmosomoides polygyrus*) in the western Palearctic region: persistence of northern cryptic populations during ice ages? *Molecular Ecology* 14: 765–779.
- Nixon, K. C.** 1999-2002. Winclada (Beta) ver. 1.00.08. publicado por el autor, Ithaca, Nueva York.
- Nixon, K. C. and Q. D. Wheeler.** 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223.
- Okimoto, R., J. L. Macfarlane, D. O. Ciary, and D. R. Woistknoi. M.** 1992 .The mitochondrial genomes of two nematodes, *Caenorhabditis elegans* and *Ascaris suum*. *Genetics* 130: 471-498.
- Palumbi, S. R.** 1996. Nucleic acids II. The polymerase chain reaction. En: Hillis, D., C. Moritz y B. K. Mable (Eds). *Molecular Systematics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer., Pp. 205-247.
- Paredes-Calderon, L., V. León-Règagnon, and L. García-Prieto.** 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Parasitology* 90: 692–696.
- Pérez-Ponce de León, G.** 1997. La taxonomía en México: el papel de la sistemática filogenética. *Ciencia* 48: 33-39.
- Pérez-Ponce de León, G., F. A. Jiménez-Ruiz, B. Mendoza-Garfias, and L. García-Prieto.** 2001. Helminth parasite of garter snakes and mud turtles from several localities of the Mesa Central of Mexico. *Comparative Parasitology* 68: 9–20.
- Ramammorthy, T. P., R. Bye, and A. Lot.** 1993. Biodiversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 792pp.
- Razo-Mendivil, U. J., V. León-Règagnon, and G. Pérez-Ponce de León.** 2004. Description of two new species of *Glypthelmins* Stafford, 1905 (Digenea: Macroderoididae) in *Rana* spp. from Mexico, based on morphology and *mtDNA* and *rDNA* sequences. *Systematic Parasitology* 59: 199–210.
- Reiber, R. J., E. E. Byrd, and M. V. Parker.** 1940. Certain new and already known nematodes from Amphibia and Reptilia. *Lloydia* 3: 125–144.
- Sarkar, M. (D), and B. Manna.** 2004. On a New Species of the Genus *Rhabdias* Stiles and Hassall, 1905 (Nematoda: Rhabditida) from *Bufo melanostictus* Schneider, 1799 from Belur and Habra, West Bengal, India, With a Host-Parasite List. *Philippine Journal of Science* 133: 55-69.
- Simpson, G. G.** 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia Univ. Press., New York, 247 pp.
- Swofford, D. L.** 2002. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) Version 4.0b8. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

- Tautz, D., P. Arctander, A. Minelli, R. H. Thomas, and A. P. Vogler.** 2002. DNA points the way ahead in taxonomy. *Nature* 418: 479.
- Thompson, J. D., D. G. Higgins, and T. J. Gibson.** 1994. Clustal W: Improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22: 4673-4680.
- Tkach, V. V., Y. Kuzmin, and E. E. Pulis.** 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: the last sibling of *Rhabdias ranae*?. *Journal of Parasitology* 92: 631–636.
- Travassos, L.** 1926. Entwicklung des *Rhabdias fülleborni* n. sp. *Deutsche Tropenmedizinische Zeitschrift* 30: 594–602.
- West, R. C.** 1964. The natural regions of Middle America. In: R. Wauchope (ed.). *Handbook of Middle America Indians*. Vol. 1. Austin, University of Texas Press. Pp.363-383.
- Wiens, J. J., and T. A. Penkrot.** 2002. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny Lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology* 51: 69-91.
- Wiley, E. O.** 1978. The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Zoology* 27: 17-26.
- Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetic systematic*. John Wiley and sons. New York. 439 pp.
- Woodhams, D. C., J. P. Costanzo, J. D. Kelty, And R. E. Lee Jr.** 2000. Cold hardiness in two helminth parasites of the freeze-tolerant wood frog, *Rana sylvatica*. *Canadian Journal of Zoology* 78: 1085–1091.
- Zaldívar-Riverón, A., V. León-Règagnon, and A. Nieto-Montes De O.** 2004. Phylogeny of the Mexican coastal leopard frogs of the *Rana berlandieri* group based on *mtDNA* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 38-39.

Apéndice III-II. Matriz de divergencia entre las secuencias parciales del gen *COX1* del *mtDNA* de *Rhabdias* sp. (A =ver acrónimos en la tabla II, capítulo III).

A	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 60	-									
2 61	0.00763	-								
3 18	0.11705	0.12214	-							
4 38	0.11705	0.12214	0.00000	-						
5 41	0.11705	0.12214	0.00000	0.00000	-					
6 51	0.11705	0.12214	0.00000	0.00000	0.00000	-				
7 58	0.11705	0.12214	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	-			
8 56	0.11705	0.12214	0.00509	0.00509	0.00509	0.00509	0.00509	-		
9 85	0.11705	0.12214	0.00509	0.00509	0.00509	0.00509	0.00509	0.00000	-	
10 114	0.10941	0.11450	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	-
11 117	0.10941	0.11450	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.00000
12 118	0.10941	0.11450	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.00000
13 49	0.10941	0.11450	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.01527
14 62	0.11450	0.11959	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.04071
15 23	0.11450	0.11959	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.02036
16 24	0.11450	0.11959	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.02036
17 119	0.11959	0.12468	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.09415	0.09415	0.03562
18 54	0.11959	0.12468	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.03308
19 109	0.11450	0.11959	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08906	0.08906	0.02799
20 22	0.11450	0.11959	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.03053
21 39	0.11705	0.12214	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08906	0.08906	0.03308
22 46	0.11705	0.12214	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08906	0.08906	0.03308
23 79	0.11708	0.12217	0.08400	0.08400	0.08400	0.08400	0.08400	0.08909	0.08909	0.03311
24 92	0.11959	0.12468	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.03562
25 141	0.12468	0.12977	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.05598
26 47	0.11705	0.12214	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.05089
27 75	0.11463	0.11972	0.08145	0.08145	0.08145	0.08145	0.08145	0.08654	0.08654	0.04837
28 123	0.11450	0.11959	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.04835
29 112	0.11450	0.11959	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.04835
30 95	0.11450	0.11959	0.07634	0.07634	0.07634	0.07634	0.07634	0.08142	0.08142	0.04835
31 135	0.11959	0.12468	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.08651	0.08651	0.05344
32 106	0.10941	0.11450	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.10433	0.10433	0.06361
33 25	0.13740	0.14249	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11450
34 102	0.13740	0.14249	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11959	0.11450
35 143	0.11959	0.12468	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09924	0.09924	0.09669
36 45	0.12977	0.13486	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08142
37 146	0.12977	0.13486	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08142
38 120	0.13740	0.14249	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.10178	0.10178	0.08906
39 125	0.13740	0.14249	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.10178	0.10178	0.08906
40 89	0.14504	0.15013	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09924	0.09924	0.08397

A	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
41	90	0.14504	0.15013	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09924	0.09924	0.08397
42	132	0.13995	0.14504	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08142
43	133	0.13995	0.14504	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08142
44	136	0.14249	0.14758	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.09415	0.09415	0.08397
45	12	0.12977	0.12977	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888	0.08397	0.08397	0.07125
46	42	0.12977	0.12977	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888	0.08397	0.08397	0.07125
47	87	0.12977	0.12977	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888	0.08397	0.08397	0.07125
48	74	0.12468	0.12977	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.08906
49	94	0.12468	0.12977	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.08906
50	76	0.13486	0.13486	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.08906
51	91	0.13486	0.13486	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.08906
52	122	0.13740	0.13740	0.10178	0.10178	0.10178	0.10178	0.10178	0.10178	0.10178	0.09160
53	20	0.13740	0.14249	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.10178	0.10178	0.09160
54	103	0.13740	0.14249	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.10178	0.10178	0.09160
55	134	0.13995	0.14504	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.10178	0.10178	0.09415
56	40	0.13232	0.13740	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08142
57	77	0.12977	0.13486	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08906	0.08906	0.07888
58	6	0.13486	0.13995	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.10433
59	68	0.13740	0.14249	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.10433
60	43	0.13232	0.13740	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.08142
61	83	0.13232	0.13740	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.08142
62	107	0.13298	0.13805	0.08694	0.08694	0.08694	0.08694	0.08694	0.09203	0.09203	0.08185
63	108	0.12977	0.13486	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08906	0.08906	0.07888
64	8	0.13232	0.13740	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.08142
65	29	0.13486	0.13995	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09924	0.09924	0.08397
66	4	0.13740	0.14249	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.10178	0.10178	0.08651
67	96	0.13995	0.14504	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.10433	0.10433	0.08906
68	2	0.12723	0.13232	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08397
69	3	0.12723	0.13232	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08397
70	27	0.12723	0.13232	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08397
71	113	0.12723	0.13232	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08397
72	115	0.12723	0.13232	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08397
73	116	0.12723	0.13232	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.08397
74	13	0.13995	0.13995	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.10178	0.10178	0.09160
75	48	0.14249	0.13740	0.10433	0.10433	0.10433	0.10433	0.10433	0.10941	0.10941	0.09669
76	84	0.13740	0.13740	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.09924	0.10433	0.10433	0.09160
77	15	0.13486	0.13995	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09924	0.09924	0.08906
78	44	0.13486	0.13995	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09924	0.09924	0.08906
79	59	0.13486	0.13995	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09415	0.09924	0.09924	0.08906
80	7	0.12977	0.13486	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.09415	0.09415	0.07888
81	9	0.12723	0.13232	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.08651	0.09160	0.09160	0.07634
82	14	0.12977	0.13486	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.09415	0.09415	0.07888
83	17	0.13232	0.13740	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.07634
84	80	0.12977	0.13486	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.09415	0.09415	0.07888
85	129	0.12977	0.13486	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.08906	0.09415	0.09415	0.07888

	A	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
11	117	-									
12	118	0.00000	-								
13	49	0.01527	0.01527	-							
14	62	0.04071	0.04071	0.03053	-						
15	23	0.02036	0.02036	0.01018	0.03053	-					
16	24	0.02036	0.02036	0.01018	0.03053	0.00000	-				
17	119	0.03562	0.03562	0.03562	0.05089	0.03562	0.03562	-			
18	54	0.03308	0.03308	0.03817	0.05598	0.04326	0.04326	0.02545	-		
19	109	0.02799	0.02799	0.03308	0.05344	0.03817	0.03817	0.01781	0.00763	-	
20	22	0.03053	0.03053	0.02545	0.04071	0.02545	0.02545	0.02036	0.03053	0.02290	-
21	39	0.03308	0.03308	0.02799	0.04326	0.02799	0.02799	0.02290	0.03308	0.02545	0.00254
22	46	0.03308	0.03308	0.02799	0.04326	0.02799	0.02799	0.02290	0.03308	0.02545	0.00254
23	79	0.03311	0.03311	0.02802	0.04329	0.02800	0.02800	0.02292	0.03311	0.02547	0.00256
24	92	0.03562	0.03562	0.03053	0.04580	0.03053	0.03053	0.02545	0.03562	0.02799	0.00509
25	141	0.05598	0.05598	0.04835	0.05344	0.05344	0.05344	0.06107	0.06361	0.05852	0.04835
26	47	0.05089	0.05089	0.04835	0.05344	0.05344	0.05344	0.05598	0.05344	0.04835	0.04580
27	75	0.04837	0.04837	0.04583	0.05093	0.05092	0.05092	0.05346	0.05093	0.04583	0.04329
28	123	0.04835	0.04835	0.04580	0.05089	0.05089	0.05089	0.05344	0.05089	0.04580	0.04326
29	112	0.04835	0.04835	0.04580	0.05089	0.05089	0.05089	0.05344	0.05089	0.04580	0.04326
30	95	0.04835	0.04835	0.04071	0.05089	0.05089	0.05089	0.05344	0.05089	0.04580	0.04326
31	135	0.05344	0.05344	0.04580	0.05598	0.05598	0.05598	0.05852	0.05598	0.05089	0.04835
32	106	0.06361	0.06361	0.06107	0.06870	0.06616	0.06616	0.06107	0.07125	0.06616	0.06361
33	25	0.11450	0.11450	0.11705	0.10687	0.11705	0.11705	0.11196	0.10941	0.10687	0.10433
34	102	0.11450	0.11450	0.11705	0.10687	0.11705	0.11705	0.11196	0.10941	0.10687	0.10433
35	143	0.09669	0.09669	0.09669	0.09924	0.10178	0.10178	0.09415	0.09160	0.08906	0.09160
36	45	0.08142	0.08142	0.07634	0.07125	0.08651	0.08651	0.09160	0.08397	0.08142	0.08397
37	146	0.08142	0.08142	0.07634	0.07125	0.08651	0.08651	0.09160	0.08397	0.08142	0.08397
38	120	0.08906	0.08906	0.08397	0.07888	0.09415	0.09415	0.09415	0.08906	0.08906	0.09160
39	125	0.08906	0.08906	0.08397	0.07888	0.09415	0.09415	0.09415	0.08906	0.08906	0.09160
40	89	0.08397	0.08397	0.08142	0.07634	0.08651	0.08651	0.09924	0.09415	0.09160	0.08142
41	90	0.08397	0.08397	0.08142	0.07634	0.08651	0.08651	0.09924	0.09415	0.09160	0.08142
42	132	0.08142	0.08142	0.07379	0.07379	0.08397	0.08397	0.08651	0.09160	0.08906	0.07379
43	133	0.08142	0.08142	0.07379	0.07379	0.08397	0.08397	0.08651	0.09160	0.08906	0.07379
44	136	0.08397	0.08397	0.07634	0.07634	0.08651	0.08651	0.08906	0.08906	0.08651	0.07634
45	12	0.07125	0.07125	0.07379	0.07379	0.07888	0.07888	0.07379	0.07379	0.07125	0.06870

	A	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
46	42	0.07125	0.07125	0.07379	0.07379	0.07888	0.07888	0.07379	0.07379	0.07125	0.06870
47	87	0.07125	0.07125	0.07379	0.07379	0.07888	0.07888	0.07379	0.07379	0.07125	0.06870
48	74	0.08906	0.08906	0.08142	0.07379	0.08906	0.08906	0.08397	0.08651	0.08397	0.07379
49	94	0.08906	0.08906	0.08142	0.07379	0.08906	0.08906	0.08397	0.08651	0.08397	0.07379
50	76	0.08906	0.08906	0.08142	0.07379	0.08906	0.08906	0.07888	0.08142	0.07888	0.07379
51	91	0.08906	0.08906	0.08142	0.07379	0.08906	0.08906	0.07888	0.08142	0.07888	0.07379
52	122	0.09160	0.09160	0.08397	0.07634	0.09160	0.09160	0.08142	0.08142	0.08142	0.07634

A	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
53 20	0.09160	0.09160	0.08906	0.06616	0.08397	0.08397	0.08906	0.07888	0.07634	0.08142
54 103	0.09160	0.09160	0.08906	0.06616	0.08397	0.08397	0.08906	0.07888	0.07634	0.08142
55 134	0.09415	0.09415	0.09160	0.06870	0.08651	0.08651	0.08651	0.08142	0.07888	0.08397
56 40	0.08142	0.08142	0.07379	0.05852	0.07379	0.07379	0.07888	0.06870	0.07125	0.07125
57 77	0.07888	0.07888	0.07125	0.05598	0.07125	0.07125	0.07634	0.07125	0.06870	0.06870
58 6	0.10433	0.10433	0.09669	0.07634	0.09669	0.09669	0.10178	0.09669	0.09415	0.09415
59 68	0.10433	0.10433	0.09669	0.07634	0.09669	0.09669	0.10178	0.09669	0.09415	0.09415
60 43	0.08142	0.08142	0.07379	0.05852	0.07379	0.07379	0.07888	0.07379	0.07125	0.06616
61 83	0.08142	0.08142	0.07379	0.05852	0.07379	0.07379	0.07888	0.07379	0.07125	0.06616
62 107	0.08185	0.08185	0.07417	0.05883	0.07416	0.07416	0.07925	0.07415	0.07160	0.07164
63 108	0.07888	0.07888	0.07125	0.05598	0.07125	0.07125	0.07634	0.07125	0.06870	0.06870
64 8	0.08142	0.08142	0.07379	0.05852	0.07379	0.07379	0.07888	0.07379	0.07125	0.07125
65 29	0.08397	0.08397	0.07634	0.06107	0.07634	0.07634	0.08142	0.07634	0.07379	0.06870
66 4	0.08651	0.08651	0.07888	0.06361	0.07888	0.07888	0.08397	0.07888	0.07634	0.07634
67 96	0.08906	0.08906	0.08142	0.06616	0.08142	0.08142	0.08651	0.07634	0.07888	0.07888
68 2	0.08397	0.08397	0.07634	0.05598	0.07125	0.07125	0.08651	0.07888	0.07634	0.07379
69 3	0.08397	0.08397	0.07634	0.05598	0.07125	0.07125	0.08651	0.07888	0.07634	0.07379
70 27	0.08397	0.08397	0.07634	0.05598	0.07125	0.07125	0.08651	0.07888	0.07634	0.07379
71 113	0.08397	0.08397	0.07634	0.05598	0.07125	0.07125	0.08651	0.07888	0.07634	0.07379
72 115	0.08397	0.08397	0.07634	0.05598	0.07125	0.07125	0.08651	0.07888	0.07634	0.07379
73 116	0.08397	0.08397	0.07634	0.05598	0.07125	0.07125	0.08651	0.07888	0.07634	0.07379
74 13	0.09160	0.09160	0.08397	0.05852	0.07888	0.07888	0.08906	0.08397	0.08651	0.08142
75 48	0.09669	0.09669	0.08906	0.06616	0.08397	0.08397	0.09415	0.08397	0.09160	0.08651
76 84	0.09160	0.09160	0.08397	0.06107	0.07888	0.07888	0.08906	0.08397	0.08651	0.08142
77 15	0.08906	0.08906	0.08142	0.05598	0.08142	0.08142	0.08651	0.08142	0.08397	0.07888
78 44	0.08906	0.08906	0.08142	0.05598	0.08142	0.08142	0.08651	0.08142	0.08397	0.07888
79 59	0.08906	0.08906	0.08142	0.05598	0.08142	0.08142	0.08651	0.08142	0.08397	0.07888
80 7	0.07888	0.07888	0.07125	0.05598	0.07125	0.07125	0.07634	0.07125	0.06870	0.06870
81 9	0.07634	0.07634	0.06870	0.05344	0.06870	0.06870	0.07379	0.06870	0.06616	0.06616
82 14	0.07888	0.07888	0.07125	0.05598	0.07125	0.07125	0.07634	0.07125	0.06870	0.06870
83 17	0.07634	0.07634	0.07379	0.05852	0.07379	0.07379	0.07888	0.07379	0.07125	0.07125
84 80	0.07888	0.07888	0.07125	0.05598	0.07125	0.07125	0.07634	0.07125	0.06870	0.06870
86 129	0.07888	0.07888	0.07125	0.05598	0.07125	0.07125	0.07634	0.07125	0.06870	0.06870

A	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
21 39	-									
22 46	0.00000	-								
23 79	0.00000	0.00000	-							
24 92	0.00254	0.00254	0.00254	-						
25 141	0.05089	0.05089	0.05092	0.05344	-					
26 47	0.04835	0.04835	0.04837	0.05089	0.02290	-				
27 75	0.04583	0.04583	0.04586	0.04837	0.02037	0.00254	-			
28 123	0.04580	0.04580	0.04583	0.04835	0.02036	0.00254	0.00000	-		
29 112	0.04580	0.04580	0.04583	0.04835	0.02036	0.00254	0.00000	0.00000	-	

A	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
30 95	0.04580	0.04580	0.04583	0.04835	0.02545	0.00763	0.00510	0.00509	0.00509	-
31 135	0.05089	0.05089	0.05092	0.05344	0.02036	0.00763	0.00509	0.00509	0.00509	0.00509
32 106	0.06616	0.06616	0.06619	0.06616	0.06870	0.06361	0.06110	0.06107	0.06107	0.06107
33 25	0.10687	0.10687	0.10689	0.10433	0.10687	0.10687	0.10951	0.10941	0.10941	0.10941
34 102	0.10687	0.10687	0.10689	0.10433	0.10687	0.10687	0.10951	0.10941	0.10941	0.10941
35 143	0.09415	0.09415	0.09418	0.09669	0.09924	0.09669	0.09423	0.09415	0.09415	0.08906
36 45	0.08651	0.08651	0.08654	0.08397	0.07379	0.07888	0.07641	0.07634	0.07634	0.07125
37 146	0.08651	0.08651	0.08654	0.08397	0.07379	0.07888	0.07641	0.07634	0.07634	0.07125
38 120	0.09415	0.09415	0.09418	0.09160	0.07888	0.08397	0.08148	0.08142	0.08142	0.07888
39 125	0.09415	0.09415	0.09418	0.09160	0.07888	0.08397	0.08148	0.08142	0.08142	0.07888
40 89	0.08397	0.08397	0.08400	0.08142	0.08142	0.08906	0.08656	0.08651	0.08651	0.08142
41 90	0.08397	0.08397	0.08400	0.08142	0.08142	0.08906	0.08656	0.08651	0.08651	0.08142
42 132	0.07634	0.07634	0.07636	0.07634	0.07888	0.08142	0.07892	0.07888	0.07888	0.07379
43 133	0.07634	0.07634	0.07636	0.07634	0.07888	0.08142	0.07892	0.07888	0.07888	0.07379
44 136	0.07888	0.07888	0.07891	0.07888	0.08142	0.08397	0.08147	0.08142	0.08142	0.07634
45 12	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.07125	0.07125	0.07130	0.07125	0.07125	0.07125
46 42	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.07125	0.07125	0.07130	0.07125	0.07125	0.07125
47 87	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.07125	0.07125	0.07130	0.07125	0.07125	0.07125
48 74	0.07634	0.07634	0.07635	0.07379	0.08142	0.07888	0.07642	0.07634	0.07634	0.07379
49 94	0.07634	0.07634	0.07635	0.07379	0.08142	0.07888	0.07642	0.07634	0.07634	0.07379
50 76	0.07634	0.07634	0.07635	0.07379	0.07125	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06361
51 91	0.07634	0.07634	0.07635	0.07379	0.07125	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06361
52 122	0.07888	0.07888	0.07890	0.07634	0.07379	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06616
53 20	0.08397	0.08397	0.08400	0.08142	0.08651	0.08651	0.08401	0.08397	0.08397	0.08397
54 103	0.08397	0.08397	0.08400	0.08142	0.08651	0.08651	0.08401	0.08397	0.08397	0.08397
55 134	0.08651	0.08651	0.08654	0.08397	0.08906	0.08906	0.08657	0.08651	0.08651	0.08651
56 40	0.07379	0.07379	0.07382	0.07125	0.07125	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
57 77	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.06870	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06616
58 6	0.09669	0.09669	0.09672	0.09415	0.08397	0.08906	0.08657	0.08651	0.08651	0.08651
59 68	0.09669	0.09669	0.09672	0.09415	0.08397	0.08906	0.08657	0.08651	0.08651	0.08651
60 43	0.06361	0.06361	0.06363	0.06107	0.06361	0.06107	0.05858	0.05852	0.05852	0.05852
61 83	0.06361	0.06361	0.06363	0.06107	0.06361	0.06107	0.05858	0.05852	0.05852	0.05852
62 107	0.07419	0.07419	0.07422	0.07163	0.07160	0.07160	0.06912	0.06906	0.06906	0.06906

A	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
63 108	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.06870	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06616
64 8	0.07379	0.07379	0.07382	0.07125	0.06616	0.06616	0.06367	0.06361	0.06361	0.06361
65 29	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.06616	0.06361	0.06113	0.06107	0.06107	0.06107
66 4	0.07888	0.07888	0.07891	0.07634	0.06616	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
67 96	0.08142	0.08142	0.08145	0.07888	0.06870	0.07379	0.07131	0.07125	0.07125	0.07125
68 2	0.07634	0.07634	0.07637	0.07634	0.07379	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
69 3	0.07634	0.07634	0.07637	0.07634	0.07379	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
70 27	0.07634	0.07634	0.07637	0.07634	0.07379	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
71 113	0.07634	0.07634	0.07637	0.07634	0.07379	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870

A	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
72 115	0.07634	0.07634	0.07637	0.07634	0.07379	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
73 116	0.07634	0.07634	0.07637	0.07634	0.07379	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
74 13	0.08397	0.08397	0.08400	0.08142	0.07634	0.07634	0.07385	0.07379	0.07379	0.07379
75 48	0.08906	0.08906	0.08909	0.08651	0.08142	0.08142	0.07894	0.07888	0.07888	0.07888
76 84	0.08397	0.08397	0.08400	0.08142	0.07634	0.07634	0.07385	0.07379	0.07379	0.07379
77 15	0.08142	0.08142	0.08146	0.07888	0.07379	0.07379	0.07131	0.07125	0.07125	0.07125
78 44	0.08142	0.08142	0.08146	0.07888	0.07379	0.07379	0.07131	0.07125	0.07125	0.07125
79 59	0.08142	0.08142	0.08146	0.07888	0.07379	0.07379	0.07131	0.07125	0.07125	0.07125
80 7	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.06870	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06616
81 9	0.06870	0.06870	0.06873	0.06616	0.06616	0.06616	0.06367	0.06361	0.06361	0.06361
82 14	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.06870	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06616
83 17	0.07379	0.07379	0.07382	0.07125	0.07125	0.07125	0.06876	0.06870	0.06870	0.06870
84 80	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.06870	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06616
85 129	0.07125	0.07125	0.07128	0.06870	0.06870	0.06870	0.06622	0.06616	0.06616	0.06616

A	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
31 135	-									
32 106	0.06616	-								
33 25	0.10941	0.10941	-							
34 102	0.10941	0.10941	0.00000	-						
35 143	0.08906	0.12214	0.13740	0.13740	-					
36 45	0.07125	0.10687	0.10687	0.10687	0.06361	-				
37 146	0.07125	0.10687	0.10687	0.10687	0.06361	0.00000	-			
38 120	0.07634	0.10941	0.11705	0.11705	0.07888	0.02036	0.02036	-		
39 125	0.07634	0.10941	0.11705	0.11705	0.07888	0.02036	0.02036	0.00000	-	
40 89	0.08142	0.10178	0.10178	0.10178	0.09160	0.07379	0.07379	0.08142	0.08142	-
41 90	0.08142	0.10178	0.10178	0.10178	0.09160	0.07379	0.07379	0.08142	0.08142	0.00000
42 132	0.07888	0.08397	0.10178	0.10178	0.09669	0.08142	0.08142	0.08397	0.08397	0.04835
43 133	0.07888	0.08397	0.10178	0.10178	0.09669	0.08142	0.08142	0.08397	0.08397	0.04835
44 136	0.08142	0.08651	0.09924	0.09924	0.09924	0.08397	0.08397	0.08651	0.08651	0.05089
45 12	0.07125	0.08142	0.09160	0.09160	0.09160	0.08142	0.08142	0.08906	0.08906	0.08906
46 42	0.07125	0.08142	0.09160	0.09160	0.09160	0.08142	0.08142	0.08906	0.08906	0.08906
47 87	0.07125	0.08142	0.09160	0.09160	0.09160	0.08142	0.08142	0.08906	0.08906	0.08906
48 74	0.07634	0.08142	0.11705	0.11705	0.10433	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.08651
49 94	0.07634	0.08142	0.11705	0.11705	0.10433	0.09669	0.09669	0.09669	0.09669	0.08651
50 76	0.06616	0.08651	0.11196	0.11196	0.10433	0.09160	0.09160	0.08906	0.08906	0.09415
51 91	0.06616	0.08651	0.11196	0.11196	0.10433	0.09160	0.09160	0.08906	0.08906	0.09415
52 122	0.06870	0.08906	0.11450	0.11450	0.10687	0.09415	0.09415	0.08651	0.08651	0.09669
53 20	0.08906	0.09669	0.10433	0.10433	0.10687	0.08906	0.08906	0.09669	0.09669	0.08906
54 103	0.08906	0.09669	0.10433	0.10433	0.10687	0.08906	0.08906	0.09669	0.09669	0.08906
55 134	0.09160	0.09669	0.10433	0.10433	0.10941	0.09160	0.09160	0.09669	0.09669	0.08906
56 40	0.07379	0.08397	0.10433	0.10433	0.10178	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888	0.07888
57 77	0.07125	0.08142	0.10178	0.10178	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07634
58 6	0.09160	0.09415	0.11450	0.11450	0.11705	0.09924	0.09924	0.10178	0.10178	0.10433

A	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
59 68	0.09160	0.09415	0.11450	0.11450	0.11196	0.09924	0.09924	0.10178	0.10178	0.10433
60 43	0.06361	0.08397	0.10178	0.10178	0.09669	0.07379	0.07379	0.07634	0.07634	0.07379
61 83	0.06361	0.08397	0.10178	0.10178	0.09669	0.07379	0.07379	0.07634	0.07634	0.07379
62 107	0.07415	0.08435	0.09961	0.09961	0.10228	0.07918	0.07918	0.08174	0.08174	0.07929
63 108	0.07125	0.08142	0.10178	0.10178	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07634
64 8	0.06870	0.08397	0.10433	0.10433	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07888
65 29	0.06616	0.08651	0.10433	0.10433	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07888
66 4	0.07379	0.08906	0.10941	0.10941	0.10178	0.08142	0.08142	0.08397	0.08397	0.08397
67 96	0.07634	0.09160	0.11196	0.11196	0.10687	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.08651
68 2	0.07379	0.08651	0.11196	0.11196	0.09924	0.08397	0.08397	0.08651	0.08651	0.08142
69 3	0.07379	0.08651	0.11196	0.11196	0.09924	0.08397	0.08397	0.08651	0.08651	0.08142
70 27	0.07379	0.08651	0.11196	0.11196	0.09924	0.08397	0.08397	0.08651	0.08651	0.08142
71 113	0.07379	0.08651	0.11196	0.11196	0.09924	0.08397	0.08397	0.08651	0.08651	0.08142
72 115	0.07379	0.08651	0.11196	0.11196	0.09924	0.08397	0.08397	0.08651	0.08651	0.08142
73 116	0.07379	0.08651	0.11196	0.11196	0.09924	0.08397	0.08397	0.08651	0.08651	0.08142
74 13	0.07888	0.09160	0.10941	0.10941	0.10941	0.08651	0.08651	0.08397	0.08397	0.08651
75 48	0.08397	0.09415	0.11450	0.11450	0.11450	0.09160	0.09160	0.08651	0.08651	0.09160
76 84	0.07888	0.08906	0.10941	0.10941	0.10941	0.08651	0.08651	0.08397	0.08397	0.08651
77 15	0.07634	0.08651	0.10687	0.10687	0.11196	0.08397	0.08397	0.08142	0.08142	0.08906
78 44	0.07634	0.08651	0.10687	0.10687	0.11196	0.08397	0.08397	0.08142	0.08142	0.08906
79 59	0.07634	0.08651	0.10687	0.10687	0.11196	0.08397	0.08397	0.08142	0.08142	0.08906
80 7	0.07125	0.07634	0.10178	0.10178	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07634
81 9	0.06870	0.07379	0.09924	0.09924	0.09669	0.07379	0.07379	0.07634	0.07634	0.07379
82 14	0.07125	0.07634	0.10178	0.10178	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07634
83 17	0.07379	0.07888	0.10433	0.10433	0.10178	0.07888	0.07888	0.08142	0.08142	0.07888
84 80	0.07125	0.07634	0.10178	0.10178	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07634
85 129	0.07125	0.07634	0.10178	0.10178	0.09924	0.07634	0.07634	0.07888	0.07888	0.07634

A	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
41 90	-									
42 132	0.04835	-								
43 133	0.04835	0.00000	-							
44 136	0.05089	0.00254	0.00254	-						
45 12	0.08906	0.08651	0.08651	0.08906	-					
46 42	0.08906	0.08651	0.08651	0.08906	0.00000	-				
47 87	0.08906	0.08651	0.08651	0.08906	0.00000	0.00000	-			
48 74	0.08651	0.07634	0.07634	0.07888	0.06616	0.06616	0.06616	-		
49 94	0.08651	0.07634	0.07634	0.07888	0.06616	0.06616	0.06616	0.00000	-	
50 76	0.09415	0.08651	0.08651	0.08906	0.05598	0.05598	0.05598	0.02799	0.02799	-
51 91	0.09415	0.08651	0.08651	0.08906	0.05598	0.05598	0.05598	0.02799	0.02799	0.00000
52 122	0.09669	0.08906	0.08906	0.09160	0.05852	0.05852	0.05852	0.03053	0.03053	0.00254
53 20	0.08906	0.09415	0.09415	0.09160	0.08651	0.08651	0.08651	0.08142	0.08142	0.07125
54 103	0.08906	0.09415	0.09415	0.09160	0.08651	0.08651	0.08651	0.08142	0.08142	0.07125
55 134	0.08906	0.09415	0.09415	0.09160	0.08906	0.08906	0.08906	0.08397	0.08397	0.07379

A	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
56 40	0.07888	0.07379	0.07379	0.07125	0.07634	0.07634	0.07634	0.06616	0.06616	0.06107
57 77	0.07634	0.07125	0.07125	0.06870	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852
58 6	0.10433	0.08906	0.08906	0.08651	0.09160	0.09160	0.09160	0.08397	0.08397	0.08397
59 68	0.10433	0.08906	0.08906	0.08651	0.09160	0.09160	0.09160	0.08397	0.08397	0.08397
60 43	0.07379	0.07379	0.07379	0.07125	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852
61 83	0.07379	0.07379	0.07379	0.07125	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852
62 107	0.07929	0.07418	0.07418	0.07161	0.07667	0.07667	0.07667	0.06654	0.06654	0.06139
63 108	0.07634	0.07125	0.07125	0.06870	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852
64 8	0.07888	0.07888	0.07888	0.07634	0.07634	0.07634	0.07634	0.06616	0.06616	0.06107
65 29	0.07888	0.07888	0.07888	0.07634	0.07634	0.07634	0.07634	0.06616	0.06616	0.06107
66 4	0.08397	0.08397	0.08397	0.08142	0.08142	0.08142	0.08142	0.07125	0.07125	0.06616
67 96	0.08651	0.08651	0.08651	0.08397	0.08397	0.08397	0.08397	0.07379	0.07379	0.06870
68 2	0.08142	0.07634	0.07634	0.07379	0.08142	0.08142	0.08142	0.06616	0.06616	0.06616
69 3	0.08142	0.07634	0.07634	0.07379	0.08142	0.08142	0.08142	0.06616	0.06616	0.06616
70 27	0.08142	0.07634	0.07634	0.07379	0.08142	0.08142	0.08142	0.06616	0.06616	0.06616
71 113	0.08142	0.07634	0.07634	0.07379	0.08142	0.08142	0.08142	0.06616	0.06616	0.06616
72 115	0.08142	0.07634	0.07634	0.07379	0.08142	0.08142	0.08142	0.06616	0.06616	0.06616
73 116	0.08142	0.07634	0.07634	0.07379	0.08142	0.08142	0.08142	0.06616	0.06616	0.06616
74 13	0.08651	0.08651	0.08651	0.08906	0.07379	0.07379	0.07379	0.07634	0.07634	0.06616
75 48	0.09160	0.09160	0.09160	0.09415	0.07634	0.07634	0.07634	0.08142	0.08142	0.07125
76 84	0.08651	0.08651	0.08651	0.08906	0.07125	0.07125	0.07125	0.07634	0.07634	0.06616
77 15	0.08906	0.08397	0.08397	0.08651	0.07634	0.07634	0.07634	0.07379	0.07379	0.06870
78 44	0.08906	0.08397	0.08397	0.08651	0.07634	0.07634	0.07634	0.07379	0.07379	0.06870
79 59	0.08906	0.08397	0.08397	0.08651	0.07634	0.07634	0.07634	0.07379	0.07379	0.06870
80 7	0.07634	0.07634	0.07634	0.07379	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852
81 9	0.07379	0.07379	0.07379	0.07125	0.07125	0.07125	0.07125	0.06107	0.06107	0.05598
82 14	0.07634	0.07634	0.07634	0.07379	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852
83 17	0.07888	0.07888	0.07888	0.07634	0.07634	0.07634	0.07634	0.06616	0.06616	0.06107
84 80	0.07634	0.07634	0.07634	0.07379	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852
85 129	0.07634	0.07634	0.07634	0.07379	0.07379	0.07379	0.07379	0.06361	0.06361	0.05852

A	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
51 91	-									
52 122	0.00254	-								
53 20	0.07125	0.07379	-							
54 103	0.07125	0.07379	0.00000	-						
55 134	0.07379	0.07634	0.00509	0.00509	-					
56 40	0.06107	0.06107	0.04071	0.04071	0.04326	-				
57 77	0.05852	0.06107	0.03817	0.03817	0.04071	0.00254	-			
58 6	0.08397	0.08651	0.06616	0.06616	0.06870	0.03308	0.03053	-		
59 68	0.08397	0.08651	0.06616	0.06616	0.06870	0.03308	0.03053	0.00509	-	
60 43	0.05852	0.06107	0.04580	0.04580	0.04835	0.01527	0.01272	0.03817	0.03817	-
61 83	0.05852	0.06107	0.04580	0.04580	0.04835	0.01527	0.01272	0.03817	0.03817	0.00000
62 107	0.06139	0.06394	0.04085	0.04085	0.04341	0.00510	0.00256	0.03317	0.03317	0.01532

A	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
63 108	0.05852	0.06107	0.03817	0.03817	0.04071	0.00254	0.00000	0.03053	0.03053	0.01272
64 8	0.06107	0.06361	0.04326	0.04326	0.04580	0.01272	0.01018	0.03562	0.03562	0.01272
65 29	0.06107	0.06361	0.04580	0.04580	0.04835	0.01527	0.01272	0.03817	0.03817	0.01018
66 4	0.06616	0.06870	0.04835	0.04835	0.05089	0.01781	0.01527	0.04071	0.04071	0.01781
67 96	0.06870	0.06870	0.05089	0.05089	0.05344	0.01527	0.01781	0.04326	0.04326	0.02036
68 2	0.06616	0.06870	0.04580	0.04580	0.04835	0.02545	0.02290	0.04326	0.04326	0.02036
69 3	0.06616	0.06870	0.04580	0.04580	0.04835	0.02545	0.02290	0.04326	0.04326	0.02036
70 27	0.06616	0.06870	0.04580	0.04580	0.04835	0.02545	0.02290	0.04326	0.04326	0.02036
71 113	0.06616	0.06870	0.04580	0.04580	0.04835	0.02545	0.02290	0.04326	0.04326	0.02036
72 115	0.06616	0.06870	0.04580	0.04580	0.04835	0.02545	0.02290	0.04326	0.04326	0.02036
73 116	0.06616	0.06870	0.04580	0.04580	0.04835	0.02545	0.02290	0.04326	0.04326	0.02036
74 13	0.06616	0.06870	0.05344	0.05344	0.05598	0.03053	0.02799	0.04326	0.04326	0.02545
75 48	0.07125	0.07125	0.05852	0.05852	0.06107	0.03053	0.03308	0.05089	0.05089	0.03053
76 84	0.06616	0.06870	0.05344	0.05344	0.05598	0.03053	0.02799	0.04580	0.04580	0.02545
77 15	0.06870	0.07125	0.05598	0.05598	0.05852	0.03308	0.03053	0.04580	0.04580	0.02799
78 44	0.06870	0.07125	0.05598	0.05598	0.05852	0.03308	0.03053	0.04580	0.04580	0.02799
79 59	0.06870	0.07125	0.05598	0.05598	0.05852	0.03308	0.03053	0.04580	0.04580	0.02799
80 7	0.05852	0.06107	0.03817	0.03817	0.04071	0.00763	0.00509	0.03562	0.03562	0.01272
81 9	0.05598	0.05852	0.04071	0.04071	0.04326	0.01018	0.00763	0.03817	0.03817	0.01018
82 14	0.05852	0.06107	0.03817	0.03817	0.04071	0.00763	0.00509	0.03562	0.03562	0.01272
83 17	0.06107	0.06361	0.04071	0.04071	0.04326	0.01018	0.00763	0.03817	0.03817	0.01527
84 80	0.05852	0.06107	0.03817	0.03817	0.04071	0.00763	0.00509	0.03562	0.03562	0.01272
85 129	0.05852	0.06107	0.03817	0.03817	0.04071	0.00763	0.00509	0.03562	0.03562	0.01272

A	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
61 83	-									
62 107	0.01532	-								
63 108	0.01272	0.00256	-							
64 8	0.01272	0.01276	0.01018	-						
65 29	0.01018	0.01531	0.01272	0.00254	-					
66 4	0.01781	0.01788	0.01527	0.01018	0.01272	-				
67 96	0.02036	0.02040	0.01781	0.00763	0.01018	0.00763	-			
68 2	0.02036	0.02557	0.02290	0.02290	0.02545	0.02799	0.03053	-		
69 3	0.02036	0.02557	0.02290	0.02290	0.02545	0.02799	0.03053	0.00000	-	
70 27	0.02036	0.02557	0.02290	0.02290	0.02545	0.02799	0.03053	0.00000	0.00000	-
71 113	0.02036	0.02557	0.02290	0.02290	0.02545	0.02799	0.03053	0.00000	0.00000	0.00000
72 115	0.02036	0.02557	0.02290	0.02290	0.02545	0.02799	0.03053	0.00000	0.00000	0.00000
73 116	0.02036	0.02557	0.02290	0.02290	0.02545	0.02799	0.03053	0.00000	0.00000	0.00000
74 13	0.02545	0.03064	0.02799	0.02799	0.03053	0.03308	0.03562	0.02545	0.02545	0.02545
75 48	0.03053	0.03573	0.03308	0.03308	0.03562	0.03817	0.03562	0.03053	0.03053	0.03053
76 84	0.02545	0.03064	0.02799	0.02799	0.03053	0.03308	0.03562	0.02545	0.02545	0.02545
77 15	0.02799	0.03318	0.03053	0.03053	0.03308	0.03562	0.03817	0.02799	0.02799	0.02799
78 44	0.02799	0.03318	0.03053	0.03053	0.03308	0.03562	0.03817	0.02799	0.02799	0.02799
79 59	0.02799	0.03318	0.03053	0.03053	0.03308	0.03562	0.03817	0.02799	0.02799	0.02799

A	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
80 7	0.01272	0.00767	0.00509	0.01018	0.01272	0.01527	0.01781	0.02290	0.02290	0.02290
81 9	0.01018	0.01023	0.00763	0.01272	0.01527	0.01781	0.02036	0.02036	0.02036	0.02036
82 14	0.01272	0.00767	0.00509	0.01018	0.01272	0.01527	0.01781	0.02290	0.02290	0.02290
83 17	0.01527	0.01022	0.00763	0.01272	0.01527	0.01781	0.02036	0.02545	0.02545	0.02545
84 80	0.01272	0.00767	0.00509	0.01018	0.01272	0.01527	0.01781	0.02290	0.02290	0.02290
85 129	0.01272	0.00767	0.00509	0.01018	0.01272	0.01527	0.01781	0.02290	0.02290	0.02290

A	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
71 113	-									
72 115	0.00000	-								
73 116	0.00000	0.00000	-							
74 13	0.02545	0.02545	0.02545	-						
75 48	0.03053	0.03053	0.03053	0.00763	-					
76 84	0.02545	0.02545	0.02545	0.00254	0.00509	-				
77 15	0.02799	0.02799	0.02799	0.00763	0.01527	0.01018	-			
78 44	0.02799	0.02799	0.02799	0.00763	0.01527	0.01018	0.00000	-		
79 59	0.02799	0.02799	0.02799	0.00763	0.01527	0.01018	0.00000	0.00000	-	
80 7	0.02290	0.02290	0.02290	0.02799	0.03308	0.02799	0.03053	0.03053	0.03053	-
81 9	0.02036	0.02036	0.02036	0.02545	0.03053	0.02545	0.02799	0.02799	0.02799	0.00254
82 14	0.02290	0.02290	0.02290	0.02799	0.03308	0.02799	0.03053	0.03053	0.03053	0.00000
83 17	0.02545	0.02545	0.02545	0.03053	0.03562	0.03053	0.03308	0.03308	0.03308	0.00254
84 80	0.02290	0.02290	0.02290	0.02799	0.03308	0.02799	0.03053	0.03053	0.03053	0.00000
85 129	0.02290	0.02290	0.02290	0.02799	0.03308	0.02799	0.03053	0.03053	0.03053	0.00000

A	81	82	83	84	85
81 9	-				
82 14	0.00254	-			
83 17	0.00509	0.00254	-		
84 80	0.00254	0.00000	0.00254	-	
85 129	0.00254	0.00000	0.00254	0.00000	-

Apéndice III-III. Matriz de divergencia entre las secuencias parciales del gen *cyt b* del *mtDNA* de *Rhabdias* sp. (ver acrónimos en la tabla II, capítulo III).

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1 60	-									
2 61	0.00825	-								
3 143	0.12371	0.12577	-							
4 45	0.15260	0.15466	0.09692	-						
5 146	0.15258	0.15464	0.09691	0.00000	-					
6 120	0.15052	0.15258	0.09072	0.03712	0.03711	-				
7 125	0.15464	0.15670	0.09072	0.03712	0.03711	0.00412	-			
8 12	0.15052	0.15258	0.09897	0.10928	0.10928	0.11340	0.11340	-		
9 42	0.15258	0.15464	0.10103	0.11134	0.11134	0.11546	0.11546	0.00206	-	
10 87	0.15052	0.15258	0.09897	0.10928	0.10928	0.11340	0.11340	0.00000	0.00206	-
11 74	0.13814	0.14021	0.09072	0.10515	0.10515	0.10309	0.10722	0.09897	0.10103	0.09897
12 94	0.13608	0.13814	0.09278	0.10309	0.10309	0.10103	0.10515	0.09691	0.09897	0.09691
13 76	0.14021	0.14227	0.09485	0.09897	0.09897	0.09278	0.09691	0.10309	0.10515	0.10309
14 91	0.14227	0.14433	0.09691	0.10103	0.10103	0.09485	0.09897	0.10515	0.10722	0.10515
15 122	0.14021	0.14227	0.09485	0.09897	0.09897	0.09278	0.09691	0.10309	0.10515	0.10309
16 18	0.18351	0.18557	0.14845	0.14845	0.14845	0.14845	0.14845	0.14021	0.14227	0.14021
17 38	0.18351	0.18557	0.15052	0.14845	0.14845	0.14845	0.14845	0.14227	0.14433	0.14227
18 41	0.18358	0.18564	0.15267	0.15061	0.15061	0.15060	0.15059	0.14243	0.14454	0.14243
19 51	0.18351	0.18557	0.15052	0.14845	0.14845	0.14845	0.14845	0.14227	0.14433	0.14227
20 58	0.18351	0.18557	0.14845	0.14639	0.14639	0.14639	0.14639	0.14227	0.14433	0.14227
21 56	0.18144	0.18351	0.14845	0.14639	0.14639	0.14639	0.14639	0.15052	0.14021	0.14227
22 85	0.18144	0.18351	0.14845	0.14639	0.14639	0.14639	0.14639	0.15052	0.14021	0.14227
23 106	0.16495	0.16701	0.11959	0.14227	0.14227	0.12577	0.12990	0.11546	0.11340	0.11546
24 25	0.15670	0.15876	0.12371	0.14639	0.14639	0.15052	0.15052	0.11753	0.11546	0.11753
25 102	0.15670	0.15876	0.12371	0.14639	0.14639	0.15052	0.15052	0.11753	0.11546	0.11753
26 114	0.15876	0.16082	0.11546	0.13196	0.13196	0.12784	0.13196	0.11134	0.10928	0.11134
27 117	0.15876	0.16082	0.11546	0.13196	0.13196	0.12784	0.13196	0.11134	0.10928	0.11134
28 118	0.15876	0.16082	0.11546	0.13196	0.13196	0.12784	0.13196	0.11134	0.10928	0.11134
29 49	0.15258	0.15464	0.10722	0.11959	0.11959	0.11546	0.11959	0.10309	0.10103	0.10309
30 62	0.15258	0.15464	0.10722	0.12165	0.12165	0.11546	0.11959	0.10103	0.09897	0.10103
31 92	0.16289	0.16495	0.11340	0.13609	0.13608	0.13402	0.13814	0.12165	0.11959	0.12165
32 23	0.15464	0.15670	0.10928	0.12165	0.12165	0.11753	0.12165	0.10309	0.10103	0.10309
33 24	0.15464	0.15670	0.10928	0.12165	0.12165	0.11753	0.12165	0.10309	0.10103	0.10309
34 141	0.15258	0.15464	0.10103	0.12784	0.12784	0.11134	0.11546	0.10103	0.09897	0.10103
35 47	0.15876	0.16082	0.11134	0.11959	0.11959	0.10722	0.11134	0.10722	0.10515	0.10722
36 75	0.15876	0.16082	0.11340	0.12165	0.12165	0.10928	0.11340	0.10928	0.10722	0.10928

		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
37	123	0.15876	0.16082	0.11134	0.11959	0.11959	0.10722	0.11134	0.10722	0.10515	0.10722
38	112	0.15876	0.16082	0.11134	0.12371	0.12371	0.11134	0.11546	0.10722	0.10515	0.10722
39	95	0.15876	0.16082	0.10722	0.11959	0.11959	0.10928	0.11340	0.10722	0.10515	0.10722
40	135	0.15670	0.15876	0.10515	0.12165	0.12165	0.11134	0.11546	0.10722	0.10515	0.10722
41	119	0.15670	0.15876	0.10515	0.12784	0.12784	0.11959	0.12371	0.10722	0.10515	0.10722
42	54	0.16289	0.16495	0.10722	0.12371	0.12371	0.11546	0.11959	0.10928	0.10722	0.10928
43	109	0.16289	0.16495	0.10722	0.12371	0.12371	0.11546	0.11959	0.10928	0.10722	0.10928
44	22	0.16113	0.16316	0.11145	0.13403	0.13402	0.12784	0.13196	0.11978	0.11772	0.11978
45	39	0.16495	0.16701	0.11546	0.13815	0.13814	0.13196	0.13608	0.12371	0.12165	0.12371
46	46	0.16082	0.16289	0.11134	0.13403	0.13402	0.12784	0.13196	0.11959	0.11753	0.11959
47	79	0.16082	0.16289	0.11134	0.13403	0.13402	0.12784	0.13196	0.11959	0.11753	0.11959
48	89	0.15876	0.16082	0.11134	0.13610	0.13608	0.12165	0.12577	0.11753	0.11959	0.11753
49	90	0.15670	0.15876	0.10928	0.13404	0.13402	0.11959	0.12371	0.11546	0.11753	0.11546
50	132	0.15876	0.16082	0.11753	0.12167	0.12165	0.12577	0.12577	0.11753	0.11959	0.11753
51	133	0.15876	0.16082	0.11753	0.12785	0.12784	0.12371	0.12371	0.11546	0.11753	0.11546
52	136	0.15670	0.15876	0.10722	0.12373	0.12371	0.12165	0.12165	0.10928	0.11134	0.10928
53	20	0.14639	0.14845	0.10722	0.11134	0.11134	0.10309	0.10722	0.11959	0.12165	0.11959
54	103	0.14639	0.14845	0.10722	0.11134	0.11134	0.10309	0.10722	0.11959	0.12165	0.11959
55	134	0.14639	0.14845	0.10722	0.11134	0.11134	0.10309	0.10722	0.11959	0.12165	0.11959
56	6	0.15052	0.15258	0.10515	0.11959	0.11959	0.11546	0.11959	0.10928	0.11134	0.10928
57	68	0.15258	0.15464	0.10309	0.12165	0.12165	0.11340	0.11753	0.11134	0.11340	0.11134
58	2	0.15464	0.15670	0.10928	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
59	3	0.15464	0.15670	0.10928	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
60	27	0.15258	0.15464	0.10722	0.12165	0.12165	0.11753	0.12165	0.10722	0.10928	0.10722
61	113	0.15464	0.15670	0.10928	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
62	115	0.15464	0.15670	0.10928	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
63	116	0.15670	0.15876	0.11134	0.12165	0.12165	0.11753	0.12165	0.10722	0.10928	0.10722
64	13	0.15258	0.15464	0.10515	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
65	15	0.15258	0.15464	0.10515	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
66	59	0.15258	0.15464	0.10515	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
67	44	0.15464	0.15670	0.10515	0.12784	0.12784	0.12165	0.12577	0.11340	0.11546	0.11340
68	128	0.15670	0.15876	0.10722	0.12990	0.12990	0.12371	0.12784	0.11546	0.11753	0.11546
69	48	0.15464	0.15670	0.10103	0.11959	0.11959	0.11546	0.11959	0.10515	0.10722	0.10515
70	84	0.15464	0.15670	0.10515	0.12371	0.12371	0.11959	0.12371	0.10928	0.11134	0.10928
71	43	0.14028	0.14239	0.09486	0.11754	0.11754	0.11343	0.11755	0.10517	0.10724	0.10517
72	83	0.14227	0.14433	0.09278	0.11959	0.11959	0.11546	0.11959	0.10309	0.10515	0.10309
73	7	0.15068	0.15275	0.10115	0.11353	0.11354	0.10944	0.11356	0.10732	0.10938	0.10732
74	9	0.14853	0.15064	0.10105	0.11342	0.11342	0.10931	0.11343	0.10724	0.10930	0.10724
75	14	0.15052	0.15258	0.10103	0.11340	0.11340	0.10928	0.11340	0.10722	0.10928	0.10722
76	40	0.15258	0.15464	0.10309	0.11340	0.11340	0.11134	0.11546	0.10722	0.10928	0.10722

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
77 77	0.14845	0.15052	0.09897	0.11340	0.11340	0.11134	0.11546	0.10722	0.10928	0.10722
78 107	0.15258	0.15464	0.10309	0.11340	0.11340	0.11134	0.11546	0.10722	0.10928	0.10722
79 108	0.15258	0.15464	0.10309	0.11340	0.11340	0.11134	0.11546	0.10722	0.10928	0.10722
80 8	0.15061	0.15272	0.10310	0.11755	0.11755	0.11961	0.12373	0.11136	0.11342	0.11136
81 29	0.15052	0.15258	0.10103	0.11546	0.11546	0.11753	0.12165	0.10928	0.11134	0.10928
83 96	0.15258	0.15464	0.09897	0.11753	0.11753	0.11959	0.12371	0.11134	0.11340	0.11134
84 17	0.15052	0.15258	0.10103	0.11753	0.11753	0.11340	0.11753	0.11134	0.11340	0.11134
85 80	0.15052	0.15258	0.10103	0.11753	0.11753	0.11340	0.11753	0.11134	0.11340	0.11134
86 129	0.15052	0.15258	0.10103	0.11546	0.11546	0.11134	0.11546	0.11134	0.11340	0.11134

	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
11 74	-									
12 94	0.00619	-								
13 76	0.03093	0.03299	-							
14 91	0.02887	0.03093	0.00206	-						
15 122	0.03093	0.03299	0.00412	0.00206	-					
16 18	0.12577	0.12577	0.12990	0.13196	0.12990	-				
17 38	0.12784	0.12784	0.13196	0.13402	0.13196	0.00206	-			
18 41	0.12999	0.12999	0.13412	0.13618	0.13412	0.00414	0.00207	-		
19 51	0.12784	0.12784	0.13196	0.13402	0.13196	0.00206	0.00000	0.00207	-	
20 58	0.12577	0.12577	0.12990	0.13196	0.12990	0.00412	0.00206	0.00414	0.00206	-
21 56	0.12577	0.12577	0.12990	0.13196	0.12990	0.00412	0.00206	0.00414	0.00206	0.00412
22 85	0.12577	0.12577	0.12990	0.13196	0.12990	0.00412	0.00206	0.00414	0.00206	0.00412
23 106	0.12165	0.12371	0.11959	0.12165	0.11959	0.12577	0.12784	0.12999	0.12784	0.12577
24 25	0.12990	0.13196	0.12371	0.12577	0.12371	0.14845	0.15052	0.15266	0.15052	0.14845
25 102	0.12990	0.13196	0.12371	0.12577	0.12371	0.14845	0.15052	0.15266	0.15052	0.14845
26 114	0.09278	0.09485	0.08660	0.08866	0.09072	0.12165	0.12371	0.12586	0.12371	0.12165
27 117	0.09278	0.09485	0.08660	0.08866	0.09072	0.12165	0.12371	0.12586	0.12371	0.12165
28 118	0.09278	0.09485	0.08660	0.08866	0.09072	0.12165	0.12371	0.12586	0.12371	0.12165
29 49	0.09691	0.09897	0.08660	0.08866	0.08660	0.11959	0.12165	0.12380	0.12165	0.11959
30 62	0.09691	0.09897	0.08660	0.08866	0.08660	0.11546	0.11753	0.11968	0.11753	0.11546
31 92	0.10309	0.10515	0.09485	0.09691	0.09485	0.13196	0.13402	0.13617	0.13402	0.13196
32 23	0.09897	0.10103	0.08866	0.09072	0.08866	0.11753	0.11959	0.12174	0.11959	0.11753
33 24	0.09897	0.10103	0.08866	0.09072	0.08866	0.11753	0.11959	0.12174	0.11959	0.11753
34 141	0.10928	0.11134	0.09897	0.10103	0.09897	0.11753	0.11959	0.12174	0.11959	0.11753
35 47	0.11134	0.11340	0.10103	0.10309	0.10103	0.12165	0.12371	0.12585	0.12371	0.12371
36 75	0.11340	0.11546	0.10309	0.10515	0.10309	0.12371	0.12577	0.12791	0.12577	0.12577
37 123	0.11134	0.11340	0.10103	0.10309	0.10103	0.12165	0.12371	0.12585	0.12371	0.12371

		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
38	112	0.11546	0.11753	0.10515	0.10722	0.10515	0.12577	0.12784	0.12997	0.12784	0.12784
39	95	0.10722	0.10928	0.09691	0.09897	0.09691	0.12371	0.12577	0.12792	0.12577	0.12371
40	135	0.10722	0.10928	0.09691	0.09897	0.09691	0.12577	0.12784	0.12998	0.12784	0.12577
41	119	0.09485	0.09691	0.08660	0.08866	0.09072	0.12165	0.12371	0.12586	0.12371	0.12165
42	54	0.09897	0.10103	0.09072	0.09278	0.09072	0.12784	0.12990	0.13205	0.12990	0.12784
43	109	0.09897	0.10103	0.09072	0.09278	0.09072	0.12784	0.12990	0.13205	0.12990	0.12784
44	22	0.10114	0.10320	0.09287	0.09494	0.09287	0.13220	0.13426	0.13641	0.13426	0.13220
45	39	0.10515	0.10309	0.09691	0.09897	0.09691	0.13402	0.13608	0.13823	0.13608	0.13402
46	46	0.10103	0.10309	0.09278	0.09485	0.09278	0.13196	0.13402	0.13617	0.13402	0.13196
47	79	0.10103	0.10309	0.09278	0.09485	0.09278	0.13196	0.13402	0.13617	0.13402	0.13196
48	89	0.12165	0.12371	0.10722	0.10928	0.10722	0.14227	0.14433	0.14648	0.14433	0.14227
49	90	0.11959	0.12165	0.10515	0.10722	0.10515	0.14021	0.14227	0.14442	0.14227	0.14021
50	132	0.11753	0.11959	0.11340	0.11134	0.10928	0.14639	0.14845	0.15061	0.14845	0.14639
51	133	0.11959	0.12165	0.11340	0.11134	0.10928	0.14227	0.14433	0.14648	0.14433	0.14227
52	136	0.11134	0.11753	0.11134	0.10928	0.10722	0.14433	0.14639	0.14854	0.14639	0.14433
53	20	0.11340	0.11546	0.10309	0.10515	0.10722	0.14021	0.14227	0.14442	0.14227	0.14021
54	103	0.11340	0.11546	0.10309	0.10515	0.10722	0.14021	0.14227	0.14442	0.14227	0.14021
55	134	0.11340	0.11546	0.10309	0.10515	0.10722	0.14021	0.14227	0.14442	0.14227	0.14021
56	6	0.10103	0.09897	0.09485	0.09691	0.09897	0.13814	0.14021	0.14236	0.14021	0.13814
57	68	0.09897	0.09691	0.09072	0.09278	0.09485	0.13814	0.14021	0.14236	0.14021	0.13814
58	2	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14029	0.13814	0.13608
59	3	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14029	0.13814	0.13608
60	27	0.10515	0.10309	0.09485	0.09691	0.09897	0.13402	0.13608	0.13823	0.13608	0.13402
61	113	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14029	0.13814	0.13608
62	115	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14029	0.13814	0.13608
63	116	0.10515	0.10309	0.09485	0.09691	0.09897	0.13402	0.13608	0.13823	0.13608	0.13402
64	13	0.10309	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14029	0.13814	0.13608
65	15	0.10309	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14029	0.13814	0.13608
66	59	0.10309	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14029	0.13814	0.13608
67	44	0.10722	0.10928	0.10103	0.10309	0.10515	0.14021	0.14227	0.14442	0.14227	0.14021
68	128	0.10928	0.11134	0.10309	0.10515	0.10722	0.14227	0.14433	0.14648	0.14433	0.14227
69	48	0.09897	0.10103	0.09278	0.09485	0.09691	0.13196	0.13402	0.13617	0.13402	0.13196
70	84	0.10309	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.13608	0.13814	0.14030	0.13814	0.13608
71	43	0.10725	0.10518	0.09694	0.09900	0.10106	0.12990	0.13196	0.13411	0.13196	0.12990
72	83	0.10515	0.10309	0.09485	0.09691	0.09897	0.12784	0.12990	0.13205	0.12990	0.12784
73	7	0.10528	0.10321	0.09498	0.09704	0.09911	0.12200	0.12406	0.12621	0.12406	0.12200
74	9	0.10519	0.10313	0.09487	0.09694	0.09900	0.12371	0.12577	0.12792	0.12577	0.12371
75	14	0.10515	0.10309	0.09485	0.09691	0.09897	0.12371	0.12577	0.12792	0.12577	0.12371
76	40	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.12371	0.12577	0.12792	0.12577	0.12371
77	77	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.12577	0.12784	0.12999	0.12784	0.12577

		11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
78	107	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.12371	0.12577	0.12792	0.12577	0.12371
79	108	0.10722	0.10515	0.09691	0.09897	0.10103	0.12371	0.12577	0.12792	0.12577	0.12371
80	8	0.10930	0.10724	0.10312	0.10518	0.10725	0.13196	0.13402	0.13617	0.13402	0.13196
81	29	0.10722	0.10515	0.10103	0.10309	0.10515	0.12990	0.13196	0.13411	0.13196	0.12990
83	96	0.10928	0.10722	0.10309	0.10515	0.10722	0.12784	0.12990	0.13205	0.12990	0.12784
84	17	0.10515	0.10309	0.09485	0.09691	0.09897	0.12784	0.12990	0.13205	0.12990	0.12784
85	80	0.10515	0.10309	0.09485	0.09691	0.09897	0.12784	0.12990	0.13205	0.12990	0.12784
86	129	0.10515	0.10309	0.09485	0.09691	0.09897	0.12784	0.12990	0.13205	0.12990	0.12784

		21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
21	56	-									
22	85	0.00000	-								
23	106	0.12577	0.12577	-							
24	25	0.14845	0.14845	0.10722	-						
25	102	0.14845	0.14845	0.10722	0.00000	-					
26	114	0.12165	0.12165	0.07010	0.11340	0.11340	-				
27	117	0.12165	0.12165	0.07010	0.11340	0.11340	0.00000	-			
28	118	0.12165	0.12165	0.07010	0.11340	0.11340	0.00000	0.00000	-		
29	49	0.11959	0.11959	0.06804	0.10103	0.10103	0.01856	0.01856	0.01856	-	
30	62	0.11546	0.11546	0.07010	0.10103	0.10103	0.02062	0.02062	0.02062	0.00619	-
31	92	0.13196	0.13196	0.08866	0.12165	0.12165	0.05773	0.05773	0.05773	0.05567	0.06186
32	23	0.11753	0.11753	0.07216	0.10309	0.10309	0.01856	0.01856	0.01856	0.00412	0.00206
33	24	0.11753	0.11753	0.07216	0.10309	0.10309	0.01856	0.01856	0.01856	0.00412	0.00206
34	141	0.11753	0.11753	0.06186	0.11546	0.11546	0.04948	0.04948	0.04948	0.04536	0.04536
35	47	0.12165	0.12165	0.06598	0.12371	0.12371	0.05567	0.05567	0.05567	0.04742	0.04742
36	75	0.12371	0.12371	0.06392	0.12371	0.12371	0.05773	0.05773	0.05773	0.04948	0.04948
37	123	0.12165	0.12165	0.06598	0.12371	0.12371	0.05567	0.05567	0.05567	0.04742	0.04742
38	112	0.12577	0.12577	0.06598	0.12371	0.12371	0.05979	0.05979	0.05979	0.05155	0.05155
39	95	0.12371	0.12371	0.06186	0.11959	0.11959	0.05155	0.05155	0.05155	0.04330	0.04330
40	135	0.12577	0.12577	0.06186	0.11959	0.11959	0.05155	0.05155	0.05155	0.04742	0.04742
41	119	0.12165	0.12165	0.06598	0.10309	0.10309	0.04330	0.04330	0.04330	0.04124	0.04330
42	54	0.12784	0.12784	0.07423	0.10722	0.10722	0.04742	0.04742	0.04742	0.04124	0.04330
43	109	0.12784	0.12784	0.07423	0.10722	0.10722	0.04742	0.04742	0.04742	0.04124	0.04330
44	22	0.13220	0.13220	0.08660	0.11975	0.11975	0.05567	0.05567	0.05567	0.04948	0.05567
45	39	0.13402	0.13402	0.09072	0.12371	0.12371	0.05979	0.05979	0.05979	0.05361	0.05979
46	46	0.13196	0.13196	0.08660	0.11959	0.11959	0.05567	0.05567	0.05567	0.04948	0.05567
47	79	0.13196	0.13196	0.08660	0.11959	0.11959	0.05567	0.05567	0.05567	0.04948	0.05567
48	89	0.14227	0.14227	0.11340	0.14227	0.14227	0.11753	0.11753	0.11753	0.10928	0.10928

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
49 90	0.14021	0.14021	0.11134	0.14021	0.14021	0.11546	0.11546	0.11546	0.10722	0.10722
50 132	0.14639	0.14639	0.13196	0.14845	0.14845	0.13196	0.13196	0.13196	0.11959	0.11959
51 133	0.14227	0.14227	0.12784	0.15052	0.15052	0.12784	0.12784	0.12784	0.11546	0.11546
52 136	0.14433	0.14433	0.12784	0.14227	0.14227	0.13196	0.13196	0.13196	0.11959	0.11959
53 20	0.14021	0.14021	0.12577	0.14021	0.14021	0.11134	0.11134	0.11134	0.10928	0.11134
54 103	0.14021	0.14021	0.12577	0.14021	0.14021	0.11134	0.11134	0.11134	0.10928	0.11134
55 134	0.14021	0.14021	0.12577	0.14021	0.14021	0.11134	0.11134	0.11134	0.10928	0.11134
56 6	0.13814	0.13814	0.11546	0.13402	0.13402	0.09691	0.09691	0.09691	0.09072	0.09278
57 68	0.13814	0.13814	0.11134	0.13196	0.13196	0.09278	0.09278	0.09278	0.08660	0.08866
58 2	0.13608	0.13608	0.11340	0.13608	0.13608	0.09691	0.09691	0.09691	0.09072	0.09278
59 3	0.13608	0.13608	0.11340	0.13608	0.13608	0.09691	0.09691	0.09691	0.09072	0.09278
60 27	0.13402	0.13402	0.11546	0.13814	0.13814	0.09485	0.09485	0.09485	0.08866	0.09072
61 113	0.13608	0.13608	0.11340	0.13608	0.13608	0.09691	0.09691	0.09691	0.09072	0.09278
62 115	0.13608	0.13608	0.11340	0.13608	0.13608	0.09691	0.09691	0.09691	0.09072	0.09278
63 116	0.13402	0.13402	0.11546	0.13814	0.13814	0.09897	0.09897	0.09897	0.09278	0.09485
64 13	0.13608	0.13608	0.10928	0.12990	0.12990	0.09897	0.09897	0.09897	0.09278	0.09485
65 15	0.13608	0.13608	0.10928	0.12990	0.12990	0.09897	0.09897	0.09897	0.09278	0.09485
66 59	0.13608	0.13608	0.10928	0.12990	0.12990	0.09897	0.09897	0.09897	0.09278	0.09485
67 44	0.14021	0.14021	0.11340	0.13196	0.13196	0.10309	0.10309	0.10309	0.09691	0.09897
68 128	0.14227	0.14227	0.11546	0.13402	0.13402	0.10515	0.10515	0.10515	0.09897	0.10103
69 48	0.13196	0.13196	0.10515	0.12577	0.12577	0.09485	0.09485	0.09485	0.08866	0.09072
70 84	0.13608	0.13608	0.10928	0.12990	0.12990	0.09897	0.09897	0.09897	0.09278	0.09485
71 43	0.12990	0.12990	0.11344	0.13198	0.13198	0.10312	0.10312	0.10312	0.10106	0.10312
72 83	0.12784	0.12784	0.11340	0.13196	0.13196	0.10103	0.10103	0.10103	0.09897	0.10103
73 7	0.12200	0.12200	0.10541	0.12794	0.12794	0.09718	0.09718	0.09718	0.09100	0.09308
74 9	0.12371	0.12371	0.10725	0.12580	0.12580	0.09900	0.09900	0.09900	0.09281	0.09487
75 14	0.12371	0.12371	0.10722	0.12784	0.12784	0.09897	0.09897	0.09897	0.09278	0.09485
76 40	0.12371	0.12371	0.10928	0.12784	0.12784	0.10103	0.10103	0.10103	0.09485	0.09691
77 77	0.12577	0.12577	0.11340	0.13196	0.13196	0.10103	0.10103	0.10103	0.09485	0.09691
78 107	0.12371	0.12371	0.10928	0.12784	0.12784	0.10103	0.10103	0.10103	0.09485	0.09691
79 108	0.12371	0.12371	0.10928	0.12784	0.12784	0.10103	0.10103	0.10103	0.09485	0.09691
80 8	0.13196	0.13196	0.11755	0.12789	0.12789	0.10724	0.10724	0.10724	0.10105	0.10311
81 29	0.12990	0.12990	0.11546	0.12784	0.12784	0.10515	0.10515	0.10515	0.09897	0.10103
83 96	0.12784	0.12784	0.11753	0.12990	0.12990	0.10722	0.10722	0.10722	0.10103	0.10309
84 17	0.12784	0.12784	0.10928	0.12784	0.12784	0.10103	0.10103	0.10103	0.09691	0.09897
85 80	0.12784	0.12784	0.10928	0.12784	0.12784	0.10103	0.10103	0.10103	0.09691	0.09897
86 129	0.12784	0.12784	0.10928	0.12784	0.12784	0.10103	0.10103	0.10103	0.09485	0.09691
	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
31 92	-									
32 23	0.05979	-								

	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
33 24	0.05979	0.00000	-							
34 141	0.06392	0.04742	0.04742	-						
35 47	0.07629	0.04948	0.04948	0.02474	-					
36 75	0.07835	0.05155	0.05155	0.02680	0.00206	-				
37 123	0.07629	0.04948	0.04948	0.02474	0.00000	0.00206	-			
38 112	0.07629	0.05361	0.05361	0.02474	0.00412	0.00619	0.00412	-		
39 95	0.07216	0.04536	0.04536	0.02062	0.00825	0.01031	0.00825	0.00825	-	
40 135	0.07010	0.04948	0.04948	0.02062	0.01237	0.01443	0.01237	0.01237	0.00412	-
41 119	0.03918	0.04536	0.04536	0.03711	0.05361	0.05567	0.05361	0.05361	0.04536	0.04536
42 54	0.03711	0.04536	0.04536	0.04948	0.06186	0.06392	0.06186	0.06186	0.05361	0.05361
43 109	0.03711	0.04536	0.04536	0.04948	0.06186	0.06392	0.06186	0.06186	0.05361	0.05361
44 22	0.00619	0.05361	0.05361	0.06194	0.07010	0.07216	0.07010	0.07010	0.06598	0.06804
45 39	0.01031	0.05773	0.05773	0.06598	0.07423	0.07629	0.07423	0.07423	0.07010	0.07216
46 46	0.00619	0.05361	0.05361	0.06186	0.07010	0.07216	0.07010	0.07010	0.06598	0.06804
47 79	0.00619	0.05361	0.05361	0.06186	0.07010	0.07216	0.07010	0.07010	0.06598	0.06804
48 89	0.12577	0.11134	0.11134	0.10515	0.11340	0.11546	0.11340	0.11340	0.10515	0.10722
49 90	0.12371	0.10928	0.10928	0.10309	0.11134	0.11340	0.11134	0.11134	0.10309	0.10515
50 132	0.13196	0.12165	0.12165	0.12165	0.11546	0.11753	0.11546	0.11959	0.11546	0.11753
51 133	0.12784	0.11753	0.11753	0.11753	0.11134	0.11340	0.11134	0.11546	0.11134	0.11340
52 136	0.13196	0.12165	0.12165	0.11753	0.11546	0.11753	0.11546	0.11546	0.11134	0.11340
53 20	0.11340	0.11340	0.11340	0.10928	0.11959	0.12165	0.11959	0.11959	0.11546	0.11959
54 103	0.11340	0.11340	0.11340	0.10928	0.11959	0.12165	0.11959	0.11959	0.11546	0.11959
55 134	0.11340	0.11340	0.11340	0.10928	0.11959	0.12165	0.11959	0.11959	0.11546	0.11959
56 6	0.10515	0.09485	0.09485	0.10309	0.10722	0.10928	0.10722	0.10722	0.09897	0.10309
57 68	0.10103	0.09072	0.09072	0.09897	0.10309	0.10515	0.10309	0.10309	0.09485	0.09897
58 2	0.10515	0.09485	0.09485	0.10309	0.10722	0.10928	0.10722	0.10722	0.09897	0.10309
59 3	0.10515	0.09485	0.09485	0.10309	0.10722	0.10928	0.10722	0.10722	0.09897	0.10309
60 27	0.10309	0.09278	0.09278	0.10103	0.10515	0.10722	0.10515	0.10515	0.09691	0.10103
61 113	0.10515	0.09485	0.09485	0.10309	0.10722	0.10928	0.10722	0.10722	0.09897	0.10309
62 115	0.10515	0.09485	0.09485	0.10309	0.10722	0.10928	0.10722	0.10722	0.09897	0.10309
63 116	0.10722	0.09691	0.09691	0.10515	0.10928	0.11134	0.10928	0.10928	0.10103	0.10515
64 13	0.10722	0.09691	0.09691	0.10515	0.10928	0.11134	0.10928	0.10928	0.10103	0.10515
65 15	0.10722	0.09691	0.09691	0.10515	0.10928	0.11134	0.10928	0.10928	0.10103	0.10515
66 59	0.10722	0.09691	0.09691	0.10515	0.10928	0.11134	0.10928	0.10928	0.10103	0.10515
67 44	0.11134	0.10103	0.10103	0.10928	0.11340	0.11546	0.11340	0.11340	0.10515	0.10928
68 128	0.11340	0.10309	0.10309	0.11134	0.11546	0.11753	0.11546	0.11546	0.10722	0.11134
69 48	0.11134	0.09278	0.09278	0.10103	0.10515	0.10722	0.10515	0.10515	0.09691	0.10103
70 84	0.11134	0.09691	0.09691	0.10515	0.10928	0.11134	0.10928	0.10928	0.10103	0.10515

	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
71 43	0.10725	0.10518	0.10518	0.09901	0.10932	0.11138	0.10932	0.10932	0.10519	0.10519
72 83	0.10515	0.10309	0.10309	0.09691	0.10722	0.10928	0.10722	0.10722	0.10309	0.10309
73 7	0.10128	0.09514	0.09514	0.09924	0.09510	0.09716	0.09510	0.09508	0.09094	0.09507
74 9	0.10312	0.09694	0.09694	0.10107	0.09695	0.09901	0.09695	0.09695	0.09282	0.09695
75 14	0.10309	0.09691	0.09691	0.10103	0.09691	0.09897	0.09691	0.09691	0.09278	0.09691
76 40	0.10515	0.09897	0.09897	0.10309	0.09897	0.10103	0.09897	0.09897	0.09485	0.09897
77 77	0.10515	0.09897	0.09897	0.10309	0.09897	0.10103	0.09897	0.09897	0.09485	0.09897
78 107	0.10515	0.09897	0.09897	0.10309	0.09897	0.10103	0.09897	0.09897	0.09485	0.09897
79 108	0.10515	0.09897	0.09897	0.10309	0.09897	0.10103	0.09897	0.09897	0.09485	0.09897
80 8	0.10723	0.10517	0.10517	0.10931	0.10931	0.11137	0.10931	0.10931	0.10518	0.10931
81 29	0.10928	0.10309	0.10309	0.10722	0.10722	0.10928	0.10722	0.10722	0.10309	0.10722
83 96	0.11134	0.10515	0.10515	0.10928	0.10928	0.11134	0.10928	0.10928	0.10515	0.10928
84 17	0.10515	0.10103	0.10103	0.10309	0.10103	0.10309	0.10103	0.10103	0.09691	0.09897
85 80	0.10515	0.10103	0.10103	0.10309	0.10103	0.10309	0.10103	0.10103	0.09691	0.09897
86 129	0.10515	0.09897	0.09897	0.10309	0.09897	0.10103	0.09897	0.09897	0.09485	0.09897

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
41 119	-									
42 54	0.02062	-								
43 109	0.02062	0.00000	-							
44 22	0.03715	0.03093	0.03093	-						
45 39	0.04124	0.03505	0.03505	0.00414	-					
46 46	0.03711	0.03093	0.03093	0.00000	0.00412	-				
47 79	0.03711	0.03093	0.03093	0.00000	0.00412	0.00000	-			
48 89	0.11134	0.10928	0.10928	0.11959	0.12371	0.11959	0.11959	-		
49 90	0.10928	0.10722	0.10722	0.11753	0.12165	0.11753	0.11753	0.00206	-	
50 132	0.12577	0.12371	0.12371	0.12577	0.12990	0.12577	0.12577	0.08454	0.08247	-
51 133	0.12165	0.11959	0.11959	0.12165	0.12577	0.12165	0.12165	0.08454	0.08247	0.00619
52 136	0.12165	0.11959	0.11959	0.12577	0.12990	0.12577	0.12577	0.07629	0.07423	0.01649
53 20	0.10928	0.10928	0.10928	0.10722	0.11134	0.10722	0.10722	0.10515	0.10309	0.11340
54 103	0.10928	0.10928	0.10928	0.10722	0.11134	0.10722	0.10722	0.10515	0.10309	0.11340
55 134	0.10928	0.10928	0.10928	0.10722	0.11134	0.10722	0.10722	0.10515	0.10309	0.11340
56 6	0.09278	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.11134	0.10928	0.11959
57 68	0.08866	0.09485	0.09485	0.09485	0.09485	0.09485	0.09485	0.11134	0.10928	0.11959
58 2	0.09278	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10928	0.10722	0.12165
59 3	0.09278	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10928	0.10722	0.12165
60 27	0.09072	0.09691	0.09691	0.09691	0.09691	0.09691	0.09691	0.10722	0.10515	0.11959
61 113	0.09278	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10928	0.10722	0.12165

	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50
62 115	0.09278	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10928	0.10722	0.12165
63 116	0.09485	0.09691	0.09691	0.10103	0.10103	0.10103	0.10103	0.11134	0.10928	0.11959
64 13	0.09485	0.10103	0.10103	0.10103	0.10515	0.10103	0.10103	0.10722	0.10515	0.11753
65 15	0.09485	0.10103	0.10103	0.10103	0.10515	0.10103	0.10103	0.10722	0.10515	0.11753
66 59	0.09485	0.10103	0.10103	0.10103	0.10515	0.10103	0.10103	0.10722	0.10515	0.11753
67 44	0.09897	0.10515	0.10515	0.10515	0.10928	0.10515	0.10515	0.11134	0.10928	0.12165
68 128	0.10103	0.10722	0.10722	0.10722	0.11134	0.10722	0.10722	0.11134	0.10928	0.12371
69 48	0.09485	0.10103	0.10103	0.10515	0.10928	0.10515	0.10515	0.10722	0.10515	0.11753
70 84	0.09485	0.10103	0.10103	0.10515	0.10928	0.10515	0.10515	0.10722	0.10515	0.11753
71 43	0.09487	0.10519	0.10519	0.10534	0.10518	0.10518	0.10518	0.11344	0.11138	0.11756
72 83	0.09278	0.10309	0.10309	0.10325	0.10309	0.10309	0.10309	0.11134	0.10928	0.11546
73 7	0.09302	0.09922	0.09922	0.09508	0.09511	0.09509	0.09509	0.10528	0.10322	0.11352
74 9	0.09487	0.10107	0.10107	0.09694	0.09694	0.09694	0.09694	0.10519	0.10313	0.11343
75 14	0.09485	0.10103	0.10103	0.09691	0.09691	0.09691	0.09691	0.10515	0.10309	0.11340
76 40	0.09691	0.10309	0.10309	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10722	0.10515	0.11546
77 77	0.09691	0.10309	0.10309	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10515	0.10309	0.11134
78 107	0.09691	0.10309	0.10309	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10722	0.10515	0.11546
79 108	0.09691	0.10309	0.10309	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10722	0.10515	0.11546
80 8	0.10311	0.10517	0.10517	0.10104	0.10104	0.10104	0.10104	0.11344	0.11138	0.11755
81 29	0.10103	0.10722	0.10722	0.10309	0.10309	0.10309	0.10309	0.11134	0.10928	0.11546
83 96	0.10309	0.10928	0.10928	0.10515	0.10515	0.10515	0.10515	0.11340	0.11134	0.11753
84 17	0.09691	0.10515	0.10515	0.10103	0.10103	0.10103	0.10103	0.10722	0.10515	0.11959
85 80	0.09691	0.10515	0.10515	0.10103	0.10103	0.10103	0.10103	0.10722	0.10515	0.11959
86 129	0.09691	0.10309	0.10309	0.09897	0.09897	0.09897	0.09897	0.10515	0.10309	0.11753

	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
51 133	-									
52 136	0.01649	-								
53 20	0.11134	0.10722	-							
54 103	0.11134	0.10722	0.00000	-						
55 134	0.11134	0.10722	0.00000	0.00000	-					
56 6	0.11753	0.11340	0.05155	0.05155	0.05155	-				
57 68	0.11753	0.11340	0.05155	0.05155	0.05155	0.00412	-			
58 2	0.11959	0.11546	0.05567	0.05567	0.05567	0.01237	0.01237	-		
59 3	0.11959	0.11546	0.05567	0.05567	0.05567	0.01237	0.01237	0.00000	-	
60 27	0.11753	0.11340	0.05361	0.05361	0.05361	0.01443	0.01443	0.00206	0.00206	-
61 113	0.11959	0.11546	0.05567	0.05567	0.05567	0.01237	0.01237	0.00000	0.00000	0.00206
62 115	0.11959	0.11546	0.05567	0.05567	0.05567	0.01237	0.01237	0.00000	0.00000	0.00206

	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60
63 116	0.11753	0.11340	0.05773	0.05773	0.05773	0.01443	0.01443	0.00206	0.00206	0.00412
64 13	0.11546	0.11134	0.05361	0.05361	0.05361	0.01443	0.01443	0.01649	0.01649	0.01856
65 15	0.11546	0.11134	0.05361	0.05361	0.05361	0.01443	0.01443	0.01649	0.01649	0.01856
66 59	0.11546	0.11134	0.05361	0.05361	0.05361	0.01443	0.01443	0.01649	0.01649	0.01856
67 44	0.11959	0.11546	0.05567	0.05567	0.05567	0.01856	0.01856	0.02062	0.02062	0.02268
68 128	0.12165	0.11753	0.05773	0.05773	0.05773	0.02062	0.02062	0.02268	0.02268	0.02474
69 48	0.11546	0.11134	0.05773	0.05773	0.05773	0.01856	0.01856	0.02062	0.02062	0.02268
70 84	0.11546	0.11134	0.05773	0.05773	0.05773	0.01856	0.01856	0.02062	0.02062	0.02268
71 43	0.11549	0.11137	0.05155	0.05155	0.05155	0.03505	0.03505	0.03918	0.03918	0.03711
72 83	0.11340	0.10928	0.05361	0.05361	0.05361	0.03299	0.03299	0.03711	0.03711	0.03505
73 7	0.11145	0.10734	0.04541	0.04541	0.04541	0.02477	0.02477	0.02682	0.02682	0.02476
74 9	0.11137	0.10725	0.04536	0.04536	0.04536	0.02474	0.02474	0.02680	0.02680	0.02474
75 14	0.11134	0.10722	0.04536	0.04536	0.04536	0.02474	0.02474	0.02680	0.02680	0.02474
76 40	0.11340	0.10928	0.04948	0.04948	0.04948	0.02887	0.02887	0.03093	0.03093	0.02887
77 77	0.10928	0.10515	0.04948	0.04948	0.04948	0.02887	0.02887	0.03299	0.03299	0.03093
78 107	0.11340	0.10928	0.04948	0.04948	0.04948	0.02887	0.02887	0.03093	0.03093	0.02887
79 108	0.11340	0.10928	0.04948	0.04948	0.04948	0.02887	0.02887	0.03093	0.03093	0.02887
80 8	0.11961	0.11343	0.05567	0.05567	0.05567	0.03093	0.03505	0.03711	0.03711	0.03505
81 29	0.11753	0.11134	0.05361	0.05361	0.05361	0.02887	0.03299	0.03505	0.03505	0.03299
83 96	0.11959	0.11340	0.05567	0.05567	0.05567	0.03093	0.03505	0.03711	0.03711	0.03505
84 17	0.11753	0.11340	0.05155	0.05155	0.05155	0.03093	0.03093	0.03299	0.03299	0.03093
85 80	0.11753	0.11340	0.05155	0.05155	0.05155	0.03093	0.03093	0.03299	0.03299	0.03093
86 129	0.11546	0.11134	0.04948	0.04948	0.04948	0.02887	0.02887	0.03093	0.03093	0.02887

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
61 113	-									
62 115	0.00000	-								
63 116	0.00206	0.00206	-							
64 13	0.01649	0.01649	0.01856	-						
65 15	0.01649	0.01649	0.01856	0.00000	-					
66 59	0.01649	0.01649	0.01856	0.00000	0.00000	-				
67 44	0.02062	0.02062	0.02268	0.00412	0.00412	0.00412	-			
68 128	0.02268	0.02268	0.02474	0.00619	0.00619	0.00619	0.00206	-		
69 48	0.02062	0.02062	0.02268	0.00412	0.00412	0.00412	0.00825	0.01031	-	
70 84	0.02062	0.02062	0.02268	0.00412	0.00412	0.00412	0.00825	0.01031	0.00412	-
71 43	0.03918	0.03918	0.04124	0.04124	0.04124	0.04124	0.04536	0.04742	0.04124	0.04124
72 83	0.03711	0.03711	0.03918	0.03918	0.03918	0.03918	0.04330	0.04536	0.03918	0.03918
73 7	0.02682	0.02682	0.02888	0.02683	0.02683	0.02683	0.03096	0.03302	0.03097	0.03097

	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
74 9	0.02680	0.02680	0.02887	0.02680	0.02680	0.02680	0.03093	0.03299	0.03093	0.03093
75 14	0.02680	0.02680	0.02887	0.02680	0.02680	0.02680	0.03093	0.03299	0.03093	0.03093
76 40	0.03093	0.03093	0.03299	0.03093	0.03093	0.03093	0.03505	0.03711	0.03505	0.03505
77 77	0.03299	0.03299	0.03505	0.03505	0.03505	0.03505	0.03918	0.04124	0.03918	0.03918
78 107	0.03093	0.03093	0.03299	0.03093	0.03093	0.03093	0.03505	0.03711	0.03505	0.03505
79 108	0.03093	0.03093	0.03299	0.03093	0.03093	0.03093	0.03505	0.03711	0.03505	0.03505
80 8	0.03711	0.03711	0.03918	0.03711	0.03711	0.03711	0.04124	0.04330	0.04124	0.04124
81 29	0.03505	0.03505	0.03711	0.03505	0.03505	0.03505	0.03918	0.04124	0.03918	0.03918
83 96	0.03711	0.03711	0.03918	0.03711	0.03711	0.03711	0.04124	0.04330	0.04124	0.04124
84 17	0.03299	0.03299	0.03505	0.03299	0.03299	0.03299	0.03711	0.03918	0.03711	0.03711
85 80	0.03299	0.03299	0.03505	0.03299	0.03299	0.03299	0.03711	0.03918	0.03711	0.03711
86 129	0.03093	0.03093	0.03299	0.03093	0.03093	0.03093	0.03505	0.03711	0.03505	0.03505

	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80
71 43	-									
72 83	0.00206	-								
73 7	0.02271	0.02065	-							
74 9	0.02268	0.02062	0.00000	-						
75 14	0.02268	0.02062	0.00000	0.00000	-					
76 40	0.02268	0.02062	0.00412	0.00412	0.00412	-				
77 77	0.01856	0.01649	0.00826	0.00825	0.00825	0.00412	-			
78 107	0.02268	0.02062	0.00412	0.00412	0.00412	0.00000	0.00412	-		
79 108	0.02268	0.02062	0.00412	0.00412	0.00412	0.00000	0.00412	0.00000	-	
80 8	0.02475	0.02268	0.01444	0.01444	0.01443	0.01031	0.01443	0.01031	0.01031	-
81 29	0.02268	0.02062	0.01237	0.01237	0.01237	0.00825	0.01237	0.00825	0.00825	0.00206
83 96	0.02474	0.02268	0.01443	0.01443	0.01443	0.01031	0.01443	0.01031	0.01031	0.00412
84 17	0.02268	0.02062	0.00619	0.00619	0.00619	0.00619	0.01031	0.00619	0.00619	0.01649
85 80	0.02268	0.02062	0.00619	0.00619	0.00619	0.00619	0.01031	0.00619	0.00619	0.01649
86 129	0.02268	0.02062	0.00412	0.00412	0.00412	0.00412	0.00825	0.00412	0.00412	0.01443

	81	83	84	85	86
81 29	-				
83 96	0.00206	-			
84 17	0.01443	0.01649	-		
85 80	0.01443	0.01649	0.00000	-	
86 129	0.01237	0.01443	0.00206	0.00206	-

Capítulo IV

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DEL GÉNERO *RHABDIAS* STILES Y HASSALL, 1905 (NEMATODA), PARÁSITO PULMONAR DE ANFIBIOS Y REPTILES EN MÉXICO

Elizabeth A. Martínez-Salazar y Virginia León-Règagnon

Laboratorio de Helmintología, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, D. F., 04510.

Introducción

Dieciocho de las 66 especies del género *Rhabdias* Stiles y Hassall, 1905 (Nematoda: Rhabdiasidae) se distribuyen en México (tabla I). Los nemátodos de este género se alojan en el pulmón de diversas especies de anfibios y reptiles en México (ej. Bravo-Hollis y Caballero y Caballero, 1940; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Goldberg y Bursey, 2002; Goldberg *et al.*, 2001; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2001; Goldberg *et al.*, 2002; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002; Paredes-Calderón *et al.*, 2004; León-Règagnon *et al.*, 2005; Martínez-Salazar, 2006; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006, 2007; Martínez-Salazar, 2008).

Tabla I. Lista de especies del género *Rhabdias* en México.

Especie / grupo de huésped	Distribución**
Anfibios	
	Bufónidos
<i>R. americanus</i> Baker, 1978	Neártica
<i>R. füelleborni</i> Travassos, 1926	Neotropical
<i>R. alabialis</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007	Neotropical
<i>R. kuzmini</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007	Neotropical
<i>R. pseudosphaerocephala</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Bufo marmoreus</i>)*	Neotropical
	Ránidos
<i>R. ranae</i> Walton, 1929	Neártica
<i>R. savagei</i> Bursey y Goldberg, 2005	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica)*	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. hacia la vertiente del Pacífico)*	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana sierramadrenensis</i>)*	Neotropical
	Hilidos
<i>R. manantlanensis</i> Martínez-Salazar, 2008	Neotropical
<i>R. peninsularis</i> Martínez-Salazar, Pérez-Ponce de León, Parra-Olea y González-Bernal (In prep. b)*	Neártica
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Smilisca baudinii</i>)	Neotropical
	Leptodactílidos
<i>R. neotropicalensis</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a)*	Neotropical
Reptiles	
	Colúbridos
<i>R. cf. fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924	Neártica
<i>R. lamothei</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006	Neotropical
	Polichrótidos
<i>R. leonae</i> Martínez-Salazar, 2006	Neotropical

* Resultados provenientes del capítulo III ("Límites entre especies del género *Rhabdias* Stiles y Hassall 1905 (Nematoda) en México, basado en secuencias del *mtADN* y morfología"), cuyas descripciones de encuentran en proceso.

**Siguiendo la clasificación propuesta por Bursey *et al.* (2003).

La identificación taxonómica entre las especies del género es complicada debido a su gran similitud morfológica, sin embargo, con el estudio de secuencias del ADN mitocondrial (ADN mt) en el marco de la sistemática filogenética se ha logrado esclarecer la identidad específica de algunos de estos registros controversiales, que mostraban un amplio espectro hospedatorio (ej. *R. ranae*, *R. americanus*, *R. füelleborni* y lo que se consideraba como “*R. cf. sphaerocephala*”). Con esta nueva herramienta se describieron cinco nuevos taxones que son parásitos de diversas especies de la familia Bufonidae, Hylidae y Ranidae. Con base en esta evidencia podemos afirmar que la preferencia hospedatoria puede constituir un carácter adicional para diferenciar a las especies del género (Martínez-Salazar y León-Régagnon, datos no publicados¹).

La helmintofauna de anfibios y reptiles en México es poco conocida (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2002), a pesar de que estos grupos de vertebrados son carismáticos y de gran importancia en el contexto de la biodiversidad (Flores-Villela, 1998; Flores-Villela y Goyenechea, 2003). Los nemátodos del género *Rhabdias* son uno de los helmintos más frecuentes en este grupo de vertebrados, sin embargo, contamos con poca información sobre la distribución geográfica de este nemátodo pulmonar en México. La mayor parte de la información disponible proviene de listados faunísticos, material depositado en colecciones biológicas y en descripciones de especies nuevas, sin que se haya abordado algún método para describir las áreas de distribución de las especies.

Para iniciar cualquier análisis ya sea taxonómico, ecológico o biogeográfico es de gran utilidad contar con información sobre las áreas de distribución del grupo en estudio (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001; Rodríguez y Escalante-Espinosa, 2008), por lo que el presente trabajo pretende revisar y actualizar la distribución geográfica de las especies del género *Rhabdias* en México, en el marco de la regionalización propuesta por Flores-Villela (1993) (figura1), y alternativamente con la propuesta por Morrone (2001a; 2004) (apéndice IV-I). Asimismo, se pretende detectar zonas de alta riqueza específica para este grupo de rhabdiásidos, a diferentes escalas y de esta manera mostrar un panorama general de la biodiversidad de este grupo de nemátodos en México.

Materiales y métodos

Material analizado

¹ A lo largo del manuscrito nos referimos a la información y resultados del capítulo III (“Límites entre especies del género *Rhabdias* Stiles y Hassall 1905 (Nematoda) en México, basado en secuencias del $mtADN$ y morfología”), como Martínez-Salazar y León-Régagnon (datos no publicados).

La información analizada se obtuvo a partir de datos de diversas recolectas realizadas desde 1998 hasta el 2007, así como en material depositado en colecciones parasitológicas y de la literatura.

Literatura: se empleó la información acerca de la distribución geográfica disponible en listados faunísticos, descripciones de especies nuevas y/o re-descripciones de *Rhabdias* en México (ej. Bravo-Hollis y Caballero y Caballero, 1940; Caballero y Caballero, 1949, 1954; Martínez, 1969; Caballero-Deloya, 1974; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Burse y Goldberg, 2001; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2001; Cabrera-Guzmán, 2002; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002; Paredes-Calderón *et al.*, 2004; León-Règagnon *et al.*, 2005; Martínez-Salazar, 2006; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006; Cabrera-Guzmán *et al.*, 2007; Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007; Martínez-Salazar, 2008; Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a), Martínez-Salazar *et al.* (In prep. b)). Una vez recopilada la información, se realizó una depuración taxonómica y se re-examinó el material biológico.

No se incluyó la información proveniente de *Elgaria paucicarinata* Fitch, 2001 de La Laguna, Baja California Sur (Goldberg *et al.*, 2004), debido a que no fue posible re-examinar los ejemplares y sería indispensable corroborar su determinación taxonómica, ya que en éste grupo de huéspedes (Anguidae), es posible encontrar rhabdiásidos del género *Entomelas* más que de *Rhabdias* (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005). Tampoco se empleó el registro de *Rhabdias füelleborni* de *Smilisca cyanosticta* Smith, 1953 (= *Hyla cyanosticta* Wiens, Fetzner, Parkinson y Reeder, 2005), pues tampoco fue posible corroborar su determinación ya que estos ejemplares no fueron depositados en colección alguna (Goldberg *et al.*, 2002).

Recolectas y colecciones parasitológicas: a partir de 1998 hasta el 2007, se han realizado diversas recolectas de anfibios y reptiles en varios Estados de la República Mexicana (Baja California Norte y Sur, Campeche, Colima, Chiapas, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz y Yucatán). Del material analizado hasta el momento se han descubierto 10 especies nuevas de *Rhabdias* (tabla I) y se re-determinó parte del material del género *Rhabdias* depositado en las siguientes colecciones parasitológicas: Colección Nacional de Helminths, Instituto de Biología, UNAM, Ciudad de México, México (CNHE) y en la United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland, USA (USNPC) (tabla II). No se incluyó en el análisis la información proveniente de *Rhabdias* sp. de *Rana montezumae* Baird, 1854 (= *Lithobates montezumae* Baird, 1854) de San Pedro Tlatizapan, Estado de México (CNHE 3984), debido a que sólo se cuenta con 1 ejemplar y no fue posible asignarlo a alguna especie o grupo de *Rhabdias*, sería indispensable la corroboración taxonómica de este material.

Los anfibios y reptiles recolectados se depositaron en sacos herpetológicos o en bolsas de plástico para su traslado y posterior examen helmintológico. Los huéspedes fueron sacrificados inyectando una sobredosis de pentobarbital sódico en la región del peritoneo (en el caso de algunos anfibios y de todos los reptiles) o por descerebración, al introducir una aguja de disección en la región craneal (en el caso de algunos anfibios). Los huéspedes se fijaron con formol al 10% bufferado inyectado en la musculatura, al día siguiente se lavaron con agua durante veinticuatro horas y se colocaron en frascos de vidrio con alcohol al 70% (Simmons, 1985) o fueron fijados directamente en alcohol al 90%.

El material herpetológico fue depositado y será depositado en las Colección Herpetológica del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México (MZFC; o material donado al MZFC: MZFC-ND), en la Colección Herpetológica de la Universidad de Texas en Arlington, Texas, Estados Unidos de América (UTA) o ejemplares aún no catalogados y recolectados por Dr. Jonathan A. Campbell (JAC); en la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, en el Instituto de Biología, ejemplares recolectados por Dra. Gabriela Parra Olea (GP) y finalmente ejemplares recolectados por el M. en C. Ricardo Paredes León (RPL).

A cada huésped se le efectuó una incisión en la superficie ventral del cuerpo (región de la faringe-región posterior, un poco antes del ano), se extrajeron de la cavidad corporal todos los órganos y se examinaron bajo el microscopio estereoscópico colocándolos en cajas de Petri con solución salina al 0.65%. Los pulmones se desgarraron con la ayuda de agujas de disección.

Los parásitos pulmonares encontrados se trasladaron con ayuda de pinceles finos a cajas de Petri con solución salina al 0.65% (Lamothe, 1997); posteriormente se sacrificó a los helmintos agregándoles formol al 4% caliente o solución salina al 0.65% caliente y se conservaron en frascos con alcohol al 70%, en algunos casos directo al alcohol absoluto.

Los nemátodos se aclararon en preparaciones temporales con glicerina diluida con alcohol al 70% (8:2). La identificación del material se efectuó con base en los caracteres morfológicos diagnósticos y con base en los trabajos de Kuzmin et al. (2003), Burse et al. (2003), Martínez-Salazar (2006; 2008) y Martínez-Salazar et al. (2006; 2007), así como consultando las descripciones originales, redescripciones y literatura especializada de *Rhabdias*.

Para algunos grupos de *Rhabdias* se efectuó un estudio de superficie mediante Microscopía Electrónica de Barrido (MEB). El material se postfijó en formol al 4% o ácido acético; posteriormente a cada muestra se le trató con tetraóxido de Osmio al 2% durante tres horas, a 4 °C, lavando tres veces en buffer de fosfatos (pH 7,3), la primera durante una hora y las restantes, media hora cada una. Los nemátodos pulmonares se deshidrataron en series

graduales de alcohol etílico, donde permanecieron hasta su desecación con CO₂ a punto crítico. Al final los nemátodos se montaron en placas de plata, cubiertas de oro y se examinaron en un microscopio electrónico Hitachi Stereoscan SEM Model S-2469N (15 kV).

El material helmintológico se depositó o depositará en la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología (CNHE) (tipos, paratipos y ejemplares de referencia) y en la United States National Parasite Collection, Beltsville, Maryland (USNPC) (algunos ejemplares de referencia).

Tabla II. Material examinado de *Rhabdias* depositados en las colecciones CNHE¹ y USPNC².

Especie	Huéspedes**	Región geográfica	Localidades	# Catálogo
<i>R. alabialis</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i> (Linnaeus, 1758; <i>Bufo</i> <i>horribilis</i> Wiegmann, 1833)	Norteamérica, Costa Rica	Puesto Río Murciélago, Guanacaste	² 098144.00
<i>R. ambystomae</i>	<i>Ambystoma laterale</i> Hallowell, 1856	Norteamérica, USA	Área del Lago Otis, Barry Co., Michigan	² 082125.02
<i>R. americanus</i>	<i>Bufo alvarius</i> Girard In Baird, 1859 (= <i>Ollotis</i> <i>alvaria</i> Girard en Baird, 1859).	Norteamérica, USA	Robles Junction, Pima Co., Arizona	² 081011.00
	<i>Bufo mazatlanensis</i> Taylor 1940 (= <i>Ollotis</i> <i>mazatlanensis</i> Taylor, 1940).	Norteamérica, México	Rancho El Carrizal, Sonora	² 089802.00
<i>R. bakeri</i>	<i>Rana sylvatica</i> LeConte, 1825 (= <i>Lithobates sylvaticus</i> (LeConte, 1825).	Norteamérica, USA	Cerca de Petersburg, Nelson, Dakota del Norte	² 096379.00, ² 096381.00
<i>R. eustreptos</i>	<i>Lampropeltis getulus</i> <i>floridana</i> Blanchard, 1919	Norteamérica, USA	Zoological Park, New York	² 042118.00
<i>R. füelleborni</i>	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>)	Centroamérica, Guatemala*	Olas de Moca, Sololá	¹ 1975
		Sudamérica, Brasil	Sao Paulo	² 032536.00
		Océano Atlántico, Bermudas	St. George´s Parish	² 083796.00
		Norteamérica, México	Río Pesquerías, Zuazua, Nuevo León	¹ 4640
		Norteamérica, México	Emiliano Zapata, Chamela, Jalisco	¹ 3776
		Norteamérica, México	La Presita, El Carmen, Nuevo León	¹ 4639
		Norteamérica, México	La Laguna, Higueras, Nuevo León	¹ 4641
	<i>B. marmoreus</i> 1833 (= <i>Ollotis marmorea</i> Wiegmann, 1833).	Norteamérica, México	Emiliano Zapata, Chamela, Jalisco	¹ 3771
	<i>Rana berlandieri</i> Baird, 1859 (= <i>Lithobates</i> <i>berlandieri</i> Baird, 1859).	Norteamérica, México	La Laguna, Higueras, Nuevo León	¹ 4642
	<i>Rana</i> sp.	Centroamérica, Guatemala	Suchitepequez,	¹ 1976

Tabla II. Material examinado de *Rhabdias* depositados en las colecciones CNHE¹ y USPNC² (continuación).

Especie	Huéspedes	Región geográfica	Localidades	# Catálogo
<i>R. fülleborni</i>		Centroamérica, Guatemala	Monte de Oro, Sololá	¹ 1977
<i>R. fuscovenosa</i>	<i>Thamnophis melanogaster</i>	Norteamérica, México	Lago de Cuitzeo, Michoacán	¹ 3631
		Norteamérica, México	Isla de los Alacranes, Chapala, Jalisco	¹ 3475, ¹ 3479
	<i>Thamnophis eques</i>	Norteamérica, México	San Pedro Tlaltizapán, Estado de México	¹ 3629
	Norteamérica, México	Lago de Pátzcuaro, Michoacán	¹ 3632	
	Norteamérica, México	Isla de los Alacranes, Chapala, Jalisco	¹ 3630	
<i>R. hermaphrodita</i>	<i>Bufo crucifer</i> Wied-Neuwied, 1821 (= <i>Chaunus crucifer</i> Wied-Neuwied, 1821)	Sudamérica, Paraguay	Departamento de Caazapa, Parque Nacional	² 08525.00
<i>R. joaquinensis</i>	<i>Rana blairi</i> Mecham, Littlejohn, Oldham, Brown y Brown, 1973 (= <i>Lithobates blairi</i> Mecham, Littlejohn, Oldham, Brown y Brown, 1973).	Norteamérica, USA	Cherokee Co., Kansas	² 088047.02
<i>R. ranae</i>	<i>Pseudacris regilla</i> Baird y Girard, 1852 (= <i>Hyla regilla</i> Baird y Girard, 1852)	Norteamérica, México	Miraflores, Baja California Sur	² 088586.00
	<i>Rana tarahumarae</i> Boulenger, 1917 (= <i>Lithobates tarahumarae</i> Boulenger, 1917).	Norteamérica, México	Salmon Choquinacahui, Sonora	² 089190.00
	<i>Leptodactylus melanonotus</i> Hallowell, 1861	Norteamérica, México	Alamos, Sonora	² 089813.00
<i>R. savagei</i>	<i>Rana berlandieri</i> (= <i>Lithobates berlandieri</i>)	Norteamérica, México	La Laguna, Higuera, Nuevo León	¹ 5034
	<i>Rana forreri</i> (= <i>Lithobates forreri</i>)	América Central, Costa Rica	Guanacaste, Provincia Tilaran	² 094848.00
<i>R. sphaerocephala</i> ♦	<i>Bufo marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>)	Norteamérica, México	Veracruz, Veracruz	¹ 2057
		Norteamérica, México	Orilla del Río Huixtla, Chiapas	¹ 1986
		Norteamérica, México	Catemaco, Veracruz	¹ 2227
		Norteamérica, Costa Rica	Río Tiribi, Paso Ancho, San José Caserio la Peña Zarcero	¹ 2284
	<i>Rana vaillanti</i> Brocchi, 1877 (= <i>Lithobates vaillanti</i> Brocchi, 1877).	Norteamérica, México	Laguna Escondida, Veracruz	¹ 4095, ¹ 4096
	<i>Leptodactylus melanonotus</i> Hallowell, 1861	Norteamérica, México	Desviación Barra de Sontecomapan, Veracruz	¹ 4603
	<i>Smilisca baudinii</i> (= <i>Hyla baudinii</i>) Duméril y Bibron, 1841	Norteamérica, México	Potrero, Veracruz	¹ 2593

Tabla II. Material examinado de *Rhabdias* depositados en las colecciones CNHE¹ y USPNC² (continuación).

Especie	Huéspedes	Región geográfica	Localidades	# Catálogo
<i>R. pseudosphaerocephala</i>	<i>Bufo marinus</i>	Centroamérica, Costa Rica	Provincia de León, León, Nicaragua	² 098146.00
<i>Rhabdias</i> sp.	(= <i>Chaunus marinus</i>) <i>Rana forreri</i> Boulenger, 1883 (= <i>Lithobates forreri</i> Boulenger, 1883).	Norteamérica, México	San Pedro Las Playas, Laguna de Tres Palos, Guerrero	¹ 4459, ¹ 4457+
		Norteamérica, México	Carretera Acapulco-Aeropuerto, Guerrero	¹ 4458+

* Registrado originalmente como *Bufo horribilis*.

+ Material depositado en CNHE 4457, 4458 y 4459 fue originalmente reportado como *Rhabdias sphaerocephala* por Cabrera-Guzmán (2002), y posteriormente en Cabrera-Guzmán et al. (2007), la registran como *Rhabdias* sp.

♦ Acorde con Kuzmin et al. (2007) sugieren que los registros previos de *Rhabdias sphaerocephala* por Bravo-Hollis y Caballero y Caballero (1940), Brenes y Bravo-Hollis (1959) y Kloss (1971, 1974), son incorrectos y en realidad se tratan de *R. pseudosphaerocephala*.

** Los cambios taxonómicos de los huéspedes se presentan principalmente con las siguientes bases de datos y literatura:

- Bisby, F. A., M. A. Ruggiero, Y. R. Roskov, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, P. M. Kirk, A. Soulier-Perkins, y J. van Hertum (Eds.) 2006. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist. CDROM; Species 2000: Reading, U.K.

- Brands, S. J. (comp.) 1989-2005. Systema Naturae 2000. The Taxonomicon. Universal Taxonomic Services, Amsterdam, The Netherlands. [http://sn2000.taxonomy.nl/Taxonomicon/]. Access date: 27/02/07

- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna Mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. Carnegie Museum Natural History. Special Publications 17: 1-73.

- Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. Acta Zoológica Mexicana 20: 115-144.

- Frost, D. R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.

- Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sa, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, M. Wilkinson et al. 2006. The amphibian tree of life. Bulletin of the American Museum of Natural History 297: 1-370.

- Hillis, D.M., J. Frost, and D. A. Wright. 1983. Phylogeny and biogeography of the *Rana pipiens* complex: a biochemical evaluation. Systematic Zoology 32: 132-143.

- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, and T. A. Dewey. 2006. The Animal Diversity Web (online). Accessed February 27, 2007 at <http://animaldiversity.org>.

- Retrieved February, 27, 2007, from the Integrated Taxonomic Information System on-line database, <http://www.itis.gov>.

Delimitación del área de distribución y riqueza específica

La distribución geográfica de una especie o un taxón es el conjunto de localidades (sitios) donde se ha registrado (recolectado u observado de manera directa o indirecta) (Espinosa-Organista *et al.*, 2001). Podemos delimitar un área de distribución geográfica utilizando la información de esos sitios donde se ha recolectado la especie y empleando alguna técnica particular de extrapolación o generalización de dicha información (por lo que un área de distribución resulta ser “una inferencia acerca de cuál podría ser el área con mayor probabilidad de que una determinada especie o grupo esté presente”) (Escalante-Espinosa *et al.*, 2000; Espinosa-Organista *et al.*, 2001; Trujano y Rodríguez, 2008).

No existe un método universal para dibujar las áreas de distribución; sino un conjunto de técnicas que nos permiten aproximarnos al área de distribución de un taxón a partir de sitios de recolecta (registros puntuales) e. g. mano alzada, método de la cuadrícula, propincuidad media (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001; Rodríguez y Escalante-Espinosa, 2008), y análisis

predictivos (Sánchez-Cordero *et al.*, 2001), como el modelaje de nichos ecológicos² (Stockwell y Peters, 1999).

A partir de la depuración taxonómica de la información recabada, se realizó una base de datos geográfica para cada una de las especies o grupos de *Rhabdias* (coordinadas de latitud y longitud, huésped, localidad y Estado de la República mexicana). En aquellos casos en los que no estuvieron disponibles las georreferencias de los ejemplares, éstas se obtuvieron a partir de información bibliográfica o por otras fuentes como son los sistemas de posicionamiento global disponibles (GPS) por medios o bases de datos electrónicas (ej.

<http://www.tageo.com/index.htm>, <http://maps.google.com/>, <http://www.inegi.gob.mx> (mapa digital de México), <http://conabioweb.conabio.gob.mx/metacarto/metadatos.pl>, etc.).

Los datos geográficos se analizaron en el programa computacional ArcView GIS 3.2. (Environmental Systems Research Institute® (ESRI)) (ESRI, 2000). Se empleó la técnica de la cuadrícula (“mapas cuadrículados”) (de 1° latitud x 1° longitud y 0.5° latitud x 0.5° longitud) para dibujar las áreas de distribución geográfica de las especies analizadas (según Trujano y Rodríguez, 2008), y se presentan en el marco de la regionalización propuesta por Flores-Villela (1993) (figura1) y alternativamente con la de Morrone (2001a, 2004) (apéndice IV-I).

La técnica de la cuadrícula (“mapas cuadrículados”) consiste en superponer en una cuadrícula los puntos de las localidades de una especie (sitios) y se ubican todos los cuadros donde existen registros para esa especie (Rapoport, 1975; Rapoport y Monjeau, 2001).

Los cuadros de 1° x 1° o de 0.5° x 0.5° (apéndice IV-II), además de emplearse para determinar áreas de distribución (Rapoport y Monjeau, 2001), también se han sugerido como unidad geográfica apropiada en diversos estudios sobre análisis de la riqueza específica (diversidad alfa³) (ej. Arita y Rodríguez, 2002; Escalante-Espinosa *et al.*, 2002; Rodríguez y Vázquez-Domínguez, 2003; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006; Aguilar-Aguilar y Salgado-Maldonado, 2006), al emplear estos tamaños de cuadros nos permite comparar los resultados con trabajos de otros grupos biológicos en México (ej. Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

La información analizada se presenta en grupos de *Rhabdias* basados en su preferencia hospedatoria (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

² El nicho ecológico de cualquier especie puede ser representado términos de la combinación multidimensional de las variables bióticas y abióticas requeridas por un individuo para sobrevivir y reproducirse, y por una población para subsistir (Hutchinson, 1957).

³ La biodiversidad o diversidad biológica, es definida como la variabilidad entre los organismos vivientes de todas las fuentes, incluyendo, entre otros, los organismos terrestres, marinos y de otros ecosistemas acuáticos, así como los complejos ecológicos de los que forman parte; dentro de las especies, entre especies y de ecosistemas (Moreno, 2001). Whittaker (1972) identificó distintos componentes de la diversidad biológica que corresponden a diferentes niveles de escala espacial y los designó como diversidades α (gr. *alfa*), β (gr. *beta*) y γ (gr. *gamma*). La diversidad *alfa*, se define como el número de especies a nivel local; la *beta*, se entiende como la diferencia en la composición de especies entre comunidades; y la diversidad *gamma*, es el número de especies del conjunto de sitios o comunidades que integran un paisaje (Rodríguez y Vázquez-Domínguez, 2003). Un paisaje es un área terrestre heterogénea pero distinguible, integrada por un conjunto de ecosistemas interactuantes que se repiten de forma similar (Forman y Gordon, 1986).

Riqueza y registros: la riqueza específica es la forma más sencilla de medir la biodiversidad (diversidad alfa); esta se basa en el conteo del número de especies presentes en cada una de las unidades geográficas delimitada (ej. las unidades pueden ser límites geopolíticos, transectos ó cuadrículas), sin tomar en cuenta el valor de importancia de las mismas (Moreno, 2001).

Se identificaron áreas de alta riqueza específica (áreas que contenían la mayor cantidad de especies de *Rhabdias*) y se reconocieron las zonas con mayor número de registros puntuales, por cuadros, así como por Estados de la República Mexicana.

Se han empleado los límites geopolíticos como una unidad más en los análisis sobre la riqueza específica, a pesar de que se pierde información sobre las áreas de endemismo periféricas a los límites geopolíticos (ej. Escalante-Espinosa *et al.*, 2002; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Éstas se han utilizado en conjunto con otras unidades de manera independientes, como son las cuadrículas para minimizar dicha pérdida y así recuperar información de las áreas adyacentes a los límites geopolíticos (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

Los cuadros de 1° x 1° (un grado) y 0.5° x 0.5° (medio grado) se han usado para encontrar zonas con alta diversidad de especies (Arita *et al.* 1997; Rodríguez *et al.*, 2003; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), en particular se ha sugerido el empleo de los cuadros de medio grado en el caso de aquellas especies con áreas de distribución restringida (Arita *et al.*, 1997) o para identificar áreas importantes en la conservación (Arita y Ortega, 1998).

Aun cuando la diversidad biológica no se restringe a límites geopolíticos, en el presente trabajo se emplean. Debido a que podemos considerar de interés la información sobre la riqueza biológica a esta unidad geográfica y dado que es una manera más de generar una representación de biodiversidad, en este caso de un grupo de parásitos de vertebrados carismáticos como son los anfibios y reptiles.

En general, estudios sobre los patrones de diversidad tiene una gran importancia en nuestro país (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), la información de cualquier grupo y más aun más de aquellos grupos poco estudiados, como son los parásitos que han sido considerados como indicadores ambientales (Brooks *et al.*, 2001), pueden contribuir en estudios sobre la planeación del ordenamiento territorial (ej. zonas para conservación o protección) (Ramammorthy *et al.*, 1993).

Correlaciones: Se realizaron algunas correlaciones lineales (R^2) el área de los estados con la riqueza específica, número de registros, así como la riqueza y número de registros. Los análisis y las gráficas de correlación se efectuaron en el programa AnalystSoft, BioStat 2007.

Asimismo, se gráfico la diversidad alfa promedio y la desviación estándar para las unidades de medio y un grado en Excel ®.

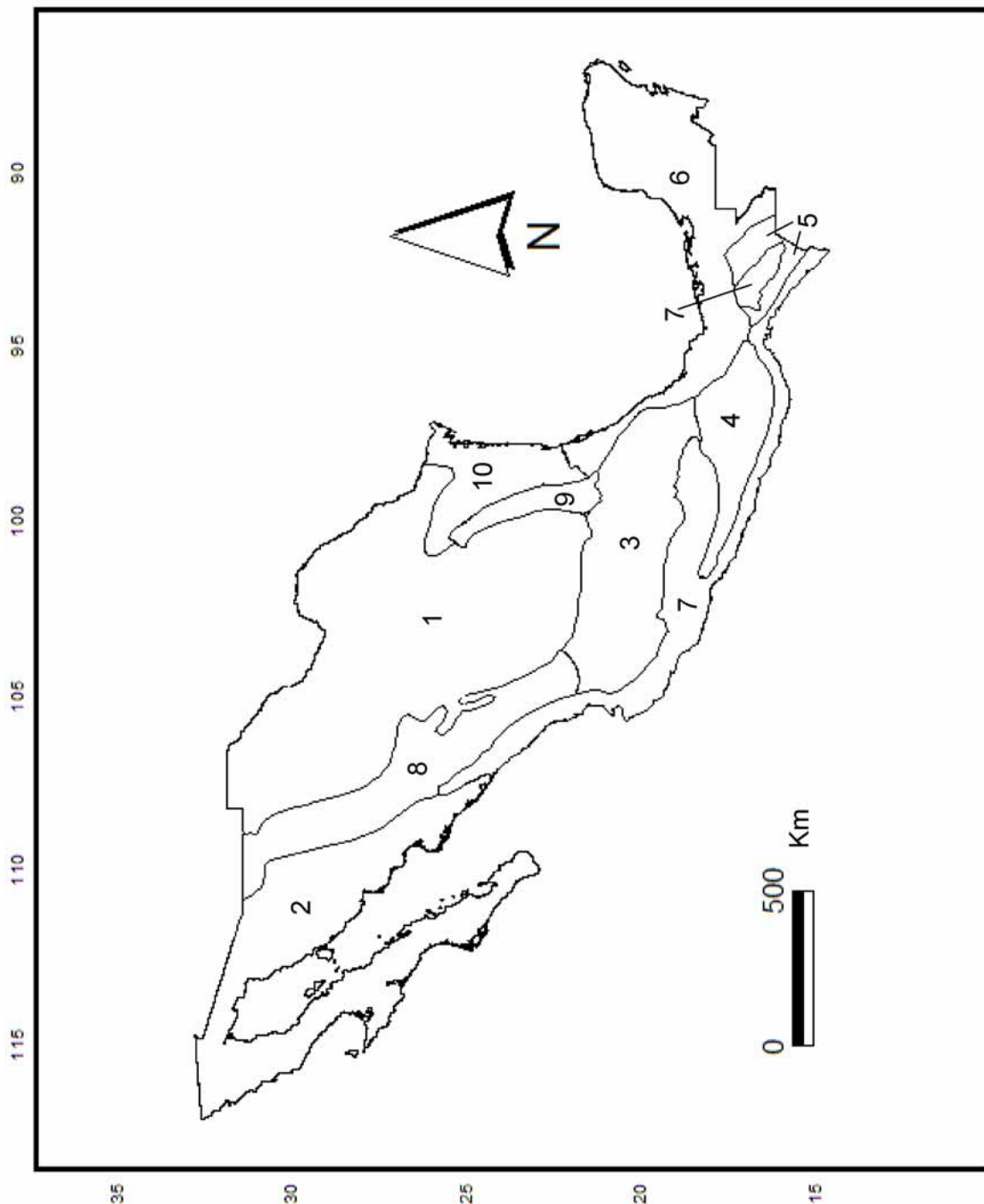


Figura 1. Regionalización definida por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). 1. Mesa del Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense); 2. Desierto de Sonora y Península de Baja California; 3. Eje Neovolcánico; 4. Sierra Madre del Sur y Norte de Oaxaca; 5. Tierras altas de Chiapas; 6. Planicie Costera del Golfo de México y Península de Yucatán; 7. Tierras bajas del Pacífico, Cuenca del Balsas y Depresión de Chiapas; 8. Sierra Madre Occidental; 9. Sierra Madre Oriental (parte alta); 10. Tierras semiáridas de Nuevo León y Tamaulipas.

Resultados y discusión

A partir de la información recabada y de la depuración taxonómica del material biológico proveniente de diversas recolectas, colecciones parasitológicas y de información bibliográfica, se obtuvo un total de 226 datos (registros únicos) de la distribución geográfica de *Rhabdias* sp. procedentes de 22 Estados de la República Mexicana, parasitando a 14 géneros, 9 de anfibios (con un total de 37 especies): *Bufo*, *Eleutherodactylus*, *Hyla*, *Leptodactylus*, *Pachymedusa*, *Rana*, *Pseudacris*, *Scinax* y *Smilisca*; y 5 de reptiles (con un total de 11 especies): *Leptodeira*, *Norops*, *Sibon*, *Storeira* y *Thamnophis* (apéndice IV-III).

A continuación se presenta la información actualizada de las especies que componen al género *Rhabdias* en México englobándolas en 2 grandes divisiones, las que son parásitas de anfibios y las de reptiles. Se aporta información taxonómica además de huéspedes a los que parasitan y su distribución geográfica.

Posteriormente, se presentan los resultados sobre las áreas de distribución para cada una de las especies por cuadros de 1° x 1° y 0.5° x 0.5°. Finalmente, se muestran las áreas de alta riqueza específica y por número de registros por cuadros, así como por entidades geopolíticas para estos nemátodos pulmonares.

Rhabdias de anfibios

Parásitos típicos de Bufónidos

Rhabdias americanus Baker, 1978

Localidad tipo: Wellington, Ontario, Canadá.

Huésped tipo: *Bufo americanus* Blair, 1957 (= *Anaxyrus americanus* Holbrook, 1836).

Registros previos en México: *Bufo kelloggi* Savage, 1954 (= *Anaxyrus kelloggi* Taylor, 1938): Navojoa, Sonora (USNPC 089896) (Goldberg y Bursey, 2002). *Bufo mazatlanensis* Taylor 1940 (= *Ollotis mazatlanensis* Taylor, 1940): Rancho Carrizal, Sonora (USNPC 089802) (Goldberg y Bursey, 2002); El Tule, Jalisco (MZFC 19825, 19832, 19833) 20°01'57.8" N, 105°14'39.5"O, 74m (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados). *B. compactilis* Wiegmann, 1833 (= *A. compactilis*, Frost et al., 2006): Ojo Zarco, San Luis Potosí (MZFC 17873) 22°10'00"N, 101°16'59"O (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Actualización de registros: *Bufo kelloggi* (= *Anaxyrus kelloggi*): Carretera Tepic-Aguamilpas, Nayarit (JAC 23528) 21°45'22"N, 104°51'40"O, 79 m. *B. mazatlanensis* (= *Ollotis mazatlanensis*): Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas, Jalisco (MZFC 19824) 20°49'20.0"N, 105°05'32.9"O, 130m.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias americanus* se distribuye en Desierto de Sonora, al sur de la Meseta del Norte (equivalente al desierto Chihuahuense), al oeste del Eje Neovolcánico transversal y hacia las tierras bajas del Pacífico.

Parasita a 3 especies de bufónidos endémicos para México: *Bufo mazatlanensis* (= *Ollotis mazatlanensis*) el cual se distribuye del sureste de Sonora y a lo largo de la planicie costera del Pacífico hasta Colima (Frost, 2007); *B. compactilis* (= *Anaxyrus compactilis*) presenta una amplia distribución en el norte y centro del país (Flores-Villela, 1993; Vázquez-Díaz y Quintero-Díaz, 2005); y finalmente *B. kelloggi* (= *A. kelloggi*) el cual se localiza en la parte Central de Sonora hacia la planicie costera del Pacífico de Nayarit (Frost, 2007).

Comentarios: La especie previamente había sido registrada en *Smilisca baudinii* Duméril y Bibron, 1841 (= *Hyla baudinii* Duméril y Bibron, 1841) en Navojoa, Sonora (USNPC 089832) (Goldberg y Bursey, 2002), sin embargo éstos ejemplares corresponden con la descripción del nuevo taxón, *Rhabdias* sp. parásito de *Smilisca baudinii* (= *Hyla baudinii*). Los ejemplares de *Bufo mazatlanensis* (= *Ollotis mazatlanensis*) procedentes del Rancho Carrizal, Sonora y los de *Smilisca* se diferencian tanto morfológica como molecularmente (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados) de muestras de *Rhabdias americanus*. Mientras que los registros de *Rhabdias americanus* de *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*) en la Presa Cerro de Oro (CNHE 5407) y Presa Temascal, Oaxaca (CNHE 5708) (Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007), corresponden con *Rhabdias* sp. dentro del grupo identificado por Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados), como *Rhabdias alabialis* + *Rhabdias* sp.

Rhabdias alabialis Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 *sensu lato*

Localidad tipo: Puesto Río Murciélago, Sector Murciélago, Área de Conservación Guanacaste, Provincia de Guanacaste, Costa Rica.

Huésped tipo: *Bufo marinus* Linnaeus, 1758 (= *Chaunus marinus* Linnaeus, 1758).

Registros previos en México: *Bufo marinus* (= *C. marinus*): Río Pesquerías, Zuazua, Nuevo León (CNHE4640) 25°53'31"N; 100°04'47"O, La Laguna, Higuera, Nuevo León (CNHE 4641) 25°56'06"N; 99°59'46"O, La Presita Villareal, El Carmen, Nuevo León (CNHE 4639) 25°55'30"N; 100°21'14"O (León-Règagnon *et al.*, 2005), originalmente determinados como *Rhabdias füelleborni* corresponden con el grupo formado por *Rhabdias alabialis* + *Rhabdias* sp. (*R. alabialis sensu lato*) acorde con Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados), así como los registros de *Rhabdias americanus* de Presa Cerro de Oro (CNHE 5407) y Presa Temascal, Oaxaca (CNHE 5708) (Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007). En el trabajo de Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados), tanto *Rhabdias alabialis* y como *Rhabdias* sp.

forman un grupo, identificado como *Rhabdias alabialis sensu lato*: *B. marinus* (= *C. marinus*): Coquimatlán, Colima, 19°09'06"N, 103°48'30" O, 700m; Afluentes del Río Armería, Colima, 19°11'31"N, 103°47'37" O, 329m; Paso Canoa, Oaxaca (MZFC 19670, MZFC 19671, MZFC 19672, MZFC 19673, MZFC 19675) 18°00'34.3"N, 96°19'20.6"O, 29m.; Salto de Eyipantla, Veracruz, 22°18'00"N, 95°12'00"O, 180m; Carretera Tepic-Puerto Vallarta, Nayarit (JAC23606) 20°50'20"N, 105°24'40"O, 140m; Carretera Tepic-Aguamilpas, Nayarit (MZFC 17206, JAC23522, JAC23520) 21°45'22"N, 104°51'40" O, 79m; Carretera Talpa-Tomatlán, Sierra Cocoma, Jalisco (JAC23740) 20°09'13" N, 104°51'06" O, 460m; Presa Aguamilpas (embarcadero), Nayarit (MZFC19823) 21°50'06.9"N, 104°47'35.4"O, 205m.; Santa Maria del Oro, Nayarit (MZFC19822) 21°20'15.9"N, 104°35'05.2"O, 798m; y San Pedro Lagunillas, Nayarit, 21°12'43.8"N, 104°45'23.5"O, 1284m.

Actualización de registros: *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*): Rancho Julio Carrillo, Colima, 19°09'06"N, 103°48'30" O, 318m; San Bartolo Tutoltepec, Hidalgo, 20°22'58" N, 98°12'46"O, 1031m; Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas, Jalisco (MZFC 17210) 20°47'22"N, 105°09'05" O, 33m; Cerro de Oro, Oaxaca, 18°00'29.4"N, 96°16'20.0" O, 51m; Catemaco, Veracruz, 18°25'09.4"N, 95°06'51.5" O, 123m; La Victoria, Catemaco, Veracruz, 18°22'24.1"N, 95°07'44.5"O, 300m; Laguna Escondida, Veracruz, 18°35'30.2"N, 95°05'16.6"O, 138m.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias alabialis sensu lato* se distribuye en las tierras semiáridas de Nuevo León, al extremo este y oeste del Eje Neovolcánico Transversal, en la parte Norte de Oaxaca y principalmente hacia las tierras bajas tropicales del Pacífico y Planicie Costera del Golfo de México.

Rhabdias alabialis parasita exclusivamente a *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*), quien presenta una distribución amplia en tierras bajas y moderadamente bajas de Lousiana y Texas en Estados Unidos hasta Costa Rica (en el Atlántico) y hasta el Istmo de Tehuantepec, en toda la península de Yucatán y hasta el Salvador (en el Pacífico) (Lee, 1996; Cedeño-Vázquez *et al.*, 2006).

Comentarios: se pone en duda la ausencia de labios como un carácter distintivo de ésta especie ya que con el análisis de las secuencias de *mtDNA*, evidenciaron que las muestras identificadas como *Rhabdias* sp. (con 6 labios, 4 submediales y 2 laterales) forman una grupo con las muestras de *R. alabialis*. Con base en el análisis molecular y a reserva de que se logre esclarecer la identidad de éste grupo, en este trabajo se presenta los registros del grupo *R. alabialis* y *Rhabdias* sp. como una sola especie (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Las muestras consideradas como *Rhabdias füelleborni* de Río Pesquería, Zuazua, La Laguna, Higueras y La Presita Villareal, El Carmen, Nuevo León (León-Règagnon *et al.*, 2005), y las reconocidas como *R. americanus* de Presa Cerro de Oro y Presa Temascal, Oaxaca (Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007), corresponden con el grupo formado *R. alabialis sensu lato* acorde con Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados).

Rhabdias füelleborni Travassos, 1926

Localidad tipo: Sao Paulo, Brasil

Huésped tipo: *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*).

Registros previos en México: Al re-examinar las muestras ésta especie proveniente de Sao Paulo, Brasil (USNPC 032536) (Travassos, 1926), se corroboró que ninguno de los registros previos (Galicia-Guerrero, 1998⁴; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Goldberg *et al.*, 2002; León-Règagnon *et al.*, 2005; Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007) considerados como *Rhabdias füelleborni* corresponden con la morfología de esta especie.

Las únicas muestras que corresponden a esta especie son las provenientes de *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*): Pantanos de Centla, Tabasco, 18°30'29.9"N, 92°39'02.0"O, 6m; y El Último Esfuerzo, Municipio Balancán, Tabasco (MZFC 19968) 17°44'47.5"N, 91°15' 44.9" O, 30m (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias füelleborni* se distribuye en las tierras bajas tropicales, hacia la Planicie Costera del Golfo de México. Parásito exclusivo de *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*) en México.

Comentarios: *Rhabdias füelleborni* se ha registrado en diversos géneros de anfibios: *Bufo marinus* (= *C. marinus*): Lago de Catemaco, Veracruz (Goldberg *et al.*, 2002), Emiliano Zapata, Jalisco (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000), Río Pesquería, Zuazua, La Laguna, Higueras y La Presita Villareal, El Carmen, Nuevo León (León-Règagnon *et al.*, 2005), Presa Cerro de Oro y Temascal, Oaxaca (Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007); *B. marmoreus* Wiegmann, 1833 (= *Ollotis marmorea* Wiegmann, 1833): Emiliano Zapata, Jalisco (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000); *B. valliceps* Boulenger, 1882 (= *Ollotis valliceps*, Wiegmann, 1833): Neblinas, Querétaro (Galicia-Guerrero, 1998⁵); *Rana berlandieri* Baird, 1859 (= *Lithobates berlandieri* Baird, 1859): La Laguna, Higueras, Nuevo León (León-Règagnon *et al.*, 2005); *R. vaillanti* Brocchi, 1877 (= *L. vaillanti* Brocchi, 1877): Laguna Escondida, Veracruz (Goldberg *et al.*, 2002) y *Smilisca cyanosticta*

⁴ y ⁵ Galicia-Guerrero, S. 1998. Helminthos parásitos de tres especies de Bufo en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.

Smith, 1953 (= *Hyla cyanosticta* Wiens, Fetzner, Parkinson y Reeder, 2005): Estación de Biología, Los Tuxtlas, Veracruz (Goldberg *et al.*, 2002).

Con base en el material re-examinado y acorde con Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados), los registros de *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*) y *R. vaillanti* (= *L. vaillanti*) (Goldberg *et al.*, 2002), corresponden con *Rhabdias* sp. parásito de *Rana* spp. hacia el Golfo de México y Costa Rica. El registro en *Bufo marmoreus* (= *Ollotis marmorea*) (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000), corresponde con *Rhabdias* sp. parásito de *B. marmoreus* Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados).

Mientras que los registros de *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*) del Lago de Catemaco, Veracruz (Goldberg *et al.*, 2002), la Presa Cerro de Oro y Temascal, Oaxaca (Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007) corresponden con *Rhabdias pseudosphaerocephala* (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados). Las muestras de Emiliano Zapata, Jalisco (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000), las del Río Pesquería, Zuazua, La Laguna, Higuera, La Presita Villareal y El Carmen, Nuevo León (León-Règagnon *et al.*, 2005), corresponden con el grupo formado *Rhabdias alabialis sensu lato* (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Las muestras de *Rhabdias* cf. *füelleborni* se ha demostrado que presentan independencia de aquellas muestras provenientes de *Rana* sp. y del grupo de hylidos (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados), es muy probable que lo que se consideró como *R. füelleborni* de *Smilisca cyanosticta* (= *Hyla cyanosticta*) de la Estación Los Tuxtlas, Veracruz, constituya otra especie, sin embargo no fue posible examinar dicho material debido a que no fue depositado en colección alguna (Goldberg *et al.*, 2002). En el caso del material de *Bufo valliceps* 1882 (= *Ollotis valliceps*) de Neblinas, Querétaro (Galicia-Guerrero, 1998⁶), dada la preferencia hospedatoria es muy probable que se trate del grupo de *Rhabdias* parásito de *Bufo valliceps* (= *Ollotis valliceps*), *B. nebulifer* (= *Ollotis nebulifer*) y *B. canalifer* (= *Ollotis canalifera*) (ver más adelante y en tabla III). Es necesario corroborar las determinaciones con nueva evidencia morfológica y molecular.

***Rhabdias kuzmini* Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007**

Localidad tipo: Puerto de Bálsamo, Carretera San Antonio-Ciudad Altamirano, dentro de la Sierra Madre del Sur, Guerrero, México (MZFC 17653) 17°58'43"N, 101°12'51"W, 1,790 m.

Huésped tipo: *Bufo occidentalis* Camerano, 1879 (= *Ollotis occidentalis* Camerano, 1879).

⁶ Galicia-Guerrero, S. 1998. Helminthos parásitos de tres especies de Bufo en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.

Registros previos en México: Sierra Madre del Sur, Guerrero: Puerto del Bálsamo, entre la carretera San Antonio-Ciudad Altamirano (CNHE 5807, 5808, 5809) (MZFC 17653, 17635, 17657, 17628, JAC 25070, 25068, 25273) 17°58'43"N, 101°12'51"O, 1,790 m; Carretera Vallecitos-El Durazno (CNHE 5810) (MZFC 17659, 17644, JAC25188) 17°47'05"N, 101°07'19"O, 1,619 m.; y al oeste de la Carretera Vallecitos-Zihuaquio (CNHE 5811) (MZFC 17638) 18°02'37"N, 101°18'03"W, 1,540 m. (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007).

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias kuzmini* se distribuye en la Sierra Madre del Sur de Guerrero asociado a tierras altas tropicales frías. Hasta el momento solo se ha encontrado en *Bufo occidentalis* (= *Ollotis occidentalis*). Éste huésped tiene una amplia distribución al norte y centro del país (Flores-Villela, 1993), desde Sonora y Chihuahua hacia el sur, por el Altiplano Mexicano y de allí hacia el centro (Puebla, Tlaxcala y Veracruz) (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2006; Frost, 2007).

Rhabdias pseudosphaerocephala Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007

Localidad tipo: Ciudad de León, Provincia de León, Nicaragua.

Huésped tipo: *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*)

Registros previos en México: *B. marinus* (= *C. marinus*): Emiliano Zapata, Jalisco (CNHE 3376) (19°23'08"N, 104°57'51"O, 10m) (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000), Lago de Catemaco, Veracruz (Goldberg *et al.*, 2002), Presa Cerro de Oro (CNHE 5407) (18°00'29.4"N, 96°16'20.0"O, 51m.) y Presa Temascal, Oaxaca (CNHE 5708) (18°14'27"N, 96°25'04"O, 253m.) (Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007), originalmente determinados como *Rhabdias füelleborni*.

Recientemente se ha corroborado que *Rhabdias sphaerocephala* no se encuentra en América, y que el material determinado como tal se trata de *R. pseudosphaerocephala* (Kuzmin *et al.*, 2007). Varios registros en México habían sido determinados como *R. sphaerocephala*: Lago de Catemaco, Veracruz (CNHE 2227) (18° 25' 10"N, 95° 06' 49"O, 340m) (Caballero-Deloya, 1974), Puerto de Veracruz, Veracruz (CNHE 2057) 96° 7' 58.8"N, 19° 12' 0"O (Bravo-Hollis y Caballero y Caballero, 1940), Río Huixtla, Chiapas, 92° 27' 37" N, 15° 08' 56"O (CNHE 1986) (Caballero y Caballero, 1949, 1954). En el caso de *Rhabdias* sp. de Laguna Escondida, Veracruz (95°05'16.6"N, 18°35'30.2"O, 138m) (Galicia-Guerrero, 1998⁷) y de la Estación de Biología, Los Tuxtlas, Veracruz (95°05'16.6"N, 18°35'30.2"O, 138m) (Guillén-Hernández, 1992⁸), corresponderían con *R. pseudosphaerocephala*.

⁷ Galicia-Guerrero, S. 1998. Helmintos parásitos de tres especies de Bufo en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.

⁸ Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados), la encuentran en *Bufo marinus*: Carretera Las Cangrejas-Las Trancas- Nuevo Hurecho, Michoacán, 19°5'38.8"N, 101°49'33.3"O, 1179m; Carretera Tonalá-Costa Rica, La Sepultura, Chiapas (MZFC 17219) 16°07'34" N, 93°41'11" O, 197m; Cantón Villa Flor, Municipio de Tapachula, Chiapas (JAC 23067) 15°06'43"N, 92°21'46" O, 198m; Puente Zanatepec, Municipio Santo Domingo Zanatepec, Oaxaca (MZFC 17222, JAC23277) 16°28'58"N, 94°21'34"O; Carretera Portillo del Rayo-Pochutla, Oaxaca (MZFC 17216) 15°47'16"N, 96°27'45"O, 168m; Carretera México 200 entre Zipolite-Puerto Ángel, Oaxaca, 15°39'47"N, 96°30'42"O, 17m; Río Tehuantepec, Oaxaca, 16°19'12"N, 95°14'24"O, 40m; Piscifactoría de Teapa, Tabasco, 17°34'59.7"N, 92°53'32.1"O, 33m; Coatetelco, Morelos (MZFC ND808) 18°44'47"N, 99°19'53.5"O, 959m; Puente Cerca de Nexpa, Morelos, 18°30'58.9"N, 99°08'48.2"O; Carretera Tierra Colorada-Acapulco, El Amate, Guerrero (MZFC 19667, MZFC 19668) 17°10'12.8"N, 99°35'15.01"O, 151m; San Pedro las Playas, Guerrero (MZFC 19665) 16°49'22.3"N, 99°43'57.7"O, 3m; Carretera La Salinera-Vallecitos, Guerrero (JAC25052) 17°43'43.3"N, 101°35'23"O, 38m; Carretera Los Llanos-Atoyac de Álvarez, Guerrero (JAC25040) 17°15'17"N, 100°21'43"O, 660m. *Bufo perplexus* Taylor, 1943 (= *Ollotis perplexa* Taylor, 1943): Puente Cerca de Nexpa, Morelos (MZFC 19929, MZFC 19932, MZFC 19935, MZFC 19936) 18°30'58.9"N, 99°08'48.2"O, 784m.

Actualización de registros: *Bufo marinus* (= *Chaunus marinus*): Sierra Madre del Sur. Carretera Pochutla, Oaxaca (JAC 21264) 15°52'05"N, 96°28'41"O, 335m; Carretera Pochutla-Puerto Ángel, Oaxaca (MZFC 17040,) 16°29'48"N, 96°44'13"O, 155m; Carretera Zacatepec-Putla de Guerrero, Oaxaca (JAC21944) 16°58'00"N, 97°55'21"O, 942m; El Mirador, Municipio Santa María Chilchotla, Oaxaca (JAC22838) 18°15'25"N, 96°46'01"O, 1058m; Playa Zipolite, Oaxaca (JAC24218) 15°39'49"N, 96°30'55"O, 5m; Presa Cerro de Oro, Oaxaca, 18°00'29.4"N, 96°16'20.0"O, 51m; Presa Temascal, Oaxaca, 18°14'27"N, 96°25'04"O, 253m; Tuxtepec, Oaxaca, 18° 06' 00"N, 96° 07' 00"O; Mazatepec, Morelos (MZFC ND809, MZFC ND811, MZFC ND813, MZFC ND816, MZFC ND817) 18°43'51.8"N, 99°02'27.2"O, 978m; Rizo de Oro: Carretera a Rodolfo Figueroa, Chiapas (MZFC 17220, JAC 22974, JAC22975) 16 28' 00"N, 94° 04' 30"O, 700m; Cantón El Corozal, Chiapas, 92° 29' 15" N, 15° 00' 29"O, 10m; Sontecomapan, Veracruz, 18°30'30.3" N, 95°02'00.2"O, 169m; Carretera Barra Vieja a la carretera México 200, Guerrero (MZFC 16257, JAC 21934) 16°41'54"N, 99°35'55"O, 15m; Tierra Colorada, La Laguna, Guerrero (JAC22078) 17°09'43"N, 99°33'28"O, 289m; Sierra de Malinaltepec, Rancho Viejo, Guerrero (JAC22143) 17°02'20"N, 98°14'02"O, 883m; Carretera La Salinera-Vallecitos (El Camalote), Guerrero (JAC25003), 17°45'14"N, 101°32'34.6"O, 72m; Zihuaquío, Guerrero (JAC 25277, JAC 25278) 18°03'37"N, 101°13'41"O, 1106m; Río El Amate, Guerrero, 17°10'19"N,

99°35'24.6"O, 165m; Cerca del Papagayo, Guerrero, 17° 11' 28"N, 99° 38' 42"O; Laguna de Tres Palos, Guerrero, 16°48'N, 99°47'O. *Bufo* sp.: Desviación Barra de Sontecomapan, Veracruz, 18° 33' 22"N, 94° 59' 27" O, 10m.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias pseudosphaerocephala* se distribuye hacia las tierras bajas tropicales hacia la Planicie Costera del Golfo de México y del Pacífico, cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur y depresión de Chiapas. Ésta especie de *Rhabdias* también se ha encontrado en *Bufo perplexus* (= *Ollotis perplexa*), el cual esta en co-distribución con *B. marinus* (= *Chaunus marinus*) en la localidad del Puente Cerca de Nexpa, Morelos. *B. perplexus* (= *O. perplexa*) se distribuye exclusivamente sobre la cuenca del Balsas (Frost, 2007).

***Rhabdias* sp.** (parásito de *Bufo marmoreus*) Martínez-Salazar y León-Règagnon

Localidad tipo: Carretera México 120, entre Apatzingan y Tepalcatepec, Michoacán (JAC23741) 19°09'23"N, 102°16'43"O, 370m.

Huésped tipo: *Bufo marmoreus* Wiegmann, 1833 (= *Ollotis marmorea* Wiegmann, 1833).

Registros previos en México: Emiliano Zapata, Jalisco (registrada previamente como *R. füelleborni*) (CNHE 3771) (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000). En Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados): Carretera Teapa-Tomatlán, Jalisco (JAC23741) 20°04'25"N, 104°50'36"O, 382m; Carretera Melaque-Autlán, México 80, Jalisco (19°25'49"N, 104°40'19"O, 382m); y Cerro de Oro, Oaxaca (JAC23853) 18°00'29.0"N, 96°16'20.0"O, 51m.

Distribución geográfica en México (tabla III): hasta el momento se ha encontrado como parásito exclusivo de *Bufo marmoreus* (= *Ollotis marmorea*) asociado a las tierras bajas tropicales, sobre la Planicie Costera del Pacífico, Cuenca del Balsas y al Norte de Oaxaca. El huésped se distribuye a lo largo de la planicie costera del Pacífico en México desde el norte de Sonora hasta Chiapas, y hay una población aislada en la ciudad de Veracruz sobre la costa del Atlántico (Frost, 2007).

Comentarios: está especie había sido previamente confundida con *Rhabdias füelleborni* en la localidad de Emiliano Zapata, Jalisco (Galicia-Guerrero *et al.*, 2000).

Parásitos típicos de Ránidos

Rhabdias ranae Walton, 1929

Localidad tipo: No fue especificada en la primera descripción (Walton, 1929), sin embargo la distribución es Neártica y se ha recolectado en los Estados de Illinois, Indiana, Iowa, Michigan, Minnesota, Dakota del Norte, y Wisconsin en Estados Unidos de América (USA).

Huésped tipo: No fue determinado por Walton (1929), originalmente se encontró en *Rana pipiens* Schreber, 1782 (= *Lithobates pipiens* Schreber, 1782) y en *Ra. palustris* LeConte, 1825 (= *Lithobates palustris* LeConte, 1825).

Registros previos en México: *Rana magnaocularis* Frost y Bagnara, 1974 (= *Lithobates magnaocularis* Frost y Bagnara, 1974): Guirocoba, Sonora (USNPC 0898126) (Goldberg y Bursley, 2002) y *Rana tarahumarae* Boulenger, 1917 (= *Lithobates tarahumarae* Boulenger, 1917): Salmon Choquinacahui, Sonora (USNPC 089190) (Bursley y Goldberg, 2001).

En Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados): *Rana* cf. *magnaocularis* (= *Lithobates magnaocularis*): Carretera San José Mojarras-Paso de Lozada, Nayarit, 21°28'31.7"N, 104°36'13.2"O, 730m. *Rana* cf. *forreri* Boulenger, 1883 (= *Lithobates forreri* Boulenger, 1883): Desviación carretera Tepic-Santa María del Oro, Nayarit, 21°20'24.8"N, 104°37'58.8"O, 820m; Carretera Santa María de Oro-Cofradía, Nayarit, 21°21'38.2"N, 104°32'55.3"O, 766m. *Rana zweifeli* Hillis, Frost, y Webb, 1984 (= *Lithobates zweifeli* Hillis, Frost y Webb, 1984): Carretera Tumbiscatio de Ruiz-Playitas, Michoacán (JAC25416, JAC25417, JAC25423, JAC25428, JAC25430, JAC25431, JAC25459, JAC25461, JAC25462, JAC25463, JAC25464, JAC25465, JAC25466, JAC25467, JAC25469, JAC25470, JAC25472, JAC25473) 18°27'24"N, 102°31'47"O, 1340m; Carretera Puerto del Bálsamo-Vallecitos, 1 Km. al Norte de Puente San Antonio, Guerrero (JAC25081) 17°56'32"N, 101°16'14"O, 855m. Río Amacuzac, cerca de las Huertas, Morelos. *Rana* sp.: Carretera Vallecitos-Zihuaquio, Guerrero (JAC25287) 18°03'37"N, 101°13'41"O, 1106m.

Actualización de registros: *Rana* cf. *magnaocularis* (= *Lithobates magnaocularis*): Puente Arroyo Resbaloso, Carretera Tepic-Aguamilpas, Nayarit, 21°37'15.3"N, 104°48'59.7"O, 53.3m; *Rana psilonota* Webb, 2001 (= *Lithobates psilonota* Webb, 2001): Santa María Magdalena del oro, rumbo a Cofradía, Jalisco (MZFC ND771) 20°19'34.2"N, 103°22'15"O. *Rana* sp.: Sierra de Arteaga: camino de terrecería a Tumbiscatio de Ruíz, Michoacán (JAC25351) 18°26'58"N, 102°31'54"O, 1220m; al Oeste de Zihuaquio- Vallecitos, Guerrero (JAC25304) 18°02'16"N, 101°18'28.12"O, 1229m.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias ranae* se distribuye entre los 53 y 1340m, incluye el Desierto de Sonora, al oeste del Eje Neovolcánico Transversal y en las tierras bajas tropicales en la cuenca del Balsas y en el extremo oeste en la Sierra Madre del Sur.

Parásito de *Rana magnaocularis* (= *Lithobates magnaocularis*), *R. psilonota* (= *L. psilonota*), *R. tarahumarae* (= *L. tarahumarae*), *R. zweifeli* (= *L. zweifeli*) y *R. cf. forreri* (= *L. forreri*), se encuentran distribuidos del centro al este del país hacia la planicie costera del Pacífico. *Rana magnaocularis* (= *Lithobates magnaocularis*) se distribuye desde el centro-este de Sonora a lo

largo de la Sierra Madre Occidental en las partes bajas, incluyendo el extremo sudoeste de Chihuahua, y a través de Sinaloa y Nayarit hacia al parte central de Jalisco. *Rana psilonota* (= *Lithobates psilonota*) se distribuye en Aguascalientes, Colima, Jalisco y Nayarit, asociado con los tributarios del ríos Ameca y la cuenca del Río Grande de Santiago. *Rana tarahumarae* (= *Lithobates tarahumarae*), en la actualidad se distribuye en la parte sur de la Sierra Madre Occidental del este de Sonora, el oeste de Chihuahua, y al noreste de Sinaloa, probablemente en el este de Durango, en el norte de Jalisco y al sudoeste de Aguascalientes. Ésta especie se distribuía hasta Arizona (USA). *R. zweifeli* se ubica principalmente en la Depresión del Balsas, abarcado los Estados de Morelos, Guerrero, Michoacán, Morelos, Puebla y Estado de México, también se extiende hacia el este de Oaxaca y al noroeste de Jalisco y Colima. También parásita de una especie identificada dentro del grupo de *Rana cf. forreri* (= *Lithobates forreri*), ésta se distribuye desde el Sur de Sonora a lo largo de la planicie costera del Pacífico hacia el noroeste de Costa Rica; hay una población aislada sobre el valle del Balsas al sur de México (Frost, 2007).

Comentarios: La especie había sido registrada incorrectamente en *Pseudacris regilla* Baird y Girard, 1852 (= *Hyla regilla* Baird y Girard, 1852) (Goldberg *et al.*, 2001) y en *Leptodactylus melanonotus* Hallowell, 1861 (Goldberg y Bursey, 2002) causando controversia debido a su preferencia hospedatoria, ya que *Rhabdias ranae* es típica de ránidos, no de hylidos o leptodactylidos. La identidad de estos registros provenientes de *Pseudacris regilla* (= *Hyla regilla*) y del material proveniente de *Leptodactylus melanonotus* fue esclarecido, dichos registros correspondían a dos nuevos taxones, *Rhabdias peninsularis* Martínez-Salazar *et al.*, In prep. b) y *R. neotropicalensis* Martínez-Salazar y León-Règagnon, In prep. a), respectivamente.

Rhabdias savagei Bursey y Goldberg, 2005

Localidad tipo: Provincia de Guanacaste, Costa Rica.

Huésped tipo: *Rana* sp. (especie no descrita).

Registros previos en México: *Rana berlandieri* Baird, 1859 (= *Lithobates berlandieri* Baird, 1859): La Laguna, Higuera, Nuevo León (León-Règagnon *et al.*, 2005). *Rana cf. forreri* (= *Lithobates forreri*): Puente Madre Vieja, Chiapas, 15°22'38.3"N, 92°45'35.1"O (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Actualización de registros: *Rana cf. forreri* (= *L. forreri*): Carretera Escuintla-El Triunfo, Chiapas (MZFC 19174) 15°15'24"N, 92°44'11"O, 17m.

Distribución geográfica en México (tabla III): hasta el momento *Rhabdias savagei* se distribuye en las tierras bajas tropicales de la Planicie Costera del Pacífico y se reconoce una

población en las en las tierras semiáridas en Nuevo León. Es parásito de exclusivo de ránidos. *Rana cf. forreri* (= *Lithobates forreri*), se distribuye a largo de la planicie costera del Pacífico hacia el noroeste de Costa Rica; y sobre el valle del Balsas al sur de México (Frost, 2007), mientras que *Ra. berlandieri* (= *L. berlandieri*) se distribuye desde el centro y oeste de Texas al sur de Nuevo México (USA) hacia la parte central del Estado de Veracruz en México, introducida en la partes bajas del Río Colorado y en la cuenca del Río Gila de de Sonora y Baja California del Norte, en California y Arizona (USA) (Frost, 2007).

Comentarios: Bursley y Goldberg (2005), describieron a *Rhabdias savagei* como parásito de *Rana cf. forreri* (especie no descrita) en Costa Rica, León-Règagnon et al. (2005) la registraron como parásito de *Rana berlandieri* en México (= *Lithobates berlandieri*) en La Laguna Higueras, Nuevo León y en el presente trabajo se registra en el suroeste hacia la Planicie Costera del Pacífico en Chiapas.

***Rhabdias* sp.** (parásito de *Rana* sp. hacia del “Golfo de México” y “Costa Rica”)

Localidad tipo: Laguna Escondida, Veracruz (18°35'30.2"N, 95°05'15.6"O, 138m).

Huésped tipo: tipo: *Rana vaillanti* Brocchi, 1877 (= *Lithobates vaillanti* Brocchi, 1877).

Registros previos en México: *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*): Laguna Escondida, Veracruz (CNHE 4095, 4096, previamente registrada como *Rhabdias sphaerocephala* (Paredes-Calderón et al., 2004) y como *Rhabdias* sp. en La Estación de Los Tuxtlas (Guillén-Hernández, 1992⁹) y como *R. füelleborni* en Laguna Escondida (Goldberg et al., 2002). *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*): Estación de los Tuxtlas, Veracruz (previamente registrada como *Rhabdias* sp.) (Guillén-Hernández, 1992¹⁰).

En Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados): *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*): La Victoria, Catemaco, Veracruz (MZFC 19701, MZFC 19732) (18° 22' 24.1" N; 95° 07' 44.5" O; 300m). *Rana cf. berlandieri*: Paso Canoa, Oaxaca (18°00'34.3"N, 96°19'20.6"O, 29m). *R. brownorum* Sanders, 1973 (= *L. brownorum* Sanders, 1973): Piscifactoría de Teapa, Tabasco (17°34'59.7"N, 92°53'32.1"O, 33m), Extensión Ríos, UJAT, Tenosique, Tabasco (MZFC 19955, MZFC 19956) (17° 29'14.6"N; 91°25' 37.2"O, 55m), Camino a La Estación de Biología Los Tuxtlas-Laguna Escondida, Veracruz (18°35'30.2"N; 95°05'15.6"O, 138m); *Rana* sp.: La Fortaleza, Chimalapa, Oaxaca (17°9'33.3"N, 94°13'45"O, 89m); San Antonio Chimalapa, Oaxaca (MZFC12889, MZFC12893, MZFC12895) (16°39'30"N, 94°11'36"O, 1035m).

⁹ y ¹⁰ Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de “Los Tuxtlas”, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

Actualización de registros: *Rana berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*): Desviación Barra de Sontecomapan, Veracruz, 18°30'30.3"N, 95°02'00.2"O, 169m. *R. brownorum* (= *L. brownorum*): Ranchería Benito Juárez, Km. 52. Carretera 18 Tabasco-Frontera, Tabasco, 17°32'N, 92°57'O; El Porvenir, Palenque, Chiapas (GP 1408) 17°28'50"N, 91°57'03"O, 87m. *Rana* cf. *forreri* (= *Lithobates forreri*): San Fernando, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (MZFC12900) 21°40'38.9"N, 104°18'59.3"O, 900m. Jardín Botánico, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas (MZFC12915, MZFC12916, MZFC12918) 16°54'33"N, 93°6'33"O, 650m. *R. maculata* (= *L. maculata*): Lacanjá, cerca de Bonampak, Chiapas (GP 1370) 16°45'50"N, 91°07'44"O, 331m. *Rana* sp.: La Estación de Biología, Los Tuxtlas, Veracruz, 18° 31' 16.6188"N, 94° 38' 30.2058"O.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. hacia del "Golfo de México" se distribuye entre los 29 y 900m, principalmente hacia la Planicie Costera del Golfo de México, Depresión Central de Chiapas, en las Tierras Altas de Chiapas y al Norte de Oaxaca. Parásito de *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*), *R. berlandieri* (= *L. berlandieri*), *R. brownorum* (= *L. brownorum*), *R. maculata* (= *L. maculata*) y *R. cf. forreri* (= *L. forreri*), algunas poblaciones de *R. vaillanti* (= *L. vaillanti*), *R. berlandieri* (= *L. berlandieri*) y/o, *R. brownorum* (= *L. brownorum*) se encuentran co-distribuidos.

Rana vaillanti (= *Lithobates vaillanti*) se distribuye en las tierras bajas, desde la parte norte de Veracruz en el Atlántico, y al Pacífico en Estado de Oaxaca, hasta las tierras bajas del Ecuador y Colombia (Lee, 1996; Frost, 2007). *R. brownorum* (= *Lithobates brownorum*) esta confinada a la planicie costera del Golfo de México, hacia el sur y este a través de la Sierra Madre de Chiapas y la Península de Yucatán, Belice y el norte de Guatemala (Zaldívar-Riverón et al., 2004; Cedeño-Vázquez et al., 2006), se tiene documentado que llega hasta Nicaragua (Frost, 2007). *R. berlandieri* (= *Lithobates berlandieri*) la localizamos desde el centro y oeste de Texas al sur de Nuevo México (USA) hacia la parte central del Estado de Veracruz en México, introducida en la partes bajas del Río Colorado y en la cuenca del Río Gila de de Sonora y Baja California del Norte, en California y Arizona (USA) (Frost, 2007). Mientras que *R. maculata* se localiza desde el Istmo de Tehuantepec en el Estado de Oaxaca hasta Nicaragua (Frost, 2007).

Comentarios: La especie había sido registrada identificada como *R. füelleborni* (Goldberg et al., 2002), *R. cf. sphaerocephala* (Paredes-Calderón et al., 2004) y como *Rhabdias* sp. (Guillén-Hernández, 1992¹¹). Es una especie *Rhabdias* de típica de ranas.

***Rhabdias* sp.** (parásito de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico)

¹¹ Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

Localidad tipo: Carretera Río Santiago-San Vicente, Guerrero (JAC25035) 100°16'44"N; 100°16'44"W; 904m.

Huésped tipo: *Rana* cf. *forreri* Boulenger, 1883 (= *Lithobates forreri* Boulenger, 1883).

Registros previos en México: *Rana forreri* (= *Lithobates forreri*): San Pedro Las Playas, Guerrero (CNHE 4459, 4457) y en la Carretera Acapulco-Aeropuerto, Guerrero (CNHE 4458), previamente registrada como *R. sphaerocephala* (éstos fueron registrados como *R. sphaerocephala* por Cabrera-Guzmán (2002) y posteriormente Cabrera-Guzmán et al. (2007) la registran como *Rhabdias* sp.).

En Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados): *Rana* cf. *forreri* (= *Lithobates forreri*): Carretera Las Parotas-Río Santiago, Guerrero (MZFC 19197) (17°14'54"N; 100°19'51"; 770m); Carretera Río Santiago-San Vicente, Guerrero (JAC25035) (17°18'02"N; 100°16'44"O, 904m); San Vicente de Benítez, Guerrero (JAC25100, JAC25623) (17°17'26"N; 100°16'46"W; 951m); Laguna Tres Palos, Guerrero (16° 48' N, 99° 46' 59.99"O). *Rana* sp. "forma Colima" (reconocida por Hillis et al., 1983; Zaldívar-Riverón et al., 2004): La Laguna, Las Palmas, Jalisco (20°50'11.2"N; 105°07'31.1W; 123m); Rancho Julio Carrillo, Colima (20°22'23"N; 103°34'33"W; 135m); Coquimatlán, Colima (19°9'06."N, 103°48'30"O, 700m). *Rana* sp. "forma Papagayo" (reconocida por Hillis et al., 1983; Zaldívar-Riverón et al., 2004): Río Sabana, Guerrero (17°05'03.7"N; 99°43'47.6"W; 447m).

Actualización de registros: *Rana* cf. *neovolcanica* (= *Lithobates neovolcanica*): Carretera Las Cruces-Atenguillo, Puente Las Piedras Chinas, Jalisco (JAC23785) 20°22'11"N, 104°36'09"O, 1340m. *R. forreri* (= *L. forreri*): Carretera Miguel Alemán, Guerrero (MZFC 17507) 16°32'04"N, 98°31'10"O; Laguna Tres Palos 16° 48' 0"N, 99° 46' 59.99"O. *Rana* sp.: 7km Noreste de Zanatepec, Oaxaca (MZFC14400) 16°30'31"N, 94°18'43"O; Col. El Jobo, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, 16°42' 10"N, 93°06' 00"O; Huajimic, Nayarit (MZFC 13091, MZFC 13092) 21°40'38.9"N, 104°18'59.3"O.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias* sp. se distribuye en las tierras bajas tropicales a lo largo de la Planicie Costera del Pacífico desde Nayarit hasta la depresión central de Chiapas, al extremo oeste del Eje Neovolcánico Transversal. Parásita de varias especies de ránidos, *Rana* cf. *forreri*, ésta especie de huésped se distribuye desde el sur de Sonora a lo largo de la planicie costera del Pacífico hacia el noroeste de Costa Rica y hay una población aislada sobre el valle del Balsas al sur de México (Frost, 2007); *R. cf. neovolcanica* presenta una distribución restringida al Eje Neovolcánico Transversal (Hillis y Frost, 1985; Flores-Villela, 1993; Vázquez-Díaz y Quintero-Díaz, 2005); *Rana* sp. "forma Papagayo" es una forma reconocida por Hillis et al. (1983) y Zaldívar-Riverón et al. (2004), la cual se distribuye en las

costas del Pacífico hacia las regiones montañosas y región del Balsas, Guerrero; y también *Rana* sp. "forma Colima" se distribuye sobre la planicie costera del Pacífico, pero esta abarca desde el Sur de Jalisco hasta Guerrero, y probablemente en la parte central de Oaxaca.

Comentarios: La especie había sido registrada como *Rhabdias* cf. *sphaerocephala* y/o como *Rhabdias* sp. (Cabrera-Guzmán, 2002; Cabrera-Guzmán et al., 2007). Es una especie típica de ranas.

***Rhabdias* sp.** (parásito de *Rana sierramadrensis*)

Localidad tipo: Carretera San Vicente de Benítez-San Vicente de Jesús, Guerrero (JAC25130) 17°17'03" N; 100°16'27" W; 929m.

Huésped tipo: *Rana sierramadrensis* Taylor, 1939 (= *Lithobates sierramadrensis* Taylor, 1939): Carretera Atoyac de Álvarez- Nueva Delhi, Guerrero (JAC25587, MZFC 19365) (17°15'22"N; 100°18'29" W; 719m); San Vicente de Benítez, Guerrero (MZFC 19368) (17°15'25"N; 100°16'46" W; 879m); Sierra Madre del Sur: Carretera Pochutla, Oaxaca (JAC21269) (15°56'58"N; 96°28'16"W; 681m).

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), hasta el momento se ha localizado entre los 681 y 929m, en el límite de la Sierra Madre del Sur y la Planicie Costera del Pacífico en el Estado de Guerrero y en tierras bajas tropicales de Oaxaca. *Rana sierramadrensis* (= *Lithobates sierramadrensis*) se distribuye en la Sierra Madre del Sur de Guerrero y Oaxaca (Frost, 1997).

Comentarios: hasta el momento *Rhabdias* sp. solo se ha encontrado parasitando a una *Rana* endémica para México.

Parásitos típicos de Hilidos

Rhabdias manantlanensis Martínez-Salazar 2008.

Localidad tipo: Puerto los Mazos, Rancho los Mojos, Sierra de Manantlán, Jalisco, México (UTA A-57872) 19°41'18"N; 104°23'43"W, 1687m.

Huésped tipo: *Craugastor occidentalis* Taylor, 1941 (Brachycephalidae).

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias manantlanensis*, hasta el momento se distribuye en la Sierra de Manantlán a los 1687m, al límite de la Planicie Costera del Pacífico, *Craugastor occidentalis* presenta una distribución restringida al este de México (Frost, 2007).

Comentarios: hasta el momento esta especie de *Rhabdias* parásita solo se ha encontrado en un eleutherodactylido endémico para México.

Rhabdias peninsularis Martínez-Salazar et al. (In prep. b).

Localidad tipo: La Bocuna, Cataviña, Baja California Norte (Martínez-Salazar et al., In prep. b).

Huésped tipo: *Pseudacris regilla* Baird y Girard, 1852 (= *Hyla regilla* Baird y Girard, 1852).

Registros previos en México: La Junta, La Ballena y Miraflores, Baja California Sur (USNPC No.088586; 088594 y 088596), Cataviña e Isla Cedros, Baja California Norte (USNPC No. 088601 y 088604) previamente registrada como *R. ranae* (Goldberg et al., 2001).

Recientemente se ha encontrado en San Ignacio y Sierra de la Laguna, Baja California Sur (Martínez-Salazar et al., In prep. b).

Distribución geográfica en México (tabla II): *Rhabdias* sp. se distribuye en tierras secas extratropicales, a lo largo de la Península de Baja California. *Pseudacris regilla* (= *Hyla regilla*) presenta una distribución completamente Neártica, presumiblemente se distribuye desde Noroeste del Pacífico (hasta el sur de la península de Baja California) y norte de California, oeste de Oregon y Washington, al extremo sur de Alaska y en Columbia, Canadá (Frost, 2007).

Comentarios: esta especie se había identificado previamente como *Rhabdias ranae* (Goldberg et al., 2001), hasta el momento solo se ha encontrado como parásito de *Pseudacris regilla* (= *Hyla regilla*).

***Rhabdias* sp.** (parásito de *Smilisca baudinii*)

Localidad tipo: Carretera Puerto Vallarta-Talapa de Allende, Jalisco (MZFC 17327 20°49'42"N, 105°01'06"O, 287m).

Huésped tipo: *Smilisca baudinii* (= *Hyla baudinii*).

Registros previos en México: Potrero, Veracruz (CNHE 002593, previamente registrada como *Rhabdias sphaerocephala*) (en Lamothe-Argumedo et al., 1997); Navojoa, Sonora (Goldberg y Bursey, 2002, previamente registrada como *R. americanus*); La Estación Los Tuxtles, Veracruz (Guillén-Hernández, 1992¹², previamente registrada como *Rhabdias* sp.). Reserva comunal La Cruz, Ocosingo, Km 148, Carretera Palenque, Chiapas (RPL0118) (16°43.36"N, 90°55.487"O, 150m). Municipio Ocosingo-Frontera Corozal: Carretera 3, Chiapas (16°47'29.9"N, 91°02'27.2"O, 209m); San Pedro Las Playas, Guerrero (16°49'11.6"N, 99°42'42.6"O, 12m); Talpa-Tomatlán, Sierra Cocoma, Jalisco (MZFC 17358) (20°09'13"N, 104°51'06"O, 460m); Piscifactoría de Teapa, Tabasco (17°34'59.7"N, 92°53'32.1"O, 33m) (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

¹² Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de "Los Tuxtles", Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

Distribución geográfica en México (tabla III): se ha encontrado como parásito de *Smilisca baudinii* (= *Hyla baudinii*) entre los 681 y 929m, distribuido en tierras secas extratropicales del Desierto de Sonora, al oeste del Eje Neovolcánico Transversal en el Estado de Veracruz, en las tierras bajas tropicales de la Planicie Costera de Pacífico y Golfo de México.

Smilisca baudinii se distribuye en elevaciones bajas, moderadas e intermedias desde el sur de Texas (USA) sobre la vertiente del Pacífico, hacia el sur y este a través de México (sur de Sonora, Chihuahua, incluyendo la depresión del Balsas) y América Central hasta Costa Rica y Panamá (Lee, 1996; Cedeño-Vázquez et al., 2006, Frost, 2007).

Comentarios: *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) había sido determinada como *Rhabdias sphaerocephala*, *R. americanus* y como *Rhabdias* sp. Ésta especie de *Rhabdias* es típica de *Smilisca*.

Parásitos típicos de Leptodactílicos

Rhabdias neotropicalensis Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a).

Localidad tipo: Piscifactoría de Teapa, Tabasco (17°34'59.7"N, 92°53'32.1"O, 33m)

Huésped tipo: *Leptodactylus melanonotus* Hallowell, 1861

Registros previos en México: Alamos, Sonora (USNPC 089813) previamente registrada como *Rhabdias ranae* (Goldberg y Bursey, 2002), en la Laguna Escondida, Veracruz previamente registrada como *R. elegans* (Goldberg et al., 2002) y en la Desviación Barra de Sontecomapan, Veracruz (CNHE 4603) lo que consideraban como *Rhabdias sphaerocephala*. En Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. a): Carretera Coquimatlán-Los Amiales, Puente Arroyo El Seco, Colima (MZFC 19858) 19°10'24.2"N, 103°49'41.1"O, 315m; El Tule, Jalisco (MZFC 19845) 20°01'57.8"N, 105°14'39.5"O, 74m; La Cruz de Loreto, Jalisco (MZFC 19860, MZFC 19844) 20°00'34.0"N, 105°27'02.7"O, 31m; La Victoria, Catemaco, Veracruz 18°22'36.4"N, 95°06'13.5"O, 300m (MZFC 19659, MZFC 19661, MZFC 19662, MZFC 19664); Laguna Escondida, Veracruz, 18° 35' 30.19"N, 95° 5' 15.6", 138m; Escuela de Ciencias Biológicas, UJAT, Villahermosa, Tabasco (MZFC 19947) 17°59'29.8"N, 92°58'21.8"O; Teapa, Tabasco, 17°32'55"N, 92°57'11"O, 72m; Laguna de Tres Palos, Guerrero, 16°48' 0"N, 99°46'59.99"O; La Sabana: Cerca del Km 54, Rancho "El Pinito", Guerrero, 17°01'07.9"N, 99°47'26.4"O, 296m; Los Mayos, Guerrero, 16°57'31.4"N, 99°36'39.4"O, 298m; San Pedro Las Playas, Guerrero, 16°49'22.3"N, 99°43'57.7"O, 3m; El Carrizal, Guerrero (MZFC 16278), 16°57'34"N, 100°08'32"O, 10m.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias neotropicalensis* se distribuye en una población del Desierto de Sonora, en las tierras bajas tropicales de la Planicie Costera del

Pacífico y Golfo de México, hasta el momento parásita exclusivamente a *Leptodactylus melanonotus*. Éste huésped se distribuye en elevaciones bajas y moderadas desde Sonora en el Atlántico y Tamaulipas en Pacífico, hasta la parte central del Ecuador (Frost, 2007).

Comentarios: ésta especie había sido confundida previamente con *Rhabdias ranae*, *Rhabdias elegans* y *Rhabdias sphaerocephala* (CNHE 4603), especies típicas de ránidos y bufónidos, respectivamente, no de leptodactylidos, como *Rhabdias neotropicalensis*.

***Rhabdias* de reptiles**

Parásitos típicos de Colúbridos

Rhabdias lamothei Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006

Localidad tipo: Carretera 80 entre Melaque-Autlán, Jalisco, México (JAC 23845)
19°24'32"N; 104°40'24"O, 382m.

Huésped tipo: *Leptodeira maculata* Hallowell, 1861

Registros previos: Carretera Puerto Vallarta- Las Palmas, Jalisco (MZFC 17374)
20°45'15"N; 105°09'27"O, 53m; Carretera 120 entre Tepalcatepec-Coalcoman, Michoacán (JAC 24798) 19°04'20"N; 102°54'11"O, 391 m; Carretera 120 entre Tepalcatepec-Apatzingán, Michoacán (JAC 24866) 19°12'59"N; 102°48'52"O, 384m; Carretera Tepic-Aguamilpa, Nayarit (JAC 231512) 21°45'22"N; 104°51'40"O, 79m; Río Armería (tributario), Colima (MZFC 18118) 19°11'31"N; 103°47'37"O, 329 m.

Actualización de registros en México: El Tule, Jalisco (MZFC 19821) 20°01'57.8"N, 105°14'39.5"O, 74m.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias lamothei* se distribuye en tierras bajas tropicales sobre la Planicie Costera del Pacífico y cuenca del Balsas, abarcando los Estados de Nayarit, Jalisco, Michoacán y Colima. Ésta especie de huésped endémico se distribuye en el Eje Neovolcánico Transversal (oeste), Sierra Madre del Sur y costas del Pacífico (Flores-Villela, 1993).

Rhabdias cf. fuscovenosa (Railliet, 1899) Goodey, 1924 (*sensu lato*)

Localidad tipo: Francia.

Huésped tipo: *Natrix natrix* Linnaeus, 1758 (= *Coluber natrix* Linnaeus, 1758).

Registros previos en México: *Thamnophis eques* Reuss, 1834: Ciénaga de Lerma, Estado de México; Lago de Chapala, Jalisco; Lago de Zacapu, Michoacán. *Thamnophis melanogaster* Peters, 1864: Lago de Chapala, Jalisco (CNHE 3631); Lago de Pátzcuaro, Michoacán; Lago de Cuitzeo, Michoacán (Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002). En

Martínez-Salazar y León-Règagnon (2006): *Leptodeira annulata* Linnaeus, 1758: Carretera México 200, entre Guerrero-Oaxaca, Guerrero (JAC 25789) 16°33'52" N; 98°27'59" O, 31m; La Victoria, Catemaco, Veracruz (MZFC 18107) 18°22'24.1" N; 95°07'44.5" O, 300m; *L. maculata* Hallowell, 1861: Playa Azul, Michoacán (JAC 25530, JAC 25531, JAC 25532) 17°59'08"N; 102°20'16" O, 11m. *L. septentrionalis* Kennicott, 1859: Cerro San Felipe, Oaxaca (JAC 21498) 17°13' 44"N; 96°43'37"O, 2450 m. *Sibon sartorii* Cope 1863: Carretera Xpujil-Bel-ka, Campeche (JAC 24350) 18°37'25"N; 89°24'45"O, 241m. Cuetzalan, Puebla (MZFC ND 821) 20°06'54"N; 97°28'58"O. Carretera Valladolid-México 18 D, Yucatán (JAC 24346) 20°41'06"N; 88°48'16"O, 34m. *Storeira* sp.: Carretera 120, entre El Lobo-La Vuelta, Querétaro (JAC 24631) 21°17'25"N; 99°08'02" O, 1717m. *Thamnophis godmani* Günther, 1894: Sierra Negra, Puebla (JAC 22810) 18°19'37"N; 97°00'25"O. *T. melanogaster*: Río Verde, Santiago, Jalisco (MZFC ND 773) 21°49' 30.4" N; 101°46'4.9" O; San Juanico, Michoacán (MZFC ND 775) 19°50'13.4"N; 102°38'35.4"O; Río Magdalena, Jalisco (MZFC ND 774) 20°53' 31.7" N; 104°01'49" O. *T. proximus* Say, 1823: Carretera Ría Lagartos-San Felipe, Yucatán (JAC 24396) 21° 33' 57" N, 88° 10' 42" O, 5m.

Actualización de registros en México: *Thamnophis melanogaster*: La Magdalena, cerca de Tequila, Jalisco, 20°54'13.1"N, 104°01'13.6"O, 1324m; Yuriria, Guanajuato 20°13'42.2"N; 101°08'13.7"O, 1741m; Zacapu, Michoacán 19°49'26.9"N, 101°46'38.7"O, 1995m; Carretera Zurumutaro-Tzintzunzan, cerca de Lago de Pátzcuaro, Michoacán, 19°33'22.0"N, 101°34'46.4"O, 2058m; Opongio, cerca del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, 19°37'22.1"N, 101°39'57.6"O, 2042m. *T. eques*: La Magdalena, cerca de Tequila, Jalisco, 20°54'13.1"N, 104°01'13.6"O, 1324m; Yuriria, Guanajuato, 20°13'15.4"N, 101°08'10.5"O, 1742m; Zacapu, Michoacán, 19°49'26.9"N, 101°46'38.7"O, 1995m.

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias* cf. *fuscovenosa* (*sensu lato*) presenta una amplia distribución, incluye localidades tanto en las tierras bajas y altas tropicales, así como tierras secas y altas extratropicales, incluye al extremo sur de la Mesa Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense), el Eje Neovolcánico transversal, la Planicie Costera del Pacífico, Cuenca del Balsas, Golfo de México y Península de Yucatán, al Norte de Oaxaca y en el extremo sur de la Sierra Madre Oriental (Flores-Villela, 1991; Flores-Villela, 1993). Esta especie de *Rhabdias* también se ha encontrado en varias especies de colúbridos endémicos: *T. melanogaster* (distribución amplia en el centro del país), *T. godmani* (Sierra Madre del Sur y Tierras Altas del norte de Oaxaca) y *L. maculata* (Eje Volcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Tierras Altas del norte de Oaxaca, planicie costera del Pacífico y depresión del Balsas) (Flores-Villela, 1993). Mientras que *Thamnophis eques* se distribuye desde Arizona y Nuevo México (EEUU) hasta México (Meseta Central de México, Eje Volcánico Transversal; Sierra

Madre del Sur y Sierra Madre Occidental (Flores-Villela, 1993)). *T. proximus* abarca una distribución desde Estados Unidos hasta Costa Rica, en México se localiza en Sierra Madre del Sur y Tierras Altas del norte de Oaxaca (Flores-Villela, 1993). *Leptodeira annulata* presenta una distribución amplia que incluye regiones como la Sierra Madre del Sur y Tierras Altas del norte de Oaxaca, Tierras Altas de Chiapas, Planicie Costera del Golfo de México y Península de Yucatán, Costa del Pacífico, Cuenca del Río Balsas, y Depresión Central de Chiapas (Flores-Villela, 1993), hasta Brasil y Argentina. *Leptodeira septentrionalis* se distribuye desde México (Meseta Central de México, Eje Neovolcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Tierras altas del norte de Oaxaca, Tierras Altas de Chiapas, Costa del Pacífico y Golfo de México, Cuenca del Río Balsas y Depresión Central de Chiapas, Península de Yucatán, Sierra Madre Oriental y Provincia Tamaulipeca (Flores-Villela, 1993)) hasta Perú. *Sibon sartorii* se distribuye desde México (Eje Neovolcánico Transversal, Sierra Madre del Sur y Tierras altas del norte de Oaxaca, Tierras Altas de Chiapas, Costa del Pacífico y Golfo de México, Cuenca del Río Balsas y Depresión Central de Chiapas, Sierra Madre Oriental y Provincia Tamaulipeca (Flores-Villela, 1993)) hasta Nicaragua.

Comentarios: Los registros de *Rhabdias* cf. *fuscovenosa* en México son controversiales (ej. Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006) no solo porque esta especie se ha registrado en una amplia variedad de especies de serpientes (Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006) y si no por que se ha observado que la preferencia hospedatoria es más restringida (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados), asimismo porque *R. fuscovenosa* originalmente se describió en la región Paleártica (Goodey, 1928, Baker, 1978). Debido a la similitud morfológica de estos ejemplares con la descripción de la especie Paleártica, se han identificado como tal, a pesar del considerable aislamiento geográfico. Es muy probable que los ejemplares “americanos” de *R. cf. fuscovenosa* constituyan una especie nueva (Martínez-Salazar Obs. Per.).

La identidad específica de la (s) formas mexicana (s) de *R. fuscovenosa* necesita explorarse con más detalle utilizando evidencia molecular y estudios microscópicos de superficie corporal (MEB). Martínez-Salazar y León-Règagnon (2006), siguieron que dada su amplia preferencia hospedatoria es probable que se trate de un complejo de especies.

Parásitos típicos de Polichrótidos

Rhabdias leonae Martínez-Salazar, 2006

Localidad tipo: Sierra de Malinaltepec: San Luis Acatlán, carretera Tlapa de Comonfort, Guerrero, México (JAC 25710, 25740, 25660, 25662, 25664, y 25665) (17°06'3"N, 98°42'40"W, 2,169 m; 17°07'31"N, 98°41'59"W, 2,165 m; 17°07'25"N, 98°41'45"W, 2,200 m).

Huésped tipo: *Norops megapholidotus* Smith, 1933 (= *Anolis megapholidotus* Smith, 1933)

Distribución geográfica en México (tabla III): *Rhabdias leonae* se distribuye en tierras altas tropicales, en la Sierra Madre del Sur del Estado de Guerrero.

Comentarios: hasta el momento solo se ha encontrado como parásito de esta especie de lagartija endémica para México. *Norops megapholidotus* se distribuye exclusivamente en la Sierra Madre del Sur y Tierras Altas del Norte de Oaxaca (Flores-Villela, 1993).

Rhabdias cf. nicaraguensis

Localidad tipo: Isla Diamante en Río San Juan, Provincia Río San Juan (11°3'N, 85°40'O), Nicaragua (Burse et al., 2007).

Huésped tipo: *Norops capito* Peters, 1863

Actualización de registros: *Norops* sp.: Carretera Santa Catarina de Juquila -Puerto Escondido, Oaxaca (JAC 25734) 16°11'47"N, 97°07'08"O, 1494m.

Distribución geográfica en México: la especie se encontró asociada a las tierras medias altas tropicales, se encontró entre el límite de la Sierra Madre del Sur y la Planicie Costera del Pacífico en el Estado de Oaxaca.

Comentarios: *Norops capito*, es el huésped tipo de *Rhabdias cf. nicaraguensis* el cual se distribuye hacia la vertiente del Atlántico desde Tabasco y hacia el este de Panamá, y por la vertiente del Pacífico desde el noroeste de Costa Rica a Panamá (Savage, 2002). En México solo se ha encontrado en una localidad (1 individuo), es necesario corroborar la determinación taxonómica a partir de material de nuevas recolectas.

Material no determinado

Debido al insuficiente número de ejemplares, por la calidad del material biológico o por que no fue posible explorar a detalle la taxonomía del material, no se logró asignar el material que a continuación se menciona a una de las especies de *Rhabdias* reconocidas hasta el momento. Será necesario explorar detalles de la taxonomía de estos grupos de *Rhabdias* para esclarecer o corroborar la identidad específica.

***Rhabdias* sp. (1)**

Huésped y localidad previos: se había registrado previamente como *Rhabdias tobagoensis* Moravec y Kaiser, 1995 en *Hyla microcephala* Cope, 1886 (= *Dendropsophus microcephalus* Cope, 1886) (Hylidae), en La Laguna El Zacatal, Veracruz, 18° 34' 59.88"N, 95° 4' 0.01"O (Goldberg et al., 2002).

Distribución geográfica en México (tabla III): se registró en una localidad de la Planicie Costera del Golfo de México, dentro de las Tierras Bajas Tropicales en el Estado de Veracruz.

Comentarios: el registro de *Rhabdias tobagoensis* (Goldberg et al., 2002) como parásito de *Hyla microcephala* es controversial dada la estrecha especificidad observada en otras especies del género *Rhabdias* (ej. Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007; Martínez-Salazar, 2008), éste huésped es de la familia Hylidae, mientras que el huésped tipo de *R. tobagoensis* es *Eleutherodactylus charlottevillensis* Kaiser, Dwyer, Feichtinger y Schmid, 1995 (= *Pristimantis charlottevillensis* Kaiser, Dwyer, Feichtinger y Schmid, 1995) de la familia Brachycephalidae, el cual se distribuye exclusivamente en Tobago y en las Antillas (Frost, 2007). *Hyla microcephala* se distribuye en elevaciones bajas y moderadas desde el sur de Veracruz, México, a Nicaragua, Costa Rica y en forma discontinua de Panamá en el Atlántico, y desde Noroeste de Costa Rica al este de Panamá (Lee, 1996; Cedeño-Vázquez et al., 2006). Dado que los huéspedes no pertenecen a la misma familia (Brachycephalidae vs. Hylidae), es necesario investigar la determinación de *R. tobagoensis* en *Hyla microcephala*. Desafortunadamente, en este caso no fue posible analizar el material, debido que los ejemplares no fueron depositados en alguna colección.

***Rhabdias* sp. (2)**

Huésped y localidad: *Pachymedusa dacnicolor* (Cope, 1864) (= *Pachymedusa dacnicolor*, Duellman, 1968), Carretera La Salinera-Vallecitos, Guerrero (MZFC 19322) 17°44'40.3"N, 101°34'20"O, 70m.

Distribución geográfica en México (tabla III): se encontró en una localidad de ubicada en las Tierras Bajas Tropicales, en la Planicie Costera de Pacífico en el Estado de Guerrero.

Comentarios: *Rhabdias* sp. se encontró parasitando un miembro de la familia Hylidae (subfamilia Phyllomedusinae), y *Rhabdias* sp. (encontrado en *Hyla microcephala*). *Pachymedusa dacnicolor* se distribuye desde el sur y sureste de Sonora y suroeste de Chihuahua extendiéndose hacia el sur a lo largo de la costa del Pacífico, incluyendo la depresión del Balsas hacia el Estado de México y cuencas de ríos que desembocan en este océano, hasta el Istmo de Tehuantepec, por debajo de aproximadamente 1,000 m de altitud

(Frost, 2007). En México se ha registrado a *Rhabdias* sp. (parásito de *Pseudacris regilla*) (subfamilia Hylinae), *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) (subfamilia Hylinae), parásitos de miembros de la familia Hylidae. Es el primer registro de *Rhabdias* en *Pachymedusa dacnicolor*. No fue posible analizar la identidad específica debido a que solo se recolectó un ejemplar, para lo cual será necesario obtener material biológico a partir de nuevas recolectas para poder esclarecer la identidad taxonómica.

***Rhabdias* sp. (3)**

Huésped y localidad: *Scinax staufferi* (Cope, 1865) (= *Scinax staufferi* Duellman y Wiens, 1992), Guadalupe Victoria, Mapastepec, Chiapas (GP 1407) 15°28'28"N, 92°53'26"O, 102m.

Distribución en México (tabla III): se distribuye en Tierras Bajas Tropicales, en la Planicie Costera del Pacífico al extremo más sur del Estado de Chiapas.

Comentarios: *Rhabdias* sp. se encontró en un miembro de la familia Hylidae (subfamilia Hylinae), *Scinax staufferi*, éste distribuye desde tierras bajas y moderadas desde el sur de Tamaulipas hasta Nicaragua en la vertiente del Atlántico y desde Guerrero hasta Panamá en el Pacífico (Lee, 1996; Cedeño-Vázquez et al., 2006). Es el primer registro de *Rhabdias* en *Scinax staufferi*. No fue posible determinar la identidad específica debido a que solo se recolectó un ejemplar, para lo cual será necesario obtener material biológico a partir de nuevas recolectas.

***Rhabdias* sp. (4)**

Huéspedes y localidades previos: *Bufo nebulifer* Girard, 1854 (= *Ollotis nebulifer* Girard, 1854): Neblinas, Querétaro, registrada previamente como *Rhabdias füelleborni* (21° 16' 00"N, 99° 05' 00" O) (Galicia-Guerrero, 1998¹³). *Bufo valliceps* Wiegmann, 1833 (= *Ollotis valliceps* Wiegmann, 1833): La Laguna El Zacatal, Veracruz (18° 34' 59.88"N, 95° 4' 0.01"O) registrada previamente como *Rhabdias* sp. (Guillén-Hernández, 1992¹⁴).

Actualización de registros: *Bufo canalifer* Cope, 1877 (= *Ollotis canalifera* Cope, 1877): Guadalupe Victoria, Mapastepec, Chiapas (GP 1367) 16°28'50"N, 91°57'03"O, 102m. *Bufo nebulifer* (= *Ollotis nebulifer*): Pueblo Viejo, Municipalidad Huejutla, Hidalgo (JAC 25957) 21° 58' 3.9354"N, 98° 18' 56.196"O, 137m; *Bufo valliceps* (= *Ollotis valliceps*): Campeche, Campeche, 17° 56' 26"N, 91° 44' 02"O; 5km al N de Berriozabal, Chiapas (GP1354) 16°51'17"N, 93°17'22"O,

¹³ Galicia-Guerrero, S. 1998. Helmintos parásitos de tres especies de *Bufo* en diferentes localidades de México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.

¹⁴ Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de "Los Tuxtles", Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

1077m; Palenque, Chiapas, 17° 31' 00"N, 91° 58' 00"O; Estación de Biología, Los Tuxtlas, Veracruz, 18°35'30.2"N, 95°05'16.6"O, 138m; Frontera Corozal, Municipio Ocosingo, Chiapas, 16°45'21.9"N, 91°00'32.1"O, 184m; Huaquechula, Puebla, 18° 46' 16"N, 98° 32' 37"O.

Distribución geográfica en México (tabla III): se distribuye al este del Eje Neovolcánico Transversal hacia la Planicie costera del Golfo de México y del Pacífico, Cuenca del Balsas, Península de Yucatán, Depresión central de Chiapas y las tierras altas de Chiapas.

Comentarios: *Rhabdias* sp. se encontró parasitando a 3 miembros de la familia Bufonidae, *Bufo canalifer* (= *Ollotis canalifera*), *B. valliceps* (= *O. valliceps*) y a *B. nebulifer* (= *O. nebulifer*). *Bufo canalifer* (= *Ollotis canalifera*) se distribuye lo largo de la vertiente del Pacífico en Oaxaca y Chiapas, a través de Guatemala hasta el sur del Salvador (Frost, 2007). *B. valliceps* (= *O. valliceps*) se distribuye en tierras bajas y moderadas desde la parte central del Estado de Veracruz en México hasta el Norte de Costa Rica cerca del Río San Juan en el Atlántico y desde el Istmo de Tehuantepec hasta la parte sur central de Guatemala y una población aislada en El Salvador en el Pacífico (Lee, 1996; Frost, 2007). Finalmente, *B. nebulifer* (= *O. nebulifer*) se distribuye en tierras bajas y moderadas desde Louisiana y Texas en Estados Unidos (EUA) hasta la parte central del Estado de Veracruz en México (Lee, 1996; Frost, 2007). *Bufo canalifer* (= *Ollotis canalifera*) constituye un nuevo huésped para *Rhabdias*.

No fue posible asignarla a una de las especies hasta el momento reconocidas, su morfología debe ser explorada a detalle, debido a que presenta gran similitud con el grupo de *Rhabdias* de *Bufo marmoratus*, sin embargo basado en la preferencia hospedatoria, la distribución de *Bufo valliceps* o *Bufo nebulifer* es alopatrída respecto a *Bufo marmoratus*, por lo que evidencia molecular es requerida para poder establecer sus límites entre estos grupos de *Rhabdias*.

***Rhabdias* sp. (5)**

Huéspedes y localidades: *Rana maculata* (= *Lithobates maculata*): Carretera Colonia Rodolfo Figueroa-Díaz Ordaz, Chiapas (MZFC 16223) 16°42'18"N, 94°10'14"O, 941m; San Antonio Chimalapa, Oaxaca (MZFC 12886) 16°39'30"N; 94°11'36"O, 1035m; Cerro El Baúl, Colonia Rodolfo Figueroa, Chiapas (MZFC 16059, JAC21699, JAC21700) 16°33'41"N, 94°11'00"O, 1307m. *Rana* cf. *forreri*: San Miguel Chimalapa, Oaxaca (MZFC 12888) 17° 54' 57.68"N, 94° 12' 27.94"O. *Rana vaillanti* (= *Lithobates vaillanti*): Chapultepec, Oaxaca (18°07'08"N, 96°50'2"O)

Distribución geográfica en México (tabla III): se distribuye hacia el sureste de México, en la Planicie Costera del Pacífico, en los Estados de Oaxaca (Norte de Oaxaca) y Chiapas (Depresión Central de Chiapas), en tierras tropicales de altura moderada.

Comentarios: *Rhabdias* sp. es parásita de varias especies de ránidos, *Rana maculata* (= *Lithobates maculata*), *R. cf. forreri* (= *L. forreri*) y *R. vaillanti* (= *L. vaillanti*). *Rana forreri* (= *Lithobates forreri*) se distribuye desde la parte Sur de Sonora sobre la planicie costera del Pacífico hasta el noroeste de Costa Rica, y se también sobre el valle del Balsas al sur de México (Frost, 2007); *R. maculata* (= *L. maculata*), se distribuye desde el este del Oaxaca (Istmo de Tehuantepec) hasta la parte centro y este de Nicaragua (Frost, 2007), y *R. vaillanti* (= *L. vaillanti*) se localiza desde Veracruz en el Atlántico y Oaxaca al Pacífico, hasta las tierras bajas del Ecuador y Colombia (Lee, 1996; Frost, 2007). Ésta especie se diferencia del resto de las especies de *Rhabdias* por el número de labios (6 circumorales) y por presentar un cuerpo sumamente alargado en comparación con las otras especies que parasita al género *Rana*.

No fue posible asignarla a una de las especies hasta el momento reconocidas, su morfología debe ser explorada a detalle.

Áreas de distribución: con base en los datos de la distribución geográfica de *Rhabdias* spp. se presentan los mapas de áreas de distribución en el marco de la regionalización propuesta por Flores-Villela (figuras 2-25), mostrando en cada mapa las áreas de distribución resultado por cuadros de 1° x 1° y de 0.5° x 0.5°.

Tabla III. Lista actualizada de *Rhabdias* spp. distribuidas en México y sus huéspedes*.

Especies	Huéspedes	Distribución geográfica	
		Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) [°]	Morrone (2001a, 2004) ^{°°}
De anfibios			
	Bufonidae		
<i>R. americanus</i> NE	<i>Bufo kelloggi</i> (= <i>Anaxyrus kelloggi</i>) E <i>B. mazatlanensis</i> (= <i>Ollotis mazatlanensis</i>) E <i>B. compactilis</i> (= <i>A. compactilis</i>) E	DSON, MN, ENT, TBP	SO, ALT, CPM
<i>R. alabialis</i> (<i>sensu lato</i>) NE	<i>B. marinus</i> (= <i>Chaunus marinus</i>) NE	TSANL, ENT, NO, TBP, PCGM	TAMP, GM, ENT, CPM,
<i>R. füelleborni</i> NE	<i>B. marinus</i> (= <i>C. marinus</i>) NE	PCGM	GM
<i>R. kuzmini</i> E	<i>B. occidentalis</i> (= <i>O. occidentalis</i>) E	SMS	SMS
<i>R. pseudospherocephala</i> NE	<i>B. marinus</i> (= <i>C. marinus</i>) NE <i>B. perplexus</i> (= <i>O. perplexa</i>) E	PCGM, TBP, CB, SMS, DCHIS	
<i>Rhabdias</i> sp. nov. E	<i>B. marmoreus</i> (= <i>O. marmorea</i>) E	NO, PCGM, TBP,	CB, CPM, SMS, GM
<i>Rhabdias</i> sp. NE?	<i>B. valliceps</i> (= <i>O. valliceps</i>) NE <i>B. nebulifer</i> (= <i>O. nebulifer</i>) NE <i>B. canalifer</i> (= <i>O. canalifera</i>) NE	ENT, PCGM, TBP, CB, PY, DCHIS. TACHIS	SMO, CB, GM, CHIS
	Ranidae		
<i>R. ranae</i> NE	<i>Rana tarahumarae</i> (= <i>Lithobates tarahumarae</i>) E <i>R. magnaocularis</i> (= <i>L. magnaocularis</i>) E <i>R. psilonota</i> (= <i>L. psilonota</i>) E <i>R. zweifeli</i> (= <i>L. zweifeli</i>) E <i>R. cf. forreri</i> (= <i>L. forreri</i>) NE <i>Rana</i> sp.	DSON, MN, ENT, CB, TBP, SMS	SO, ENT, SMS, CB, CPM
<i>R. savagei</i> NE	<i>R. forreri</i> (= <i>L. forreri</i>) NE	TSANL, TBP	TAMP, CPM
<i>Rhabdias</i> sp. NE	<i>R. berlandieri</i> (= <i>L. berlandieri</i>) NE <i>R. vaillanti</i> (= <i>L. vaillanti</i>) NE <i>R. brownorum</i> (= <i>L. brownorum</i>) NE <i>R. berlandieri</i> (= <i>L. berlandieri</i>) NE <i>R. maculata</i> (= <i>L. maculata</i>) NE <i>Rana</i> sp.	NO, PCGM, DCHIS, TACHIS	CPM, GM, CHIS
<i>Rhabdias</i> sp. E?	<i>R. forreri</i> (= <i>L. forreri</i>) NE <i>R. cf. neovolcanica</i> (= <i>L. neovolcanica</i>) E <i>Rhabdias</i> sp. "forma Colima" E <i>Rhabdias</i> sp. "forma Papagayo" E <i>Rhabdias</i> sp.	TBP, ENT, DCHIS	SMO, CPM, ENT

* E= endémico para México; NE= No endémico para México.

[°] Regiones definidas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003), ver figura 1: MN, Mesa del Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense); DS, Desierto de Sonora; PBC, Península de Baja California; ENT, Eje Neovolcánico; SMS, Sierra Madre del Sur; NO, Norte de Oaxaca; TACHIS, Tierras altas de Chiapas; PCGM, Planicie Costera del Golfo de México; PY, Península de Yucatán; TBP, Tierras bajas del Pacífico; CB, Cuenca del Balsas, DCHIS, Depresión de Chiapas; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMOR, Sierra Madre Oriental (parte alta); TSANL, Tierras semiáridas de Nuevo León; TSATAMP Tierras semiáridas de Tamaulipas. ^{°°} Regiones definidas por Morrone (2001a, 2004), ver apéndice IV-I: CA, California; BC, Baja California; SO, Sonora; ALT, Altiplano Mexicano; TAMP, Tamaulipas; PY, Península de Yucatán; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMO, Sierra Madre Oriental; ENT, Eje Volcánico Transmexicano; CB, Cuenca del Balsas; SMS, Sierra Madre del Sur; CPM, Costa Pacífica Mexicana; GM, Golfo de México; CHIS, Chiapas.

Tabla III. Lista actualizada de *Rhabdias* spp. distribuidas en México y sus huéspedes (continuación)*.

Especies	Huéspedes	Distribución geográfica	
		Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) ^o	Morrone (2001a, 2004) ^{oo}
De anfibios			
	Ranidae		
<i>Rhabdias</i> sp. E	<i>R. sierramadrensis</i> (= <i>L. sierramadrensis</i>) E	SMS/TBP	SMS/CPM
<i>Rhabdias</i> sp. NE?	<i>R. maculata</i> (= <i>L. maculata</i>) NE <i>R. vaillanti</i> (= <i>L. vaillanti</i>) NE <i>R. cf. forreri</i> (= <i>L. forreri</i>) NE	PCGM, TBP	ENT, CPM, GM
	Brachycephalidae		
<i>R. manantlanensis</i> E	<i>Craugastor occidentalis</i> (= <i>Eleutherodactylus occidentalis</i>) E	ENT /TBP	ENT/CPM
	Hylidae		
<i>Rhabdias peninsularis</i> NE?	<i>Pseudacris regilla</i> Baird y Girard, 1852 (= <i>Hyla regilla</i> Baird y Girard, 1852) NE	PBC	BC
<i>Rhabdias</i> sp. NE	<i>Smilisca baudinii</i> Duméril y Bibron, 1841 (= <i>H. baudinii</i> Duméril y Bibron, 1841) NE	DSON, ENT, PCGM, TBP	SO, CPM, GM
<i>Rhabdias</i> sp. NE?	<i>H. microcephala</i> Boulenger, 1898 (= <i>Dendropsophus microcephalus</i> Cope, 1886) NE	PCGM	GM
<i>Rhabdias</i> sp. E	<i>Pachymedusa dacnicolor</i> Cope, 1864 (= <i>Phyllomedusa dacnicolor</i> Cope, 1864) E	TBP	CPM
<i>Rhabdias</i> sp. NE?	<i>Scinax staufferi</i> Cope, 1865 (= <i>Scinax staufferi</i> Duellman y Wiens, 1992) NE	TBP	CPM
	Leptodactylidae		
<i>R. neotropicalensis</i> NE?	<i>Leptodactylus melanonotus</i> Hallowell, 1861 NE	DSON, TBP, PCGM,	SO, CPM, GM
De reptiles			
	Colubridae		
<i>R. lamothei</i> E	<i>Leptodeira maculata</i> Hallowell, 1861 E	TBP, CB	CB, CPM

* E= endémico para México; NE= No endémico para México.

^o Regiones definidas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003), ver figura 1: MN, Mesa del Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense); DS, Desierto de Sonora; PBC, Península de Baja California; ENT, Eje Neovolcánico; SMS, Sierra Madre del Sur; NO, Norte de Oaxaca; TACHIS, Tierras altas de Chiapas; PCGM, Planicie Costera del Golfo de México; PY, Península de Yucatán; TBP, Tierras bajas del Pacífico; CB, Cuenca del Balsas, DCHIS, Depresión de Chiapas; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMOR, Sierra Madre Oriental (parte alta); TSANL, Tierras semiáridas de Nuevo León; TSATAMP, Tierras semiáridas de Tamaulipas. ^{oo} Regiones definidas por Morrone (2001a, 2004), ver apéndice IV-I: CA, California; BC, Baja California; SO, Sonora; ALT, Altiplano Mexicano; TAMP, Tamaulipas; PY, Península de Yucatán; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMO, Sierra Madre Oriental; ENT, Eje Volcánico Transmexicano; CB, Cuenca del Balsas; SMS, Sierra Madre del Sur; CPM, Costa Pacífica Mexicana; GM, Golfo de México; CHIS, Chiapas.

Tabla III. Lista actualizada de *Rhabdias* spp. distribuidas en México y sus huéspedes (continuación)*.

Especies	Huéspedes	Distribución geográfica	
		Flores-Villela (2003) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) ^o	Morrone (2001a, 2004) ^{oo}
De reptiles			
	Colubridae		
<i>R. cf. fuscovenosa</i> (<i>sensu lato</i>) NE	<i>Leptodeira annulata</i> Linnaeus, 1758 NE <i>L. maculata</i> Hallowell, 1861 E <i>L. septentrionalis</i> Kennicott, 1859 NE <i>Thamnophis eques</i> Reuss, 1834 NE <i>T. godmani</i> E <i>T. melanogaster</i> E <i>T. proximus</i> Say, 1823 NE <i>Sibon sartorii</i> Cope, 1863 NE <i>Storeira</i> sp.	MN, ENT, SMOR, TBP, CB, PCGM, NO, PY	SMO, ALT, ENT, CPM, CB, SMS, GM, PY
	Polychrotidae		
<i>R. leonae</i> E	<i>Norops megapholidotus</i> Smith, 1933 (= <i>Anolis megapholidotus</i> Smith, 1933) E	SMS	SMS
<i>R. nicaraguensis</i> NE	<i>Norops</i> sp.	TBP/SMS	CPM/SMS

* E= endémico para México; NE= No endémico para México.

^o Regiones definidas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003), ver figura 1: MN, Mesa del Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense); DS, Desierto de Sonora; PBC, Península de Baja California; ENT, Eje Neovolcánico; SMS, Sierra Madre del Sur; NO, Norte de Oaxaca; TACHIS, Tierras altas de Chiapas; PCGM, Planicie Costera del Golfo de México; PY, Península de Yucatán; TBP, Tierras bajas del Pacífico; CB, Cuenca del Balsas, DCHIS, Depresión de Chiapas; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMOR, Sierra Madre Oriental (parte alta); TSANL, Tierras semiáridas de Nuevo León; TSATAMP, Tierras semiáridas de Tamaulipas. ^{oo} Regiones definidas por Morrone (2001a, 2004), ver apéndice IV-I: CA, California; BC, Baja California; SO, Sonora; ALT, Altiplano Mexicano; TAMP, Tamaulipas; PY, Península de Yucatán; SMOC, Sierra Madre Occidental; SMO, Sierra Madre Oriental; ENT, Eje Volcánico Transmexicano; CB, Cuenca del Balsas; SMS, Sierra Madre del Sur; CPM, Costa Pacífica Mexicana; GM, Golfo de México; CHIS, Chiapas.

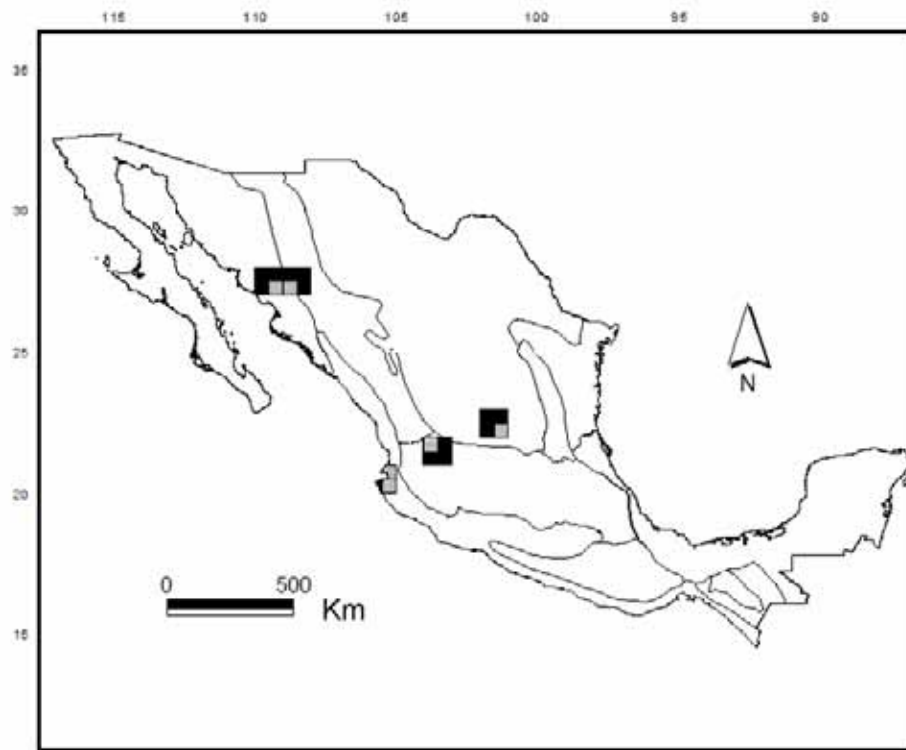


Figura 2. Área de distribución de *Rhabdias americanus*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

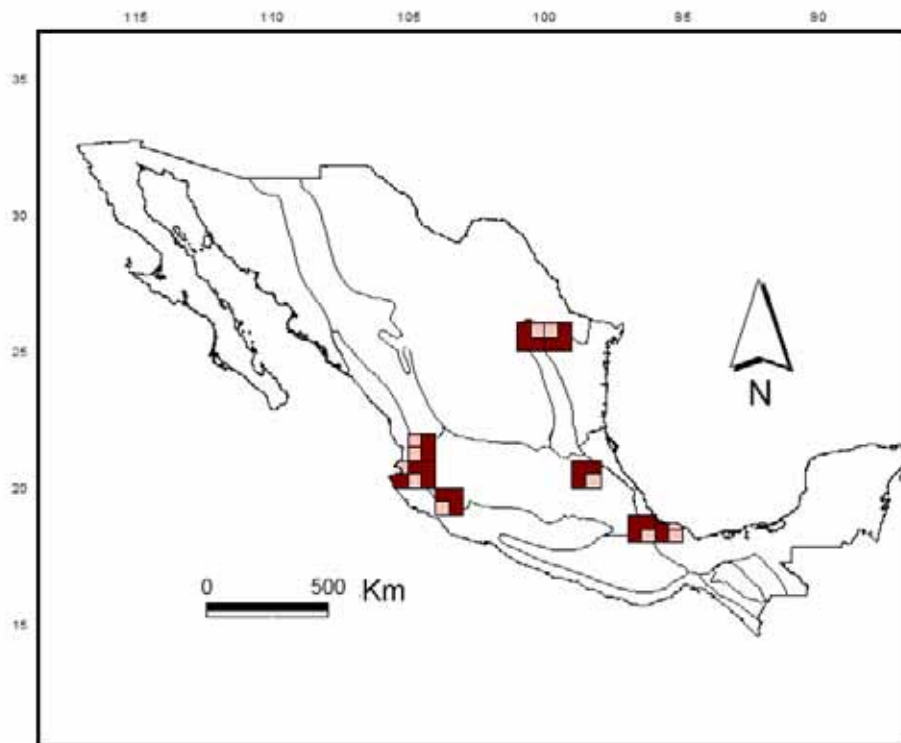


Figura 3. Área de distribución de *Rhabdias alabialis* (*sensu lato*) en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

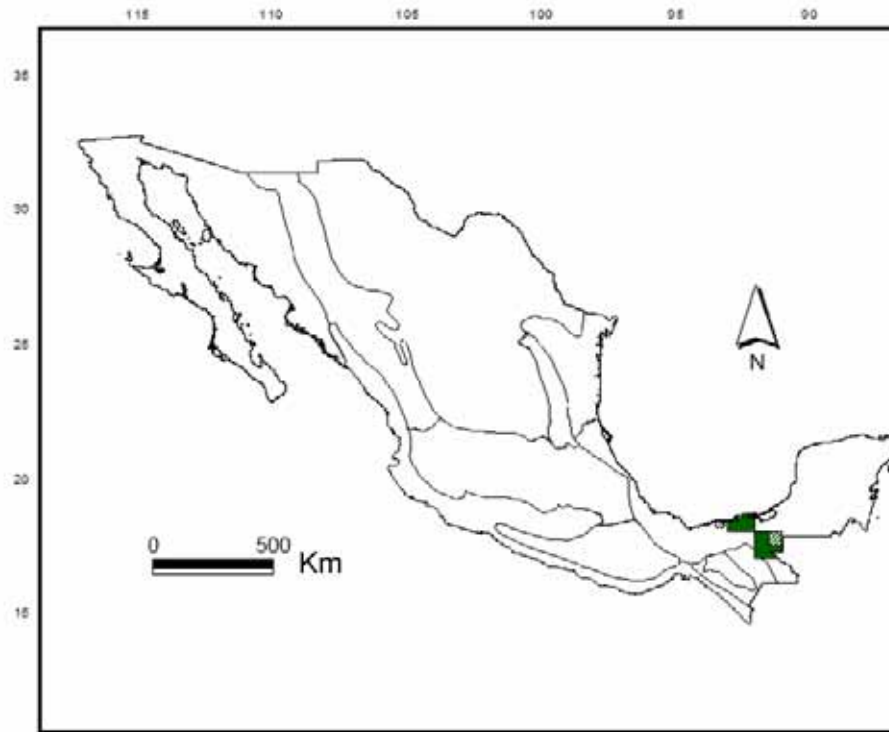


Figura 4. Área de distribución de *Rhabdias fülleborni* en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

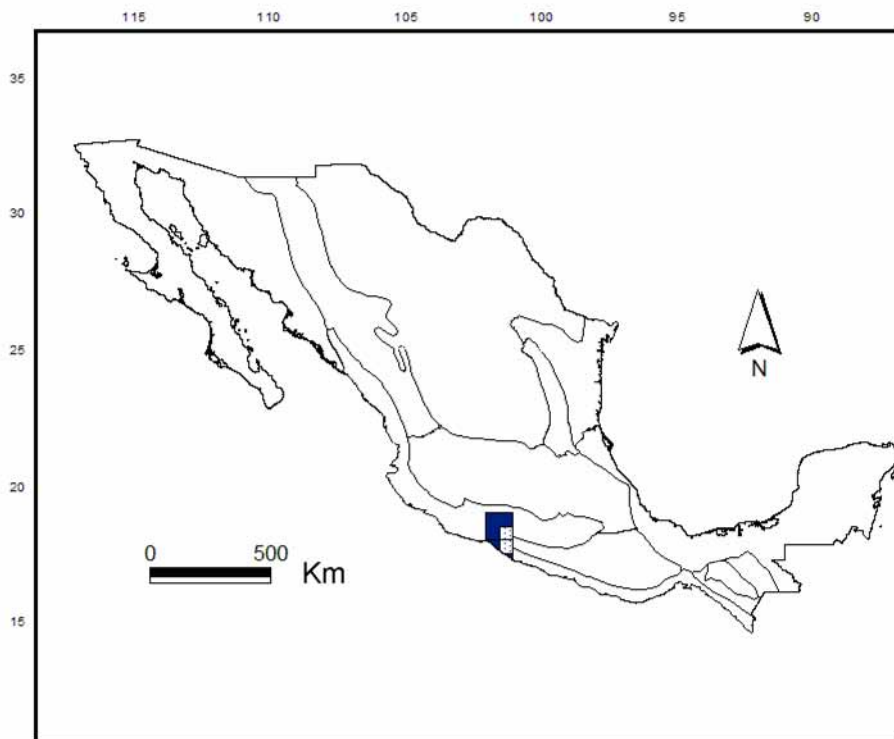


Figura 5. Área de distribución de *Rhabdias kuzmini*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

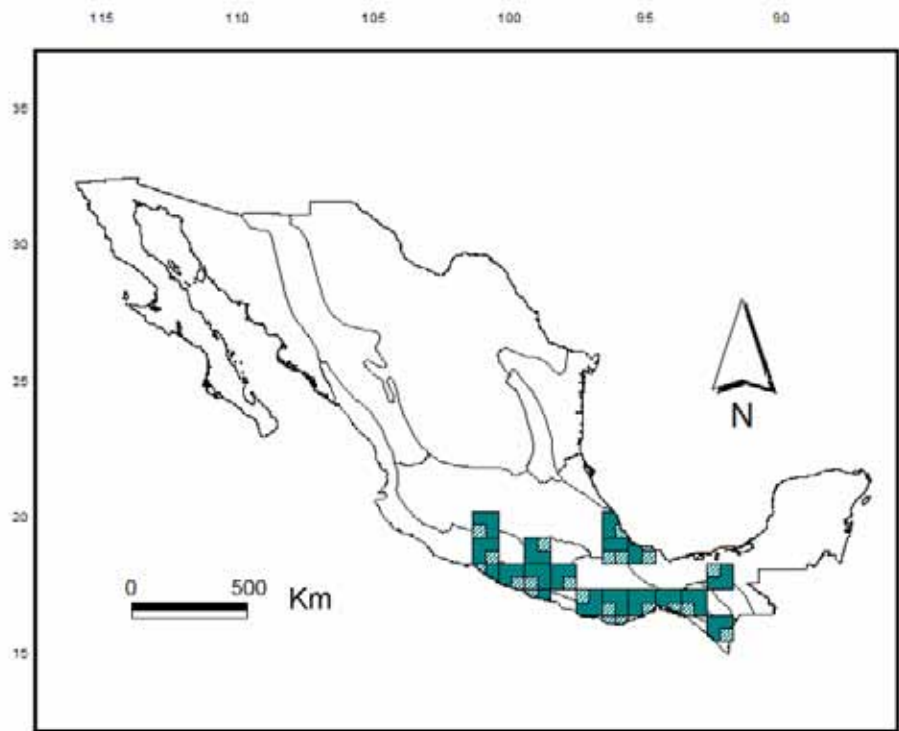


Figura 6. Área de distribución de *Rhabdias pseudospherocephala*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

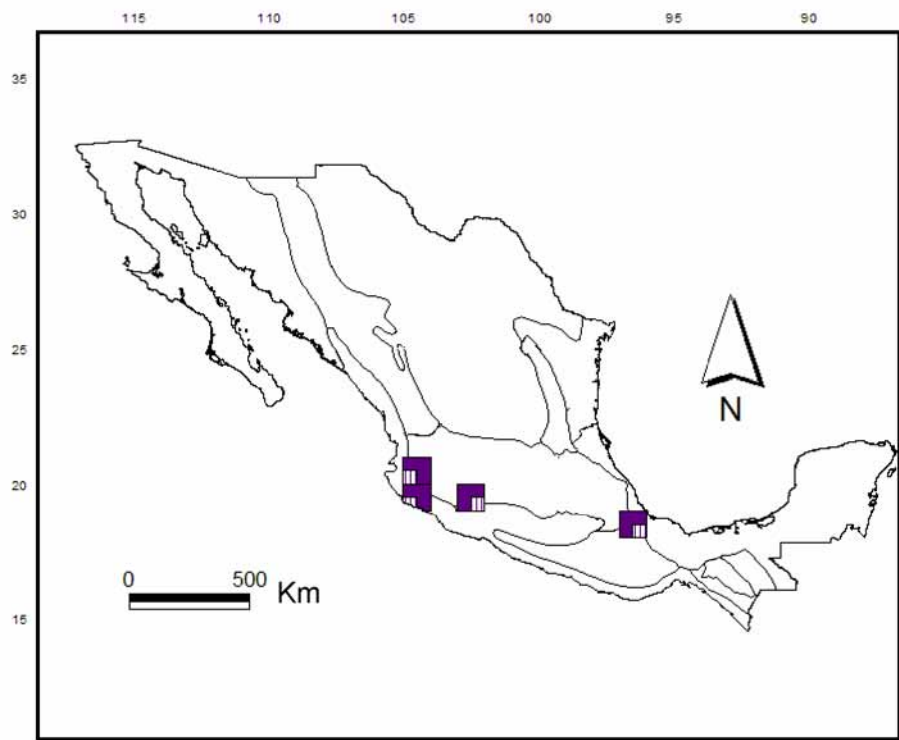


Figura 7. Área de distribución de *Rhabdias* sp. parásito de *Bufo marmoratus*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

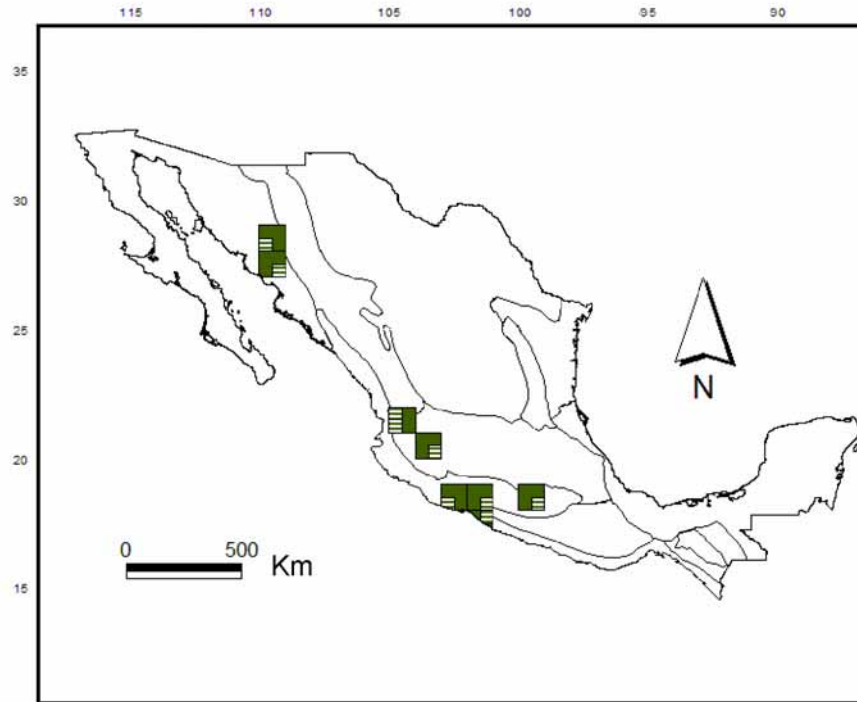


Figura 8. Área de distribución de *Rhabdias ranae*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

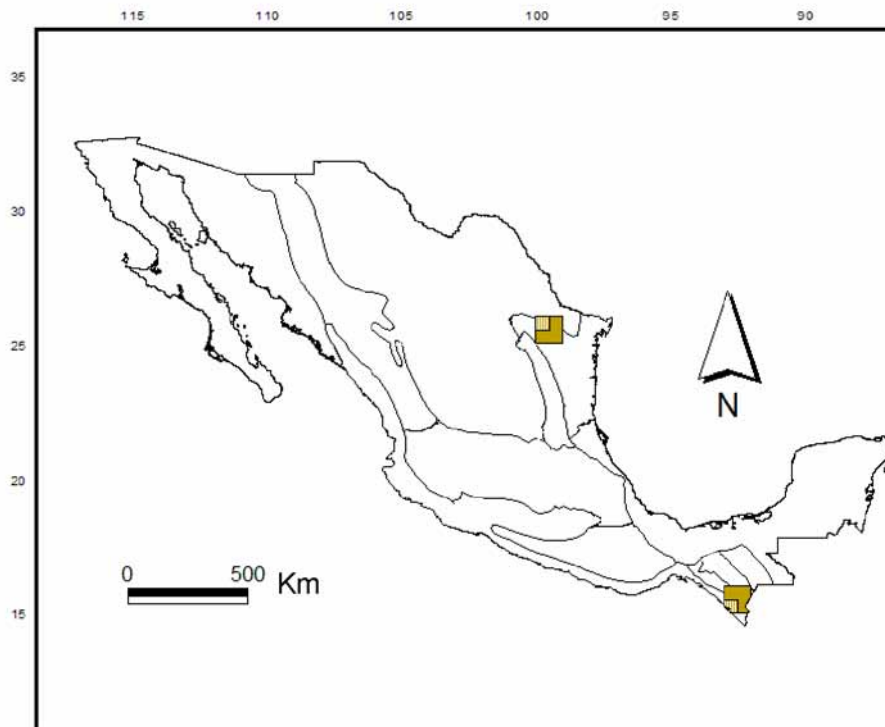


Figura 9. Área de distribución de *Rhabdias savagei*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

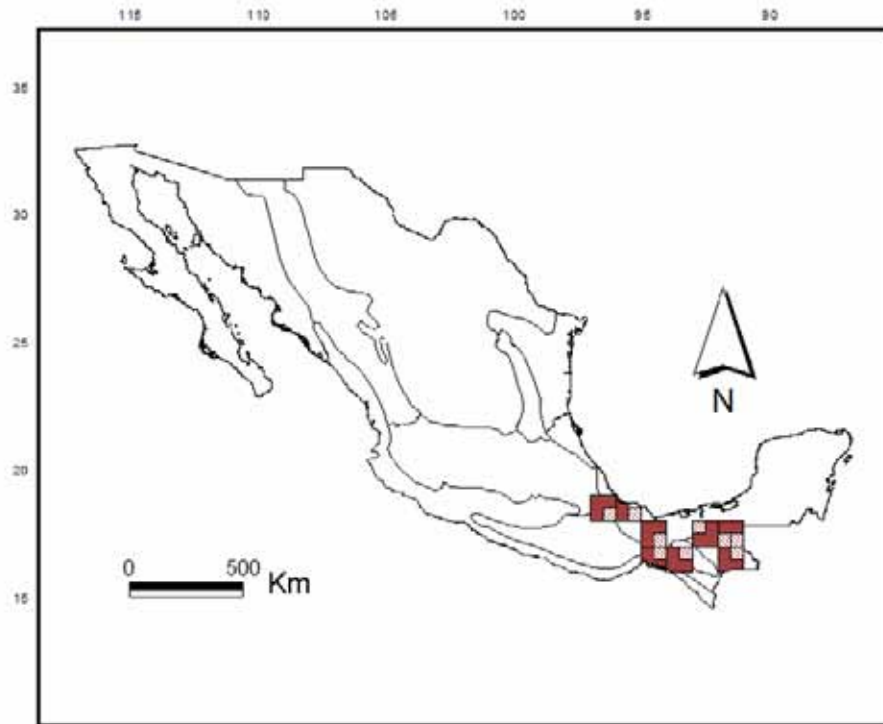


Figura 10. Área de distribución de *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. hacia el “Golfo de México”), en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

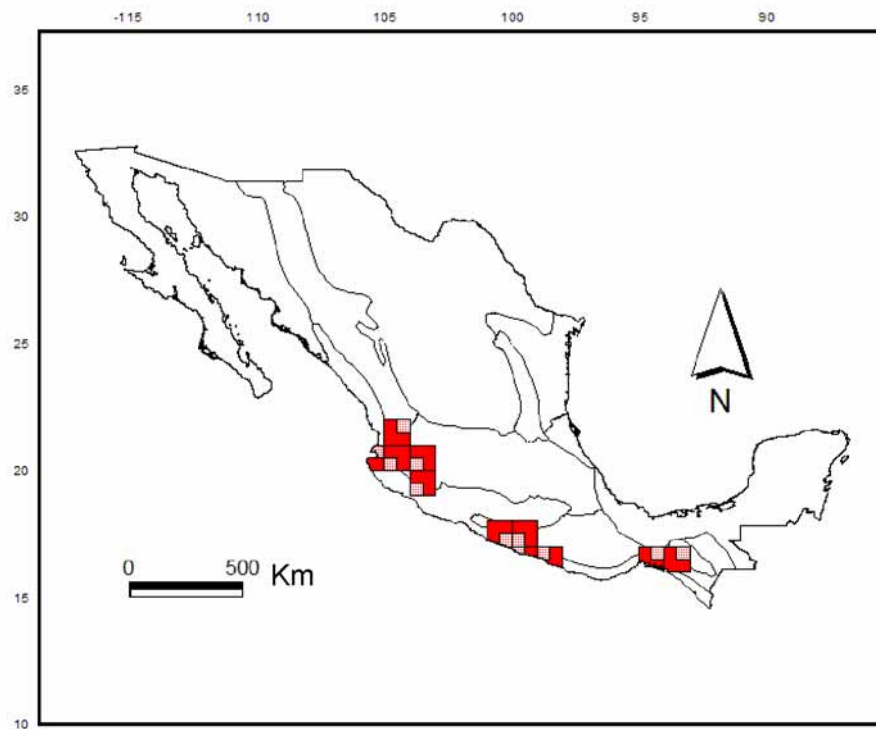


Figura 11. Área de distribución de *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. hacia la “vertiente del Pacífico”), en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

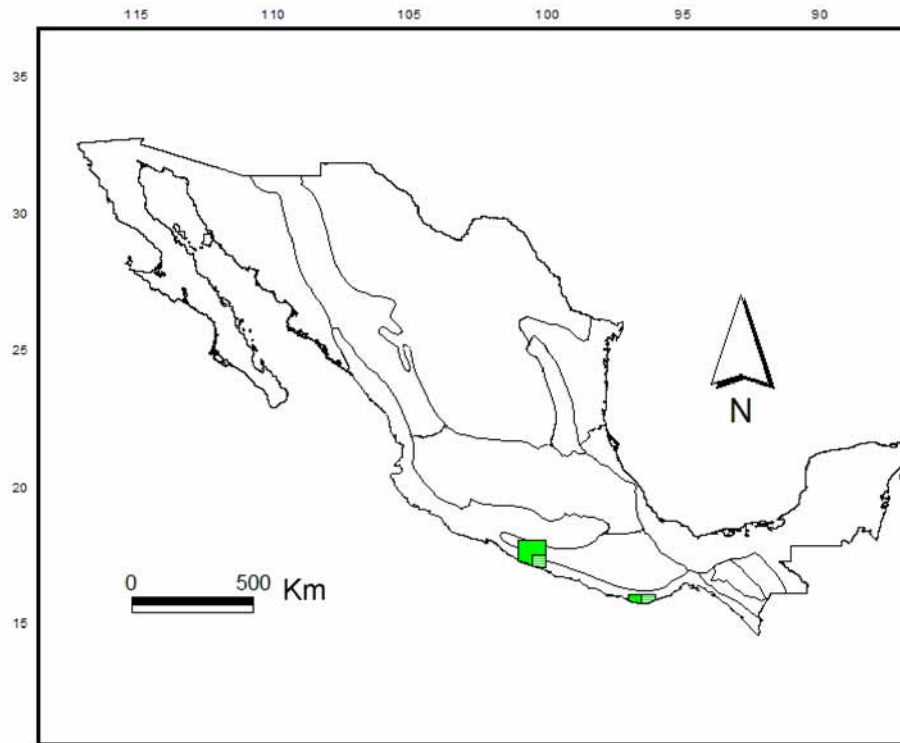


Figura 12. Área de distribución de *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrenesis*), en el marco de la regiones propuestas Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

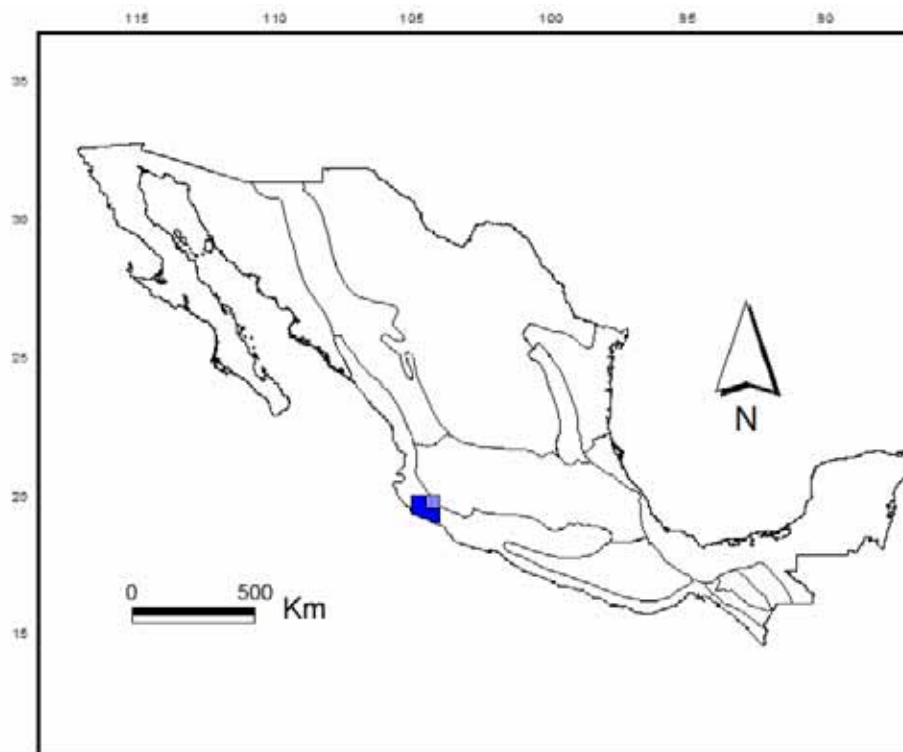


Figura 13. Área de distribución de *Rhabdias manantlanensis*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

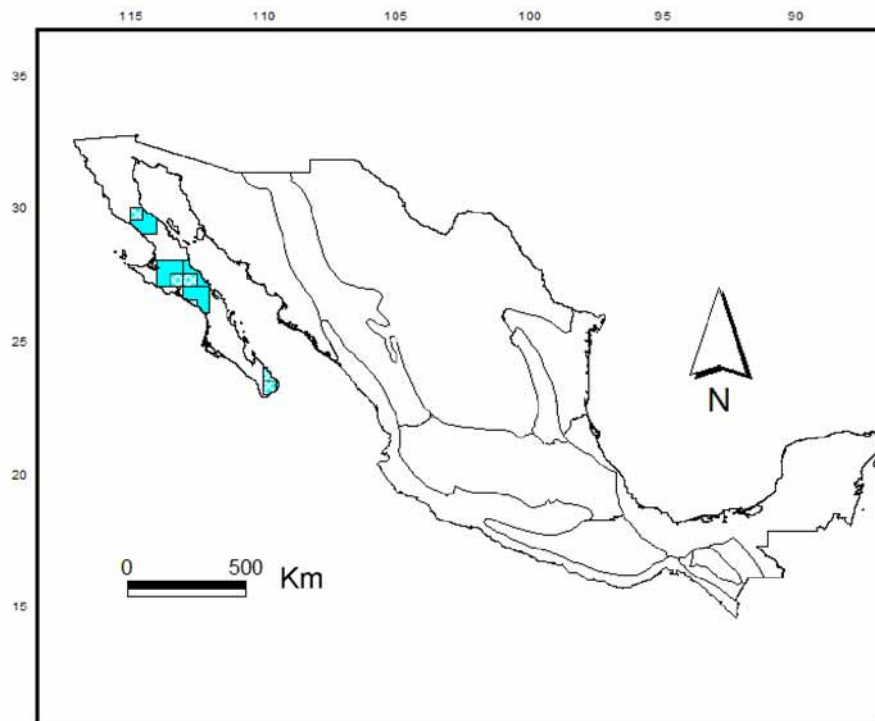


Figura 14. Área de distribución de *Rhabdias peninsularis* Martínez-Salazar et al. (In prep.), en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

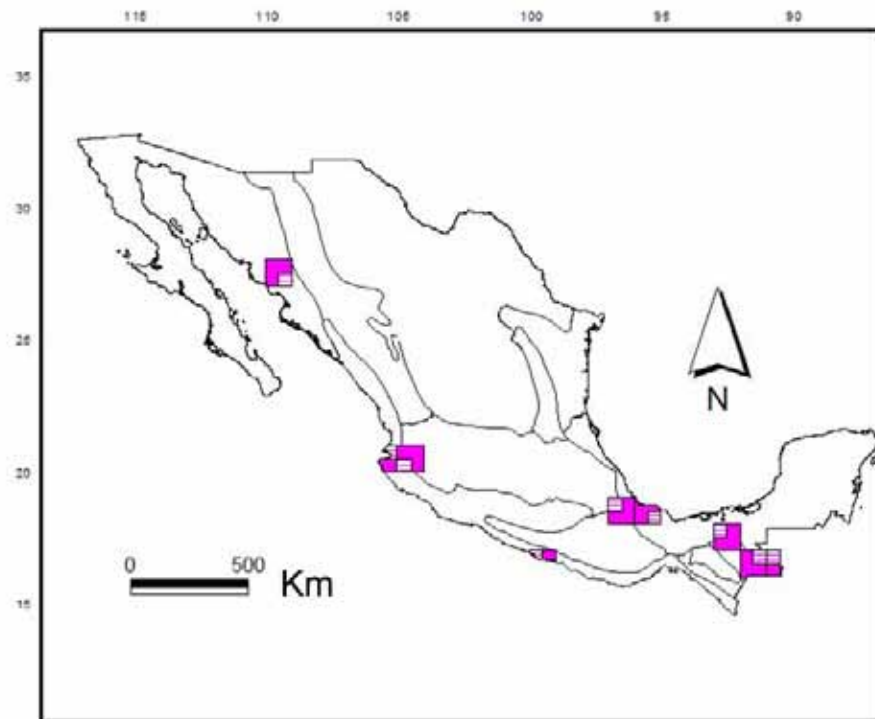


Figura 15. Área de distribución de *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*), en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

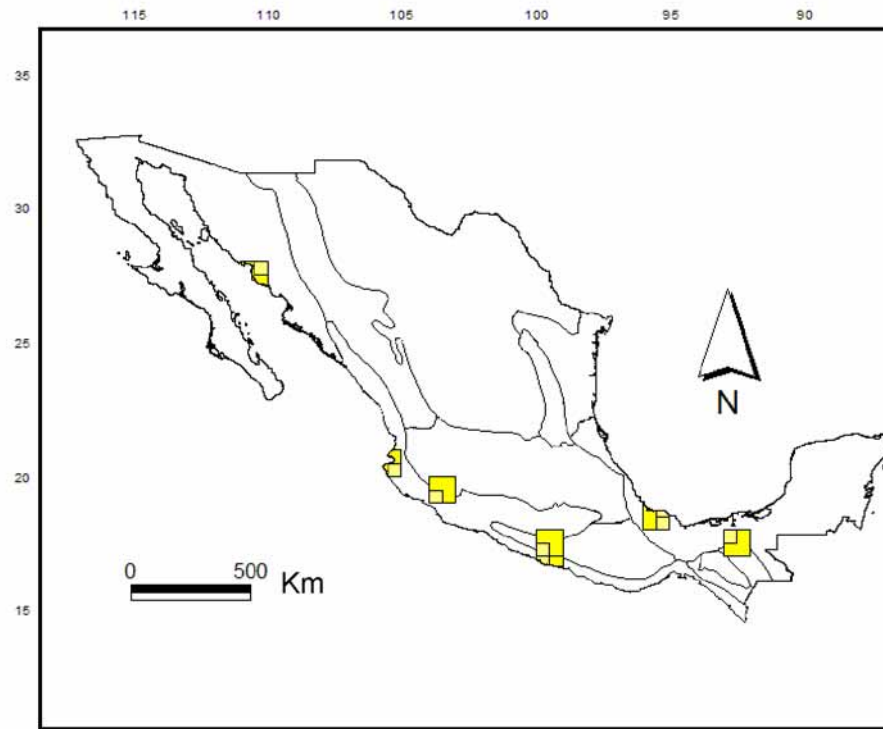


Figura 16. Área de distribución de *Rhabdias neotropicalensis* Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep.), en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

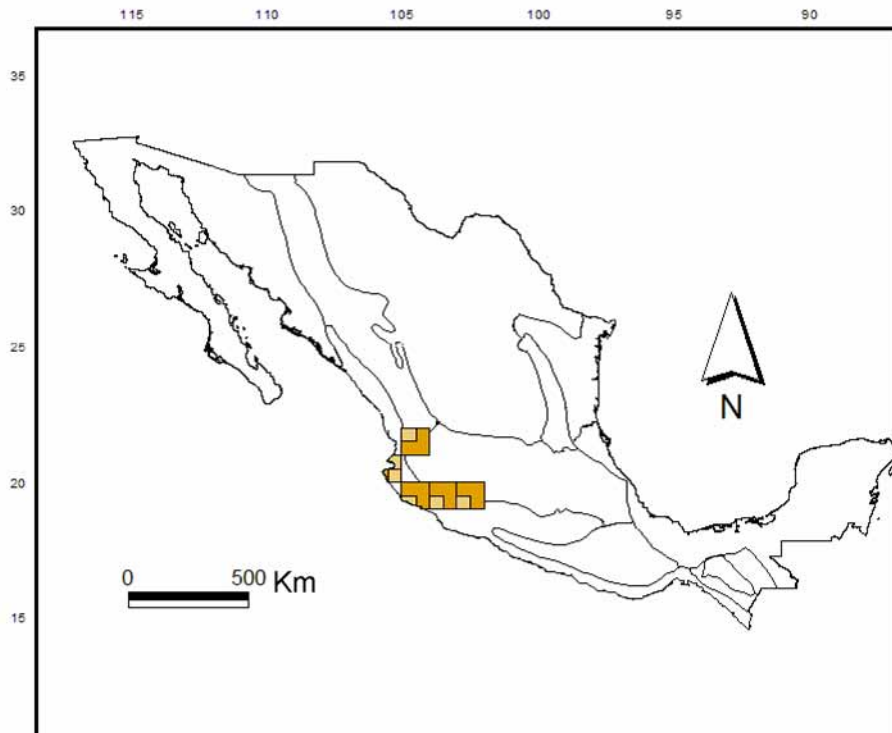


Figura 17. Área de distribución de *Rhabdias lamothei*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

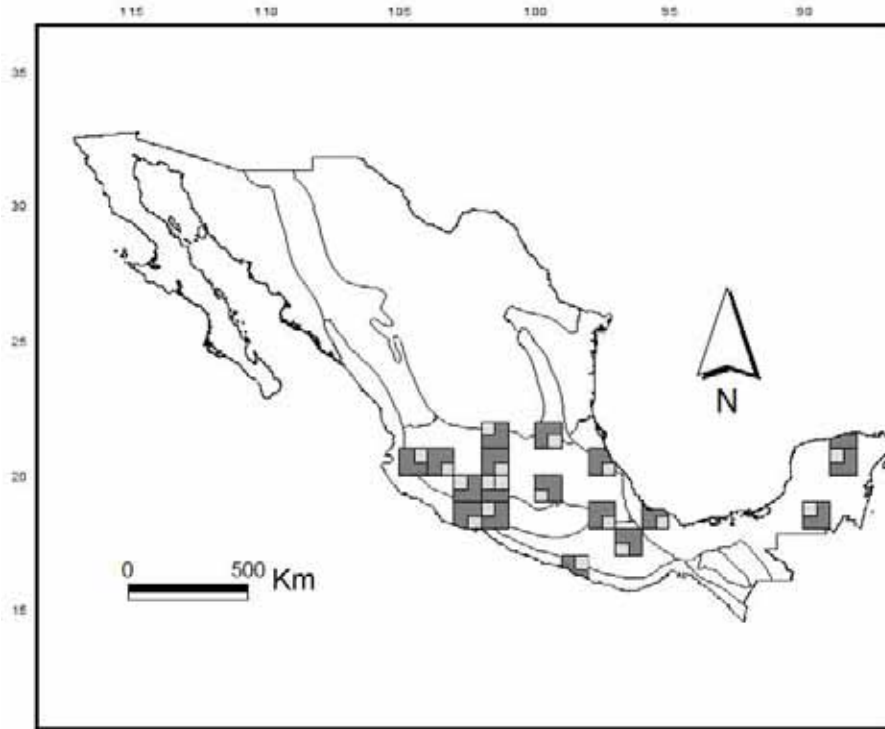


Figura 18. Área de distribución de *Rhabdias* cf. *fuscovenosa* (*sensu lato*), en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

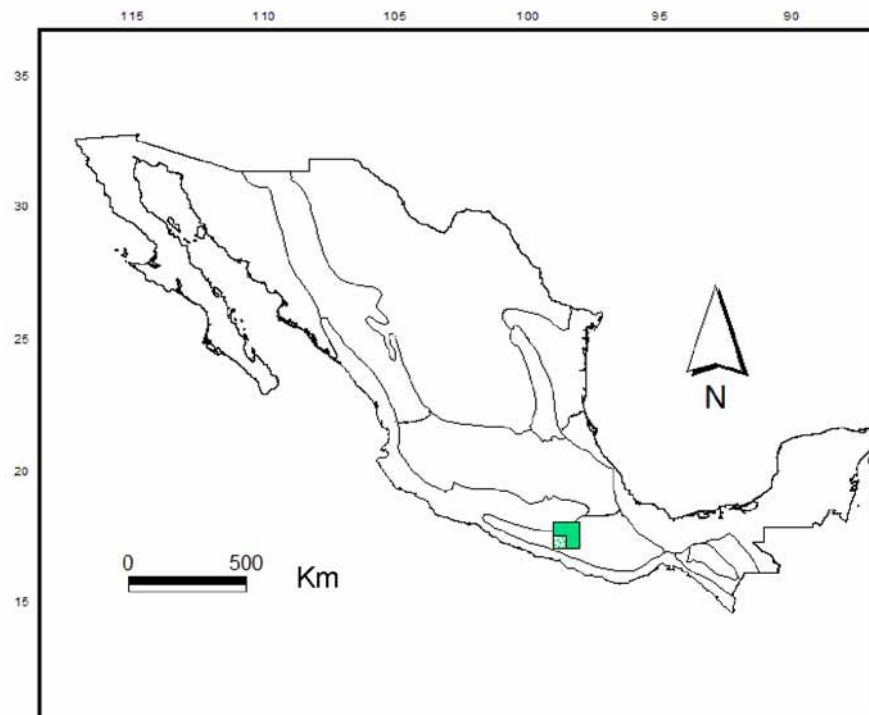


Figura 19. Área de distribución de *Rhabdias leonae*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

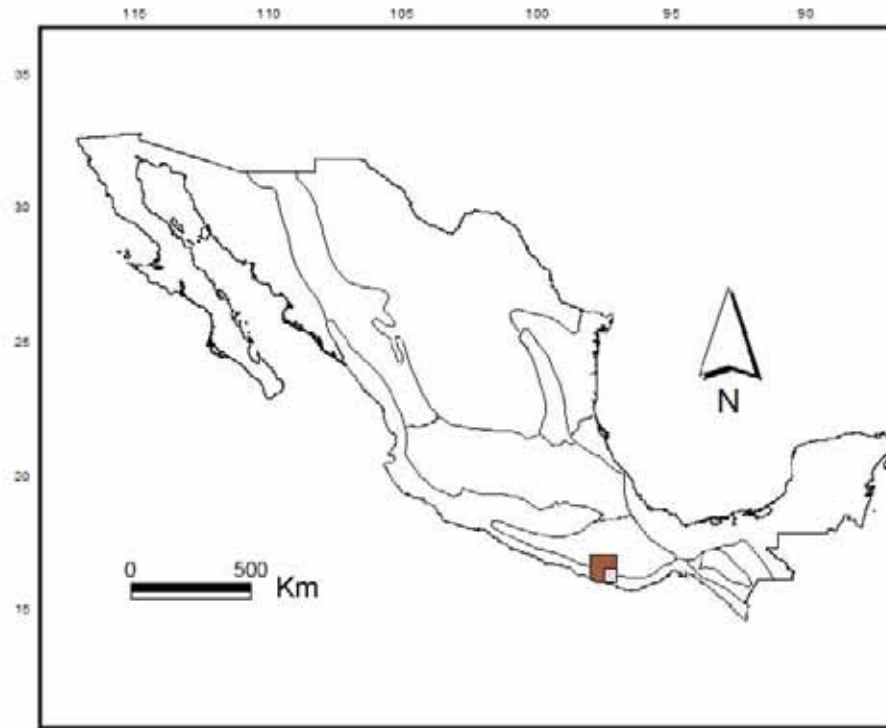


Figura 20. Área de distribución de *Rhabdías* cf. *nicaraguensis*, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

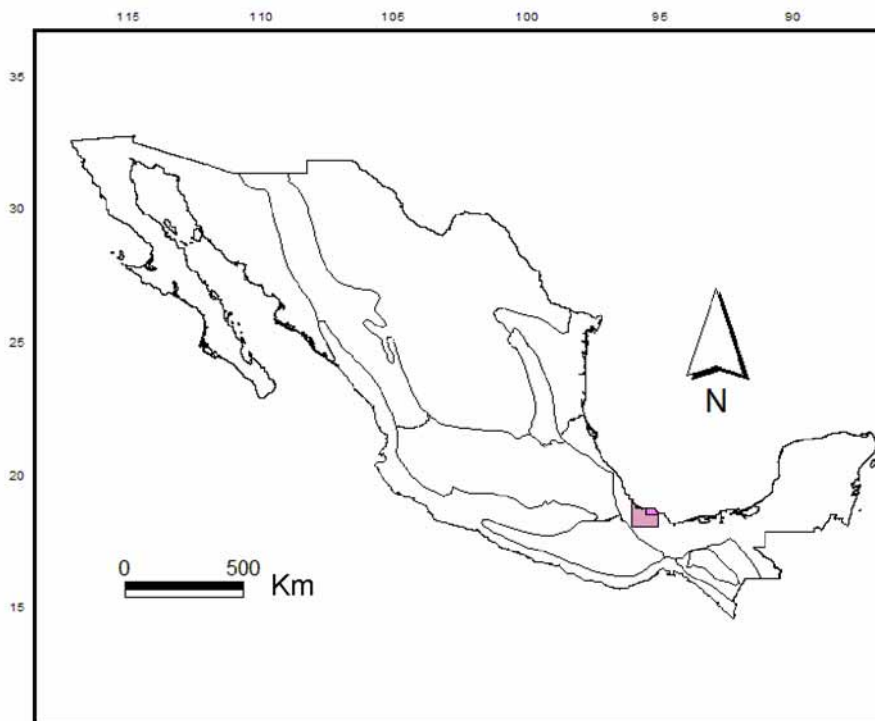


Figura 21. Área de distribución de *Rhabdías* sp. (en *Hyla microcephala*), en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

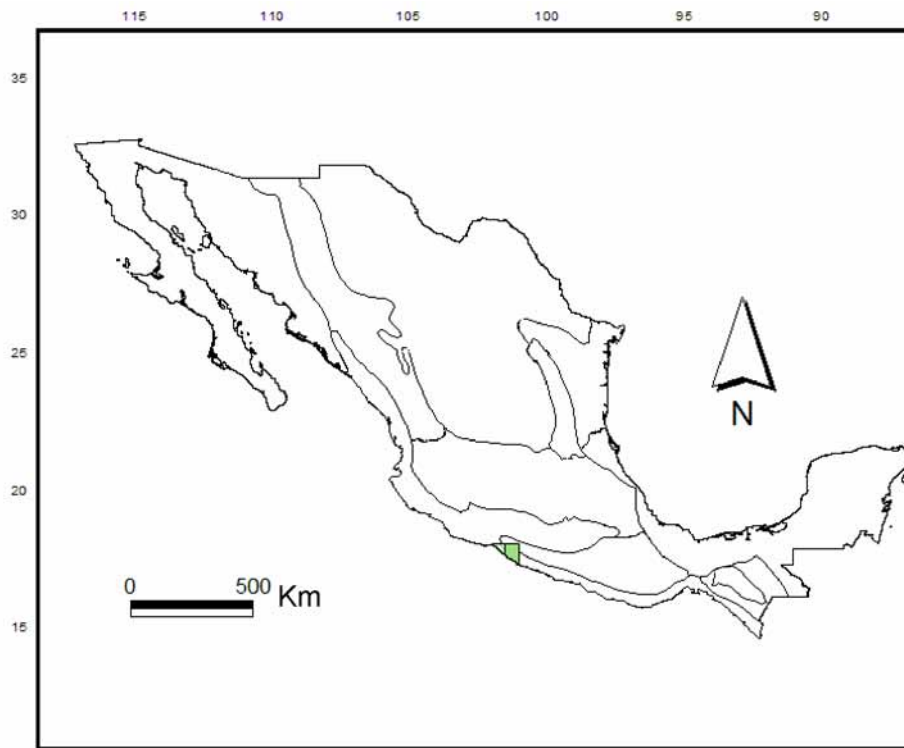


Figura 22. Área de distribución de *Rhabdías* sp. (en *Pachymedusa dactinolor*) en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

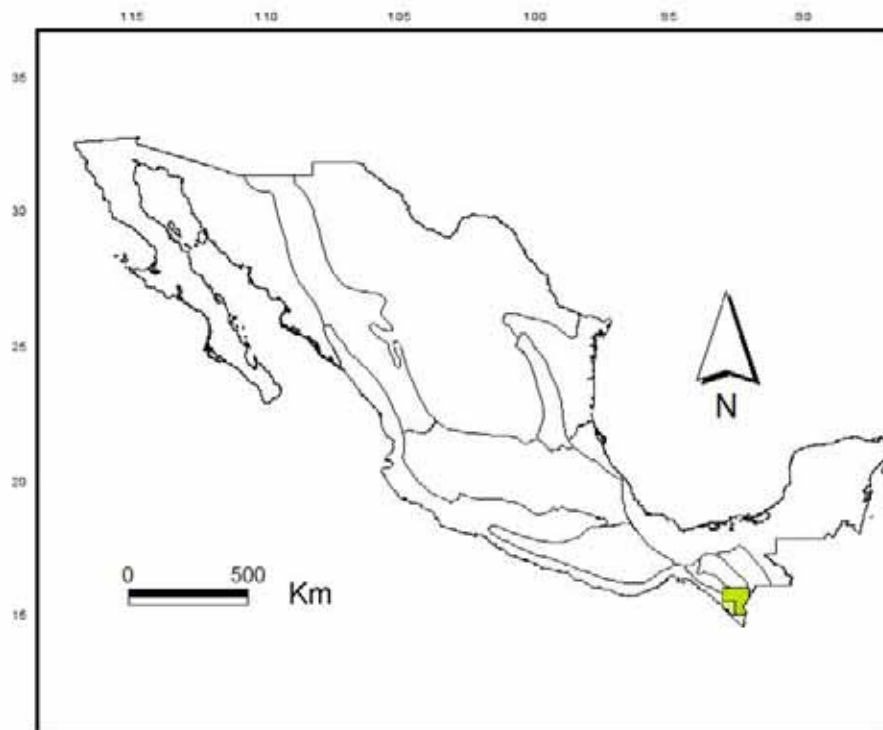


Figura 23. Área de distribución de *Rhabdías* sp. (en *Scinax staufferi*) en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

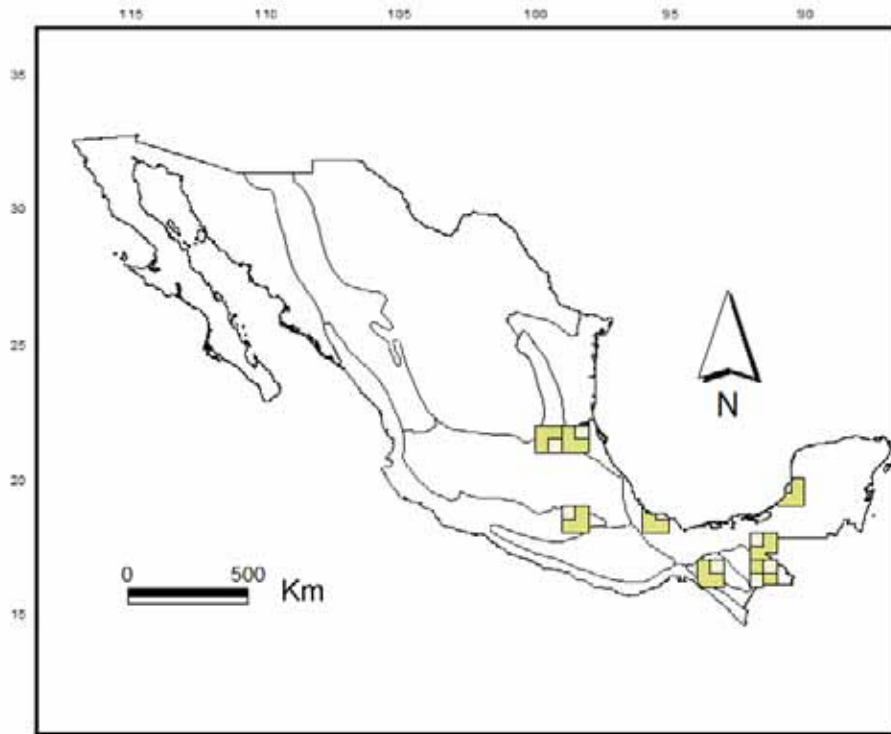


Figura 24. Área de distribución de *Rhabdias* sp. (en *Bufo valliceps*, *B. nebulifer* y *B. canalifer*) en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

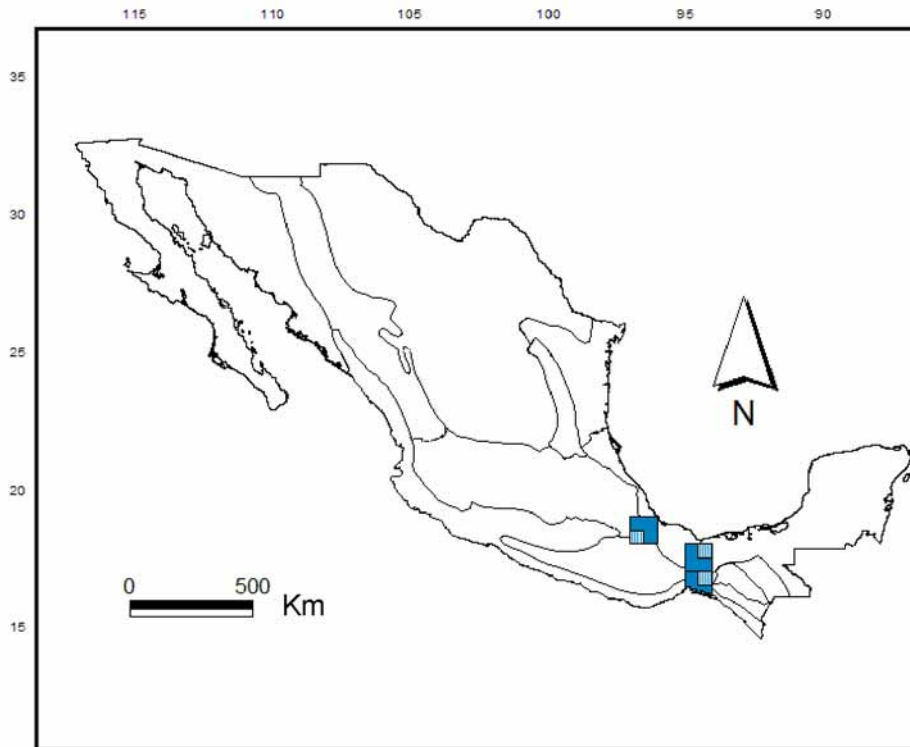


Figura 25. Área de distribución de *Rhabdias* sp. (en *Rana maculata*, *R. cf. forreri* y *R. vaillantii*) en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). Se muestran los cuadros de 1° y 0.5°.

Riqueza específica. Se analizó un total de 24 especies o grupos de *Rhabdias* en cuadrículas de 1° x 1° (un grado), 0.5° x 0.5° (medio grado) y por Estados de la República Mexicana (figuras 26, 27 y 28).

-1° x 1°: Se encontraron tres zonas de alta riqueza específica de *Rhabdias*, con base en la información analizada en cuadros de un grado (figura 26). Dos de ellas (6 y 8 especies respectivamente por cuadro) se ubican en la región de Los Tuxtlas y los límites con el Estado de Oaxaca, hacia la Planicie Costera del Golfo de México en el Estado de Veracruz y la otra zona se localiza sobre la Tierras Bajas del Pacífico, entre el Estado Jalisco y Nayarit (con 6 especies por cuadro).

-0.5° x 0.5°: Se detectaron tres zonas de alta riqueza específica (figura 27). Dos de ellas (6 y 7 especies respectivamente por cuadro) se ubican en la región de Los Tuxtlas, hacia Planicie Costera del Golfo de México en el Estado de Veracruz y la otra zona se localiza sobre la Tierras Bajas del Pacífico, entre el Estado Jalisco y Nayarit (con 5 especies por cuadro).

-Estados: Jalisco es el Estado con mayor riqueza (11 especies) y el Estado de Guerrero (con 10 especies) (figura 28), mientras que en los Estados de Baja California Norte y Sur, Campeche, Estado de México, Guanajuato, San Luis Potosí y Yucatán se distribuye solo una especie.

Registros. Se analizó un total de 226 registros (registros puntuales) de *Rhabdias* por cuadrículas de 1° x 1°, 0.5° x 0.5° y por Estados de la República Mexicana (figuras 29, 30 y 31).

-1° x 1°: Un cuadro presento 21 registros, ocho cuadros entre 8 a 10 registros, 12 cuadros entre 8 a 10 registros, 12 entre 5 a 7 registros, 7 entre 3 a 4 registros y 21 cuadros entre 1 a 2 registros (figura 29). 61 cuadros con registros con *Rhabdias* de un total de 495 cuadros analizados.

-0.5° x 0.5°: Dos cuadros presentaron entre 10 y 11 registros, tres cuadros entre 7 y 8, 7 cuadros entre 5 y 6 registros, 18 cuadros entre 3 y 4 registros y 61 cuadros entre 1 y 2 registros (figura 30). 91 cuadros con registros de *Rhabdias* de un total de 1134 cuadros analizados.

-Estados: El Estado de Guerrero fue el que presentó el mayor número de registros (42), seguido de Oaxaca (27) y por último Veracruz (25). El Estado de México y San Luis Potosí contienen solo un registro (figura 31).

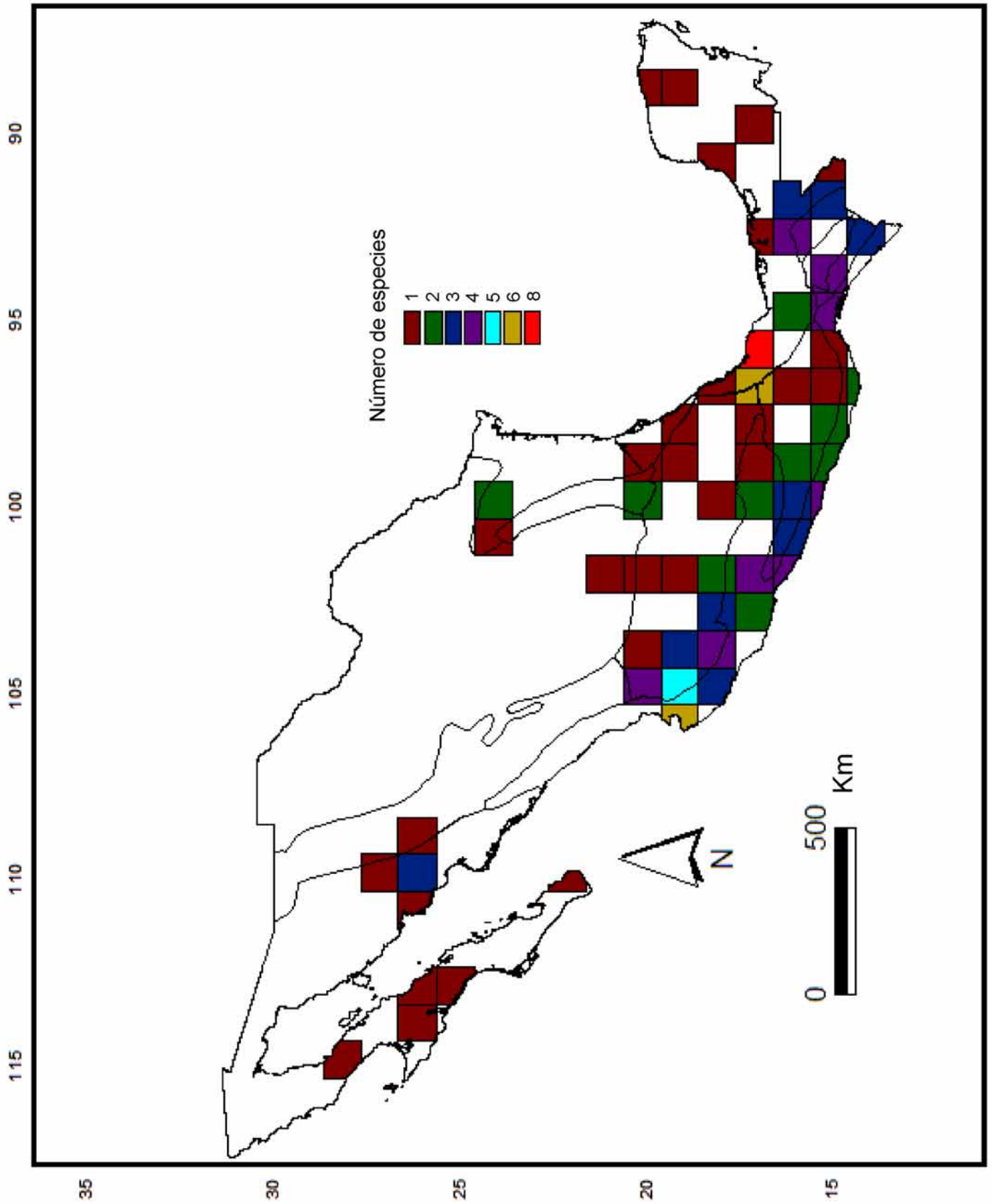


Figura 26. Riqueza de específica de *Rhabdias* spp. por cuadros de 1° x 1°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).

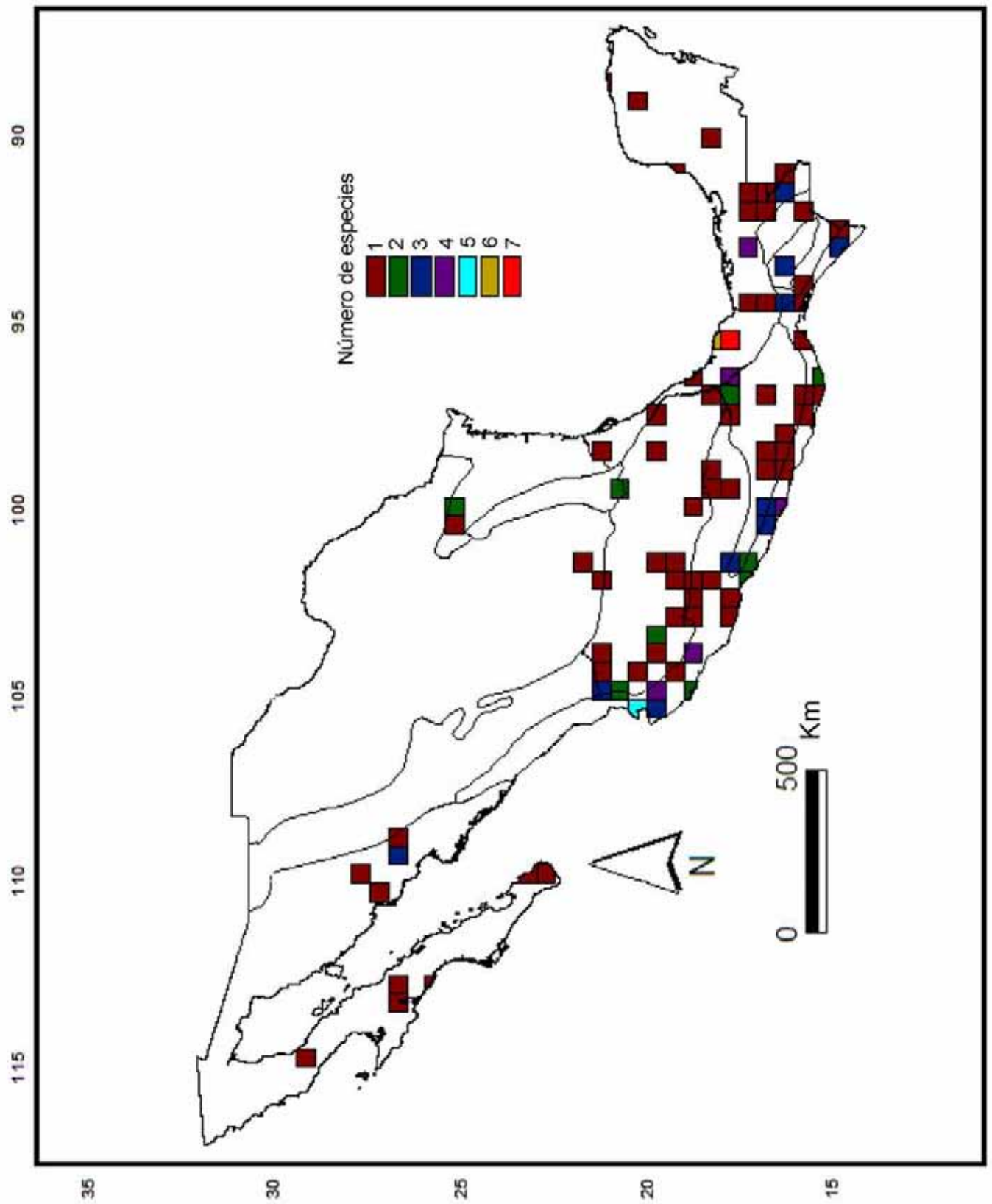


Figura 27. Riqueza específica de *Rhabdias* spp. cuadros de 0.5° x 0.5°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).

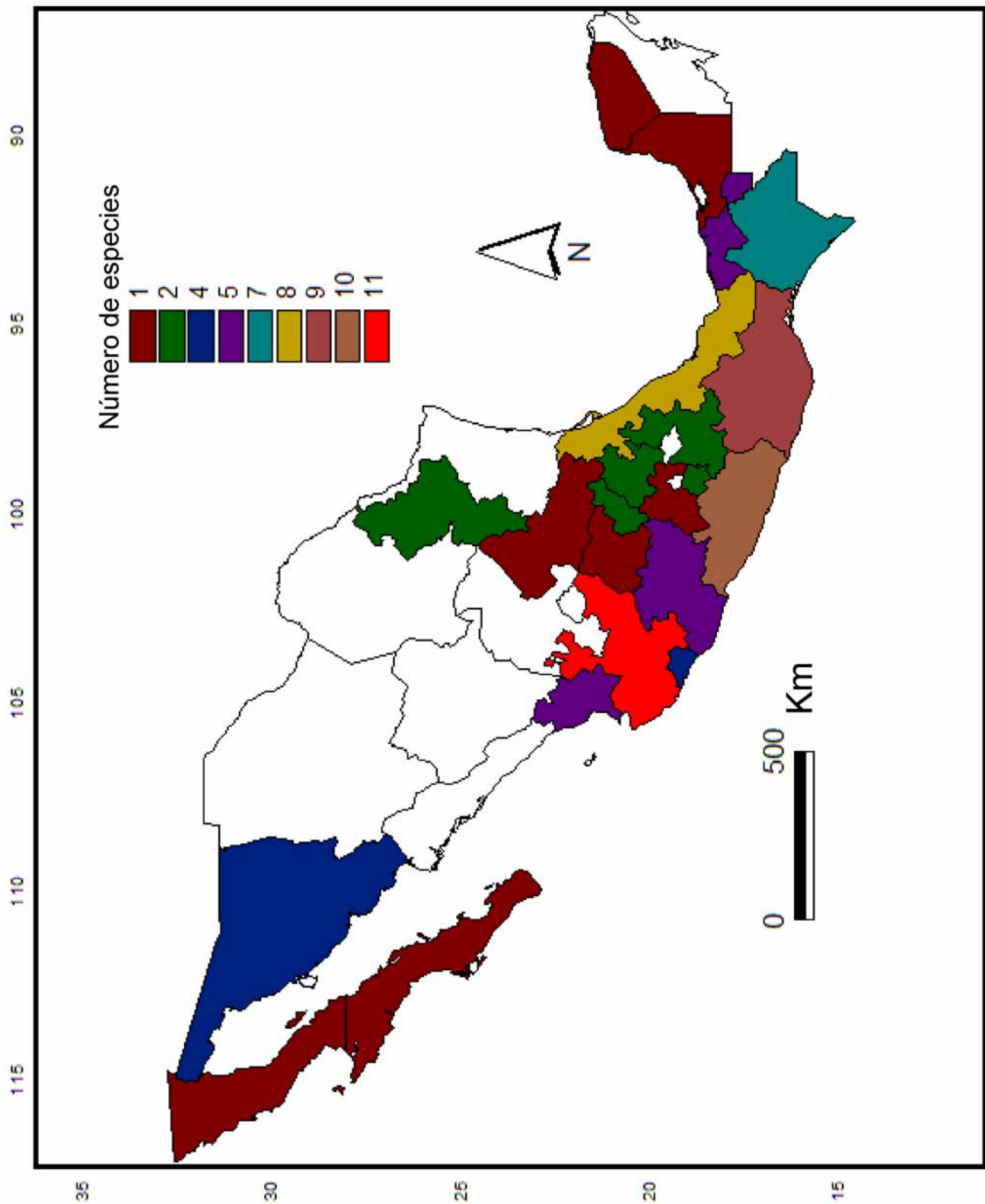


Figura 28. Riqueza específica de *Rhabdias* spp. por Estados de la República Mexicana.

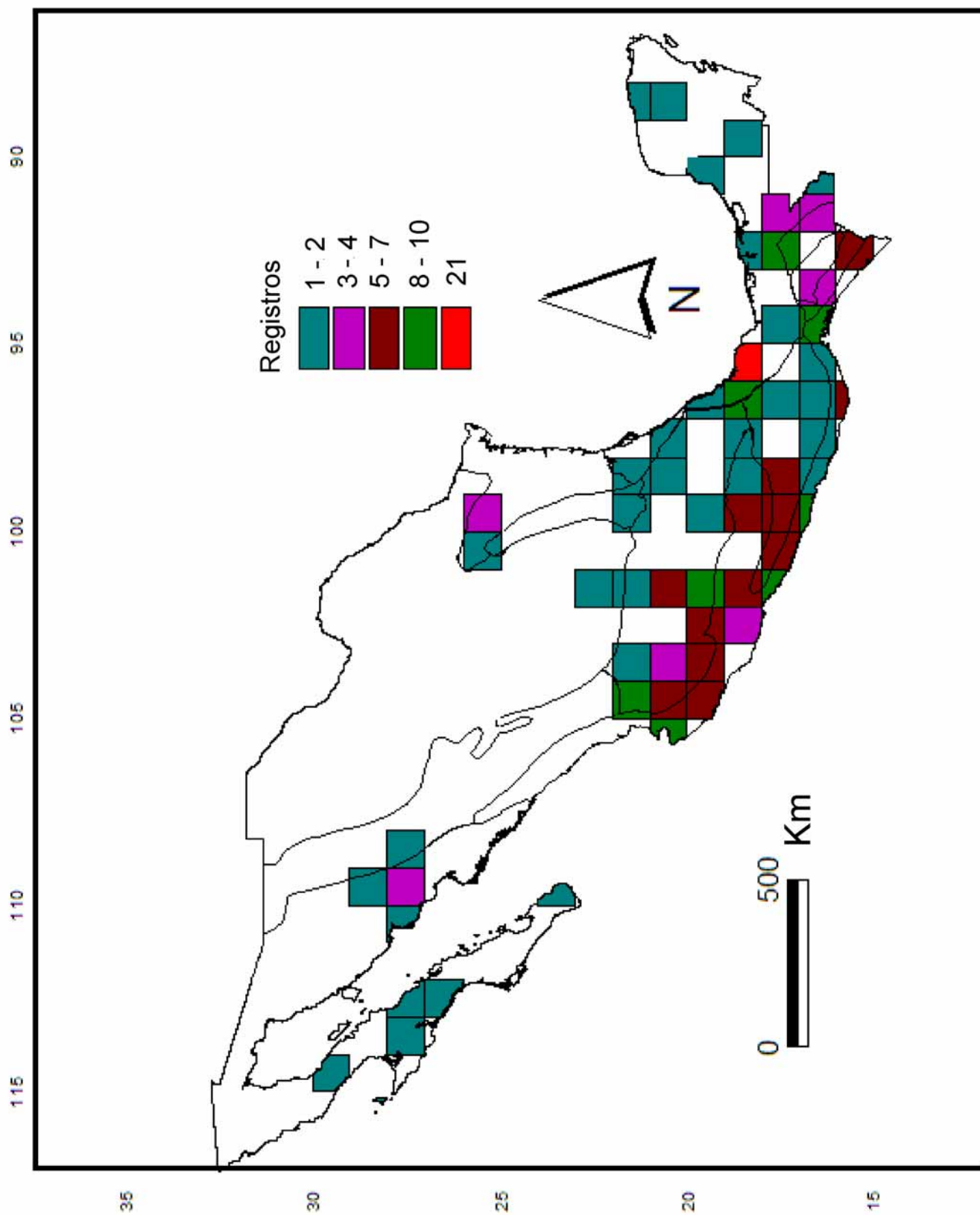


Figura 29. Número de registros de *Rhabdias* spp. por cuadros de 1° x 1°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).

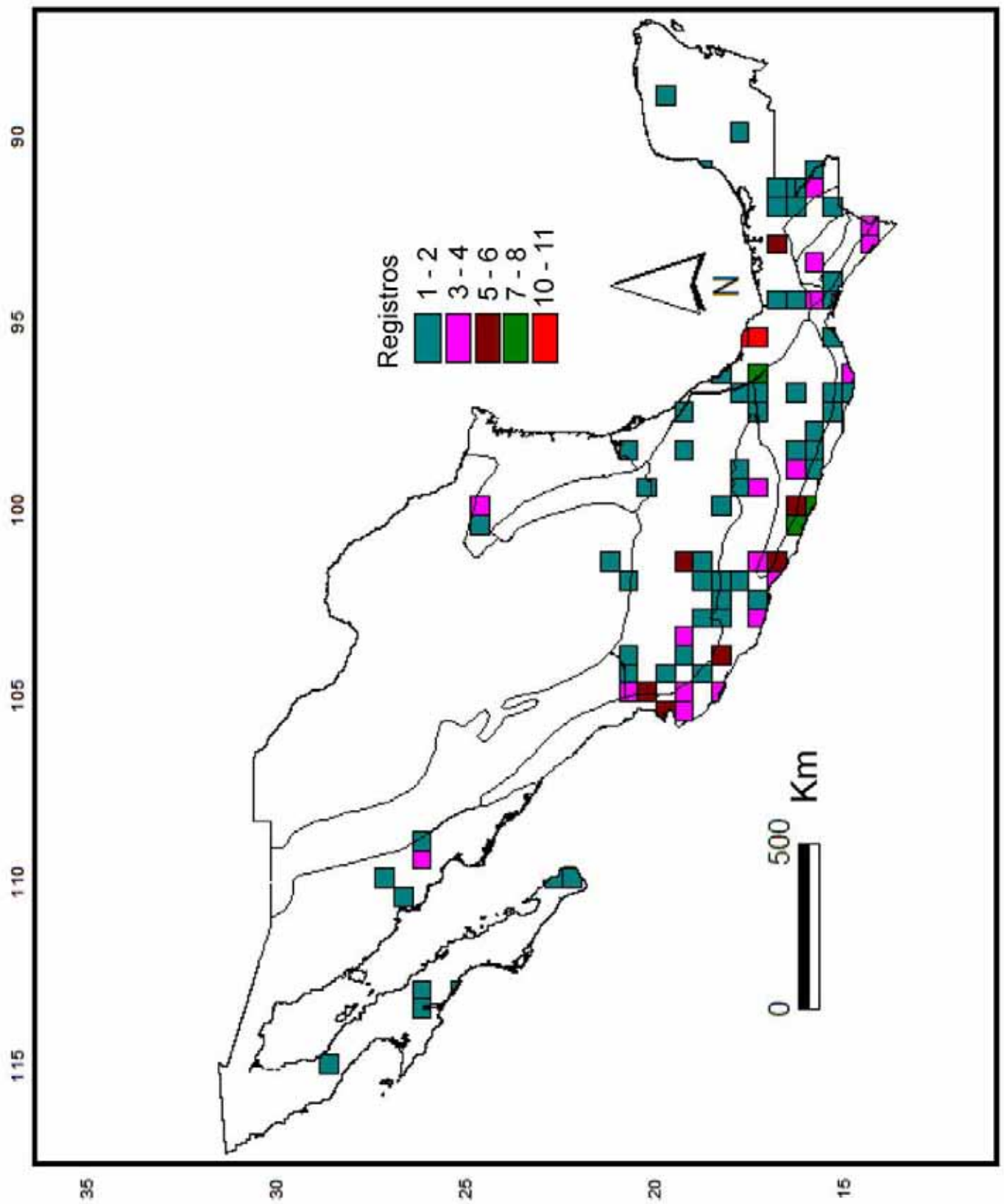


Figura 30. Número de registros de *Rhabdias* spp. cuadros de 0.5° x 0.5°, en el marco de la regiones propuestas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003).

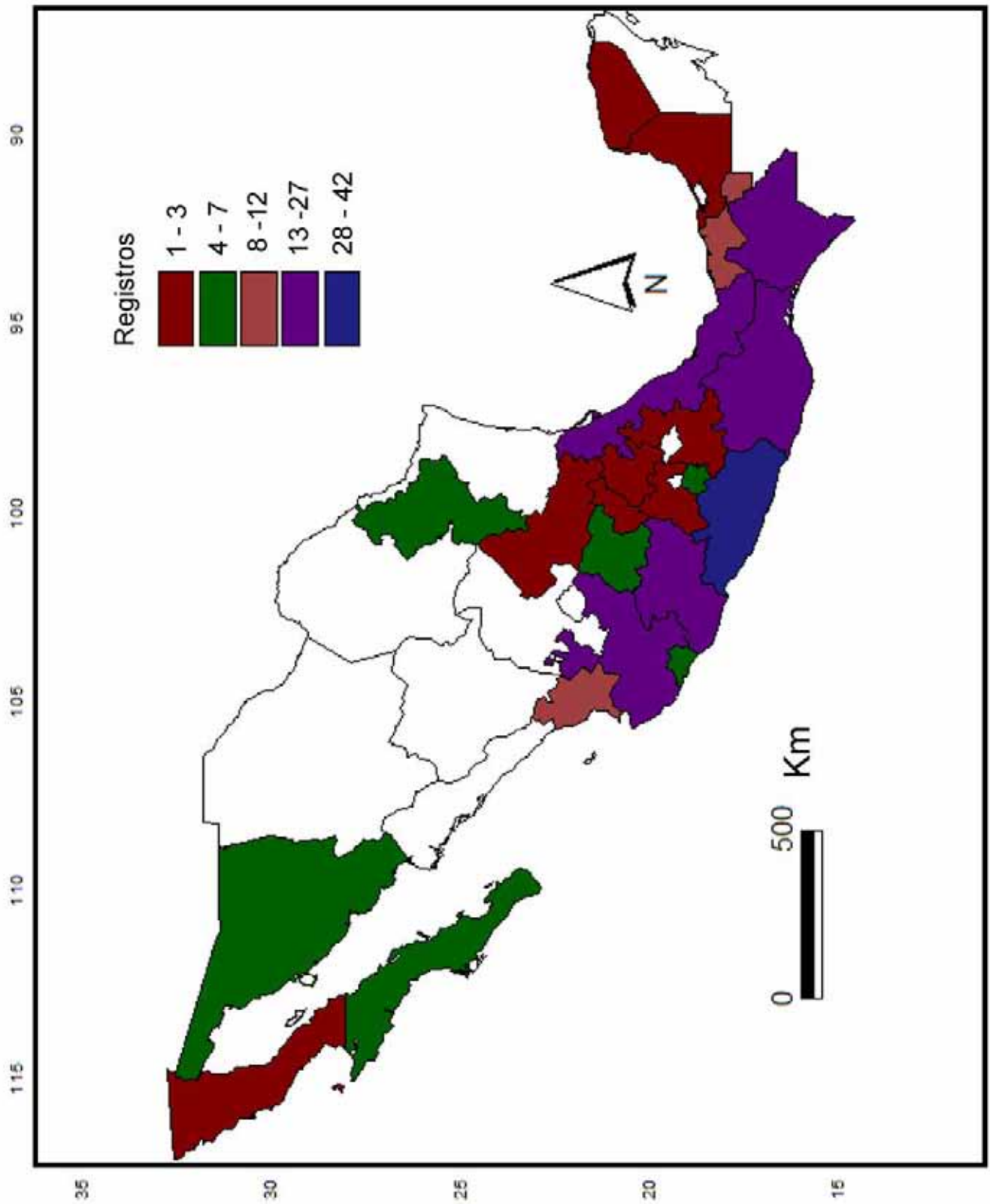


Figura 31. Número de registros de *Rhabdias* spp. por Estados de la República Mexicana.

Hasta el momento solo se han encontrado *Rhabdias* entre el 12.32 % (61 cuadros con 1 a 7 especies presentes de un total de 495 cuadros analizados de un grado) ó el 8.02 % (91 cuadros con 1 a 6 especies presentes de un total de 1134 cuadros analizados de medio grado) de la superficie del territorio nacional, como se puede observar en las figuras 26 y 27. *Rhabdias* se ha encontrado en 22 Estados, mientras que Baja California Norte y Sur, Campeche, Estado de México, Hidalgo, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí y Yucatán representan los Estados menos explorados y con menor número de registros para este nemátodo pulmonar de anfibios y reptiles (figura 28). La mayor parte de la información se concentra del centro al sur del país, siendo los Estados de Guerrero, Oaxaca y Veracruz los que contienen la mayor riqueza específica para el género *Rhabdias* (figura 31, apéndice IV-III).

En general, el centro y norte del país son las zonas del territorio mexicano más inexploradas para éste grupo, así como para otros parásitos de anfibios y reptiles (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2002) y no se ha encontrado registro alguno de *Rhabdias* en los Estados de Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Quintana Roo, Sinaloa, Tamaulipas, Tlaxcala y Zacatecas (figura 31).

Cabe mencionar que Guerrero es el Estado que presenta el mayor número de registros (42), seguido de Oaxaca (27) (figura 31, apéndice IV-III), sin embargo, Jalisco es el que presenta la mayor riqueza específica (11 especies): nueve típicas de anfibios: *R. alabialis* (*sensu lato*), *R. americanus*, *R. manantlanensis*, *R. neotropicalensis*, *R. pseudospherocephala*, *R. ranae*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia la "vertiente del Pacífico") y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*); y dos de reptiles: *R. lamothei* y *R. cf. fuscovenosa* (*sensu lato*). El Estado de Guerrero cuenta con diez especies: ocho de anfibios: *R. kuzmini*, *R. neotropicalensis*, *R. pseudospherocephala*, *R. ranae*, *Rhabdias* sp. (en *Pachymedusa dacnicolor*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia la "vertiente del Pacífico"), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrenensis*) y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*); y dos de reptiles: *R. cf. fuscovenosa* (*sensu lato*) y *R. leonae* y Oaxaca con siete de anfibios: *R. alabialis* (*sensu lato*), *R. pseudospherocephala*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia el "Golfo de México"), *Rhabdias* sp. (en *Rana maculata*, *R. cf. forreri* y *R. vaillantii*), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrenensis*) y *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia la "vertiente del Pacífico"); y dos de reptiles: *R. cf. fuscovenosa* (*sensu lato*) y *R. cf. nicaraguensis* (figura 28, apéndice IV-III).

El Estado de Oaxaca cuenta con el mayor número de registros, pero no coincide con el mayor número de especies (las cuales se localizan en Jalisco), estas observaciones difieren el patrón descrito para los anfibios y reptiles mexicanos por Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006)

Se ha observado que los Estados de Veracruz, Oaxaca y Chiapas contienen la mayor riqueza específica y el mayor número de registros para estos vertebrados (Flores-Villela y Gerez, 1994; Flores-Villela et al., 2004; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), sin embargo, no hay una correlación entre los números de registros y la riqueza específica con respecto del área del Estado (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), más bien esta relacionado con el esfuerzo de recolecta, esta situación también ocurre con el género *Rhabdias* (figuras 32, 33 y 34).

La regresión lineal del área el Estado con respecto al número de registros (figura 32) ($R^2 = 0.0793$ y $p=0.2042$) y el área de del Estado y la riqueza específica (Figura 33) ($R^2 = 0.0994$ y 0.1530) no muestran correlación. Sin embargo, al analizar la riqueza y el número de registros (figura 34), existe correlación ($R^2 = 0.8665$ y $p<0.001$).

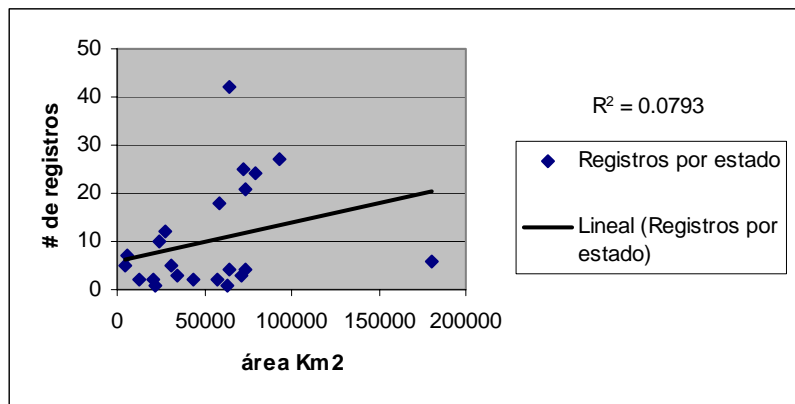
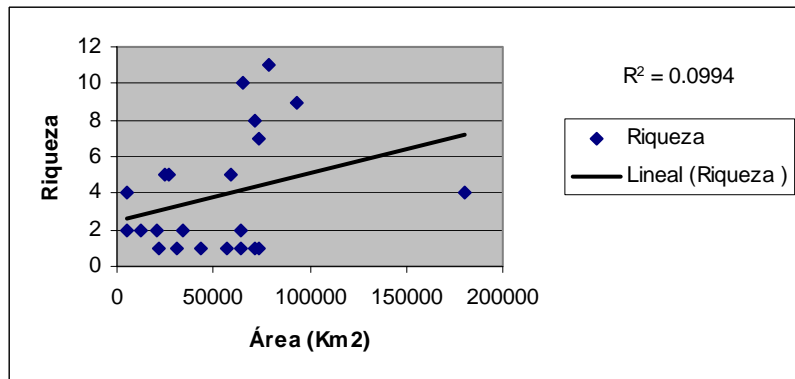


Figura 32. Correlación entre el área de cada estado con el número de registros de *Rhabdias* sp. ($p=0.2042$).



Figuras 33. Correlación entre el área de cada estado con la riqueza de *Rhabdias* sp. ($p=0.1530$).

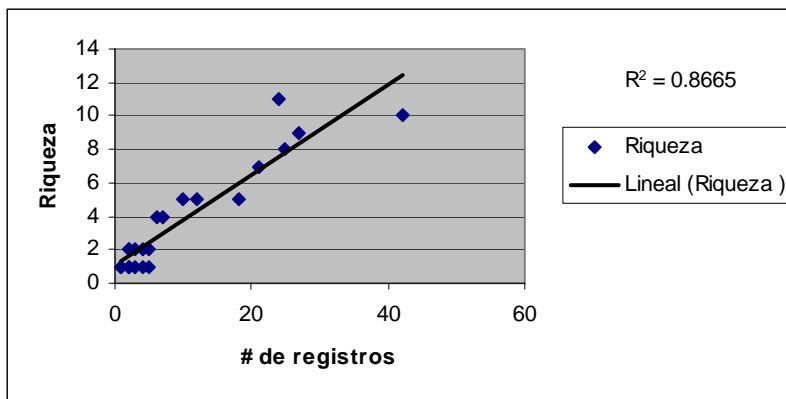


Figura 34. Correlación entre el número de registros de y la riqueza específica de *Rhabdias* sp. ($p < 0.001$)

De los 226 registros analizados, *Rhabdias pseudospherocephala* es la especie que contiene el mayor número de registros (43 registros; equivalente al 19.02% de los 226 registros que analizamos del género en México), seguida de *R. cf. fuscovenosa* (30 registros, 13.27%) y *R. alabialis (sensu lato)* (21, 9.29%) (tabla III y IV). Probablemente esto se debe a que sus huéspedes pueden capturarse fácilmente (*Bufo marinus* ó *Thamnophis melanogaster*), debido a su abundancia en las localidades en donde se encuentran o porque sus sitios de recolecta son accesibles y el esfuerzo de muestreo ha sido mayor (tabla III, IV y apéndice IV-III).

Tanto *Rhabdias pseudospherocephala* como *R. alabialis*, son parásitos típicos de *Bufo marinus* (Bufonidae), estos nemátodos ocupan el segundo y tercer lugar respectivamente en cantidad de registros (apéndice IV-III). Un caso similar ocurre con la familia de su huésped (Bufonidae), la cual ocupa el segundo lugar (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), el patrón observado entre el número de registros del parásito y la familia de su huésped, podría estar influenciado por la disponibilidad de material en las diferentes localidades analizadas.

No hay diferencias significativas entre riqueza y el tamaño del cuadro para *Rhabdias*, en la figura 35 se muestra que se sobreponen las desviaciones estándar de la riqueza promedio para los cuadros de uno y medio grado. Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006), tampoco encuentran diferencias a estas escalas y la relación con la riqueza promedio para la herpetofauna mexicana.

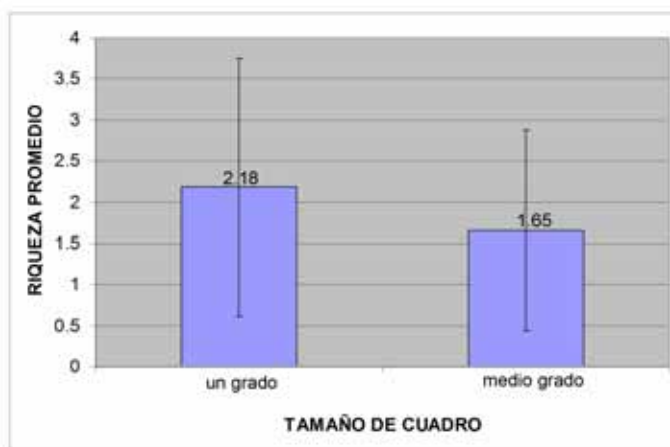


Figura 35. Riqueza promedio de *Rhabdias* sp. por cuadros de uno medio grado, mostrando su desviación estándar.

A pesar de que las familias Hylidae y Leptodactylidae representan el primer y tercer lugar respectivamente, en cantidad de registros de la herpetofauna mexicana (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), las especies de *Rhabdias* que se han encontrado como parásitas en estas familias huéspedes están representados por pocos registros (ej. *Rhabdias manantlanensis* de *Eleutherodactylus occidentalis*, *Rhabdias* sp. de *Scinax staufferi*) (apéndice IV-III). Estas familias de huéspedes se han estudiado muy poco, debido principalmente a la poca accesibilidad del material en las recolectas y la baja prevalencia¹⁵ del parásito (Martínez-Salazar, 2008), en comparación con *Rhabdias pseudospherocephala* o *R. alabialis* (Martínez-Salazar Obs. Per.).

Cabe resaltar que el género *Rana* ocupa el primer lugar en cuanto al número de registros en México y este grupo de huéspedes aloja 6 especies de *Rhabdias*, las cuales no están representadas por muchos registros (apéndice IV-III), aun cuando este grupo de vertebrados ha sido de gran interés en varios estudios helmintológicos (Pérez-Ponce de León et al., 2002) y el esfuerzo de muestreo ha sido considerable en comparación con otros grupos (ej. miembros de la familia Hylidae).

Estos estudios se han centrado principalmente hacia ciertas especies por ejemplo, *Rana montezumae* (Lamothe-Argumedo et al., 1997; Pérez-Ponce de León et al., 2000), *R. vaillanti* (Goldberg et al., 2002; Paredes-Calderón et al., 2004), *R. berlandieri* (León-Règagnon, 2005; Guillén-Hernández, 1992¹⁶) o *R. cf. forreri* (Cabrera-Guzmán et al., 2002), donde al menos las tres últimas especies son un tanto más accesibles en comparación con otras especies de huéspedes y sus rhabdiásidos con distribuciones restringidas, por ejemplo el taxón de *Rana sierramadrensis*.

¹⁵ La prevalencia se define como el número de huéspedes parasitados del total de organismos examinados.

¹⁶ Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

Reconocemos que el conocimiento de la riqueza específica de este grupo aun es incompleto (figura 28), aún cuando este nemátodo es uno de los parásitos más comunes en estos grupos de vertebrados y el presente trabajo forma parte de una iniciativa para inventariar la helmintofauna de anfibios y reptiles, que se ha realizado en diferentes Estados de la República Mexicana desde ya hace más de 10 años.

Se han logrado analizar grupos de herpetozoos que no se habían estudiado previamente gracias a este tipo de iniciativas y que han contribuido al conocimiento actual de género *Rhabdias* en México, ej. *Eleutherodactylus occidentalis*, *Norops megapholidotus*, *Rana sierramadrensis*, *Scinax staufferi*, *Leptodeira maculata*, donde se han logrado reconocer especies nuevas de este nemátodo pulmonar (Martínez-Salazar, 2006; 2008; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006; Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Con base en este estudio y con la información que hasta el momento contamos, podemos sugerir que la diferencia del número de registros en *Rhabdias* podría estar asociada a factores tales como la heterogeneidad del muestreo y patrones de distribución restringida de los huéspedes y sus especies de *Rhabdias*, o una combinación de ambos factores.

Por ejemplo, *Rhabdias* sp. es parásita de *Rana sierramadrensis* presenta una distribución restringida (y con pocos registros), mientras *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* del Golfo de México y Costa Rica) a pesar de ser parásita de varias especies del género *Rana* (ej. *R. vaillanti*, *R. brownorum*, *R. berlandieri* y *R. maculata*) contiene más registros en comparación con aquellas especies de distribución restringida, pero una cantidad relativamente menor en comparación de *R. pseudospherocaphala* o *R. alabialis*, cuyo huésped es muy fácil de encontrar y presenta una amplia distribución en las Tierras Bajas Tropicales. Esto aunado a que este huésped tiene capacidades de dispersión mayores en comparación con las especies de huéspedes y sus *Rhabdias* de distribución restringida (*Bufo marinus* –distribución amplia vs. *Rana sierramadrensis*- distribución restringida) (tabla IV).

En la actualidad no es muy claro conocer que condiciones abióticas o bióticas son las que favorecen la dispersión y establecimiento de las poblaciones de *Rhabdias*, podrían estar interactuando quizás los dos factores. Por un lado, los factores históricos en la evolución de este grupo de nemátodos y su alta preferencia hospedatoria, asociadas a la amplia o restringida distribución de las diferentes especies de *Rhabdias*, y por otro lado, a las condiciones favorables de temperatura y humedad que prevalecen en la mayoría de las distribuciones geográficas de las especies de *Rhabdias*; dado que en lugares muy áridos o en especies de reptiles asociados a estos ambientes extremos no se ha logrado encontrar alguna especie de

Rhabdias, a pesar de que se ha buscado, como en el grupo *Sceloporus* (Martínez-Salazar Obs. Per.).

Rhabdias cf. *nicaraguensis*, *R. manantlanensis*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Hyla microcephala*), *Rhabdias* sp. (parásito de *Pachymedusa dacnicolor*) y *Rhabdias* sp. (parásito de *Scinax staufferi*) son las especies o grupos de que sólo presentaron un registro (equivalente al 0.44% cada una de las especies de los 226 registros totales que obtuvimos en este análisis) (tabla III y IV). Ochoa-Ochoa y Flores-Villela (2006), mencionan que las familias de herpetozoos con mayor cantidad de registros podrían estar asociados a la amplia distribución de los mismos, este patrón también puede observarse claramente en *Rhabdias* con una amplia distribución, en comparación con las especies de distribución restringida como ya se ha mencionado (ej. *Rhabdias pseudospherophala* parásito de *Bufo marinus* vs. *R. leonae* parásito de *Norops megalohidotus*) (ver figuras 6 y 19, tabla IV).

En el caso particular de *Rhabdias* sp. (parásito de *Hyla microcephala*) (= lo que consideraron como *R. tobagoensis* en Goldberg et al., 2002), se ha registrado en una ocasión y no se ha vuelto a encontrar, a pesar de que se han examinado algunos ejemplares de ese huésped en la misma región, la localidad de Los Tuxtlas en el Estado de Veracruz. Lo mismo ha ocurrido con *Rhabdias* sp. (parásito de *Pachymedusa dacnicolor*), ya se han examinado *P. dacnicolor* en otros lugares del país donde se distribuye –Nayarit y Jalisco (Martínez-Salazar Obs. Per.) y no se ha vuelto a encontrar.

Se detectaron tres zonas de alta riqueza específica para *Rhabdias* con base en la información analizada para los cuadros de 1° x 1°, los cuales se localizan principalmente sobre las Tierras Bajas Tropicales, en la Planicie Costera del Golfo de México (ej. la región de los Tuxtlas, Veracruz, es área muy explorada) (figura 26, tabla III). Este patrón se ha observado con anterioridad para anfibios y reptiles, donde Veracruz presenta la mayor cantidad de registros y la mayor riqueza específica (Flores-Villela y Navarro, 1993; Flores-Villela y Gerez, 1994; Flores-Villela y Goyenechea, 2001), de la misma forma que para otros grupos de vertebrados en México (Ramammorthy et al., 1993). La alta riqueza de herpetozoos en el Estado de Veracruz, está asociado a una mayor diversidad de ambientes y micro ambientes, a la accidentada topografía y a una historia biogeográfica compleja, debido a que están presentes elementos tropicales, templados y una gran cantidad de grupos endémicos (Flores-Villela y Gerez, 1994; Pineda y Halffter, 2005; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006), por lo que la riqueza de especies en ambientes heterogéneos se ha observado que es notablemente mayor (Pineda y Halffter, 2005).

La primera zona corresponde al cuadro 387, contiene especies en su mayoría de afinidad neotropical (ver tabla IV, figura 26) [ej. *R. alabialis* (*sensu lato*), *R. neotropicalensis*, *R. pseudosphaerocephala*, *Rhabdias* sp. (en *Bufo valliceps*, *B. nebulifer* y *B. canalifer*), *Rhabdias* sp. (parásito de *Hyla microcephala*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. "Golfo de México"), y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) y sólo *R. cf. fuscovenosa* es considerada como neártica, *R. cf. fuscovenosa*, sin embargo éstas especies tienen una distribución más amplia, que no restringe a México.

La segunda zona corresponde al cuadro 386, también contiene especies elementos con afinidad neotropical (figura 26) [ej. *R. alabialis* (*sensu lato*), *R. pseudosphaerocephala*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. "Golfo de México"), *Rhabdias* sp. (en *Rana maculata*, *R. cf. forreri* y *R. vaillanti*) y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*)], sin embargo solo una especie, *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*) se considera endémica de distribución exclusiva para México, el resto de estas especies son consideradas como no endémicas para México (figura 26, tabla III y IV).

La tercera zona detectada se localiza en las Tierras Bajas del Pacífico, entre los Estados de Jalisco y Nayarit (con seis especies por cuadro), correspondiente al cuadro 317 (figura 26). En éste también predominan los elementos neotropicales (ej. *R. alabialis* (*sensu lato*), *R. neotropicalensis*, *R. lamothei*, *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia la "vertiente del Pacífico") y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*)), solamente dos de ellas son especies endémicas (*R. lamothei* y *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia la "vertiente del Pacífico")), y se observa la presencia de una especie completamente neártica (*R. americanus*).

También se logran identificar tres zonas de alta riqueza específica en el análisis de cuadros de 0.5° X 0.5°, con un predominio de especies neotropicales en estos cuadros (cuadro 940, 981 y 743), éstos corresponden con las detectadas en los cuadros de 1° x 1°, se localizan también sobre las Tierras Bajas Tropicales en la Planicie Costera del Golfo de México y Pacífico, pero su composición específica es un poco diferente a la detectada por los cuadros de 1° x 1°. A continuación se detallan las diferencias:

La primera zona corresponde al cuadro 940 (figura 27), se distribuyen especies no endémicas para México (tabla IV), ej. *R. alabialis* (*sensu lato*), *R. neotropicalensis*, *R. pseudosphaerocephala*, *Rhabdias* sp. (en *Bufo valliceps*, *B. nebulifer* y *B. canalifer*), *Rhabdias* sp. (parásito de *Hyla microcephala*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. "Golfo de México").

Tabla IV. Número de registros de *Rhabdias* analizados en el presente trabajo≈

Especie o grupo de <i>Rhabdias</i>	No. de registros	% de registros* (N= 226)
De anfibios		
Bufonidae		
<i>R. americanus</i> NE ¹	6	2.65
<i>R. alabialis (sensu lato)</i> NE ²	21	9.29
<i>R. füelleborni</i> NE ²	2	0.88
<i>R. kuzmini</i> E ²	5	2.21
<i>R. pseudospherocephala</i> NE ²	43	19.02
<i>Rhabdias</i> sp. nov. (parásito de <i>Bufo marmoratus</i>) E ²	6	2.65
<i>Rhabdias</i> sp. E? (parásito de <i>Bufo</i> spp.) ²	10	4.42
Ranidae		
<i>R. ranae</i> NE ¹	14	6.19
<i>R. savagei</i> NE ²	3	1.32
<i>Rhabdias</i> sp. nov. NE (parásito de <i>Rana</i> spp. del Golfo de México) ²	17	7.52
<i>Rhabdias</i> sp. nov. E (parásito de <i>Rana</i> spp. del Pacífico) ²	14	6.19
<i>Rhabdias</i> sp. nov. E (parásito de <i>Rana sierramadrensis</i>) ²	4	1.76
<i>Rhabdias</i> sp. E? (parásito de <i>Rana</i> spp.) ²	5	2.21
Brachycephalidae		
<i>R. manantlanensis</i> E ²	1	0.44
Hylidae		
<i>Rhabdias</i> sp. nov. E? (parásito de <i>Pseudacris regilla</i>) ¹	7	3.09
<i>Rhabdias</i> sp. nov. NE (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>) ²	9	3.98
<i>Rhabdias</i> sp. NE? (parásito de <i>Hyla microcephala</i>) ²	1	0.44
<i>Rhabdias</i> sp. E (parásito de <i>Pachymedusa dacnicolor</i>) ²	1	0.44
<i>Rhabdias</i> sp. NE ? (parásito de <i>Scinax staufferi</i>) ²	1	0.44
Leptodactylidae		
<i>R. neotropicalensis</i> NE? ²	15	6.63
De reptiles		
Colubridae		
<i>R. lamothei</i> E ²	7	3.09
<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i> NE ¹	30	13.27
Polychrotidae		
<i>R. leonae</i> E ²	3	1.32
<i>R. nicaraguensis</i> NE ²	1	0.44

≈ E= endémico para México; NE= No endémico para México. 1= Neártico; 2=Neotropical.

*% que corresponden del total de registros.

La segunda zona, en el cuadro 981, en su mayoría compuesto de especies no endémicas para México (figura 27): una neártica (*R. cf. fuscovenosa*) y seis neotropicales, ej. *R. alabialis (sensu lato)*, *R. neotropicalensis*, *R. pseudospherocephala*, *Rhabdias* sp. (en *Bufo valliceps*, *B. nebulifer* y *B. canalifer*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. "Golfo de México") y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*).

Finalmente, la tercer zona detectada se localiza en el cuadro 743 (figura 27), contiene a una especie de afinidad neártica no endémica para México (*R. americanus*), dos especies endémicas y neotropicales (*R. lamothei* y *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia la "vertiente del Pacífico") y dos especies completamente neotropicales, pero no endémicas (*R. alabialis (sensu lato)*, y *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*)) (tabla IV).

Particularmente, México se encuentra localizado entre los límites biogeográficos de las regiones Neártica y Neotropical (Halffter, 1987). Diversos trabajos se han centrado en estudiar la zona límite entre las regiones, conocida como la zona de transición mexicana (ZTM) (Ortega y Arita, 1998; Escalante-Espinosa et al., 2004; Morrone, 2004a; Marshall y Liebherr, 2000), en esta confluyen diferentes grupos biológicos de distintas afinidades (Morrone y Márquez, 2001; Halffter 2003; Morrone, 2005).

En el caso de los parásitos, las afinidades entre las áreas están basadas en la ocurrencia de los parásitos y los huéspedes que parasitan (Pérez-Ponce de León, 2003; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005). Pérez-Ponce de León (2003), ha reconocido que la Mesa Central constituye una zona límite para las distribuciones de varios grupos de helmintos de vertebrados acuáticos de afinidad neártica, sin embargo no es considerada con la información hasta el momento analizada como una zona de transición. Dado que en el análisis de este autor, predominan los parásitos y huéspedes de origen neártico y sus análisis no se sugieren a la Mesa Central como una zona de transición, pero sí menciona que podría ser la zona de Istmo de Tenuantepec, como previamente lo han sugerido otros autores (Halffter, 1987; Morrone y Márquez, 2001) y contrario a la propuesta de que el Eje Neovolcánico Transversal podría ser una zona de transición (Marshall y Liebherr (2000).

En general podemos considerar los cuadros 387, 317 para un grado, como los cuadros 981 y 743, podrían corresponder con la zona de transición con la información analizada, adicionalmente, coinciden con que son las más ricas (figura 26, 27 y 36). Estos cuadros se localizan sobre las Tierras Bajas del Pacífico en el límite oeste del Eje Neovolcánico Transversal y en la Planicie Costera del Golfo de México con límites al este con el Eje Neovolcánico Transversal.

Además de esos cuadros, existen otras partes donde existe la convergencia entre las áreas de distribución de *Rhabdias ranae* de afinidad neártica (figura 8) y varias de las especies de afinidad neotropical [ej. *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico), *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*), *R. kuzmini*, *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*), *R. pseudospherocephala*], es notorio y que localizan principalmente en los límites entre las Tierras Bajas del Pacífico, el Eje Neovolcánico Transversal, la Cuenca del Balsas y la Sierra Madre del Sur (figuras 6, 11, 12, 15). En general, estas áreas en su mayoría corresponden con la ZTM que se ha delimitado a las áreas montañosas del centro del país, la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Neovolcánico Transversal, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur (Morrone, 2005).

A diferencia del trabajo de Pérez-Ponce de León (2003), podemos considerar que para este grupo de nemátodos pulmonares de anfibios y reptiles, los límites entre las Tierras Bajas del Pacífico y el Eje Neovolcánico Transversal, la Cuenca del Balsas y la Sierra Madre del Sur podrían constituir zonas de transición como lo han sugerido en otros grupos, por ejemplo, para un grupo de lagartijas (*Sceloporus*) la ZTM correspondía las cercanías de Mazatlán, sobre la Cuenca del Balsas, hasta el sur de Puebla; al este por el norte de Tampico hasta el Trópico de Cáncer (Smith, 1941). En murciélagos, la ZTM se ubica en el límite norte de la Sierra Madre Occidental hasta el Golfo de México, el Eje Neovolcánico Transversal, parte de la Cuenca del Balsas y las tierras altas de los Estados de Oaxaca y Chiapas (Ortega y Arita, 1998) y se asemejan a los resultados de Corona et al. (2006) en insectos.

Para varios grupos de insectos, peces, reptiles y plantas la ZTM se localiza en a lo largo del Eje Neovolcánico Transversal (Marshall y Liebherr, 2000); para insectos se ha reconocido las Sierras Madre Occidental y Occidental, el Eje Neovolcánico Transversal, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur (Morrone y Márquez, 2003; Morrone y Gutiérrez, 2005), estas mismas zonas han sido reconocidas en otros trabajos con insectos (Ochoa et al., 2003) y mamíferos (Escalante-Espinosa et al., 2004).

Ninguna de las especies con distribución y afinidad neártica se distribuyen hasta el Istmo de Tehuantepec, exceptuando *Rhabdias fuscovenosa* (*sensu lato*) que podemos encontrarla hasta en la Península de Yucatán (figura 18). Sin embargo, el área de distribución geográfica de esta especie, debemos considerarla con cautela y no como un elemento decisivo para poder sugerir las posibles zonas de convergencia biótica, dado que los registros de la especie presentan un amplio espectro hospedatorio y se ha sugerido que pudieran tratarse de un complejo de especies (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006); hasta corroborar la identidad específica podremos contribuir en la delimitación de las áreas de distribución de la especie presumiblemente de afinidad neártica

Se ha observado que los cambios pronunciados en la estructura de las áreas de distribución, se predicen en las zonas de transición entre regiones biogeográficas y comúnmente están asociados a gradientes de en la riqueza específica, alto reemplazo espacial de las especies o una combinación de ambos (Ruggiero y Ezcurra, 2003). En ocasiones, las zonas de transición poseen una biota empobrecida, mientras que en otras su diversidad es particularmente elevada (Morrone, 2004b).

En general la extensa ZTM posee una fisiografía variada y compleja, resultado de la historia geológica accidentada que ha prevalecido desde el Cenozoico Medio y como resultado esa riqueza excepcional en flora y fauna, dado por la gran variedad de ambientes (Halffter,

2006). La diversidad adaptativa de las especies se representa a lo largo de gradientes ambientales que podrían representar zonas de transición (Ruggiero y Ezcurra, 2003), las áreas pueden coincidir con altos niveles de riqueza específica, endemismo e impacto de la actividad humana (“hotspot”) y estas se han utilizado para proponer áreas de conservación (Contreras-Medina et al., 2003).

En diversos trabajos se ha observado que las unidades geográficas (cuadros) que contienen un mayor número de especies concuerdan con las áreas más ricas en endemismos (Villaseñor et al., 1988; García-Mendoza, 1995), sin embargo como podemos observar en las figuras 26 y 27, las áreas que contienen una mayor riqueza específica no necesariamente son de las más ricas en endemismos¹⁷ (figura 36), este patrón se ha observado en otros grupos, plantas (Balleza et al., 2005), mamíferos (Ceballos y Rodríguez, 1993; Fa y Morales, 1993), aves (Escalante-Pliego et al., 1993) y en anfibios y reptiles (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006). Por ejemplo, el cuadro 348 localizado principalmente sobre las Tierras Bajas del Pacífico y alcanza un área del Eje Neovolcánico Transversal (figura 36.1), tiene la mayor cantidad de especies endémicas (n= 3, tabla VI), sin embargo este cuadro no es el más rico, sino que es otro localizado cerca de la Planicie Costera del Golfo de México (cuadro 387, figura 26).

Podría estar asociado a que la gran mayoría de anfibios y reptiles endémicos presentan una distribución restringida y a sus historias biogeográficas complejas (Flores-Villela, 1996; Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006) y por ende lo observado con sus *Rhabdias*, ej. pocos registros de *Rhabdias leonae* y ubicados solamente en la Sierra de Malinaltepec, Guerrero, donde *Norops megapholidotus* su huésped, es endémico y ninguna de las áreas de distribución de las otras especies de *Rhabdias* endémicas¹⁸ están en simpatría¹⁹, endopatría o homopatría con respecto a *R. leonae* (tabla VI), por lo que a pesar de ser endémica no esta dentro de las zonas más ricas de endemismos, ni de riqueza específica.

Podemos considerar que hasta este momento con la información existente, consideramos que no es suficiente para establecer un patrón generalizado en cuanto a la riqueza de este grupo de nemátodos pulmonares en el contexto de la biodiversidad mexicana (diversidad alfa) (figuras 26 y 27), dado que en los cuadros con mayor riqueza específica alcanzan solamente el

¹⁷ Un área de endemismo se define por la congruencia o superposición de las áreas de distribución de dos o más taxones endémicos (Morrone, 1994; Ruggiero y Ezcurra, 2003). De ahí la importancia de observar la relación que guardan las áreas de distribución de dos taxones, por lo que la identificación y delimitación de las áreas de endemismo constituye el punto de partida para elaborar hipótesis acerca de sus interrelaciones históricas y la forma en la que se diferenciaron los elementos de sus biotas (Crisci et al., 2000).

¹⁸ Una especie endémica es aquella circunscrita aun solo lugar, no importa si es restringida o amplia (Organista-Espinosa et al., 2001).

¹⁹ Endopatría: cuando un área de distribución queda anidada en una de mayor tamaño; alelopatría: dos áreas de distribución tienen una superposición parcial; alopatría: cuando dos áreas de distribución son completamente excluyentes (Espinosa et al., 2001).

33.3% de la riqueza total de especies de *Rhabdias* reconocidas en México en el caso de los cuadros de un grado y del 29.16% en el caso de los cuadros de medio grado.

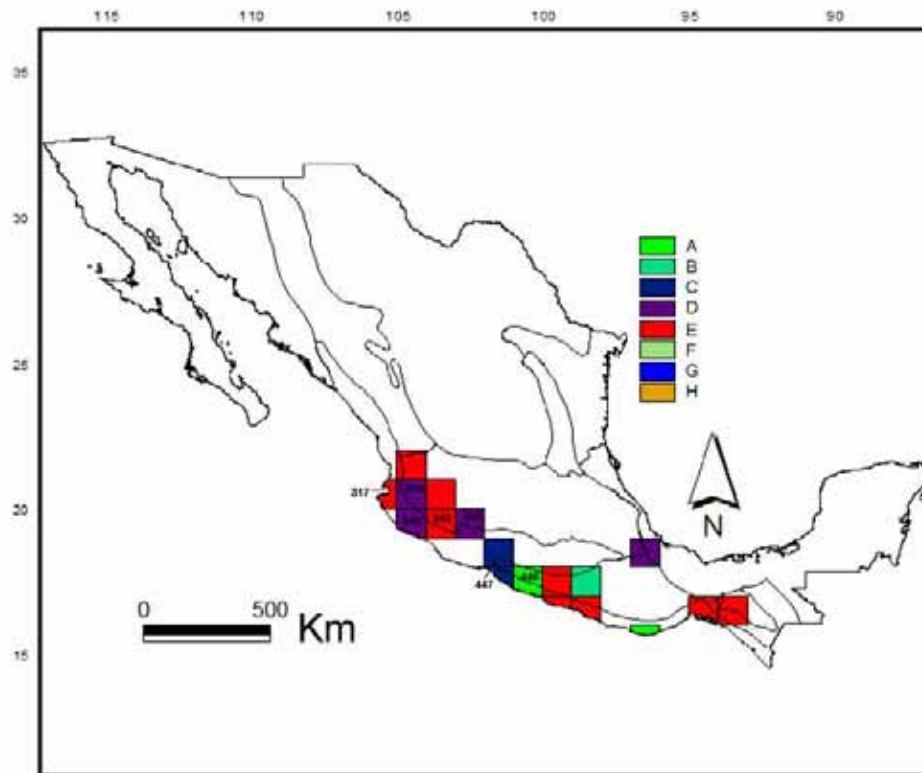
La diversidad alfa de *Rhabdias*, en promedio²⁰, fue de 2.19 especies por cada cuadro de un grado y vario notablemente entre cuadros oscilando entre ocho a una especie en los cuadros más pobres; mientras que para los cuadros de medio grado fue de 1.64 especies por cada cuadro de medio grado y osciló entre siete a una especie (ver figuras 26 y 27). Esta información aunada al escaso conocimiento del grupo en otras regiones, como el Centro y Norte del País (figura 28) y la intensidad de esfuerzo de recolecta que se ha centrado principalmente a lo largo de las Tierras Bajas del Pacífico y en algunas zonas hacia el Golfo de México, nos permiten a pesar de todo contribuir al conocimiento de la biodiversidad de un grupo de helmintos en México, aun cuando lo observado pudiera ser un artefacto del propio muestreo.

En general, se puede observar un predominio de especies con afinidad neotropical (21) y solamente tres consideradas como neárticas (*Rhabdias ranae*, *R. cf. fuscovenosa* y *Rhabdias* sp. (parásito de *Pseudacris*) (tabla IV), de las neotropicales solo *R. kuzmini*, *R. manantlanensis*, *R. lamothei*, *R. leonae*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*), *Rhabdias* sp. (*Rana* sp. hacia la "vertiente del Pacífico"), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) y *Rhabdias* sp. (en *Pachymedusa dacnicolor*) son endémicas para México (figuras 5, 7, 11, 12, 13, 17, 19 y 22, tabla IV).

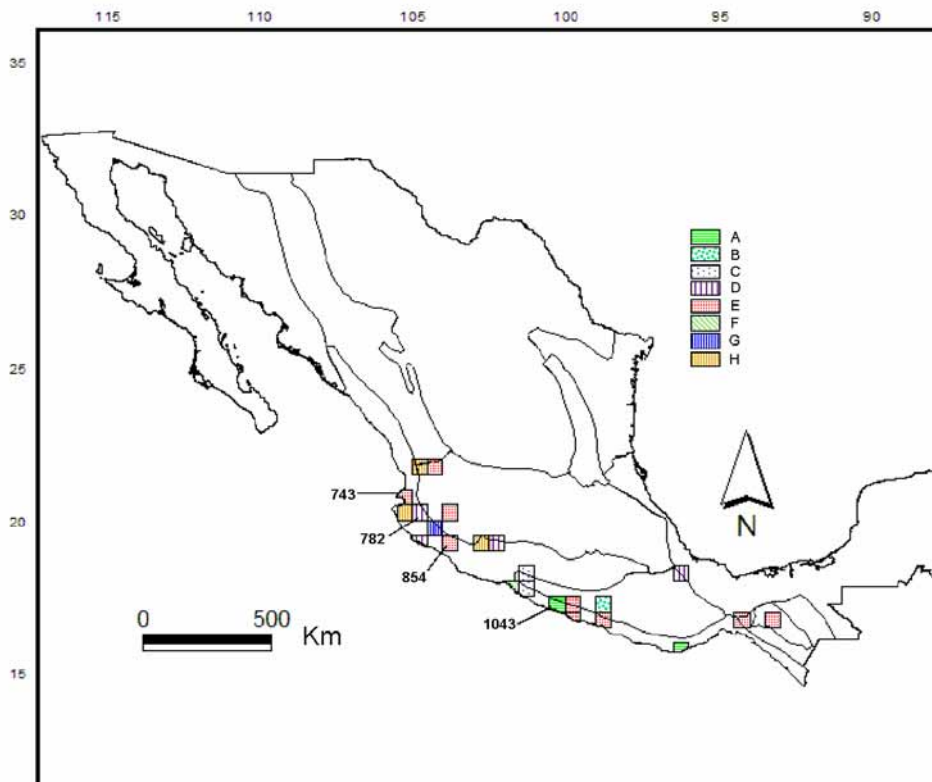
Sí comparamos las áreas de distribución de dos o más especies, podemos detectar patrones de distribución, existen 4 tipos de relaciones entre las áreas: endopatría, homopatría, alelopatría y alopatría (Espinosa-Organista et al., 2001).

Al superponer las áreas de distribución de estas especies de *Rhabdias* endémicas para México, se logra detectar siete cuadros con distribuciones endopátridas o alelopátridas entre las especies que las definen, en el caso de los cuadros de 1° x 1° (cuadro 317, 318, 348, 349, 350, 447 y 448) y cuatro cuadros para los cuadros de 0.5° x 0.5° (cuadro 743, 782, 854 y 1043) (ver figura 36, tabla V), de manera general, estos cuadros se localizan parcialmente en algunos de los Estados que contienen la mayor riqueza específica, Jalisco y Guerrero (figura 28, tabla V y VI). Se observa que la relación entre las áreas de distribución de las especies endémicas en su mayoría son alopátridas (tabla V).

²⁰ Diversidad alfa promedio: promedio de valores puntuales correspondientes a distintos lugares como el mismo tipo de comunidad dentro de un paisaje (Halffter y Moreno, 2005).



1.



2.

Figura 36. Superposición de las áreas de distribución de *Rhabdias* endémicas, en el marco de las regiones propuestas por Flores-Villela (1993). **A**, *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*). **B**, *R. leonae*. **C**, *R. kuzmini*. **D**, *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoratus*). **E**, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Pacífico). **F**, *Rhabdias* sp. (de *Pachymedusa dacnicolor*). **G**, *R. manantlanensis*. **H**, *R. lamothei*. Cuadros: 1, 1° x 1°; 2, 0.5° x 0.5°.

Cabe destacar, que a pesar de que los cuadros analizados de 1° x 1 ° (387, 386 y 317; figura 26) y de 0.5° x 0.5° (743, 940 y 981; figura 27) presentaron la mayor riqueza, las especies que la definen en su mayoría no son consideradas endémicas para México. Presumiblemente la distribución de estos parásitos puede ser más amplia y fuera del territorio mexicano, afirmación basada principalmente en la estrecha asociación de *Rhabdias* con sus huéspedes, ej. *Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudinii*) se distribuye en México y en Costa Rica (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Las especies de *Rhabdias* consideradas como endémicas presenta un patrón similar a lo que se ha observado en mamíferos (Ceballos y Rodríguez 1993), así como en anfibios y reptiles (Flores-Villela, 1993), donde la mayor diversidad se localiza en la parte central de la costa del Océano Pacífico hacia la región montañosa del centro del país (Williams-Linera et al., 1992).

En México tenemos ecosistemas o áreas con muy alta diversidad y otros con muchos endemismos (Ramamoorthy et al., 1998). No forzosamente coinciden los valores altos de ambos parámetros. Por el contrario, tomando en cuenta la riqueza en endemismos, la vertiente del Pacífico tiene más importancia que la del Golfo, así como zonas montañosas (Flores-Villela y Gerez, 1988; Ramamoorthy et al., 1998).

Tabla V. Cuadros con especies de *Rhabdias* endémicas para México en co-distribución.

Número de cuadro	Regiones que abarcan*	Familias de huéspedes involucradas	Estados que abarcan	Especies de <i>Rhabdias</i>
1° x 1°				
317	TBP	Ranidae / Colubridae	Nayarit / Jalisco	<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico) y <i>R. lamothei</i>
318	TBP, ENT	Bufoñidae / Ranidae	Jalisco	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoreus</i>) y <i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico)
348	TBP	Bufoñidae / Hylidae / Colubridae	Jalisco / Colima	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoreus</i>), <i>R. manantlanensis</i> y <i>R. lamothei</i>
349	TBP, ENT	Ranidae / Colubridae	Jalisco / Colima	<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico) y <i>R. lamothei</i>
350	ENT, CB	Bufoñidae / Colubridae	Jalisco / Michoacán	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoreus</i>) y <i>R. lamothei</i>
447	TBP, SMS	Bufoñidae / Hylidae	Guerrero	<i>R. kuzmini</i> y <i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Pachymedusa dacnicolor</i>).
448	TBP, SMS	Ranidae	Guerrero	<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico) y <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana sierramadrensis</i>)
0.5° x 0.5°				
743	TBP	Ranidae / Colubridae	Nayarit / Jalisco	<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico) y <i>R. lamothei</i>
782	TBP, ENT	Bufoñidae / Ranidae	Jalisco	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoreus</i>) y <i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico")
854	TBP, ENT	Ranidae / Colubridae	Jalisco	<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico) y <i>R. lamothei</i>
1043	TBP, SMS	Ranidae	Guerrero	<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico) y <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana sierramadrensis</i>)

*Acrónimos en la figura 1 y tabla III, regiones definidas por Flores-Villela (1993); Flores-Villela y Goyenechea (2001;2003) .

Tabla VI. Relación que guardan las áreas de distribución entre las *Rhabdias* endémicas para México #

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8
1 <i>R. kuzmini</i>	-							
2 <i>R. manantlanensis</i>	C	-						
3 <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana sierramadrensis</i>)	C	C	-					
4 <i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. del Pacífico")	C	C	B	-				
5 <i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoreus</i>)	C	C	C	A	-			
6 <i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Pachymedusa dacnicolor</i>)	B	C	C	C	C	-		
7 <i>R. lamothei</i>	C	B	C	A	A	C	-	
8 <i>R. leonae</i>	C	C	C	C	C	C	C	-
9 <i>R. peninsularis</i> (In prep. b.)	A	A	A	A	A	A	A	A

A: alelopátridas; B: endopátridas; C: alopátridas.

Consideraciones finales

Uno de los problemas más evidentes que se logró observar en los mapas por registros (figuras 29-31), es la heterogeneidad del número de registros debido al esfuerzo de muestreo. Las Tierras Bajas Tropicales en la Planicie Costera del Golfo de México y Pacífico son las que se han explorado más, seguidas de las tierras altas tropicales frías. En el primer caso, la

accesibilidad del material es una causa importante que influye sobre el conocimiento actual de *Rhabdias* (ej. una gran cantidad de sitios a lo largo de la carretera México 200 ó la región de Los Tuxtlas, ver apéndice IV-III); sin embargo, en el segundo caso a pesar de ser un poco menos explorado para parásitos, se ha logrado detectar la co-distribución de especies endémicas en los límites entre la Planicie Costera del Pacífico y la Sierra Madre del Sur (ver figura 36).

Además de las 11 especies de *Rhabdias* que se han descrito desde el año 2005 en México (Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006, 2007; Martínez-Salazar, 2006, 2008; Martínez-Salazar et al., in prep. b), se han detectado cinco más (figuras 21-25), que están asociadas a grupos particulares de anfibios, y se requiere explorar con mayor resolución la identidad taxonómica de éstos, debido a que podrían representar especies nuevas.

Tanto para los cuadros de 1° x 1° como para los de 0.5° x 0.5°, los cuadros con mayor riqueza específica concuerdan con los cuadros con mayor cantidad de registros, en ambos tamaños de cuadros permiten recuperar casi la misma información en cuanto a los patrones de riqueza (figuras 26 y 27) y registros (figuras 29 y 30), esto también se ha observado en el caso de los anfibios y reptiles (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

Sin embargo sí hay controversia cuando empleamos estas escalas para delimitar áreas de distribución. La extrapolación de las áreas de distribución por el método de “mapas cuadrículados”, podrían estar sobre-estimada para algunas especies (ej. en los cuadros del análisis de 1° x 1°, más los de 0.5° x 0.5°), lo cual puede observarse con claridad en los mapas de las áreas de distribución de las especies de *Rhabdias* donde sus huéspedes endémicos tienen una distribución restringida ej. *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*) (figura 12) y *R. manantlanensis* (figura 13) (ver la co-distribución de estas especies por cuadros en la tabla V).

A pesar de que este método de delimitación de áreas es objetivo y relativamente sencillo, puede llegar a sobrestimar las áreas de distribución, principalmente en los casos en donde un cuadro de 1° x 1°, localizamos un solo registro, por lo que toda el área de éste cuadro aparece ocupada, mientras que sí lo analizamos a 0.5° x 0.5°, el área ocupada tiende a restringirse y probablemente para el caso de los parásitos cuyos huéspedes son endémicos con distribución restringida pueda mostrar una aproximación más fina del área de distribución de la especie de parásito (ver figuras 29 y 30, sobre-estimación del área por un registro puntual).

Es notorio que el tamaño de cuadrícula elegido *a priori* determinará la forma y continuidad del área de distribución (Espinosa-Organista et al., 2001; Rapoport y Monjeau, 2001). Sí tomamos la escala de 1° x 1° hay una evidente continuidad para aquellas las especies de

Rhabdias con mayor conocimiento de su distribución, ej. las áreas de distribución hacia la Planicie Costera del Pacífico de *Rhabdias pseudospherophala* (figura 6). Si observamos el área de distribución a 0.5° x 0.5° de esa especie, el áreas de distribución se torna discontinua, cuando es altamente probable que la distribución de ésta especie de *Rhabdias* se encuentre a lo largo de la Planicie Costera del Pacífico (donde *Bufo marinus*- su huésped, esta ampliamente distribuido). Es poco probable que el parásito se distribuya a lo largo de esta Costa del Pacífico en parches (dada la estrecha especificidad). En éste caso donde la distribución es un tanto más conocida es posible discernir la elección del tamaño de la retícula para delimitar áreas. Una alternativa sería explorar las áreas de distribución del parásito analizándolo en conjunto con la de sus huéspedes por medio de otras técnicas de extrapolación de áreas ej. GARP (Genetic Algorithm for Rule-Set Prediction, por sus siglas en inglés) para el modelado de la distribución potencial de especies (Desktop GARP, Scarchetti-Pereira, 2001), y de esta manera poder predecir con claridad los limites del área de distribución en función de la información de la distribución del una especie de parásito y su grupo de huéspedes y aún más cuando la asociación entre ellos es muy estrecha y se ha observado filogenéticamente (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados), como podría ser en el caso de *Rhabdias*.

Para poder conocer establecer con claridad los patrones generales de distribución de *Rhabdias* en México (como de otros parásitos de vertebrados) a diferentes niveles jerárquicos, será indispensable un esfuerzo de recolecta intensiva en aquellas zonas donde no hay registros de *Rhabdias* (hacia el centro y norte del País) o donde su conocimiento es escaso (ver figura 31), se infiere que existen varias especies de la familia Rhabdiasidae que están aun por describirse.

Así mismo, sería explorar diferentes métodos biogeográficos modernos y el empleo de de las técnicas informáticas en la elaboración de atlas biogeográficos²¹ que nos permitan documentar los patrones de distribución espacial de la diversidad biológica, con propósitos de conservación y uso sustentable (Morrone y Espinosa-Organista, 1998; Morrone, 2000), en este caso podría explorarse en helmintos, como se ha sugerido para otros grupos en México (Morrone, 2001b).

Agradecimientos

Se agradece a Ma. Antonieta Arizmendi, Rocio Bautista, Elizabeth Beltrán, Cecilia Botello, Luis Canseco, Itzel Fuentes, Ma. Elena García, Uri García, Florencia Bertoni, Elisa Cabrera, Rebecca Calisi, Alejandro Carbajal, Omar Domínguez, Oscar Flores-Villela, Arlett Espinoza, Rebecca Calisi, Jorge Falcón-Ordaz Carlos Hernández, John

²¹ Se ha sugerido que el Atlas Biogeográfico Mexicano podría incluir la síntesis de los patrones de distribución de las especies, e información asociada con la identificación de centros de diversidad y su importancia jerárquica o relativa, que sería clave para determinar prioridades en la selección de áreas destinadas a la conservación (Escalante-Espinosa *et al.*, 2003).

Malone, Alejandro Ocegüera, Luis Jorge García Márquez, Rosario Mata, Ricardo Mendoza, Jesse Meik, Sergio Murillo, Leticia Ochoa, Ricardo Paredes, Laura Paredes, Kirk Saster, Rodolfo Pérez, Sr. Santos Rodríguez Leal y familia, Raúl Hernández-Gómez y su familia, María de la Luz Romero, Rogelio Rosas, Ulises Razo, Eric N Smith y Alejandro Zaldívar por su ayuda en la recolección de *Rhabdias* y sus huéspedes en el campo. Al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León (GPPL), Dra. Gabriela Parra- Olea (GPO) y a la Biol. Edna L. González- Bernal por el material procedente de *Pseudacris regilla*. Elisa Cabrera, Ricardo Paredes y Florencia Bertoni por el material procedente de "Los Tuxtlas", Veracruz. A la comunidad de Frontera Corozal, por las facilidades otorgadas para el trabajo de campo, de esta última se agradece al proyecto: COI-0435/B1 ¿*Lacandonia schismatica*: recurso genético estratégico para México y conservación de la Selva Lacandona? SEMARNAT-CONACYT a cargo de la Dra. Elena Álvarez-Buylla del Instituto de Ecología. A David Osorio por el material procedente de los Chimalapas, Oaxaca. A la Dra. Tania Escalante-Espinosa por sus valiosas opiniones y sugerencias al presente trabajo. Al M. en C. Gerardo Rodríguez por brindarme su ayuda y sus valiosas sugerencias en la elaboración de los mapas de riqueza. A la M. en C. Leticia M. Ochoa-Ochoa por la edición de cobertura de la Regionalización propuesta por West, sobre la cual se modificó y se empleo en el presente trabajo. A la M. en C. Berenit Mendoza-Garfias por el procesamiento y toma de microfotografías de la muestras para SEM. Luis García Prieto (CNHE), Instituto de Biología, UNAM y Dr. Eric P. Hoberg (USNPC), Beltsville, Maryland por el préstamo del material de empleado para su estudio morfológico. Al M. en C. Luis Canseco, Dr. Oscar Flores-Villela, M. en C. Edmundo Pérez y Biol. Alberto Mendoza (Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), UNAM), así como al Dr. Eric N Smith, Carl Franklin y Dr. J. A. Campbell (Amphibian and Diversity Research Center, University of Texas at Arlington (UTA) por la identificación y catalogación de los huéspedes. The National Science Foundation DEB-0102383 a cargo del Dr. J. A. Campbell (University of Texas at Arlington) y VLR (UNAM). Y los proyectos CONACYT J27985-N (VLR, UNAM) y IN220605-PAPIIT (GPPL, UNAM), que de manera directa e indirecta contribuyeron también en la obtención del material recolectado. EAMS agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas otorgadas durante los estudios de doctorado. A CONACYT, por el apoyo integral para la formación de doctores. Así como al apoyo otorgado a EAMS en el 2006 por ASP Willis A. Reid, Jr. Student Research Grant, para la obtención del material de algunas muestras de *Bufo*, *Leptodeira*, *Leptodactylus* y *Rana*.

Literatura citada

- Aguilar-Aguilar, R., y G. Salgado-Maldonado.** 2006. Diversidad de helmintos parásitos de peces dulceacuícolas en dos cuencas hidrológicas de México: los helmintos y la hipótesis del México betadiverso. *Interciencia* 31: 484-490.
- AnalystSoft, BioStat** - programa de análisis estadístico. Versión 2007. Ver <http://www.analystsoft.com/es/>
- Arita, H. T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos-del Prado.** 1997. Geographical range sizes and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology*, 11: 92-100.
- Arita, H., y J. Ortega.** 1998. The Middle American Bat Fauna: Conservation in the Neotropical-Nearctic Border. In: T. Kunz y P. Racey (Eds). *Bat Biology and Conservation*. Washington: Smithsonian Institution Press. Pp. 295-308.
- Arita, H. T., y P. Rodríguez.** 2001. Ecología geográfica y macroecología. En: J. J. Morrone y J. Llorente B. (Eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Fac. Ciencias, UNAM. México. Pp: 63-80.
- Baker, M. R.** 1978. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 56: 2127- 2141.
- Balleza, J. J., J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez.** 2005. Regionalización biogeográfica de Zacatecas, México, con base en los patrones de distribución de la familia Asteraceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 71- 78.
- Bravo-Hollis, M., y E. Caballero y Caballero.** 1940. Nematodes parásitos de los batracios de México. IV. *Anales del Instituto Biología, Universidad Nacional Autónoma de México* 11: 239-247.

- Brenes, R. R., y M. Bravo-Hollis.** 1959. Helminthos de la Republica de Costa Rica. VIII. Nematoda 2. Algunos nematodos de *Bufo marinus marinus* (L.) y algunas consideraciones sobre los géneros *Oxysomatium* y *Aplectana*. Revista de Biología Tropical 7: 35–55.
- Brooks, D. R., V. León-Règagnon y G. Pérez-Ponce de León.** 2001. Los Parásitos y la Biodiversidad. En: H. M. Hernández, A. N. García A., F. Álvarez y M. Ulloa (Eds.) Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM, Fondo de Cultura Económica, México. Pp. 245-289.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 2001. *Falcaustra lowei* n. sp. and other helminths from the Tarahumara frog, *Rana tarahumarae* (Anura: Ranidae), from Sonora, México. Journal of Parasitology 87: 340–344.
- Burse, C. R., and S. R. Goldberg.** 2005. New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidea), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Costa Rica. Journal of Parasitology 91: 600–605.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and S. R. Thelford Jr.** 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. Journal of Parasitology 89: 113–117.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and L. J. Vitt.** 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) and other helminths from *Norops capito* (Sauria: Polychrotidae) from Nicaragua. Journal of Parasitology 93: 129-131.
- Caballero y Caballero, E.** 1949. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Nematoda. 5ª parte. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 20: 279–292.
- Caballero y Caballero, E.** 1954. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. 8ª parte. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 25: 259–274.
- Caballero-Deloya, J.** 1974. Estudio helmintológico de los animales silvestres de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz. Nematoda. I. Algunos nemátodos parásitos de *Bufo horribilis* Wiegmann, 1833. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 45: 45–50.
- Cabrera-Guzmán, E.** 2002. Comunidades de helmintos parásitos de *Rana forreri* Boulenger, 1883 (Amphibia: Ranidae) en dos localidades del municipio de Acapulco, Guerrero, México. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana 10: 63.
- Cabrera-Guzmán, E., V. León-Règagnon, and L. García-Prieto.** 2007. Helminth Parasites of the Leopard Frog *Rana cf. forreri* (Amphibia: Ranidae) in Acapulco, Guerrero, Mexico. Comparative Parasitology 74: 96-107.
- Canseco-Márquez, L., y Ma. Guadalupe Gutiérrez-Mayén.** 2006. Guía de Campo de los anfibios y reptiles del valle de Zapotitlán, Puebla. Sociedad Herpetológica Mexicana, A. C. Escuela de Biología, BUAP. 78pp.
- Ceballos, G., y P. Rodríguez.** 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. En: R. A. Medellín y G. Ceballos (Eds). Avances en el estudio de los mamíferos de México. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México. Pp. 87-108

- Cedeño-Vázquez, J. R., R. R. Calderón-Mandujano, y C. Pozo.** 2006. Anfibios de la Región de Calakmul Campeche, México. CONABIO/ECOSUR/CONANP/PNUD-GEF/SMH A. C. Quintana Roo, México. 104pp.
- Contreras-Medina, R., J. J. Morrone e I. Luna-Vega.** 2003. Uso de herramientas biogeográficas apta el reconocimiento de 'Hotspots': un ejemplo de aplicación con briofitas y gimnospermas. En: Morrone, J. J. y Llorente, B. J. (Eds.). Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía, CONABIO, Posgrado de la UNAM y Facultad de Ciencias-UNAM. Pp. 155-158.
- Corona, A. M., R. Acosta y J. J. Morrone.** 2006. Estudios biogeográficos en insectos de la Zona de Transición Mexicana. En J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). Componentes bióticos principales d la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. Pp. 71-87.
- Crisci, J. V., L. Katinas y P. Posadas.** 2000. Introducción a la teoría de la biogeografía histórica. Sociedad Argentina de Botánica. Buenos Aires.
- Espinoza-Jiménez, A., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, and V. León-Règagnon.** 2007. Checklist of helminth parasites of the cane toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) from Mexico. Journal of Parasitology 93: 937–944.
- Espinosa-Oganista, D., C. Aguilar, y T. Escalante-Espinosa** 2001. Endemismo, área de endemismo y regionalización biogeográfica. En: J. J. Morrone y J. Llorente B. (Eds). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. Fac. Ciencias, UNAM. México. Pp: 31-37.
- Escalante-Espinosa, T., D. N. Espinosa-Organista., y J. J. Morrone.** 2002. Patrones de distribución geográfica de los mamíferos terrestres de México. Acta Zoológica de Mexicana 87: 47-65
- Escalante-Espinosa, T., D. N. Espinosa-Organista., J. J. Morrone, y J. Llorente-Bousquets.** 2003. De las bases de datos a los atlas biogeográficos. Ciencia: 71-76
- Escalante-Espinosa, T., J. Llorente-Bousquets, D. N. Espinosa-Organista, y J. Soberón M.** 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales XXIV: 325-341.
- Escalante-Espinosa, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone.** 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. Biological Journal of the Linnean Society 83: 327-339.
- Escalante-Pliego., A. G. Navarro, and A. T. Peterson.** 1993. A geographic, ecological, and historical analysis of land bird diversity in Mexico. In: T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot, and F. Fa (Eds.). Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press, New York. Pp. 281-307.
- Fa, J. E. y L. M. Morales.** 1993. Patterns of mammalian diversity in Mexico. In Biological diversity of Mexico: origins and distribution. In: T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot, and F. Fa (Eds.). Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press, New York. Pp. 281-307.
- Flores-Villela, O.** 1993. Herpetofauna of México: Distribution and endemism. In: T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot, and F. Fa (Eds.). Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. Oxford University Press, New York. Pp. 253-280.
- Flores-Villela, O.** 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. En: Biodiversidad Biológica de México, T. P. Ramammorthy, R. Bye, and A. Lot (Eds.). Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Pp. 251-278.

- Flores-Villela, O., y A. G. Navarro.** 1993. Un análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, volumen especial XLIV: 387-395.
- Flores-Villela, O., y I. Goyenechea.** 2001. A comparison of hypothesis of historical area relationships for México and Central America, or in search for the lost pattern. En: J. Johnson, R. G. Webb, and O. Flores-Villela (Eds.). *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*. Centennial Museum. Special Publication. University of Texas, El Paso, Texas, USA.,1: 171-181
- Flores-Villela, O., y I. Goyenechea.** 2003. Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. En: Morrone, J. J. y Llorente, B. J. (Eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, CONABIO, Posgrado de la UNAM y Facultad de Ciencias-UNAM., Pp. 289–296.
- Flores-Villela, O., y P. Gerez.** 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. Conabio y UNAM, México. D. F.
- Forman, T. Y., and M. Gordon.** 1986. *Landscape ecology*. New York, John Wiley & Sons.
- Frost, D. R.** 2007. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- García-Mendoza, A.** 1995. Riqueza y endemismo de la familia Agavaceae en México. In *Conservación de plantas en peligro de extinción: diferentes enfoques*. En: E. Linares, P. Dávila, F. Chiang, R. Bye y T. S. Elias (Eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. Pp. 11-23.
- Galicia-Guerrero, S.** 1998. Helminths parasites of three species of *Bufo* in different localities of México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 104pp.
- Goldberg, S. R., and C. R. Bursey.** 2002. Helminth parasites of seven anuran species from Northwestern Mexico. *Western North American Naturalist* 62: 160–169.
- Galicia-Guerrero, S., C. R. Bursey, S. R. Goldberg, and G. Salgado-Maldonado.** 2000. Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco, México. *Comparative Parasitology* 67: 129–133.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and E. W. A. Gergus.** 2001. Helminth Communities of Subpopulations of the Pacific Treefrog, *Hyla regilla* (Hylidae), from Baja California, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 46: 223-230.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, and R. Tawil.** 1995. Helminths of and introduced populations of the giant toad, *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae), from Bermuda. *Journal of Helminthological Society of Washington* 62: 64-67.
- Goldberg, S. R., Bursey, G. Salgado-Maldonado, R. Baéz, and G. C. Cañeda.** 2002. Helminth parasites of six species of anurans from Los Tuxtlas and Catemaco Lake, Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist* 47: 293–329.
- Goodey, T.** 1924. The anatomy and life-history of the nematode *Rhabdias fuscovenosa* from the grass snake *Tropidonotus natrix*. *Journal of Helminthology* 2: 51-64.
- Guillén-Hernández, S.** 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de “Los Tuxtlas”, Veracruz. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 90pp.

- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 1-64.
- Halffter, G. y C. E. Moreno.** 2005. El significado de las diversidades alfa, beta y gamma. En: G. Halffter, J. Soberon, P. Kofeff y A. Meic (Eds.). *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. m3m –Monografías Tercer Milenio, Vol 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España, Pp . 5-18.
- Hillis, D. M. y J. S. Frost.** 1985. Three new species of leopard frogs (*Rana pipiens* complex) from the Mexican Plateau. *Occasional Papers of Museum of Natural History, The University of Kansas* Lawrence, Kansas 117: 11-14.
- Hillis, D. M., J. Frost, and D. A. Wright.** 1983. Phylogeny and biogeography of the *Rana pipiens* complex: a biochemical evaluation. *Systematic Zoology* 32: 132–143.
- Hutchinson, G. E.** 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Jiménez-Ruiz, F. A., L. García-Prieto, and G. Pérez-Ponce de León.** 2002. Helminth infracommunity structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis eques* and *Thamnophis melanogaster* from the mesa Central of México. *Journal of Parasitology* 88: 454–460.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and D. R. Brooks.** 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from the marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology* 93: 159-165.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and S. Synder.** 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology* 70: 101-114.
- Lamothe, A. R.** 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. A. G. T. Editor. México, D. F. 43p.
- Lamothe-Argumedo, R., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, and G. Pérez-Ponce de León.** 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helminths. Instituto de Biología, UNAM, CONABIO, México, 211pp.
- Lee, J. C.** 1996. *The amphibians and Reptiles of the Yucatán Pensinsula*. Cornell University Press. Ithaca and London. 500pp.
- León-Règagnon, V., E. A. Martínez-Salazar, D. Lazcano-Villareal and R. Rosas-Valdez.** 2005. Helminth parasites of four species of anurans from Nuevo Leon, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 50: 251–258.
- Martínez-Salazar, E. A.** 2006. A new rhabdiasid species from *Norops megapholidotus* (Sauria: Polychrotidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* 92:1325–1329.
- Martínez-Salazar, E. A.** 2008. A new rhabdiasid species from *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79 (en prensa).
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2005. Two new species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae), parasites of *Barisia* spp. and *Mesaspis* spp., in Mexico. *Zootaxa* 958: 1–12.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2006. *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* 1257: 27–48.

- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Bufo occidentalis* (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, Mexico. *Journal of Parasitology* 93: 1172-1178.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** Morphological and molecular description of a new rhabdiasid species from the black-backed frog, *Leptodactylus melanonotus* (Anura: Leptodactilydae) from México. (In prep. a).
- Martínez-Salazar, E. A., Pérez-Ponce de León G., Parra-Olea G., and E. L. González-Bernal.** New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) and other helminths from *Pseudacris regilla* (Anura) from Baja California, Mexico. (In prep. b).
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr.** 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- Moravec, F., and H. Kaiser.** 1995. Helminth parasites from West Indian frogs, with descriptions of two new species. *Caribbean Journal of Science* 31: 252-268.
- Márquez, J. y J. J. Morrone.** 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana* 90: 15-25.
- Morrone, J. J.** 1994. On the identification of area of endemism. *Systematic Biology* 43: 438-441.
- Morrone, J. J.** 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. En: Martin-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic (Eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PriBES 2000, SEA-CYTED-Instituto Humboldt, M3m: monografías Tercer milenio, Zaragoza, 69-78*
- Morrone, J. J.** 2001a. Toward a cladistic model for the Caribbean subregion: Delimitation of areas of endemism. *Caldasia* 23: 43-76.
- Morrone, J. J.** 2001b. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 pp.
- Morrone, J. J.** 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Coleopterists Bulletin* 48: 149-162.
- Morrone, J. J.** 2004b. La zona de transición sudamericana: caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomológica Chilena* 28: 41-50.
- Morrone, J. J.** 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- Morrone, J. J. y D. Espinosa-Organista.** 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* 49: 12–16.
- Morrone, J. J. y A. Gutiérrez.** 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? *Journal of Biogeography* 32: 1315-1325.
- Morrone, J. J. y J. Márquez.** 2001. Halffter's Mexican Transition Zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28: 635-650.
- Morrone, J. J. y J. Márquez.** 2003. Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. En J. J. Morrone, y J. Llorente-Bousquets (Eds.),

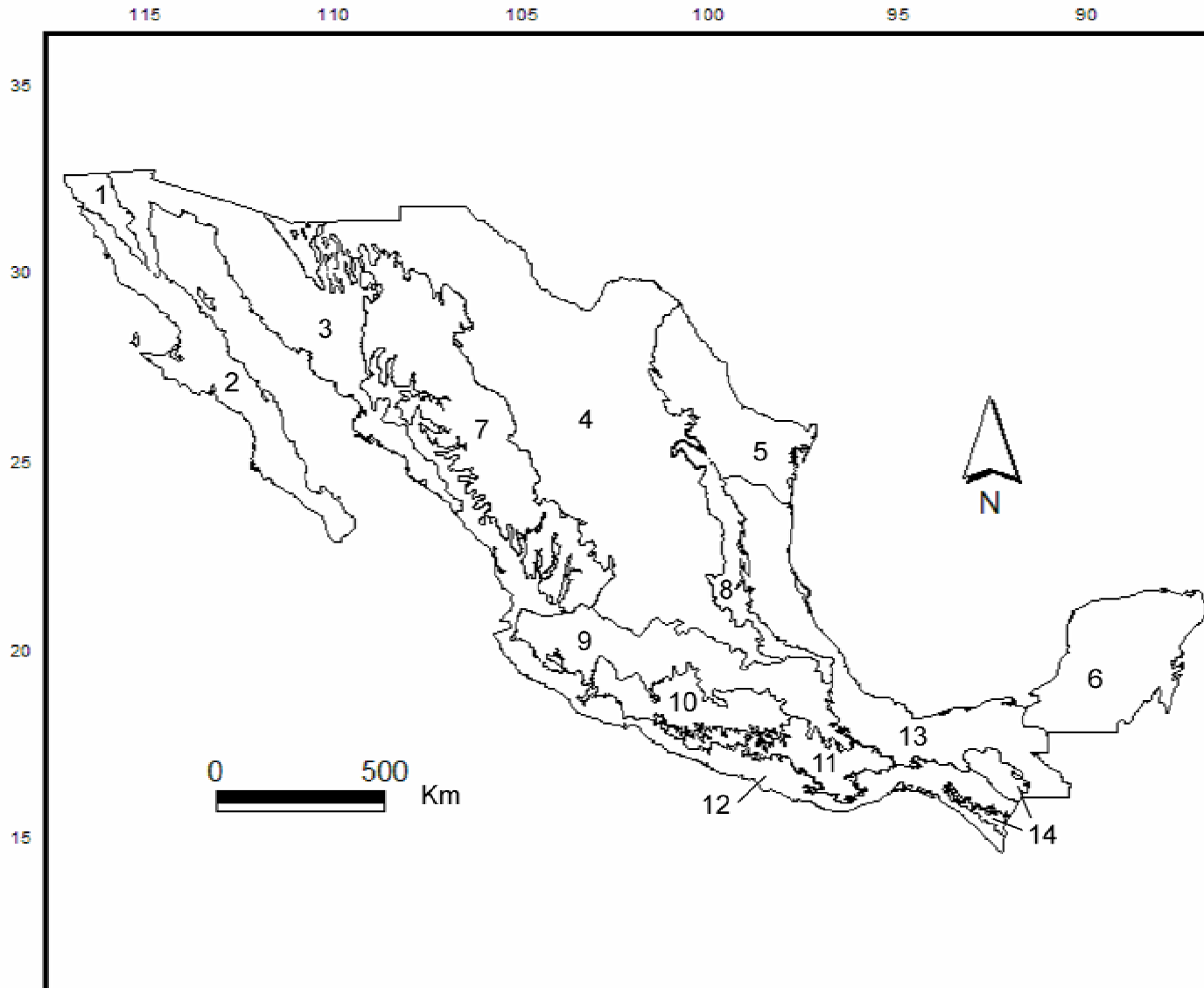
Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., Pp. 217- 220.

- Moreno, C. E.** 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M & T–Manuales y Tesis SEA. Vol.1. Zaragoza. España. 84 pp.
- Ochoa-Ochoa, L. M., y O. Flores-Villela.** 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. UNAM-CONABIO, México D. F. 211pp.
- Ochoa, L., B. Cruz, G. García, y A. Luis-Martínez.** 2003. Contribución al atlas panbiogeográfico de México: los géneros *Adelpha* y *Hamadryas* (Nymphalidae), y *Dismorphia*, *Enantia*, *Leinix* y *Pseudopieris* (Pieridae) (Papilionoidea; Lepidoptera). Folia Entomologica Mexicana 42: 65-77.
- Ortega, J. y H. T. Arita.** 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. Journal of Mammalogy 79: 772-783.
- Paredes-Calderón, L., V. León-Règagnon, and L. García-Prieto.** 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Brocchi (Anura: Ranidae) in Los Tuxtlas, Veracruz, México. Journal of Parasitology 90: 692–696.
- Pérez-Ponce de León, G.** 2003. Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of Mexico: Insights from host-parasite systems. Journal of Parasitology 89 (suppl.): s126-s133.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, and U. Razo-Mendivil.** 2002. Species richness of helminth parasites in Mexican amphibians and reptiles. Diversity and Distribution 8: 211- 218.
- Pérez-Ponce de León, G., F. A. Jiménez-Ruiz, B. Mendoza-Garfias, and L. García-Prieto.** 2001. Helminth parasite of garter snakes and mud turtles from several localities of the Mesa Central of Mexico. Comparative Parasitology 68: 9–20.
- Pineda, E., y G. Halffter.** 2005. Relaciones entre la fragmentación del bosque de niebla y la diversidad de ranas en un paisaje de montaña de México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Kofeff y A. Meic (Eds.). Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. m3m – Monografías Tercer Milenio, Vol 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza, España, Pp.165-176.
- Ramammorthy, T. P., R. Bye, and A. Lot.** 1993. Biodiversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 792pp.
- Rapoport, E. H.** 1975. Areografía: Estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Rapoport, E. H. y J. A. Monjeau.** 2001. Areografía. En: J. J. Morrone y J. Llorente B. (Eds). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. Fac. Ciencias, UNAM. México. Pp: 23-30.
- Rodríguez, G. y T. Escalante-Espinosa.** 2008. Áreas de distribución II: identificación mediante procedimiento manual. En: A. Luis-Martínez., A. N. Castañeda-Sortibrán, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). Manual de Prácticas de Biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México., Pp 59 -64.
- Rodríguez, P., J. Soberón y H. T. Arita.** 2003. El Componente beta de la diversidad de mamíferos de México. Acta Zoológica Mexicana 89: 241-259.

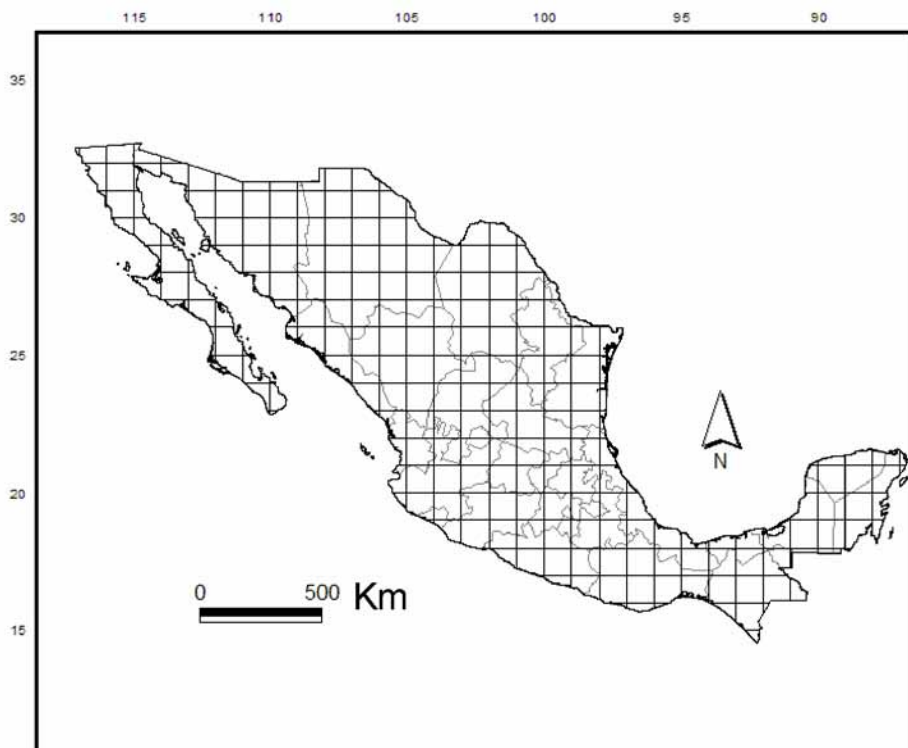
- Rodríguez, P., y E. Vázquez-Domínguez.** 2003. Escalas y diversidad de especies. En: Morrone, J. J. y Llorente, B. J. (Eds.). Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía, CONABIO, Posgrado de la UNAM, Facultad de Ciencias-UNAM., Pp. 109-114.
- Rosas-Valdés, R. y G. Pérez-Ponce de León.** 2005. Biogeografía histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte: una hipótesis preliminar utilizando el método panbiogeográfico. En: J. Llorente y J. J. Morrone (Eds.). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED), Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., Pp. 217-226.
- Ruggiero, A., y C. Ezcurra.** 2003. Regiones y transiciones biogeográficas: complementariedad de los análisis en biogeografía histórica y ecológica. En: Morrone, J. J. y Llorente, B. J. (Eds.). Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía, CONABIO, Posgrado de la UNAM, Facultad de Ciencias-UNAM., Pp. 141- 154.
- Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson, y P. Escalante-Pliego.** 2001. El modelado de la distribución de especies y conservación biológica. En: H. M. Hernández, A. N. García-Aldrete, F. Álvarez-Noguera y M. Ulloa (Eds.). Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 359-379.
- Savage, J. M.** 2002. The amphibians and reptiles of Costa Rica. The University of Chicago Press. Chicago, USA. 934pp.
- Simmons, J. E.** 1985. Herpetological collecting and collections management. Society for the Study of Amphibians and Reptiles Herpetological Circular 16:57. University of Texas, Tyler.
- Smith, H. M.** 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 2: 103-110.
- Stockwell, D., y D. Peters.** 1999. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. International Journal of Geographical Information Science 13: 143-158.
- Travassos, L.** 1926. Enwicklung des *Rhabdias fülleborni* n. sp. Deutsche Tropenmedizinische Zeitschrift 30: 594–602.
- Trujano, M., y G. Rodríguez T.** 2008. Áreas de distribución VI: Identificación mediante herramientas computacionales. En: A. Luis-Martínez., A. N. Castañeda-Sortibrán, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). Manual de Prácticas de Biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México., Pp.72-76.
- Vázquez-Díaz, J. y G. E. Quintero-Díaz.** 2005. Anfibios y reptiles de Aguascalientes. CIEMA. 318 pp.
- Villaseñor, J. L., G. Ibarra-Manríquez y D. Ocaña.** 1998. Strategies for the conservation of Asteraceae in Mexico. Conservation Biology 12: 1066-1075.
- West, R. C.** 1964. The natural regions of Middle America. In: R. Wauchope (Ed.). Handbook of Middle America Indians. Vol. 1. Austin, University of Texas Press. Pp.363-383.
- Whittaker, R. H.** 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21: 213-251.
- Williams-Linera, G., G. Halffter y E. Ezcurra.** 1992. Estado de la biodiversidad en México. En: Halffter, G. (Comp.) La Diversidad Biológica de Iberoamérica I. Volumen Especial, Acta Zoologica Mexicana, nueva serie. 389 p.p. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

Zaldívar-Riverón. A., V. León-Règagnon, and A. Nieto-Montes De O. 2004. Phylogeny of the Mexican coastal leopard frogs of the *Rana berlandieri* group based on *mtADN* sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 30: 38-39.

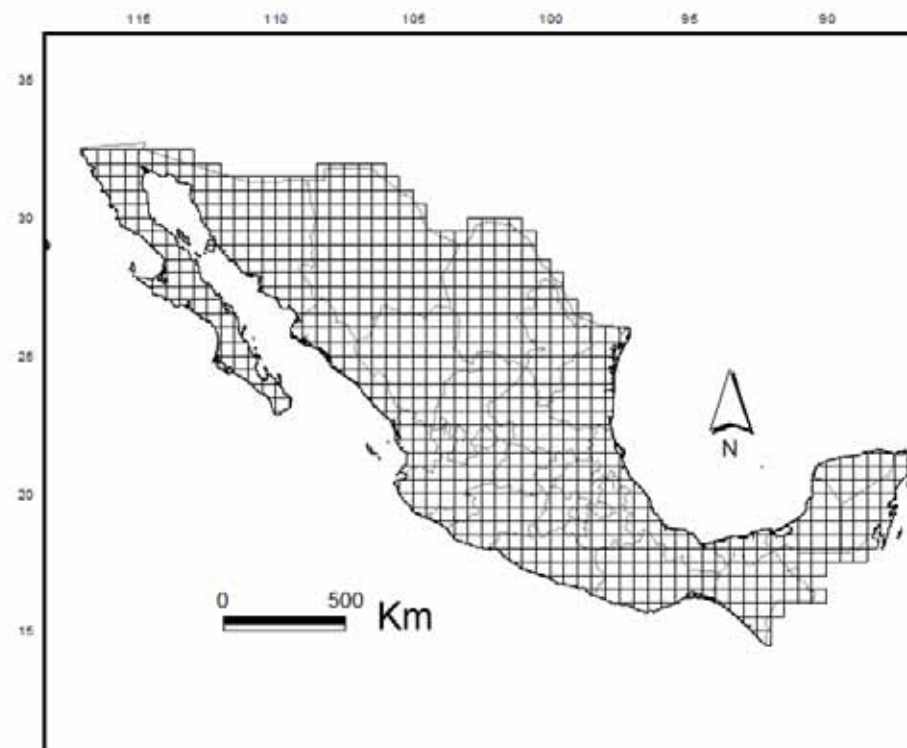
Apéndice IV-I. Regionalización definida por Morrone (2001; 2004). 1. California; 2. Baja California; 3. Sonora; 4. Altiplano Mexicano; 5. Tamaulipas; 6. Península de Yucatán; 7. Sierra Madre Occidental; 8. Sierra Madre Oriental; 9. Eje Volcánico Transmexicano; 10. Cuenca del Balsas; 11. Sierra Madre del Sur; 12. Costa Pacífica Mexicana; 13. Golfo de México; 14. Chiapas.



Apéndice IV-II. Número de cuadros empleados en el presente trabajo. A. $1^\circ \times 1^\circ$ (495 cuadros, no etiquetados). B. $0.5^\circ \times 0.5^\circ$ (1134 cuadros, no etiquetados).



A.



B.

Apéndice IV-III. Registros de *Rhabdias* consideradas en el análisis por estado de la República Mexicana*

Estado	Huésped	<i>Rhabdias</i>	Localidades	Fuente
Baja California Norte	<i>Pseudacris regilla</i>	<i>Rhabdias peninsularis</i>	Cataviña Isla Cedros La Bocuna, Cataviña	Goldberg <i>et al.</i> , 2001 Martínez-Salazar <i>et al.</i> , (In prep. a) Goldberg <i>et al.</i> , 2001
Baja California Sur			La Ballena La Junta Miraflores San Ignacio	 Martínez-Salazar <i>et al.</i> , (In prep. a).
Campeche	<i>Bufo valliceps</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Sierra La Laguna Campeche	PT
	<i>Sibon sartorii</i>	<i>R. cf. fuscovenosa</i> (<i>sensu lato</i>)	Carretera Xpujil-Bel-ka	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
Chiapas	<i>Bufo canalifer</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Guadalupe Victoria, Mapastepec	PT
	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>	Cantón Villa Flor, Municipio de Tapachula Cantón, El Corozal Carretera Tonala-Costa Rica, La Sepultura Río Huixtla	Martínez-Salazar y León-Règagnon PT Martínez-Salazar y León-Règagnon Caballero y Caballero, 1949, 1954
	<i>Bufo valliceps</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Rizo de Oro: Carretera a Rodolfo Figueroa 5km al N de Berriozabal	PT PT
			Frontera Corozal, Municipio Ocosingo	PT

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente
Chiapas	<i>Bufo valliceps</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Palenque	PT
	<i>Rana brownorum</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia el "Golfo de México")	El Porvenir, Palenque	PT
	<i>Rana cf. forreri</i>		Jardín Botánico, Tuxtla Gutiérrez	PT
	<i>Rana forreri</i>	<i>Rhabdias savagei</i>	San Fernando, Tuxtla Gutiérrez	PT
			Carretera Escuintla-El Triunfo	PT
			Puente Madre Vieja	Martínez-Salazar y León-Règagnon
	<i>Rana maculata</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Rana maculata</i> , <i>R. cf. forreri</i> y <i>R. vaillanti</i> .)	Carretera Colonia Rodolfo Figueroa-Díaz Ordaz	PT
			Cerro El Baul, Colonia Rodolfo Figueroa	PT
	<i>Rana</i> sp.	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia la "vertiente del Pacífico")	Lacanjá, cerca de Bonampak	PT
	<i>Scinax staufferi</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Scinax staufferi</i>)	Col. El Jobo, Tuxtla Gutiérrez	PT
	<i>Smilisca baudinii</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>)	Guadalupe Victoria, Mapastepec	PT
Colima	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. alabialis</i> (<i>sensu lato</i>)	Municipio Ocosingo-Frontera Corozal: Carretera 3	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Reserva comunal La Cruz, Ocosingo, Km 148, Carretera Palenque	
			Afluentes del Río Armería	
			Coquimatlán	
			Rancho Julio Carrillo	PT
Estado de México	<i>Thamnophis eques</i>	<i>R. cf. fuscovenosa</i> (<i>sensu lato</i>)	Ciénaga de Lerma	Pérez-Ponce de León et al., 2001; Jiménez-Ruiz et al., 2002
Guanajuato	<i>Thamnophis eques</i>	<i>R. cf. fuscovenosa</i> (<i>sensu lato</i>)	Yuriria	PT
	<i>Thamnophis melanogaster</i>		Yuriria	PT

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente
Guerrero	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>	Carretera Barra Vieja a Mex 200	PT
			Carretera La Salinera-Vallecitos	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Carretera La Salinera-Vallecitos (El Camalote)	PT
			Carretera Los Llanos-Atoyac de Álvarez	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Carretera Tierra Colorada-Acapulco, El Amate	
			Cerca del Papagayo	PT
			Laguna de Tres Palos	PT
	<i>Bufo occidentalis</i>	<i>R. kuzmini</i>	Río El Amante	PT
			San Pedro las Playas	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Sierra de Malinaltepec, Rancho Viejo	PT
			Tierra Colorada, La Laguna	PT
			Zihuaquio	PT
			Al oeste de la carretera Vallecitos-Zihuaquio	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007
			Carretera Vallecitos-El Durazno	
<i>Leptodactylus melanonotus</i>	<i>R. neotropicalensis</i>	Puerto del Bálsamo, entre la carretera San Antonio-Ciudad Altamirano		
		El Carrizal	Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. b)	
		La Sabana, Cerca Km 54, Rancho "El Pinito"		
		Laguna de Tres Palos		
<i>Leptodeira annulata</i>	<i>Rhabdias cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	Los Mayos		
		San Pedro Las Playas		
<i>Norops megaphopolidotus</i>	<i>R. leonae</i>	Carretera Mex 200 Guerrero-Oaxaca	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005	
		Sierra de Malinaltepec: San Luis Acatlán-Tlapa de Comonford	Martínez-Salazar, 2006	

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente	
Guerrero	<i>Pachymedusa dacnicolor</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Pachymedusa dacnicolor</i>)	Carretera La Salinera-Vallecitos	PT	
	<i>Rana cf. forreri</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia la "vertiente del Pacífico")	San Pedro Las Playas	Cabrera-Guzmán (2002); Cabrera-Guzmán <i>et al.</i> , 2007	
	<i>Rana forreri</i>			Carretera Acapulco-Aeropuerto	Martínez-Salazar y León-Règagnon PT Martínez-Salazar y León-Règagnon PT Martínez-Salazar y León-Règagnon
				Carretera Las Parotas-Río Santiago	
				Carretera Miguel Alemán	
				Carretera Río Santiago-San Vicente	
	<i>Rana sierramadrensis</i>		<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana sierramadrensis</i>)	Laguna Tres Palos San Vicente de Benítez	
				Carretera Atoyac de Álvarez- Nueva Delhi Carretera San Vicente de Benítez-San Vicente de Jesús San Vicente de Benítez	
	<i>Rana</i> sp.		<i>R. ranae</i>	Al Oeste de Zihuaquio- Vallecitos,	PT
	<i>Rana</i> sp. (forma "Papagayo")		<i>Rhabdias</i> sp. (hacia la "vertiente del Pacífico")	Carretera Vallecitos-Zihuaquio	Martínez-Salazar y León-Règagnon
Río Sabana					
Carretera Puerto del Bálsamo-Vallecitos, 1 Km. al Norte de Puente San Antonio					
<i>Rana zweifeli</i>		<i>R. ranae</i>	San Pedro las Playas		
<i>Smilisca baudinii</i>		<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>)			
Hidalgo	<i>Bufo nebulifer</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Municipalidad Huejutla, Pueblo Viejo	PT	
	<i>Bufo</i> sp.	<i>R. alabialis</i> (<i>sensu lato</i>)	San Bartolo Tutoltepec	PT	

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente
Jalisco	<i>Bufo cf. marmoratus</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoratus</i>)	Carretera Teapa-Tomatlán	Martínez-Salazar y León-Règagnon
	<i>Bufo marmoratus</i>		Carretera Melaque-Autlán, Mex 80 Emiliano Zapata	Galicia-Guerrero <i>et al.</i> , 2000
	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. alabialis (sensu lato)</i>	Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas	PT
			Carretera Talpa-Tomatlán, Sierra Cocoma Emiliano Zapata	Martínez-Salazar y León-Règagnon Galicia-Guerrero <i>et al.</i> , 2000
	<i>Bufo mazatlanensis</i>	<i>R. americanus</i>	Carretera Puerto Vallarta-Las Palmas El Tule	PT Martínez-Salazar y León-Règagnon
	<i>Eleutherodactylus occidentalis</i>	<i>R. manantlanensis</i>	Puerto los Mazos, Rancho los Mojos, Sierra de Manantlán	Martínez-Salazar, 2008
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	<i>R. neotropicalensis</i>	El Tule	Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. b)
	<i>Leptodeira maculata</i>	<i>R. lamothei</i>	La Cruz de Loreto El Tule	PT
			Carretera 80 entre Melaque-Autlán	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
	<i>Rana cf. neovolcanica</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia la "vertiente del Pacífico")	Carretera Las Cruces-Atenguillo, Puente Las Piedras Chinas	PT
	<i>Rana psilonota</i> ^{NH}	<i>R. ranae</i>	Santa Maria Magdalena del oro, rumbo a Cofradía	PT
	<i>Rana sp. (foma "Colima")</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia la "vertiente del Pacífico")	La Laguna, Las Palmas	Martínez-Salazar y León-Règagnon
	<i>Smilisca baudinii</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>)	Carretera Puerto Vallarta-Talapa de Allende Carretera Talpa-Tomatlán, Sierra Cocoma	
<i>Thamnophis eques</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	La Magdalena, cerca de Tequila	PT	

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente	
Jalisco	<i>Thamnophis eques</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	Lago de Chapala	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001; Jiménez-Ruiz <i>et al.</i> , 2002	
	<i>Thamnophis melanogaster</i>		Lago de Chapala La Magdalena, cerca de Tequila	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005	
Michoacán	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>	Río Verde, Santiago Carretera Las Cangrejas-Las Trancas- Nuevo Hurecho	Martínez-Salazar y León-Règagnon	
	<i>Bufo marmoreus</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoreus</i>)	Carretera Mex 120, entre Apatzingan y Tepalcatepec		
	<i>Leptodeira maculata</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i> <i>R. lamothei</i>	Playa Azul Carretera 120 entre Tepalcatepec-Coalcoman Carretera 120 entre Tepalcatepec-Apatzingan	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005	
	<i>Rana sp.</i>	<i>R. ranae</i>	Sierra de Arteaga: camino de terrejería a Tumbiscatio de Ruíz	PT	
	<i>Rana zweifeli</i>		Carretera Tumbiscatio de Ruiz-Playitas	Martínez-Salazar y León-Règagnon	
	<i>Thamnophis eques</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	Zacapu	PT	
	<i>Thamnophis melanogaster</i>			Lago de Zacapu	Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001
				Carr. Zurumutaro-Tzintzunzan, cerca de L Pátzcuaro Lago de Cuitzeo	PT Pérez-Ponce de León <i>et al.</i> , 2001; Jiménez-Ruiz <i>et al.</i> , 2002
			Lago de Pátzcuaro Lago de Zacapu San Juanico	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005	

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente
Michoacán	<i>Thamnophis melanogaster</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	Zacapu	PT
Morelos	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>	Opongio, cerca del Lago de Pátzcuaro	PT
			Coatetelco	Martínez-Salazar y León-Règagnon
Nayarit	<i>Bufo perplexus</i> <i>Rana zweifeli</i> <i>Bufo kelloggi</i> <i>Bufo marinus</i>	<i>R. ranae</i> <i>R. americanus</i> <i>R. alabialis (sensu lato)</i>	Mazatepec	PT
			Puente Cerca de Nexpa	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Puente Cerca de Nexpa	
			Río Amacuzac, cerca de las Huertas	
			Carretera Tepic-Aguamilpas	PT
			Carretera Tepic-Aguamilpas	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Carretera Tepic-Puerto Vallarta	
			Presa Aguamilpas (embarcadero)	
			San Pedro Lagunillas	
			Santa Maria del Oro	
	<i>Leptodeira maculata</i>	<i>R. lamothei</i>	Carretera Tepic-Aguamilpas	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
	<i>Rana cf. forreri</i>	<i>R. ranae</i>	Carretera Santa Maria de Oro-Cofradía	PT
	<i>Rana cf. magnaocularis</i>		Desviación carretera Tepic-Santa Maria del Oro	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Carretera San José Mojarras-Paso de Lozada	
			Puente Arroyo Resbaloso, Carretera Tepic-Aguamilpas	PT
	<i>Rana sp.</i>	<i>Rhabdias sp. (hacia la "vertiente del Pacífico")</i>	Huajimic	PT
Nuevo León	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. alabialis (sensu lato)</i>	La Laguna, Higueras	León-Règagnon <i>et al.</i> , 2005
			La Presita Villareal, El Carmen	
			Río Pesquerías, Zuazua	
	<i>Rana berlandieri</i>	<i>R. savagei</i>	La Laguna Higueras	

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo (). PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente
Oaxaca	<i>Bufo marmoratus</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Bufo marmoratus</i>)	Cerro de Oro	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			<i>Bufo marinus</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>
			Carretera Portillo del Rayo-Pochutla	
			Carretera Mex 200 entre Zipolite-Puerto Ángel	
			Carretera Pochutla-Puerto Ángel	PT
			Carretera Zacatepec-Putla de Guerrero	PT
			El Mirador, Municipio Santa María Chilchotla	PT
			Playa de Zipolite	PT
			Presa Cerro de Oro	Espinoza-Jiménez <i>et al.</i> , 2007; PT
			Presa Temascal	
			Río Tehuantepec	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Sierra Madre del Sur, Carretera Pochutla	PT
			Tuxtepec	PT
		<i>R. alabialis (sensu lato)</i>		
		Paso Canoa		
		Presa Cerro de Oro	Espinoza-Jiménez <i>et al.</i> , 2007; PT	
		Presa Temascal		
	<i>Leptodeira septentrionalis</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	Cerro San Felipe	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
	<i>Norops sp</i>	<i>R. cf. nicaraguensis</i>	Carretera Santa Catarina de Juquila - Puerto Escondido	PT
	<i>Rana cf. berlandieri</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia el "Golfo de México")	Paso Canoa	Martínez-Salazar y León-Règagnon
	<i>Rana cf. forreri</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Rana maculata</i> , <i>R. cf. forreri</i> y <i>R. vaillanti</i> .)	San Miguel Chimalapa	PT

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH = Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente
Oaxaca	<i>Rana maculata</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Rana maculata</i> , <i>R. cf. forreri</i> y <i>R. vaillanti</i> .)	San Antonio Chimalapa	PT
	<i>Rana sierramadrensis</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Rana sierramadrensis</i>)	Sierra Madre del Sur: Carretera Pochutla	Martínez-Salazar y León-Règagnon
	<i>Rana</i> sp.	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia la "vertiente del Pacífico")	7km Noreste de Zanatepec	PT
			La Fortaleza (Chimalapas)	Martínez-Salazar y León-Règagnon
	<i>Rana vaillanti</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Rana maculata</i> , <i>R. cf. forreri</i> y <i>R. vaillanti</i> .)	San Antonio Chimalapa Chapultepec	PT
Puebla	<i>Bufo valliceps</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Huaquechula	PT
	<i>Sibon sartorii</i>	<i>R. cf. fuscovenosa</i> (<i>sensu lato</i>)	Cuetzalán	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
Querétaro	<i>Thamnophis godmani</i> <i>Bufo nebulifer</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Sierra Negra Neblinas	Galicia-Guerrero, 1998
	<i>Storeira</i> sp.	<i>R. cf. fuscovenosa</i> (<i>sensu lato</i>)	Carretera 120, entre El Lobo-La Vuelta	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
San Luis Potosí	<i>Bufo compactilis</i>	<i>R. americanus</i>	Ojo Zarco	Martínez-Salazar y León-Règagnon
Sonora	<i>Bufo kelloggi</i> <i>Bufo mazatlanensis</i> <i>Leptodactylus melanonotus</i> <i>Rana magnaocularis</i> <i>Rana tarahumarae</i> <i>Smilisca baudinii</i>	<i>R. neotropicalensis</i> <i>R. ranae</i>	Navajoa Rancho Carrizal Alamos Guircoba Salmon Choquinacahui Navajoa	Burse y Goldberg, 2001 Goldberg y Bursey, 2002
Tabasco	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. füelleborni</i>	El Último Esfuerzo, Municipio Balancán	Martínez-Salazar y León-Règagnon

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente	
Tabasco	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. füelleborni</i>	Pantanos de Centla	Martínez-Salazar y León-Règagnon	
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	<i>R. pseudospherocephala</i>	Piscifactoría de Teapa	Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. b)	
		<i>R. neotropicalensis</i>	Escuela de Ciencias Biológicas, UJAT, Villahermosa Piscifactoría de Teapa Teapa		
	<i>Rana brownorum</i> ^{NH}	<i>Rhabdias</i> sp. (hacia el "Golfo de México")	Ranchería Benito Juárez, Km 52-Carretera 18 Tabasco-Frontera, Municipio Centla	PT	
	<i>Rana cf. brownorum</i> ^{NH}		Extensión Ríos, UJAT, Tenosique	Martínez-Salazar y León-Règagnon	
	<i>Smilisca baudinii</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>)	Piscifactoría de Teapa Piscifactoría de Teapa		
Veracruz	<i>Bufo marinus</i>	<i>R. alabialis (sensu lato)</i>	Catemaco	PT	
			La Laguna Escondida	Galicia-Guerrero, 1998; PT	
			La Victoria, Catemaco Salto de Eyipantla	PT Martínez-Salazar y León-Règagnon	
			<i>R. pseudospherocephala</i>	Estación de Biología, Los Tuxtles Lago de Catemaco Puerto de Veracruz	Guillén-Hernández, 1992 Goldberg <i>et al.</i> , 2002 Bravo-Hollis y Caballero, 1940
	<i>Bufo sp.</i>		Sontecomapan	PT	
	<i>Bufo valliceps</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Bufo valliceps</i> , <i>B. nebulifer</i> y <i>B. canalifer</i>)	Desviación Barra de Sontecomapan	PT	
			Estación de Biología, Los Tuxtles	PT	
	<i>Hyla microcephala</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (en <i>Hyla microcephala</i>)	Laguna El Zacatal Laguna El Zacatal	Guillén-Hernández, 1992 Goldberg <i>et al.</i> , 2002	
	<i>Leptodactylus melanonotus</i>		<i>R. neotropicalensis</i>	Desviación Barra de Sontecomapan	CNHE 4603

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH = Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Apéndice IV-III. Continuación...

Estado	Huésped	Rhabdias	Localidades	Fuente
Veracruz	<i>Leptodactylus melanonotus</i>	<i>R. neotropicalensis</i>	La Victoria, Catemaco	Martínez-Salazar y León-Règagnon (In prep. b)
	<i>Leptodeira annulata</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	Laguna Escondida	Goldberg <i>et al.</i> , 2002
	<i>Rana berlandieri</i>	<i>Rhabdias</i> sp. ("Golfo de México")	La Victoria, Catemaco	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
	<i>Rana cf. brownorum</i>		Desviación Barra de Sontecomapan	PT
	<i>Rana sp.</i>		Estación de los Tuxtlas	Guillén-Hernández, 1992
	<i>Rana vaillanti</i>		Camino a La Estación de Biología Los Tuxtlas-Laguna Escondida	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Estación de los Tuxtlas	PT
Yucatán			La Victoria, Catemaco	Martínez-Salazar y León-Règagnon
			Laguna Escondida	Paredes-Calderón <i>et al.</i> , 2004; Goldberg <i>et al.</i> , 2002
	<i>Smilisca baudinii</i>	<i>Rhabdias</i> sp. (parásito de <i>Smilisca baudinii</i>)	La Estación Los Tuxtlas	Guillén-Hernández, 1992
			Potrero	en Lamothe-Argumedo <i>et al.</i> , 1997
	<i>Sibon sartorii</i>	<i>R. cf. fuscovenosa (sensu lato)</i>	Carretera Valladolid-Mex 18 D	Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2005
	<i>Thamnophis proximus</i>		Carretera Ría Lagartos-San Felipe	

* Se presenta una lista depurada de las localidades con *Rhabdias* por estados de la República Mexicana que fueron analizados en el presente trabajo. PT = Presente trabajo; CNHE = material consultado de la CNHE; NH =Nuevo registro de huésped para *Rhabdias*.

Capítulo V

BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DEL GÉNERO *RHABDIAS* (NEMATODA) EN MÉXICO: UN ANÁLISIS PRELIMINAR

Elizabeth A. Martínez-Salazar¹, Gerardo Pérez-Ponce de León¹, Oscar A. Flores-Villela² y Virginia León-Règagnon¹

¹Laboratorio de Helmintología, “Dr. Eduardo Caballero y Caballero”, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, D. F., 04510. México

² Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM, Apartado Postal 70-399, Coyoacán, México D.F. 04510, México

Introducción

En general, los parásitos representan un modelo ideal para abordar diversos estudios, debido a que representan sofisticados indicadores históricos y ecológicos (Hoberg, 1997; Brooks *et al.*, 2001). Al estudiar los helmintos parásitos podemos comprender las interacciones ecológicas, patrones de distribución e inclusive reconstruir la historia compleja de muchas regiones y biotas (Brooks y McLennan, 1993; Brooks *et al.*, 2001).

En la última década, en México se han generado diversos trabajos helmintológicos, no solo en términos del conocimiento general de su biodiversidad (ej. León-Règagnon *et al.*, 1999; Razo-Mendivil *et al.*, 1999; Galicia-Guerrero *et al.*, 2000; Bursey y Goldberg, 2001; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002; León-Règagnon y Paredes-Calderón, 2002; León-Règagnon *et al.*, 2005; Espinoza-Jiménez *et al.*, 2007; Martínez-Salazar, 2008), sino que se ha generado información sobre sus relaciones filogenéticas (ej. León-Règagnon *et al.*, 2005; Rosas-Valdez *et al.*, 2004; Razo-Mendivil *et al.*, 2006; Mejía-Madrid *et al.*, 2007) o estudios biogeográficos (ej. Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003; Mejía-Madrid *et al.*, 2007; Pérez-Ponce de León, 2003; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002, 2005; Rosas-Valdez *et al.*, 2007; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005; Vidal-Martínez y Kennedy, 2000).

Rhabdias Stiles y Hassall, 1905 (Rhabdiasidae) es un grupo de nemátodos cosmopolita que incluye alrededor de 66 especies; presenta la peculiaridad de que sus formas adultas son hermafroditas y se alojan exclusivamente en los pulmones de diversas familias de anfibios y reptiles (ej. Baker, 1987; Bursey *et al.*, 2003; Kuzmin *et al.*, 2003; Bursey y Goldberg, 2005; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006; Tkach *et al.*, 2006; Bursey *et al.*, 2007; Kuzmin *et al.*, 2007; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007). Diecinueve de estas especies se han registrado en México, siendo el 21% de ellas consideradas como neárticas y el 79% como

neotropicales (ver Bursey *et al.*, 2003; Martínez-Salazar, 2006, 2008; Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007) (tabla I): 6 típicas de bufónidos, 3 de hilidos, 1 de leptodactilidos, 5 de ránidos, 2 de colúbridos y 2 de policrotidos.

Tabla I. Especies de *Rhabdias* en México.

Especie	Grupo de huésped tipo	Distribución
<i>R. americanus</i> Baker, 1978 NE	Bufónidos	Neártica
<i>R. alabialis</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 <i>sensu lato</i> NE	Bufónidos	Neotropical
<i>R. füelleborni</i> Travassos, 1926 NE	Bufónidos	Neotropical
<i>R. kuzmini</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2007 E	Bufónidos	Neotropical
<i>R. pseudosphaerocephala</i> Kuzmin, Tkach y Brooks, 2007 NE	Bufónidos	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Bufo marmoratus</i>)*E	Bufónidos	Neotropical
<i>R. ranae</i> Walton, 1929 NE	Ránidos	Neártica
<i>R. savagei</i> Bursey y Goldberg, 2005 NE	Ránidos	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica)*NE	Ránidos	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. hacia la vertiente del Pacífico)*E	Ránidos	Neotropical
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana sierramadrenensis</i>)* E	Ránidos	Neotropical
<i>R. manantlanensis</i> Martínez-Salazar, 2008 E	Hilidos	Neotropical
<i>R. peninsularis</i> Martínez-Salazar, Pérez.-Ponce de León, Parra-Olea y González-Bernal (en proceso) E*	Hilidos	Neártica
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Smilisca baudinii</i>) NE	Hilidos	Neotropical
<i>R. neotropicalensis</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon (en proceso) E*	Leptodactilidos	Neotropical
<i>R. cf. fuscovenosa</i> (Railliet, 1899) Goodey, 1924 <i>sensu lato</i> NE	Colúbridos	Neártica
<i>R. lamothei</i> Martínez-Salazar y León-Règagnon, 2006 E	Colúbridos	Neotropical
<i>R. leonae</i> Martínez-Salazar, 2006 E	Policrotidos	Neotropical
<i>R. cf. nicaraguensis</i> Bursey, Goldberg y Vitt 2007 NE*	Policrotidos	Neotropical

* Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados)¹. NE= No endémica; E= Endémica.

La herpetofauna mexicana es una de las más diversas a nivel mundial, no sólo en términos de especies por área, sino también en números absolutos de especies (ej. 370 anfibios y 877 reptiles), géneros y familias (Flores-Villela, 1998; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004; Flores-Villela y Goyenechea, 2003) y a pesar de este contexto, solo se conoce la helmintofauna de alrededor de una cuarta parte de las especies de estos huéspedes (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2002). La mayor cantidad de estos grupos de huéspedes se ha registrado para las Costas del Pacífico Mexicano, el Eje Neovolcánico, la Planicie Costera del Golfo de México, la Sierra Madre del Sur, Sonora y Baja California, regiones con alta riqueza para varios grupos de la biota Mexicana (Ramammorthy *et al.*, 1993; Flores-Villela, 1998; Flores-Villela y Goyenechea, 2003), inclusive para *Rhabdias* (ej. Costas del Pacífico Mexicano, la Planicie Costera del Golfo de México y la Sierra Madre del Sur) (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Diversos factores interrelacionados han producido una compleja historia de la biota mexicana, debido a la gran variedad de hábitats, clima y topografía (ej., Pérez-Higareda y

¹ A lo largo del manuscrito nos referimos a la información y resultados del capítulo III ("Límites entre especies del género *Rhabdias* Stiles y Hassall 1905 (Nematoda) en México, basado en secuencias del *mtADN* y morfología"), como Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados.

Navarro, 1980; Flores-Villela y Gerez, 1994; Ramammorthy *et al.*, 1993; Campbell, 1999; Mulcahy y Mendelson III, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001; Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004), y en general, estos componentes bióticos han sido explorados en diversos trabajos (ver Morrone, 2005).

México se encuentra localizado entre los límites de las regiones biogeográficas Neártica y Neotropical (Halffter, 1976, 1987). El área donde se superponen estas regiones es conocida como la Zona de Transición Mexicana (ZTM), la cual contiene una gran diversidad biótica y es objeto de diversos estudios biogeográficos (ej. Halffter, 1987; Marshall y Liebherr, 2000; Morrone, 2004, 2005). La ZTM incluye las áreas montañosas del centro del país, que se asignan a la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental, Eje Neovolcánico Transversal, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur (Morrone, 2005).

En helmintos, se han desarrollado pocos estudios biogeográficos, descriptivos (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2000) y aquellos en donde se ha aplicado algún método biogeográfico, enfocado exclusivamente en el sistema parásito-peces dulceacuícolas (Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2002; Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003; Pérez-Ponce de León, 2003; Pérez-Ponce de León y Choudhury, 2005; Rosas-Valdez y Pérez-Ponce de León, 2005; Mejía-Madrid *et al.*, 2007; Rosas-Valdez, *et al.*, 2007).

Los estudios sobre biogeografía histórica en parásitos, tienen la premisa de que éstos son sofisticados indicadores de la historia y ecología de la relación huésped-parásito, debido a que su distribución geográfica se limita a aquellas regiones en las cual sus huéspedes obligatorios coexisten para completar sus ciclos de vida (Brooks y MacLennan, 1993).

Los estudios biogeográficos comparados entre taxa fuertemente relacionados por factores ecológicos, como es el caso de la relación parásito-huésped, pueden presentar un grado de congruencia filogenética y muy probablemente geográfica, que aumenta con la especificidad hospedatoria (Criscione y Blouin, 2004). Se ha logrado observar desde un contexto filogenético, que la preferencia hospedatoria entre las diferentes especies del género *Rhabdias* es estricta (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados), lo que permitirá explorar información biogeográfica de éste y sus huéspedes.

El estudio de los patrones geográficos inter e intraespecíficos, parten del análisis de las relaciones filogenéticas de haplotipos mitocondriales de varios taxones codistribuidos, en la búsqueda de factores históricos, a partir de la concordancia entre los patrones (Avice, 2000). Este tipo de estudios plantean hipótesis sobre posibles eventos comunes de vicarianza o dispersión, para identificar las causas geológicas, ecológicas o etológicas que pudieran haber influido en ellos, esto se ha explorado con la aplicación de métodos biogeográficos cladísticos

(Arbogast y Kenagy, 2001; Avise, 2000; Bermingham y Moritz, 1998; Lanteri y Confalonieri, 2003).

La biogeografía cladística asume una congruencia entre los patrones filogenéticos y biogeográficos de dos o más grupos monofiléticos, debido a que comparten una historia común (Morrone y Crisci, 1995; Wiley, 1988). Un análisis biogeográfico cladístico consta básicamente de tres partes, a partir de la selección de cladogramas de taxones monofiléticos distribuidos en las áreas de estudio (Morrone, 2001, 2004): 1) construcción de cladogramas taxonómicos de áreas individuales (CTA); 2) obtención de cladogramas resueltos de áreas (CRA); y 3) obtención de los cladogramas generales de áreas (CGA).

Cuando un taxón es endémico a un área y cada área posee un único taxón, no hay inconsistencias en los CTA (Morrone, 2004). Sin embargo, pueden presentarse otros casos: 1) áreas ausentes, cuando ninguno de los taxones terminales de un CTA se encuentra en un área determinada, pero esa área no se encuentra representada en los CTA; 2) taxones ampliamente distribuidos, cuando alguno de los taxones terminales de un CTA se encuentra en dos o más áreas en estudio; y 3) áreas redundantes, cuando una misma área aparece más de una vez en un CTA, debido a que en esa área se localizan dos o más especies terminales del cladograma taxonómico (Morrone, 2004).

Se han propuesto alrededor de catorce métodos en la biogeografía cladística (ver tabla II); todos los métodos presentan particularidades en la obtención de CRA y los CGA, en general, cada uno presenta un mecanismo que permite solucionar de alguna manera las inconsistencias que los CTA pueden presentar, ej. los CRA se pueden obtener aplicando algunos o una combinación de suposiciones metodológicas en varios de los métodos descritos (Nelson y Platnick, 1981; Morrone, 2005).

Un CTA con taxones ampliamente distribuidos, bajo el supuesto 0 se resuelven las áreas conflictivas como si fueran grupos hermanos o sinapomorfías de áreas (Zendee y Ross, 1987); mientras que con el supuesto 1, se resuelven como grupos monofiléticos o parafiléticos y con el supuesto 2, se resuelven las áreas como grupos monofiléticos, parafiléticos o polifiléticos (Nelson y Platnick, 1981).

En el caso de las áreas redundantes (áreas de simpatría), bajo el supuesto 1 resultan de patrones duplicados seguidos de extinción y bajo el supuesto 2 se debe a dispersión (Page, 1990; Enghoff, 1996). En el caso de las áreas redundantes, los tres supuestos consideran a las áreas ausentes como no informativas, por lo que las pueden colocar en cualquier parte del cladograma (Espinosa-Organista *et al.*, 2002).

Con base en este marco teórico, el presente trabajo tiene como objetivo proponer una hipótesis preliminar acerca de las relaciones biogeográficas de las áreas de tres grupos de *Rhabdias* con una marcada preferencia hospedatoria (a Ranidae, Hylidae y Bufonidae (*Bufo marinus* Gravenhorst, 1829 (= *Rhinella marina* Linneo, 1758))), aplicando cuatro diferentes métodos biogeográfico cladísticos.

Tabla II. Diferentes métodos en biogeografía cladística.

Método	Año y representantes	Pasos particulares del método	Comentarios
Reducción de cladogramas de áreas o Cladograma reducido de áreas	Rosen (1978)	Inspecciona los cladogramas particulares de áreas y elimina los componentes únicos y contradictorios. Obtiene un cladograma general de áreas con los componentes comunes a todos los cladogramas particulares de áreas	Permite encontrar un cladograma general de áreas, aún cuando hubo procesos de dispersión o extinción. No resuelve las inconsistencias, solo las elimina.
Método de mapas primarios o Mapas de Especies Ancestrales	Wiley (1980; 1981)	Examina si los elementos inconsistentes se deben a causas o modos de especiación (dispersión, fragmentación de áreas grandes o aislamiento periférico).	Tiende a sobrestimar el número de eventos únicos (vicarianza) que ocurrieron en la historia de un grupo de áreas.
Análisis de componentes	Nelson y Platnick (1981)	Inspecciona los cladogramas particulares de áreas e identifica las inconsistencias. Aplica los supuestos 0, 1 y 2 para resolverlos. Supuesto 0 = las áreas conflictivas las trata como si fueran grupos hermanos o sinapomorfías de áreas (Zendeo y Ross, 1987); supuesto 1 = como grupos monofiléticos o parafiléticos y con el supuesto 2 = como grupos monofiléticos, parafiléticos o polifiléticos (Nelson y Platnick, 1981). Obtiene un cladograma general de áreas mediante la intersección de los conjuntos de cladogramas de áreas resueltos.	Favorece a los supuestos 1 y 2 en lugar del 0.
Biogeografía filogenética cuantitativa	Mickevich (1981)	Se obtienen mapas biogeográficos, considerados como series de transformación de áreas de distribución en un cladograma. Los mapas separan los datos generales de distribuciones particulares. Se hace una optimización de Farris, especifican todas las relaciones de vecino más cercano para los diferentes estados de áreas, se cuenta el número de vecinos más cercanos para los diferentes estados de áreas, y se definen las series de transformación, asociándolos con los que estén frecuentemente más relacionados.	No aplican ningún supuesto para resolver inconsistencias en los cladogramas taxonómicos de áreas. No transforman los cladogramas taxonómicos de áreas en matrices para ser analizadas por el algoritmo de parsimonia.

Tabla II. Continuación...

Método	Año y representantes	Pasos particulares del método	Comentarios
Análisis de parsimonia de Brooks (BPA) o simplicidad cuantitativa	Brooks (1985) Wiley (1988)	Se numera los componentes de los cladogramas taxonómicos de áreas y las especies terminales ampliamente distribuidas, se solucionan aplicando el supuesto 0. Construye un matriz a partir de la información proporcionada por todos los cladogramas particulares de áreas (áreas vs. nodos: "0", ausente; "1", presente; y "?" datos faltantes). Se pueden tratar las áreas ausentes como "0" en vez de "?" (Kluge, 1988). Se aplica un algoritmo de parsimonia para obtener el cladograma general de áreas. Se favorece las soluciones bajo el supuesto 0. Optimiza los componentes en el cladograma general de áreas, para identificar vicarianza (sinapomorfias), dispersión (paralelismos) y extinciones (reversiones).	Este encuentra el cladograma general de áreas más parsimonioso, señalando (en forma de homoplasias) cómo puede contrastarse la hipótesis nula de vicarianza. Sesga las soluciones hacia las opciones derivadas por el supuesto 0. Se ha criticado el uso del algoritmo de parsimonia, ya que debe aplicarse durante el proceso de selección de hipótesis, no durante su formulación.
Compatibilidad de componentes	Zandee y Ross (1987)	Los taxones ampliamente distribuidos codifican en una matriz de datos binaria. Las matrices se analizan de manera separada para obtener cladogramas de áreas individuales. Todos los caracteres se adicionan al cladograma y aquellos que concuerdan con el cladograma general de áreas se consideran como caracteres de soporte. Se elige el cladograma de áreas más parsimonioso (número de caracteres contradictorios menos el número de caracteres de apoyo).	Al aplicar los supuestos 1 y 2, omiten el tratamiento a las distribuciones redundante.
Cuantificación del análisis de componentes	Humphries et al. (1988)	Método similar al BPA. Aplica los supuestos 1 y 2 y después emplea el algoritmo de parsimonia para analizar los datos, en algún programa computacional (ej. PAUP o Hennig86).	Aplican el supuesto 1 y 2 para resolver inconsistencias en los cladogramas taxonómicos de áreas.
Análisis de Parsimonia de Brooks secundario	Brooks (1990)	Trata a las distribuciones redundantes: duplica el área involucrada y trata a cada una de las áreas por separado. Esta información está contenida en una matriz y posterior a su análisis, es posible determinar si realmente se trataba de un área única o dos áreas distintas incorrectamente reunidas en una sola.	Tiende a sobrestimar los eventos de dispersión, ya que en ocasiones señala a los mismos en los ancestros de especies terminales que se dispersaron; y puede sobrestimar los eventos de extinción. Integra los elementos incongruentes, eligiendo al cladograma general de áreas que postule el número menor de áreas duplicadas, cada de las cuales representa una contrastación de la hipótesis nula.

Tabla II. Continuación...

Método	Año y representantes	Pasos particulares del método	Comentarios
Enunciados de tres áreas	Nelson y Ladiges (1991)	Se construye una matriz con base en los enunciados de tres áreas proporcionados por todos los cladogramas taxonómicos de áreas. Se aplica el algoritmo de parsimonia para generar un cladograma taxonómico de áreas.	Al codificar los datos, se desarrolla la menor unidad de relación posible (los enunciados de tres áreas).
Árboles reconciliados	Page (1994)	Se construye un mapa o "árbol reconciliado": superpone cada nodo del cladograma sobre os de los otros cladogramas. Asume que la historia compartida o codivergencia es máxima y no hay dispersión. Cuando hay diferencias entre los cladogramas de áreas es debido a duplicaciones o extinciones. Se elige la reconstrucción que implique la coespeciación máxima y a la vez se minimice las pérdidas y duplicaciones.	No hay metricidad, al considerar que las duplicaciones son eventos menos probables que la vicarianza. Se sobreestima las duplicaciones y subestima la dispersión.
Análisis de Subárboles Libres de Paralogía	Nelson y Ladiges (1996)	Se reduce en uno o más cladogramas complejos a un subárbol libre de paralogía, iniciando del nodo más terminal hacia la raíz del cladograma.	La paralogía geográfica (repetición de áreas geográficas en un cladograma de áreas, distribuciones redundantes) se considera como no informativa.
Análisis de Dispersión-Vicarianza	Ronquist (1997)	Se reconstruye la distribución ancestral de los taxones con un modelo simple (no asumir <i>a priori</i> un proceso particular, toman en cuenta la dispersión y extinción). Se optimiza la matriz tridimensional de costos (vicarianza y duplicación = 0; dispersión y extinción =1, construida a partir de los datos de distribución y cladísticos de varios taxones que presentan una distribución en común). Reconstruye escenarios biogeográficos, que incluyen la posibilidad de relaciones reticulares entre las áreas y no únicamente de relaciones de tipo jerárquico	Se asignan costos a los eventos de vicarianza, dispersión y extinción.
Filogeografía comparada	Arbogast y Kenagy (2001)	Tiene como objeto analizar patrones filogeográficos (estudio de los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de los linajes genealógicos de nivel intraespecífico de varias especies codistribuidas, con el objeto de establecer patrones en común. Partiendo de filogenias o genealogías de genes de <i>mtDNA</i> , e integrando la información geográfica de las poblaciones muestreadas para cada una de las especies analizadas.	Puede emplearse un algoritmo de parsimonia en la obtención de cladogramas generales de áreas.

Tabla II. Continuación...

Método	Año y representantes	Pasos particulares del método	Comentarios
Análisis filogenético para comparar árboles	Wojcicki y Brooks (2004; 2005)	Los cladogramas de áreas, se convierten en diagramas de Venn. Se elige cualquier cladograma de áreas del conjunto de cladogramas de áreas a estudiar (cladograma plantilla), para ser analizado y se determinan sus elementos. Se selecciona otro cladograma, se determinan sus elementos y se inspeccionan los cladogramas: si hay elementos compartidos entre el segundo cladograma y el cladograma plantilla. Una vez que los nuevos elementos del segundo cladograma se han integrado al cladograma plantilla, se ve si cualquiera de ellos puede combinarse más allá. Se repite los pasos para el resto de los cladogramas a analizar.	No subestima los eventos de dispersión, no elimina información. No especifica costos, pesos o probabilidades de los procesos biogeográficos. No necesita convertir los cladogramas de áreas en matrices de código binario. No emplea el algoritmo de parsimonia en su análisis. Solo compara dos árboles a la vez (cladograma de áreas plantilla y el cladograma de áreas que se integra al cladograma plantilla).

Materiales y métodos

Taxones

Se emplearon las relaciones filogenéticas intra e interespecíficas del género *Rhabdias*, basados en secuencias parciales de COI y Cyt *b* del *mtDNA* (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados) (figura 1, apéndice V-I). Con fines prácticos, a partir de árbol filogenético (apéndice V-I) se eligieron tres grupos monofiléticos con una marcada preferencia hospedatoria, los cuales se trataron como independientes en los análisis. Se excluyeron del análisis aquellas especies con poca representatividad o que fueran exclusivas a una área de endemismo en el análisis filogenético intra e interespecífico del género *Rhabdias* (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados): *Rhabdias* sp. (de *Bufo marmoratus*), *R. americanus*, *R. leonae*, *R. neotropicalensis* y *R. kuzmini* (apéndice V-I).

Los grupos de *Rhabdias* seleccionados son parásitos de diversas especies de anuros de las familias Bufonidae, Hylidae, y Ranidae: dos especies con afinidad Neártica (*Rhabdias ranae* y *R. peninsularis*) y ocho Neotropicales (*R. alabialis*, *R. füelleborni*, *R. pseudosphaerocephala*, *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica), *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*), *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico) y *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*).

El grupo A incluye poblaciones de especies de *Rhabdias* parásitas de ranas de la familia Ranidae: [[[*Rhabdias ranae*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico)], *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica)], *R. savagei*], *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*).

El grupo B incluye poblaciones de especies de *Rhabdias* parásitas de ranas de la familia Hylidae: [*R. peninsularis*, *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*)].

Finalmente, el grupo C incluye poblaciones de especies de *Rhabdias* parásitas de la familia Bufonidae, típicas de *Bufo marinus* Gravenhorst, 1829 (Syn. *Rhinella marina* Linneo, 1758): [[*R. alabialis*, *R. pseudosphaerocephala*], *R. füelleborni*].

Áreas

Basado en la regionalización propuesta por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) (figura 2) se analizaron exclusivamente las áreas de endemismo de los tres grupos monofiléticos seleccionados. Un total de diez áreas de endemismo fueron analizadas, con base en la información contenida exclusivamente de los cladogramas seleccionados. Tierras secas extratropicales: Península de Baja California (PBC); Tierras altas tropicales frías: Eje Neovolcánico (ENT), Sierra Madre del Sur (SMS) y Norte de Oaxaca (NO);

Tierras bajas tropicales: Tierras bajas del Pacífico (TBP), Planicie Costera del Golfo de México (PCGM), Cuenca del Balsas (CB) y Depresión de Chiapas (DCHIS); Tierras subhúmedas extratropicales: Tierras semiáridas de Nuevo León (TSANL), y finalmente, Tierras bajas del Pacífico de América Central: Centroamérica (CA).

A pesar de que *R. alabialis*, *R. ranae*, *R. pseudosphaerocephala*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica), *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico) y *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*), se distribuyen en otras áreas (tabla III), no fueron incluidos en el análisis filogenético del género (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados) y por lo tanto no fueron analizados en el presente trabajo.

Análisis biogeográficos

Se construyeron los CTA, sustituyendo el taxón terminal (diferentes poblaciones o muestras por cada especie) por la distribución geográfica (áreas de endemismo) (ver figura 1). Se inspeccionó cada cladograma de áreas y se identificaron las inconsistencias en cada uno de ellos. Debido a que partimos de filogenias intraespecíficas, no hay alguna certeza para incluir las áreas donde se reconoce la distribución de alguna especie y que además no fueron incluidos en el trabajo de Martínez-Salazar (datos no publicados). No se cuenta con la información de los haplotipos existentes en esas áreas y de las relaciones entre las poblaciones de algunas especies, por lo que no podríamos asignarlas a un “individuo terminal” como haplotipos ampliamente distribuidos en los cladogramas de áreas.

Tabla III. Áreas de distribución de las especies de *Rhabdias* analizadas.

Especie	Áreas de endemismo*
Neárticas	
<i>R. ranae</i>	DSON**, MN, ENT, CB, TBP, SMS, USA** y Canadá**
<i>R. peninsularis</i>	PBC
Neotropicales	
<i>R. alabialis</i>	TSANL, ENT, NO, TBP, PCGM, CA**
<i>R. fülleborni</i>	PCGM, CA**
<i>R. pseudosphaerocephala</i>	PCGM, TBP, CB, SMS, DCHIS, CA**
<i>R. savagei</i>	TBP, TSANL**, CA**
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana sierramadrensis</i>) †	SMS
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica) †	NO, PCGM, DCHIS**, TACHIS**, CA
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Rana</i> sp. hacia la vertiente del Pacífico) †	TBP, ENT, DCHIS**
<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>Smilisca baudinii</i>) †	DSON**, PCGM, TBP**, ENT**, CA

* Áreas de endemismo definidas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003), los acrónimos se explican en el texto y en la figura 2.

**Áreas no incluidas los análisis filogenéticos intra e interespecífico del género (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

†Especies reconocidas por Martínez-Salazar y León-Règagnon (datos no publicados).

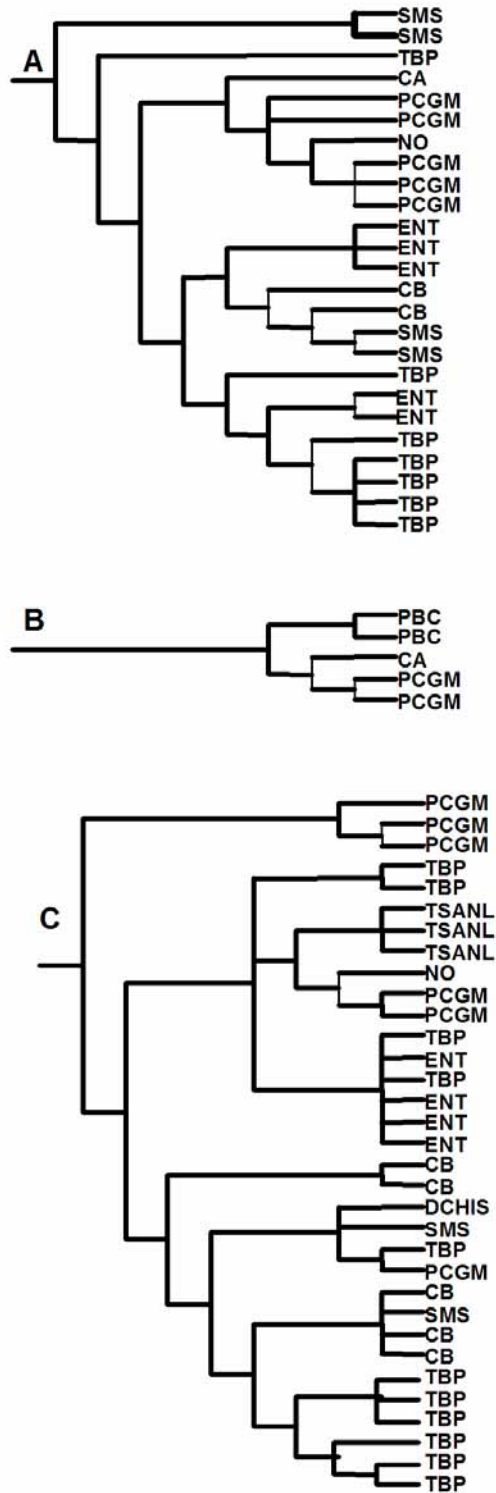


Figura 1. Cladogramas de áreas de *Rhabdias* sp., obtenidos a partir del análisis filogenético intra e interespecífico del género (Martínez-Salazar y León-Régagnon, datos no publicados) (ver apéndice V-I). A. *Rhabdias* asociadas a Ranidae. B. *Rhabdias* asociadas a Hylidae: Hylinae. C. *Rhabdias* asociadas a Bufonidae (*Bufo marinus*). Acrónimos de las áreas se explican en el texto y en la figura 2.

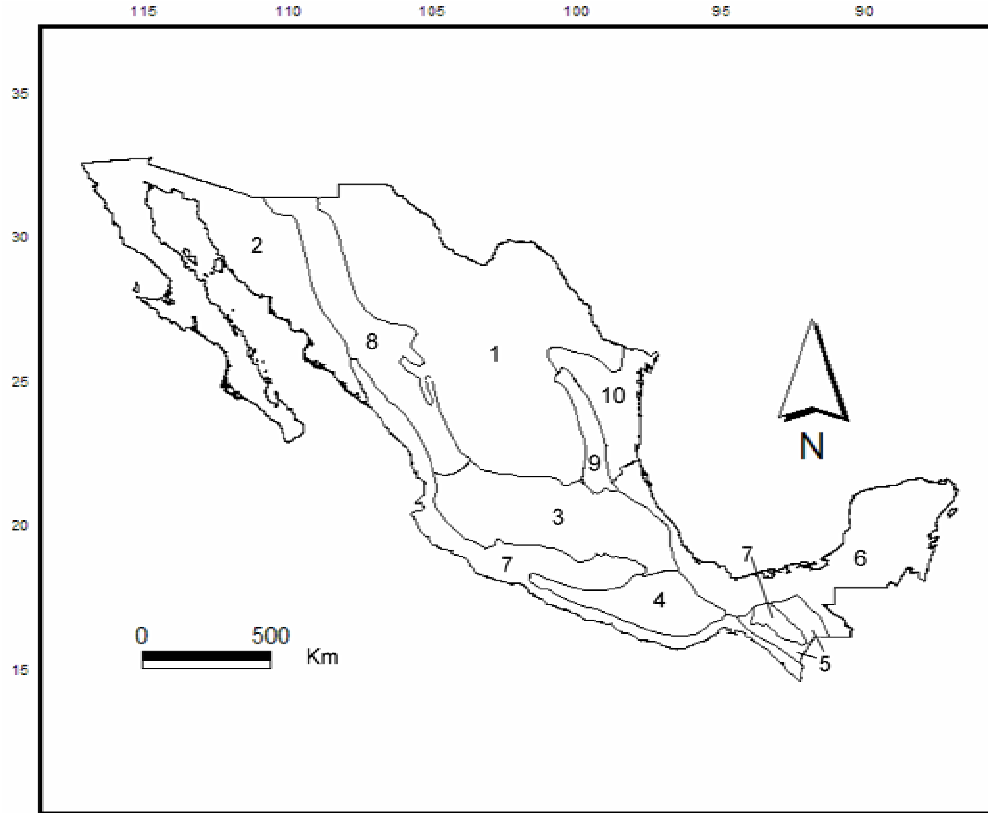


Figura 2. Áreas de endemismo definidas por Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). 1. Mesa del Norte (equivalente al Desierto Chihuahuense) (MN); 2. Desierto de Sonora (DSON) y Península de Baja California (PBC); 3. Eje Neovolcánico (ENT); 4. Sierra Madre del Sur (SMS) y Norte de Oaxaca (NO); 5. Tierras altas de Chiapas (TACHIS); 6. Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) y Península de Yucatán (PY); 7. Tierras bajas del Pacífico (TBP), Cuenca del Balsas (CB) y Depresión de Chiapas (DCHIS); 8. Sierra Madre Occidental (SMOCC); 9. Sierra Madre Oriental (parte alta) (SMORI); 10. Tierras semiáridas de Nuevo León (TSANL) y Tamaulipas (TSATAMPS); 11. Centroamérica (CA, no se muestra en el mapa).

Sin embargo, cuando un área estaba representada más de vez en el CTA, se consideró como “distribución redundante” y si una o más áreas que no estaban representadas en los CTA, lo consideramos como “áreas ausentes”.

Con el objeto de obtener cladogramas generales de áreas (CGA) y contrastarlos se emplearon cuatro métodos biogeográficos cladísticos:

Análisis de parsimonia de Brooks (BPA) primario (Brooks, 1985, 1990; Brooks y McLennan, 2001; Books *et al.*, 2001). Se enumeraron los componentes (nodos y ramas terminales) de los CTA y posteriormente se construyó una matriz de datos acorde con la siguiente codificación: “1” si el área está presente en el componente o rama terminal, “0” si está ausente. Las áreas ausentes se trataron como “0” (apéndice V-II). Kluge (1988), considera que

las áreas ausentes no son informativas, por lo cual las desecha totalmente como fuente de evidencia, codificándolas como “0” en vez de “?”.

Se utilizó un área hipotética como grupo externo, por lo que se agregó una fila con “0” para enraizar el CGA (apéndice V-II). La matriz de datos basada en los CTA, fue analizada con un algoritmo de parsimonia en el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002) para obtener el CGA, con una búsqueda heurística con 1000 réplicas al azar (todos los caracteres desordenados, con igual peso), con las opciones “stepwise addition” y “branch swapping” (intercambio de ramas) con la opción (TBR) “Tree Bisection and Reconnection” (corte y reconexión binaria).

Se optimizaron los componentes y especies por cada área en el CGA resultante, con el criterio deltran, sugerido por Brooks y McLennan (2001), para identificar tradicionalmente eventos de vicarianza (=sinapomorfías), eventos de dispersión (=paralelismos) y extinciones (reversiones), en el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002) y se visualizaron en el programa McClade versión 4.0 (Maddison y Maddison, 2000).

Análisis de parsimonia de Brooks (BPA) secundario (Brooks, 1990; Brooks *et al.*, 2001). Las relaciones incongruentes se analizaron duplicando el área involucrada y construyendo una nueva matriz con la misma codificación que en el BPA primario (apéndice V-III) y se trata a cada una de las áreas resultantes por separado.

Posterior al análisis de parsimonia (con las mismas condiciones que las efectuadas con el BPA primario), fue posible determinar la fuente de incongruencia (ej. un área única o dos áreas distintas incorrectamente reunidas en una sola) (Brooks *et al.*, 2001; Morrone, 2004). Se consideró que las áreas ausentes no son informativas, por lo cual se desecha totalmente como fuente de evidencia, codificándolas como “0” en vez de “?” (Kluge, 1988).

Árboles reconciliados (Page, 1994). Se empleó el programa Component 2.0 (Page, 1993) para la obtención de CGA, mediante el método de árboles reconciliados, a partir del análisis de una base de datos de la información contenida en los CTA (apéndice V-V). Se empleó un algoritmo de búsqueda heurística, minimizando las duplicaciones (especiación simpátrida) y las pérdidas (=extinciones) (Morrone, 2004).

Un cladograma reconciliado, se obtiene cuando hay una correspondencia entre el CTA y el de los taxones que las habitan (correspondencia entre las ramas terminales y los nodos internos de ambos cladogramas), sin embargo, si hay incongruencia entre las topologías de los dos árboles que se desea reconciliar, se construye un cladograma a través de duplicaciones de algunos nodos internos y pérdidas de ramas terminales, nos permiten reconciliar ambos

cladogramas, asumiendo máxima codivergencia (máxima vicarianza). Se elige la reconstrucción que implique la máxima vicarianza entre los cladogramas de áreas y minimice las pérdidas (extinciones o datos no recolectados) y duplicaciones o paralogías (dispersión, eventos independientes de vicarianza de las áreas) (Flores-Villela y Martínez- Salazar, 2008).

Análisis de subárboles libres de paralogía (Nelson y Ladiges, 1996). Consideran que las distribuciones redundantes (paralogía geográfica) no proporcionan información y no se consideran relevantes por lo que no son consideradas en un análisis biogeográfico (Morrone, 2005). Se obtuvieron subárboles libres de paralogía empleando el programa TASS (en TAX, Nelson y Ladiges, 1995) a partir de los CTA presentados en la figura 1.

Se obtienen subárboles donde los datos geográficos se asocian sólo con nodos informativos y no existen áreas duplicadas o redundantes en los descendientes de cada nodo. A partir de los subárboles resultantes cada componente (nodo) fueron codificados en una matriz, que fue analizada con un algoritmo de parsimonia en el programa PAUP versión 4.0b8 (Swofford, 2002) para obtener el CGA, con una búsqueda heurística con 1000 réplicas al azar (todos los caracteres desordenados, con igual peso), con las opciones “stepwise addition” y “branch swapping” (intercambio de ramas) con la opción (TBR) “Tree Bisection and Reconnection” (corte y reconexión binaria). Las áreas ausentes fueron codificadas como “0” (Kluge, 1988; Zandee y Ross, 1987).

Análisis de consenso. En aquellos casos en los cuales se encontró más de un CGA, se empleo un análisis de consenso. Se ha sugerido el empleo del uso del consenso de Nelson o el de mayoría en los análisis biogeográficos cladísticos (Flores-Villela y Goyenechea, 2001; Spironello y Brooks, 2003).

El consenso de Nelson solo incluye los componentes mutuamente compatibles (“cliques”) replicados con mayor frecuencia en el conjunto de cladogramas originales (Nelson, 1979; Morrone, 2000), mientras que el consenso de mayoría, se obtiene al combinar en el cladograma de compromiso aquellos componentes que aparecen en la mayoría de lo cladogramas originales (Margush y McMorris, 1981).

Resultados y discusión

Análisis de parsimonia de Brooks (BPA) primario.

Se obtuvo una matriz de datos de 10 áreas por 108 componentes y ramas terminales (muestras de las especies en las diferentes áreas) (apéndices V-II y V-III). Del análisis de parsimonia se obtuvieron 2 CGA con una longitud de 127 pasos, IC = 0.85 y IR = 0.63 (apéndice V-IV). Los CGA resultantes difieren notablemente en la posición de los grupos: Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO), por la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS), y viceversa, el resto de la topología se mantiene idéntica.

En la figura 3a. se muestra el consenso de Nelson (que resultó idéntico que al consenso estricto), donde se muestran 4 grupos, el primero está constituido por Centroamérica (CA) + Península de Baja California (PBC), el cual es grupo hermano del resto de las áreas analizadas. El segundo grupo corresponde con las Tierras semiáridas de Nuevo León (TSANL), grupo hermano de los siguientes grupos, constituido por la Depresión de Chiapas (DCHIS) y el último grupo, compuesto por 3 subclados formando una politomía, Tierras bajas del Pacífico (TBP) + Eje Neovolcánico (ENT), Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO) y por la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS).

Análisis de parsimonia de Brooks (BPA) secundario.

Se optimizó el CGA consenso con el criterio “deltran” (apéndice V-VI), se analizaron las incongruencias, se duplicaron las áreas que se consideraron independientes de acuerdo con la distribución de las especies o por los grupos de especies en una región biogeográfica determinada (relación de áreas concordantes entre los diferentes cladogramas de áreas analizados), y se tomo en cuenta la preferencia hospedatoria observada en cada CTA (figura 1 y apéndice V-I).

Al examinar la homoplasia en el BPA primario (marcado en negritas en el apéndice V-VI), encontramos que éste se concentra en las siguientes áreas de las 10 áreas de endemismo analizadas: Centroamérica (CA), Tierras bajas del Pacífico (TBP), Planicie Costera del Golfo de México (PCGM), Norte de Oaxaca (NO), Cuenca del Balsas (CB), la Sierra Madre del Sur (SMS) y el Eje Neovolcánico (ENT).

Las áreas involucradas fueron replicadas (asumiendo que la presencia de esas especies en esas áreas (por conjunto de poblaciones o localidades) son resultado de diferentes eventos a lo largo de la historia del género en cada grupo de *Rhabdías*, dada su preferencia hospedatoria; al replicar CA 2 veces, TBP 4 veces, PCGM 5 veces, NO 2 veces, CB 3 veces, SMS 4 veces y ENT 3 veces, se explica completamente la homoplasia observada en el BPA primario (figura 3b).

Para la región denominada Centroamérica (CA, poblaciones de Costa Rica), se efectuaron 2 réplicas: CA1, involucra a *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*) del clado C, y CA2, a *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico), del clado A.

Para las Tierras bajas del Pacífico (TBP), se efectuaron 4 réplicas: TBP1, involucra a especies de *Rhabdias* del clado A (*R. savagei*, población en Chiapas, basal al grupos de *Rhabdias* de Ranidae); TBP2, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico, poblaciones de Guerrero) del clado A; TBP3, a *R. pseudospherocephala* (corresponde a una población en Tapachula-Cantón Villa, Chiapas, no próxima a la de *R. savagei*) del clado C y TBP4, a otras poblaciones de *R. pseudospherocephala* (varias poblaciones en Oaxaca y Guerrero) del clado C.

Para la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM), se efectuaron 5 réplicas: PCGM1, involucra a *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica) del clado A; PCGM2, a *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*) del clado B (poblaciones de Chiapas y Tabasco); PCGM3, a *R. füelleborni* (poblaciones en Tabasco) y *R. alabialis* (poblaciones en Colima, Nayarit y Jalisco) del clado C; PCGM4, a *R. alabialis* (muestras de una población en Veracruz) del clado C y PCGM5, a *R. pseudospherocephala* (corresponde a una población en Tabasco) del clado C.

Para la Sierra Madre del Sur (SMS), se efectuaron 4 réplicas: SMS1 involucra a *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*, muestras de una población en Guerrero), del clado A; SMS2, involucra a *Rhabdias ranae* (muestras de Guerrero), del clado A; SMS3, a *R. alabialis* (muestras de una población en Oaxaca) del clado C, y SMS4, a *R. pseudospherocephala* (corresponde a una población en Guerrero) del clado C.

Para el Norte de Oaxaca (NO), se efectuaron 2 réplicas: NO1 de *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico) (una población ubicada en el sureste del área), del clado A y NO2, a *R. alabialis* del clado C (una localidad ubicada a noroeste del área).

Para la Cuenca del Balsas (CB), se efectuaron 3 réplicas: CB1, involucra poblaciones de *R. ranae* de Michoacán y Morelos, del clado A; CB2, a *R. pseudospherocephala* (con muestras de Michoacán) del clado C y CB3, a *R. pseudospherocephala* (con muestras de Morelos) del clado C.

Finalmente, para el Eje Neovolcánico (ENT), se efectuaron 3 réplicas: ENT1, involucra a poblaciones de *Rhabdias ranae* (localizadas en Nayarit) clado A; ENT2, a *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico, poblaciones de Colima), del clado A y ENT3, a *R. alabialis* (poblaciones de Nayarit) del clado C.

Se obtuvo una matriz de 108 componentes por 27 áreas y especies por áreas (apéndice V-VII). Del análisis de parsimonia se obtuvo un árbol con una longitud de 108 pasos, IC = 100%

y IR =100% (figura 3b). En el CGA obtenido del análisis de BPA secundario, se observan 3 grupos monofiléticos (patrón general) en una politomía basal: *Rhabdias* de Hylidae, Ranidae y Bufonidae (*Bufo marinus*).

El primer grupo está constituido por la relación entre las áreas del grupo de *Rhabdias* de Hylidae [*R. peninsularis* + *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudini*)]: Península de Baja California (PBC) (Centroamérica (CA2) + Planicie Costera del Golfo de México (PCGM2)).

El segundo grupo presenta una relación de áreas reticuladas entre las especies de *Rhabdias* de Ranidae [*Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*), *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica), *Rhabdias ranae*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico), ninguna de las áreas replicadas se unen: Sierra Madre del Sur (SMS1) (Centroamérica (CA1) [Planicie Costera del Golfo de México (PCGM1) + Norte de Oaxaca (NO1)]], [[Tierras Bajas del Pacífico (TBP1) + Eje Neovolcánico Transversal (ENT2)] (Eje Neovolcánico Transversal (ENT1) (Cuenca del Balsas (CB1) + Sierra Madre del Sur (SMS2))]]].

Finalmente, el tercer grupo también presenta relaciones reticuladas entre las áreas de *Rhabdias* de Bufonidae [*Bufo marinus* = *Rhinella marina*][*R. fülleborni*, *R. alabialis* y *R. pseudosphaerocephala*]. Ninguna de las áreas replicadas entre sí se unen en un grupo monofilético: [Planicie Costera del Golfo de México (PCGM3) [[Tierras Bajas del Pacífico (TBP2) + Eje Neovolcánico Transversal (ENT3)] [Tierras Semiáridas de Nuevo León (TSANL) [Planicie Costera del Golfo de México (PCGM4) + Norte de Oaxaca (NO2)]]] , [Cuenca del Balsas (CB2) [[Tierras Bajas del Pacífico (TBP4)[Cuenca del Balsas (CB3) + Sierra Madre del Sur (SMS4)]] [Sierra Madre del Sur (SMS3) Depresión de Chiapas (DCHIS) [Tierras Bajas del Pacífico (TBP3) + Planicie Costera del Golfo de México (PCGM4)]]]]].

Árboles reconciliados.

Se construyó un archivo de datos que se presenta en el del apéndice V-V; se analizó con el programa Component 2.0 (Page, 1994), se obtuvieron hasta 1000 árboles (datos no presentados) aplicando los supuestos 1 y 0, con el criterio de minimizar las pérdidas y duplicaciones. El árbol de consenso de Nelson se muestra en la figura 3c.

En el CGA se muestran 2 grupos monofiléticos. El primero incluye las áreas de la [[[[[Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS)], Depresión de Chiapas (DCHIS)], Península de Baja California (PBC)], Eje Neovolcánico Transversal (ENT)] y las Tierras Bajas del Pacífico (TBP) como grupo hermano del resto de las áreas analizadas de este clado.

Mientras que en el segundo clado incluye a la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO), como grupo hermano de las áreas se presenta el área de Centroamérica (CA) y el grupo hermano de todas estas áreas corresponde con las Tierras semiáridas de Nuevo León (TSANL).

Análisis de subárboles libres de paralogía.

Se obtuvieron seis subárboles (apéndice V-VIII): 2 para el clado A, 1 para el clado B y 3 para el clado C. Se obtuvo una la matriz de datos (áreas por componentes) de 10 áreas por 19 componentes (apéndice V-IX). Del análisis de parsimonia se obtuvo 1 CGA con una longitud de 32 pasos, IC = 0.594 y IR = 0.649 (figura 3d).

En el CGA resultante (figura 3d) se muestran tres grandes grupos, que forman una politomía basal. El primero esta constituido por la Depresión de Chiapas (DCHIS). El segundo clado incluye a la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS), como grupo hermano de las áreas se presenta la Península de Baja California (PBC). Finalmente, el tercer clado esta integrado por la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO), y estas áreas hermanas de Centroamérica (CA), estas áreas hermanas de las Tierras bajas del Pacífico (TBP) + Eje Neovolcánico Transversal (ENT) y como grupo hermano de todas las áreas se presenta las Tierras Semiáridas de Nuevo León (TSANL).

Relaciones de áreas en los cuatro métodos analizados.

A pesar de que no se obtuvo una hipótesis única empleando distintos métodos, se puede observar claramente algunos patrones comunes entre los diferentes análisis biogeográficos efectuados por medio de BPA primario y secundario, árboles reconciliados y análisis de subárboles libres de paralogía (resaltado en negritas en las figuras 3a, b, c y d):

1) Se observa que en los CGA obtenidos por los cuatro métodos, la relación entre la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO) esta soportada por los componentes bióticos de *Rhabdias* extraídas del clado A y B: *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Golfo de México y Costa Rica) y por *R. alabialis*, respectivamente, ambas especies consideradas Neotropicales (ver figura 1 y apéndice V-I). En el BPA secundario se denotan como PCGM1 + NO1 o PCGM4 + NO2 (figura 3b).

2) Se observa que en los CGA obtenidos por el BPA secundario y árboles reconciliados se mantiene la relación entre la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO), como grupo hermano de las áreas se presenta el área de Centroamérica (CA). En el BPA secundario se denotan como ((NO1 + PCGM1), CA1) (figura 3b), la cual está soportada por *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Golfo de México y Costa Rica) extraídas del clado A: (ver figura 1 y apéndice V-I).

3) En los CGA, por medio del BPA primario, BPA secundario y análisis de subárboles libres de paralogía, forma un grupo constituido por la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS), los componentes bióticos provienen del clado A y C, *Rhabdias ranae* y *R. pseudospherocaphala*, respectivamente, una especie considerada Neártica y la otra Neotropical. En el caso de *Rhabdias ranae*, estas áreas corresponden con los límites más al sur de la especie, mientras que para *R. pseudospherocaphala* corresponde con el límite más norteño. En el BPA secundario se denotan como CB1 + SMS2 o CB3 + SMS4 (figura 3b).

4) Se observa que en los CGA obtenidos por los cuatro métodos la relación entre el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) + Tierras bajas del Pacífico (TBP), está apoyada por componentes bióticos Neárticos y Neotropicales, los cuales provienen del clado A principalmente: *Rhabdias ranae* (Neártica), *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Pacífico) (Neotropical). Cabe mencionar que *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Pacífico), es una especie que se distribuye exclusivamente en estas áreas. En el BPA secundario se denotan como TBP1 + ENT2 o TBP2 + ENT3 (figura 3b).

BPA secundario

La complejidad de la historia biogeográfica del género *Rhabdias* se ve completamente reflejada en el resultado obtenido con el BPA secundario (figura 3b), ninguna de las áreas duplicadas formaron grupos monofiléticos para los diferentes grupos analizados.

Es difícil tratar de reconstruir la historia biogeográfica del grupo cuando hay varias causas interrelacionadas que pueden oscurecer los resultados. Por un lado, encontramos las causas asociadas a los tratamientos específicos a las áreas redundantes en los diferentes métodos biogeográficos cladísticos empleados y por otro lado, la elección de *Rhabdias*. Si bien, a pesar de que presenta una notoria preferencia hospedatoria, parece existir un error debido al sesgo en el muestreo.

Este sesgo de muestreo es principalmente para *R. alabialis*, *R. ranae*, *R. pseudosphaerocephala*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica), *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico) y *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*), las cuales se distribuyen en otras áreas (tabla III), sin embargo no fueron incluidos como tal en los diferentes CTA del presente trabajo. Así solo se consideraron las áreas representadas exclusivamente en los CTA de los clados A, B, y C.

Al analizar CTA con algunos elementos comunes entre ellos, los análisis de datos y tratamientos en los diferentes métodos se tornan complejos, principalmente con el BPA primario, árboles reconciliados y subárboles libres de paralogía, sugiriendo que las especies de *Rhabdias* posee más de una historia biogeográfica entre las áreas y la complejidad de relaciones entre las áreas podría deberse a eventos de dispersión, mientras que con el BPA secundario se intenta dar una solución a este conflicto. A diferencia de los anteriores métodos, el BPA secundario tiene la bondad de dar un tratamiento específico a las áreas redundantes e intentar producir hipótesis entre las áreas de manera reticulada (Brooks *et al.*, 2001).

De todas las hipótesis de relaciones de áreas, se eligió el CGA por BPA secundario debido a que el método produce una representación de los eventos de reticulación entre las áreas (Brooks *et al.*, 2001), más que eliminar información (ej. subárboles libres de paralogía) o el modificar los datos en el cladograma de áreas por medio de los supuestos 1 o 2 al inicio del análisis (ej. árboles reconciliados).

La herpetofauna y la historia geológica.

El origen y distribución de la herpetofauna mexicana ha sido explorado por diversos autores (ej. Smith, 1941; Savage, 1960, 1966, 1973, 1982; Flores-Villela, 1998; Campbell, 1999). Savage (1982), señaló que la herpetofauna mesoamericana es distintiva y equivalente a

las unidades neártica y neotropical no a un área transicional entre ellas, como se ha sugerido para diversos grupos (ej. Smith, 1941; Halffter, 1976, 1987, 2003; Liebherr, 1994; Marshall y Liebherr, 2000; Morrone y Márquez, 2003; Morrone, 2005).

Savage (1966, 1982), estableció cuatro elementos que han contribuido a la herpetofauna mesoamericana: elemento antiguo del Norte, elemento mesoamericano, elemento sudamericano y el elemento reciente del norte. El elemento antiguo del norte incluye géneros primariamente extratropicales de Eurasia o América del Norte, pero que están representados en las Américas por varios taxones tropicales (Savage, 1982), ej. *Rhinophrynidae*, *Xantusiidae*, *Dermatemydidae* y *Xenosauridae* (Flores-Villela, 1993). Estos grupos deben haber tenido una distribución circumpolar más o menos continua en el terciario, donde se dispersaron hacia el sur y sus distribuciones se fragmentaron debidas las condiciones climáticas frías y áridas que imperaban durante el cenozoico (Savage, 1982; Flores-Villela, 1993). Para una referencia de la escala de tiempo geológica ver apéndice V-XI.

El elemento Mesoamericano corresponde con géneros mesoamericanos tropicales, que se distribuyen la región tropical los cuales son básicamente endémicos a México y Centroamérica, este elemento pudo haber evolucionado en aislamiento hasta el fin del eoceno (Savage, 1982; Flores-Villela, 1993), ej. *Dermophis*, *Tomodactylus*, *Ptychohyla*, *Basiliscus* e *Imantodes* (Flores-Villela, 1993). Savage (1982) sugiere que sus ancestros pudieron tener una distribución más amplia en Norteamérica durante el terciario inferior, cuando las condiciones cálidas llegaban por el norte hasta las áreas que hoy conocemos como Montana, Utah, Colorado, Dakota del Norte o Dakota del Sur.

El elemento Sudamericano incluye géneros con distribuciones básicamente sudamericanas (Savage, 1982), ej. *Leptodactylus*, *Micrurus* (Flores-Villela, 1993), los cuales arribaron recientemente a México durante el Cenozoico (Savage, 1982; Flores-Villela, 1993).

Finalmente, el origen del elemento de reciente del norte se originó a partir de los elementos mesoamericanos durante el Cenozoico (Savage, 1982), ej. *Phryosoma*, *Sceloporus*, *Cnemidophorus* (Flores-Villela, 1993). Son principalmente de distribuciones extratropicales en regiones áridas y semiáridas del suroeste de los Estados Unidos y en áreas adyacentes de México (Savage, 1982, 1960, 1966), que evolucionaron *in situ* en respuesta a las condiciones de aridez y temperaturas más bajas de la última parte del cenozoico (Savage, 1982).

En general se cuenta con pocos trabajos sobre la paleontología sobre de la herpetofauna mexicana (Flores-Villela, 1998; Reynoso, 2006). A pesar de que los registros fósiles son escasos, se han reportado 255 registros fósiles; para los anfibios hay registros de caudatos y anuros del Neógeno y del Cuaternario, mientras que para los reptiles se tiene

información de más grupos, ej. de tortugas (las más abundantes), cocodrilos, ictiosauros, basales, escamados basales, verdaderos escamados -lagartijas y serpientes provenientes de Triásico tardío al Holoceno (Reynoso, 2006).

La Tierra tiene un pasado y una historia en la que se han sucedido toda una serie de acontecimientos en el transcurso de los tiempos geológicos, por lo que su estado actual es la consecuencia de todos estos acontecimientos a través del tiempo (ver apéndice V-XI), y por ende la distribución geográfica actual de las especies. A continuación se detallan algunos antecedentes y propuestas:

El intercambio faunístico entre África y Asia fue inducido por el cierre del Mar de Tethys, otro gran intercambio ocurrió entre la fauna de Norteamérica y Sudamérica seguido de la formación de puentes intercontinentales por la combinación de la tectónica de placas y la retracción del nivel del mar (Brown y Lomolino, 1998).

En las últimas décadas se ha enfocado la atención a tres diferentes teorías acerca de la biogeografía del Caribe, la gran mayoría de las discusiones sobre la biogeografía histórica de las Antillas Mayores ha estado polarizada en términos de si la dispersión acuática o la vicarianza ha sido el mecanismo dominante en la formación de la fauna de vertebrados (Vázquez-Miranda *et al.*, 2006).

El modelo de vicarianza explica que la biota actual del Caribe es el resultado de la fragmentación de la biota ancestral que ocupaba el Archipiélago proto-antillano situado entre Norte y Sur América durante finales del Mesozoico o principios del Cenozoico (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999), ej. Rosen (1976), Guyer y Savage (1986).

El modelo de dispersión sugiere que la biota del Caribe es el resultado del transporte a través del agua del continente tanto Sudamericano como el Norteamericano durante el Cenozoico (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999). Los dispersalistas sugieren que movimientos tectónicos iniciaron el surgimiento de las islas a finales del Eoceno, por lo que las islas emergieron del océano y fueron creadas *in situ* y no transportadas a través del Caribe (Darlington, 1957; Briggs, 1984).

Mientras que en el último modelo se propone que ocurrió una breve fase inicial de dispersión (~ 35-33 Millones de años), desde el noreste de Sudamérica hasta Cuba central por medio de una conexión de tierra. Dicha conexión resultó ser un filtro que permitía el paso efectivo de unos pocos linajes sudamericanos, la dispersión terrestre se redujo debido al hundimiento parcial de esta tierra y subsecuentemente formaron tierras aisladas y desapareció la conexión con Sudamérica. El conjunto de especies que habían colonizado quedaron subdivididas en poblaciones independientes a medida que las Antillas Mayores comenzaron a

asumir su conformación actual desde el Mioceno. Mientras que la dispersión pasiva entre islas fue explicación menos efectiva, dado que, al tratarse de un proceso aleatorio (Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999).

Como ya se menciona se ha sugerido que durante el Cenozoico existieron conexiones temporales con las Antillas y no existió ninguna conexión de tierra continua que conectara a Sudamérica con México (Coney, 1982). Para muchos grupos se ha sugerido que la dispersión se efectuó a través de la vía Proto-Antillas durante el Eoceno (Crawford y Smith, 2005; Heinicke et al., 2007), principalmente cuando Sudamérica se aproximaba a Norteamérica y se establecía la cadena de las Antillas Mayores y Menores (las Antillas Mayores se levantaron del Eoceno al Oligoceno) (Graham, 1998).

Debido a las fluctuaciones climáticas se produjeron conexiones de los elementos faunísticos y florísticos entre Eurasia y Norteamérica (Pough *et al.*, 2001). Es particularmente importante para la herpetofauna el intercambio que ocurrió a mediados del mioceno por las conexiones entre el este de Eurasia y el este de Norteamérica por continuo bosque templado, esta conexión proveyó de habitats para diversos grupos de anfibios y reptiles que no se establecieron en las altas latitudes (Macey et al., 2006).

Varios grupos de lagartijas y ranas del este de Norteamérica pudieron haber entrado a esta región desde Asia durante el Mioceno; ese tema ha sido recurrente en la historia biogeográfica de la herpetofauna del este de Norteamérica la dispersión de los elementos faunísticos asiáticos a través del estrecho de Bering (Macey et al., 2006).

La conexión entre Norteamérica y Sudamérica vía el Istmo de Panamá (en el Paleoceno), influyó en la evolución de muchos grupos sudamericanos, al dispersarse hacia Centroamérica. En el Eoceno las faunas de Centro y Sudamericanas se aislaron y diferenciaron (Savage, 1982; Flores-Villela, 1998; Campbell, 1999). Posteriormente, se produjo un segundo gran evento de dispersión de grupos del norte al Centro de México (Flores-Villela, 1998), cuando se enfrió el clima durante el Eoceno Tardío, Mioceno Medio a Tardío y Pleistoceno (Graham, 1998).

El surgimiento de las barreras orográficas durante el Oligoceno, trajo como consecuencia la especiación de tipo vicariante para muchos grupos mesoamericanos, principalmente en los grupos localizados en las tierras altas y las bajas al este u oeste. En ese momento ocurrieron cambios drásticos de temperatura y humedad en las tierras altas del Centro de México que se separaron del Altiplano central (Flores-Villela, 1998).

El Eje Neovolcánico Transversal surgió en el Terciario Temprano y comenzó a elevarse desde el Mioceno Tardío, el Plioceno y hasta el Cuaternario (Pleistoceno) (Ferrusquía, 1998).

Eje Neovolcánico Transversal dividió en dos la Planicie Costera del Golfo de México de la región norte y sur (Campbell, 1999).

Durante el Mioceno también surge la Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre de Chiapas (Campbell, 1999). En el Cenozoico las tierras altas se aislaron del Sur de México con el surgimiento de Istmo de Tehuantepec (Flores-Villela, 1998).

El Istmo de Tehuantepec, en varias épocas durante el Cenozoico, constituyó una barrera biogeográfica para grupos asociados a tierras altas (Marshall y Liebherr, 2000), o bien funcionó como un corredor (Campbell, 1999).

Es necesario resaltar que no contamos con información de registro fósil o reloj molecular para el género *Rhabdias*. Mientras que la compleja historia geológica de México y de Centroamérica refleja, como ya hemos mencionado, en un contraste entre su relieve y la diversidad climática, produciendo así un escenario geográfico-físico heterogéneo (Ferrusquía, 1998; Flores-Villela, 1998).

Sin embargo, a pesar de que hay poca información disponible, podemos presentar algunos escenarios de la posible historia biogeográfica para cada conjunto de especies de *Rhabdias*, basado en los resultados del BPA secundario y a partir de la historia biogeográfica del conjunto de huéspedes de los clados analizados.

Clado A (Ranidae)

Las ranas (*Ranidae sensu lato* Dubois, 2005) son un grupo con una historia taxonómica controversial (Hillis y Davis, 1986; Inger, 1996; Hillis, 1998; Frost *et al.*, 2006; Hillis y Wilcox, 2005; Che *et al.*, 2007; Frost, 2007), su monofilia ha sido cuestionada en diversos estudios, en los cuales han terminado modificando la clasificación de muchos géneros (ej. Zaldivar-Riverón *et al.*, 2004; Che *et al.*, 2007; Frost *et al.*, 2006). El área ancestral y de dispersión para los ránidos se encuentra en África (Savage, 1973; Duellman, 1979; Duellman y Trueb, 1985; Feller y Hedges, 1998) y presumiblemente, después de que ocurrió la separación entre Sudamérica y África-Asia en el Cretácico (Duellman, 1979; Feller y Hedges, 1998). Kosuch *et al.*, 2001, explican que con estudios moleculares se ha relacionado a linajes de ránidos de África y Asia en posiciones basales dentro de las hipótesis filogenéticas.

Diversas hipótesis de vicarianza han sido propuestas para explicar la presencia de ránidos en Asia (Duellman y Trueb, 1985). Este ocurrió posterior a la fragmentación de Gondwana (Feller y Hedges, 1998). Se conocen fósiles de ránidos desde el Eoceno de Europa (Rage, 1984), a pesar de que algunos datos indican la posible existencia de restos fósiles provenientes del Cretácico Tardío (Sanchiz, 1998). En general, durante el Paleoceno y Eoceno

ocurrieron diversas radiaciones en algunos grupos ej., Discoglossidae, Mantellidae, Rhacophoridae, Ranidae, Microhylinae, y Gastrophryinae (Roelants *et al.*, 2007).

Mientras que Europa y Norteamérica estaban separados por el Océano Atlántico, en el Eoceno Temprano (50 Ma) y surgieron las familias Ranidae, Pelobatidae, Pelodytidae. Leptodactylidae estaba representado por el género *Thaumastosaurus* (elemento de Gondwana), mientras que otros eran inmigrantes, probablemente de Asia, originarios de Europa (Pelodytidae) o en Norteamérica (Pelobatidae).

Un descenso de temperatura a finales del Eoceno está asociado a la desaparición de los Leptodactylidae en Europa. Durante el Oligoceno, la anuro fauna europea se encontraba estable, solo formas que pertenecían al grupo de ranas de la familia Ranidae aparecieron en el Oligoceno temprano. En el Mioceno Temprano los Hylidae aparecieron, y los Pelodytidae y Bufonidae resurgieron. La gran mayoría de la diversificación de la anuro fauna de Europa ocurrió en el Mioceno Temprano (~20 Ma). El grupo de *Rana catesbeiana* se cree que divergió en Eurasia durante el Oligoceno (25 a 35 Ma) (Duellman y Trueb, 1986).

Los registros fósiles más recientes de los ránidos en Norteamérica datan desde el Mioceno (~23-5 Ma) (Rage y Rocek, 2003). Según Bossuyt *et al.* (2006), Ranidae colonizó el Nuevo Mundo (*Rana*) y en Europa (*Rana* y *Pelophylax*) desde Asia en el Oligoceno o Mioceno.

Las ranas ancestrales del grupo *Rana* y *Pelophylax* se dispersaron de Europa rápidamente, debido a que el registro fósil conocido de estos grupos en localidades de Europa datan del Mioceno (Rage y Rocek, 2003). Los ancestros de las ranas de América colonizaron el Nuevo Mundo en el Eoceno Tardío, Oligoceno o en el Mioceno Temprano en dos oleadas de colonización. Según Bossuyt *et al.* (2006), debió ocurrir un evento de dispersión que regresaron a Eurasia y de esta manera se podría explicar la presencia de ranas pardas (*Rana*) en Eurasia.

Recapitulando, en el Cretácico Tardío un grupo de anfibios (microhilidos, ránidos y rhacophoridos) se dispersaron de África a Asia, y en el caso de los ránidos y los microhilidos se dispersaron a Norteamérica y Sudamérica. Probablemente los ránidos arribaron a Sudamérica en el Cenozoico (Feller y Hedges, 1998). Un número reducido de grupos del género *Rana* se distribuyen en Norteamérica y solo pocas especies del género se dispersaron a la región Neotropical (Hillis and Davis, 1986; Dubois, 1992).

En Sudamérica solo un grupo de *Rana palmipes* se encontraba ampliamente distribuida en Centroamérica y este logró permanecer en Sudamérica después de que se estableció la conexión entre Norteamérica y Sudamérica vía el Istmo de Panamá (en el Paleoceno) (Duellman, 1979), al dispersarse hacia Centroamérica las faunas de Centro y Sudamérica se

aislaron y diferenciaron (Flores-Villela, 1998; Campbell, 1999) y por otro lado, ocurrió otro evento de dispersión, de grupos norteños hacia el Centro de México (Flores-Villela, 1998).

En general, se ha observado que las ranas del Nuevo Mundo están filogenéticamente relacionadas con el grupo de *Rana temporaria* de Eurasia, mientras que el grupo de ranas de América no constituye un grupo monofilético: éste incluye a *R. sylvatica*, el grupo de *R. catesbeiana*, el grupo de *R. palmipes* (de tierras altas y de tierras bajas –*Lithobates*), el grupo *R. tarahumarae* (más *R. sierramadrensis*), grupo de *R. montezumae* (además de *R. pipiens*), el grupo *R. areolata* y la mayor parte de las ranas leopardo (Hillis y Wilcox, 2005) (apéndice V-XII).

Algunas especies de *Rhabdias* han sido registradas en ranas de estos grupos americanos (Kuzmin *et al.*, 2003); se ha observado que *Rhabdias ranae*, *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (del Golfo de México y Costa Rica) y *Rhabdias* sp. (del Pacífico), parasitan principalmente a diversas especies de ranas del complejo *pipiens* (subgrupo *berlandieri*) (apéndice V-XII, tabla IV) en México (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

De acuerdo con Rosen (1978), el grupo *pipiens* surgió en Centro y Sudamérica, y se dispersó hacia el norte mostrando un patrón vicariante, debido a los cambios orogénicos y climáticos durante el Oligoceno (hace 24-37 millones de años). Podemos sugerir que especies como *Rhabdias savagei* y *Rhabdias* sp. (del Golfo y Costa Rica), pudieron haberse originado en Sudamérica y de ahí se dispersaron hacia México vía el Istmo de Panamá (figura 4), a pesar de no contar con evidencia desde los CTA de las relaciones entre las poblaciones de *R. savagei* de México y Costa Rica, ésta especie está muy relacionada con *Rhabdias* sp. (del Golfo y Costa Rica), sugiriendo una historia biogeográfica común.

En el caso de las ranas del complejo *pipiens* del subgrupo *berlandieri*, se ha sugerido que la formación del Eje Neovolcánico Transversal en el Mioceno tardío y la elevación del mar (Mioceno Tardío y Plioceno), produjeron la división de la Planicie Costera del Golfo de México en dos partes y como consecuencia de este evento, ocurrió la separación y diferenciación de reptiles y anfibios (Mulcahy y Mendelson, 2000; Devitt, 2006). En particular, el evento separó las poblaciones de ranas del grupo *berlandieri* (y las de sus *Rhabdias*) de estas regiones, y con el surgimiento de la Sierra de Taxco y la formación de Depresión de Chiapas (Oligoceno) se aislaron las poblaciones de huéspedes y *Rhabdias* sobre las Tierras Bajas del Pacífico y Cuenca del Balsas (Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004; Hillis *et al.*, 1983).

Los sedimentos lacustres en la región de la Cuenca del Balsas sugieren que ocurrieron inundaciones periódicas (Gómez-Tuena y Carrasco-Núñez 2000), las cuales representaron una barrera de dispersión para muchos organismos (Marshall y Liebherr, 2000). La Sierra Madre del Sur quedó aislada de la Cuenca del Balsas por sus bosques húmedos (Ferrusquía-Villafranca,

1998), lo que produjo una gran cantidad de endemismos para varios grupos (Llorente-Bousquets y Luis-Martínez, 1998; Zaldívar-Riverón et al. 2004; Devitt, 2006). En general, estos eventos pudieron haber separado las poblaciones de *Rhabdias ranae* de las de *Rhabdias* sp. (del Pacífico) y estas de las de *R. sierramadrensis*.

La historia biogeográfica del grupo de *Rhabdias* de ránidos es aún muy compleja y faltaría incluir otras especies del género distribuidas tanto en Norteamérica como en Centro y Sudamérica para poder establecer claridad las relaciones entre las áreas.

Tabla IV. Grupos de Ranas y *Rhabdias* para México y Costa Rica: 1= *palmipes*; 2= *tarahumarae*; 3= *pipiens* subgrupo *berlandieri*.

Grupo de huéspedes /especies	<i>Rhabdias</i>
<i>Rana tarahumarae</i> 3	<i>R. ranae</i>
<i>R. magnaocularis</i> 4	
<i>R. psilonota</i> 3	
<i>R. zweifeli</i> 3	
<i>R. cf. forreri</i> 4	
<i>R. forreri</i> 4	<i>R. savagei</i>
<i>R. berlandieri</i> 4	
<i>R. vaillanti</i> 1	<i>Rhabdias</i> sp. (del Golfo de México y Costa Rica)
<i>R. brownorum</i> 4	
<i>R. berlandieri</i> 4	
<i>R. maculata</i> 1	
<i>R. taylori</i> 4	
<i>R. forreri</i> 4	<i>Rhabdias</i> sp. (del Pacífico)
<i>R. cf. neovolcanica</i> 4	
<i>Rhabdias</i> sp. "forma Colima" 4	
<i>Rhabdias</i> sp. "forma Papagayo" 4	
<i>R. sierramadrensis</i> 3	<i>Rhabdias</i> sp. (de <i>R. sierramadrensis</i>)

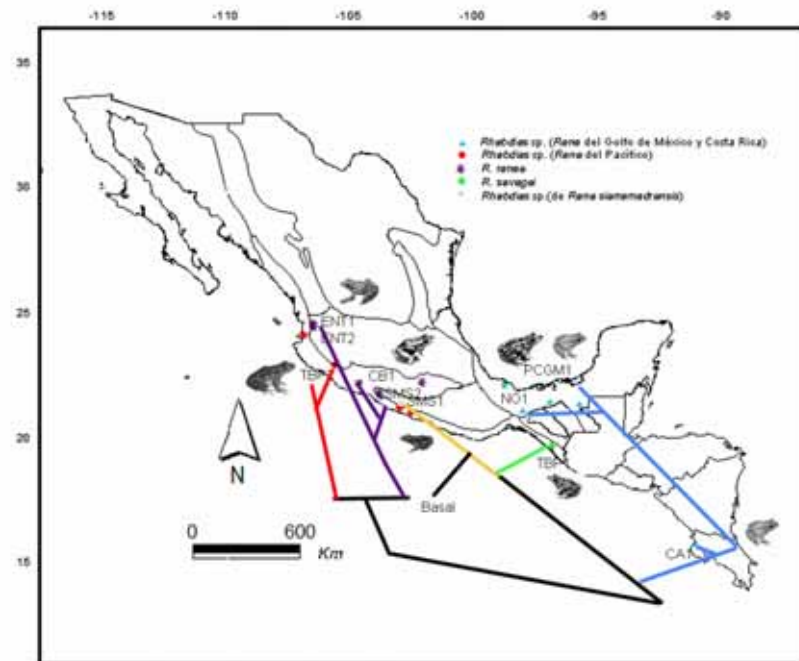
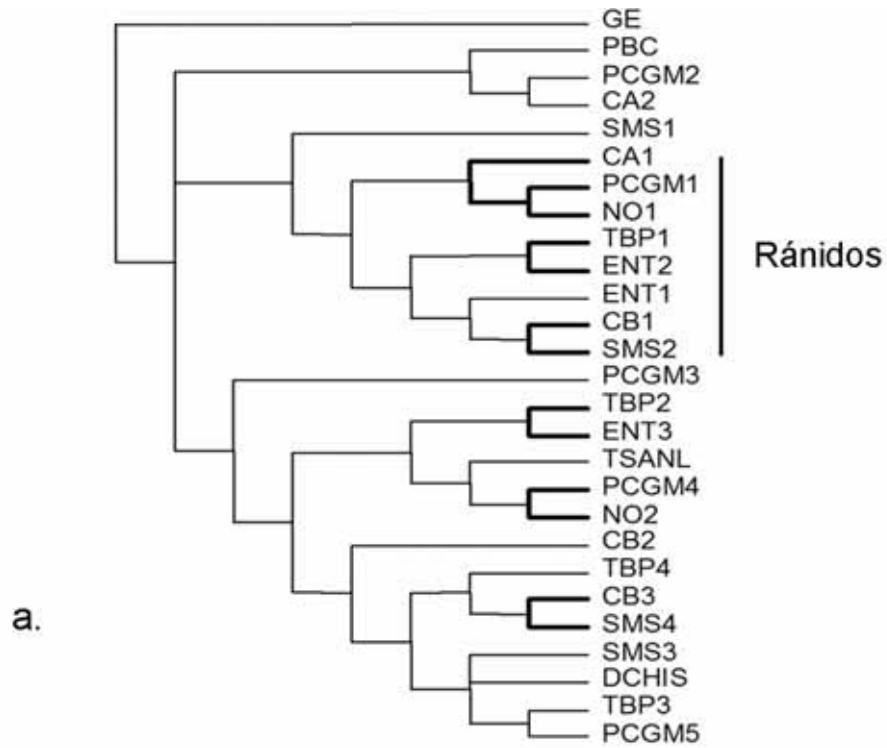


Figura 4. Áreas de endemismo basado en la propuesta para México de Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) y el CGA obtenido del análisis de BPA secundario mostrando al clado de *Rhabdias* de ránidos. a. CGA del análisis del BPA secundario, señalando las relaciones recuperadas de las *Rhabdias* de ránidos. b. Esquema de las relaciones entre las áreas.

Clado B (Hylidae).

Hay relaciones entre las áreas que no son claras, por efectos de los diferentes tratamientos y debido al error de muestreo, como se mencionó anteriormente. Se puede observar algunas relaciones de áreas que están apoyadas por pocos elementos; tal es el caso observado en la figura 3a: Centroamérica + Península de Baja California. Evidentemente, esa relación es reflejo de la información proveniente de los componentes bióticos del clado B, donde el grupo hermano de *Rhabdias peninsularis* (especie endémica de la Península de Baja California), es *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*), cuyo huésped es completamente Neotropical. Ambos provienen de la misma familia de huéspedes, sin embargo, carecemos de información sobre la presencia de otras especies de *Rhabdias* en otros huéspedes de esta familia. Es difícil establecer con claridad la relación entre las áreas, debido a que no se sabe si están separadas (como se recupera claramente en la figura 3d o 3b) o si en efecto, son áreas hermanas como se observa en figura 3a y 3b. La explicación general más completa, sin perder es la obtenida para el BPA secundario, mismo que sugiere que hay eventos independientes en las historias biogeográficas de *Rhabdias*.

Feller y Hedges (1998), sugieren que los Hylidae (grupo sudamericano) y Ranoidea (grupo africano) divergieron cuando Sudamérica se separó de África. Se han documentado registros fósiles de la familia Hylidae en el Paleoceno (~50 m. a.) y se cree que deriva de un grupo de leptodactylidos (Duellman, 1979). Este grupo de huéspedes se originó en Sudamérica a principios del Terciario (65 m. a.), cuando Norteamérica y Sudamérica estaban separados, un grupo de hylidos ancestrales se desplazaron de América del Sur a México. Posteriormente ocurrió una segunda expansión de hylidos por toda Norteamérica (Duellman 1979; Campbell, 1999).

Una alternativa sugiere que los hylidos (bufónidos, hylidos y leptodactylidos) se dispersaron de Sudamérica al norte a través de las proto-Antillas en el cretácico tardío (Feller y Hedges, 1998).

La disyunción entre Norteamérica y Sudamérica ocurrió cuando incrementó el nivel del mar, separando los hylidos norteamericanos de los sudamericanos. A finales del Plioceno, la conexión a través del Istmo de Panamá se restableció y los hylidos de Sudamérica de nuevo se dispersaron a regiones de Centroamérica y algunos recolonizaron Norteamérica (Duellman, 1979; Green y Stanley, 1991).

En general, los hylidos norteamericanos se separaron de los de sudamericanos hace ~ 65 Ma., época donde los hylidos holárticos expandieron su distribución a lo largo de California y se establecieron en Norteamérica (Green y Stanley, 1991).

A partir del CGA resultante del análisis del BPA secundario, se observa una clara separación de las especies de *Rhabdias* de *Pseudacris regilla* (PBC, especie Neártica) de la de *Smilisca baudinii* (PCGM2 + CA2, especie Neotropical) (ver figura 5). Podemos sugerir a partir de la historia de los huéspedes que estos dos grupos de especies *Rhabdias* se separaron desde que los hildos norteamericanos se separaron de los de sudamericanos y cuando se restableció la conexión a través del Istmo de Panamá se dispersaron varios grupos de Hylidae (ej. *Smilisca*) de Sudamérica a México (Duellman, 1979). Inclusive en la actualidad podemos encontrar su distribución en elevaciones bajas, moderadas e intermedias desde el sur de Texas (USA) (Frost, 2007).

Se ha encontrado a *Rhabdias* de *Smilisca* entre los 681 y 929m, en las tierras secas extratropicales del Desierto de Sonora, al oeste del Eje Neovolcánico Transversal en el Estado de Veracruz, y en las tierras bajas tropicales de la Planicie Costera de Pacífico y Golfo de México y en Costa Rica (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados). Por otro lado, *Pseudacris regilla* (= *P. hipocondríaca*), es una especie exclusiva de la Península de Baja California (Recuero *et al.*, 2006). La independencia de estos grupos de *Rhabdias* esta asociado a la historia biogeográfica del grupo Hylidae.

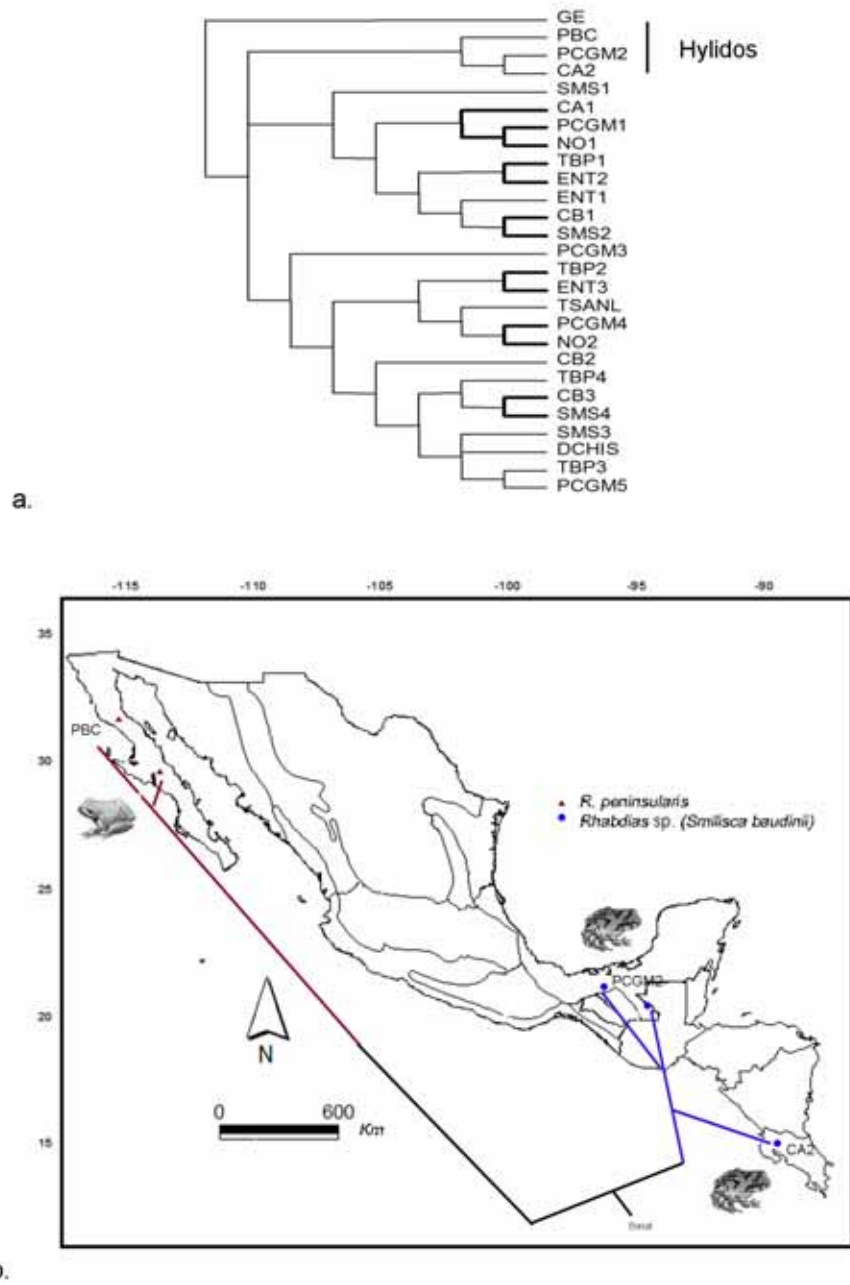


Figura 5. Áreas de endemismo basado en la propuesta para México de Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003) y el CGA obtenido del análisis de BPA secundario, mostrando al clado de *Rhabdias* de hílidos. a. CGA del análisis del BPA secundario, señalando las relaciones recuperadas de las *Rhabdias* de hílidos. b. Esquema de las relaciones entre las áreas.

Clado C (Bufonidae, *Bufo marinus*).

Existen varias hipótesis biogeográficas sobre el origen de los Bufonidae, proponiendo una combinación de eventos de vicarianza y dispersión intercontinental (Pauly *et al.*, 2004). A *grosso modo* hay 2 grandes alternativas, aquellas que sugieren un origen Africano (Tihen, 1962) o un origen sudamericano de los bufónidos (Blair, 1972; Maxson, 1984; Pramuk *et al.*, 2008).

Recientemente, Pramuk *et al.* (2008) propusieron una hipótesis sobre el origen de los Bufonidae basado en análisis filogenéticos con datos moleculares, confirmando el origen sudamericano del grupo (ej. Blair, 1972; Maxson, 1984; Pramuk *et al.*, 2008). Esos autores estiman que la divergencia de los Bufonidae fue hace 78.3 -98.8 Ma. (Cretácico superior), casi al final de la separación de Sudamérica y África, por lo que se contrapone con las anteriores hipótesis del supuesto origen en Gondwana (Blair, 1972; Savage, 1973; Laurent, 1979; Pramuk, 2006) (Figura 7).

Sin embargo, los registros fósiles del grupo localizadas en Brasil (55 Ma.) y datan del Paleoceno tardío (Báez y Nicoli, 2004). Cabe mencionar que *Rhabdias fuelleborni* se distribuye desde México y hasta está región de Sudamérica. Presumiblemente, podemos sugerir que el origen de *R. fuelleborni* podría estar correlacionado con el surgimiento del grupo *Bufo marinus*. Los datos más antiguos del registro fósil de este grupo de huésped son de hace 57 Ma. (material asignado por similitud morfológica a *B. marinus* (= *Rhinella marina*), la datación es un poco más antigua de lo previamente citado por Báez y Nicoli (2004), esta información debe ser reconsiderada y tomarse con cautela (debido a que podrían haberse equivocado al asignar el registro fósil a *B. marinus* por su parecido morfológico), dado que el registro fósil sugerido por Báez y Nicoli (2004), es un poco más antiguo de los tiempos estimados por Pramuk *et al.*, 2008.

Pramuk *et al.* (2008) sugieren que el origen sudamericano de *Bufo* (= *Rhinella*) y de su grupo hermano en Norteamérica y Centroamérica (*Anaxyurus* y *Cranopsis*). Proponen un escenario de recolonización (invasión) de los Bufonidae al Nuevo Mundo, en el Cenozoico temprano (55 Ma) y con ello la diversificación del grupo.

Blair (1972) y Pramuk *et al.* (2008) proponen hipótesis similares acerca del origen del grupo que fue posterior a la separación de Sudamérica y África, así como del establecimiento de los bufónidos en el Nuevo Mundo (que se dispersaron en el Paleógeno temprano). La explicación más plausible de esa gran diversificación comienza con la expansión del grupo hacia el norte en Centroamérica, Norteamérica y posteriormente a Eurasia por el estrecho de Bering. Mientras tanto, en el Eoceno, un grupo de bufónidos del Viejo Mundo reingresó a

Norteamérica a través del estrecho de Bering y con ello comenzó la radiación de linajes de bufónidos (figura 7).

Se ha estimado que los grupos *Rhinella*, *Cranopsis* y *Anaxyrus* (grupos del Nuevo Mundo) divergieron de los del Viejo Mundo hace 36.5 a 50 Ma (43.3 Ma) en el Eoceno. La diferenciación de los grupos del Norte y Centro + Sudamérica, se efectuó posterior a la colonización al Nuevo Mundo y la diversificación de sus linajes (expansión secundaria a Sudamérica por el Oligoceno temprano). El aislamiento de Norteamérica de Sudamérica (Centroamérica) desde el Neógeno hasta 3 Ma (Sanmartín *et al.*, 2001) sugieren la diversificación de estos tres linajes geográficos (Pramuk *et al.*, 2008).

Se podría corroborar de manera indirecta al observar en la hipótesis filogenética los grupos de *Rhabdias* de Bufonidae que se encuentran en parafilía, por un lado, especies de *Rhabdias* típicas de *Anaxyrus*, separadas de las de *Ollotis* y lo más derivado corresponde a grupo de *Bufo marinus* (= *Rhinella marina*) (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Desde el Eoceno al Plioceno, México permaneció aislada de Sudamérica, sin embargo se estableció la conexión intercontinental por el Istmo de Panamá (Plioceno tardío) (Campbell, 1999). De acuerdo con Mulcahy *et al.* (2006), *Bufo marinus* se dispersó de Centroamérica durante el Plioceno temprano y más tarde al sur de México, subsecuentemente hasta establecerse en el Eje Neovolcánico Transversal. Se estima que entre 2 a 3 Ma este bufónido divergió y cruzaron por el Istmo de Tehuantepec (así como *B. valliaps*).

Se ha documentado que el Istmo de Tehuantepec constituyó una barrera biogeográfica para grupos asociados a tierras altas (Marshall y Liebherr, 2000), mientras que el Eje Neovolcánico lo sería para los organismos asociados a tierras Bajas (Zaldívar-Riverón *et al.*, 2004).

El Istmo de Tehuantepec ha constituido una barrera desde mediados del Plioceno; *Bufo marinus* es abundante en estas regiones así como en todas las tierras bajas adyacentes, por lo que se dispersó relativamente rápido (Mulcahy *et al.*, 2006). Mulcahy *et al.* (2006), explican que no hay elementos consistentes para sugerir que el Eje Neovolcánico constituyó una barrera, más bien proponen un evento de dispersión de *Bufo* a través del Eje Neovolcánico Transversal, cuando se retrajo el nivel del mar asociado al punto máximo de la glaciación en el Pleistoceno.

Es posible sugerir que la historia del grupo de *Rhabdias* se remonta el origen de los bufónidos en los diferentes tiempos de colonización al Nuevo Mundo. Es posible encontrar especies de *Rhabdias* exclusivas a grupos de huéspedes (ej. a *Bufo marinus* o a *Anaxyrus*) con un patrón de distribución claramente delimitado, por ejemplo: *R. alabialis*, *R.*

pseudospherocephala y *R. fülleborni* presentan una afinidad completamente Neotropical, los límites de distribución no sobrepasan el Eje Neovolcánico Transversal en el caso de *R. fülleborni* y *R. pseudospherocephala*.

El límite del área de distribución de *R. pseudospherocephala* es sobre las Tierras Bajas del Pacífico, Sierra Madre el Sur, cuenca del Balsas al oeste (TBP4 (CB3 + SM3)). La relación entre CB y SMS, es un patrón compartido con una especie Neártica *R. ranae* (CB1 + SMS2)) y al este sobre la Planicie Costera del Golfo de México (ver en el CGA, figura 3b). *R. fülleborni* de distribuye desde Brasil hasta la Planicie Costera del Golfo de México (al sureste en el Estado de Tabasco) y en ningún otro lado se ha corroborado la existencia del parásito en alguna otra área (Martínez Salazar y León-Règagnon, datos no publicados).

Para *R. alabialis* los límites al oeste incluyen el Eje Neovolcánico Transversal junto a las Tierras Bajas del Pacífico (TBP2 + ENT3) (patrón que comparte con *Rhabdias* sp. (parásito de *Ranas* del Pacífico (TBP1+ ENT1)) y al este una población de esta especie se localiza en las Tierras Semiáridas de Nuevo León, noreste del Eje Neovolcánico Transversal. Esta especie de *Rhabdias* sobrepasa el límite geográfico del resto de las especies típicas de *Bufo marinus* (= *Rhinella marina*); sobre esta distribución también podemos observar un patrón de áreas entre la Planicie costera del Pacífico y el Norte de Oaxaca (PCGM4 + NO2), patrón compartido con otra especie, *Rhabdias* sp. (de *Rana* del Golfo de México y Costa Rica) (PCGM1 + NO1) (figura 3b).

La especie de *R. pseudospherocephala* se distribuye en la Depresión de Chiapas (DCHIS); de acuerdo con Johnson (1990), la zona no presenta una herpetofauna característica y en general se distribuyen grupos de especies mesoamericanas con historias biogeográficas diferentes. Algunas de ellas están asociadas a los habitats subhúmedos de la vertiente del Pacífico. Por eso en el CGA (Figura 3b), no es extraño encontrar la relación de esta área en politomía con la (SMS4) y relacionado con las Tierras Bajas del Pacífico (TPB 3) y del Golfo de México (PCGM3).

La Depresión de Chiapas se considera como una ruta de dispersión para especies adaptadas a condiciones áridas que se han movido principalmente del noroeste al sureste a través de Centroamérica. La orogenia asociada con el origen de la Depresión (Oligoceno hasta el Plioceno) es la responsable de la formación de tres áreas vicariantes en las tierras altas que han producido especies endémicas; algunas de estas se dispersaron hacia las otras tierras altas durante la depresión ambiental del Pleistoceno (Johnson, 1990) y no es clara la relación que guarda esta área con el resto de las áreas analizadas (ver la relación que guarda DCHIS

con el resto en todos los CGA mostrados en la figura 3b), desafortunadamente solo se incluyó una muestra proveniente del área en el análisis biogeográfico.

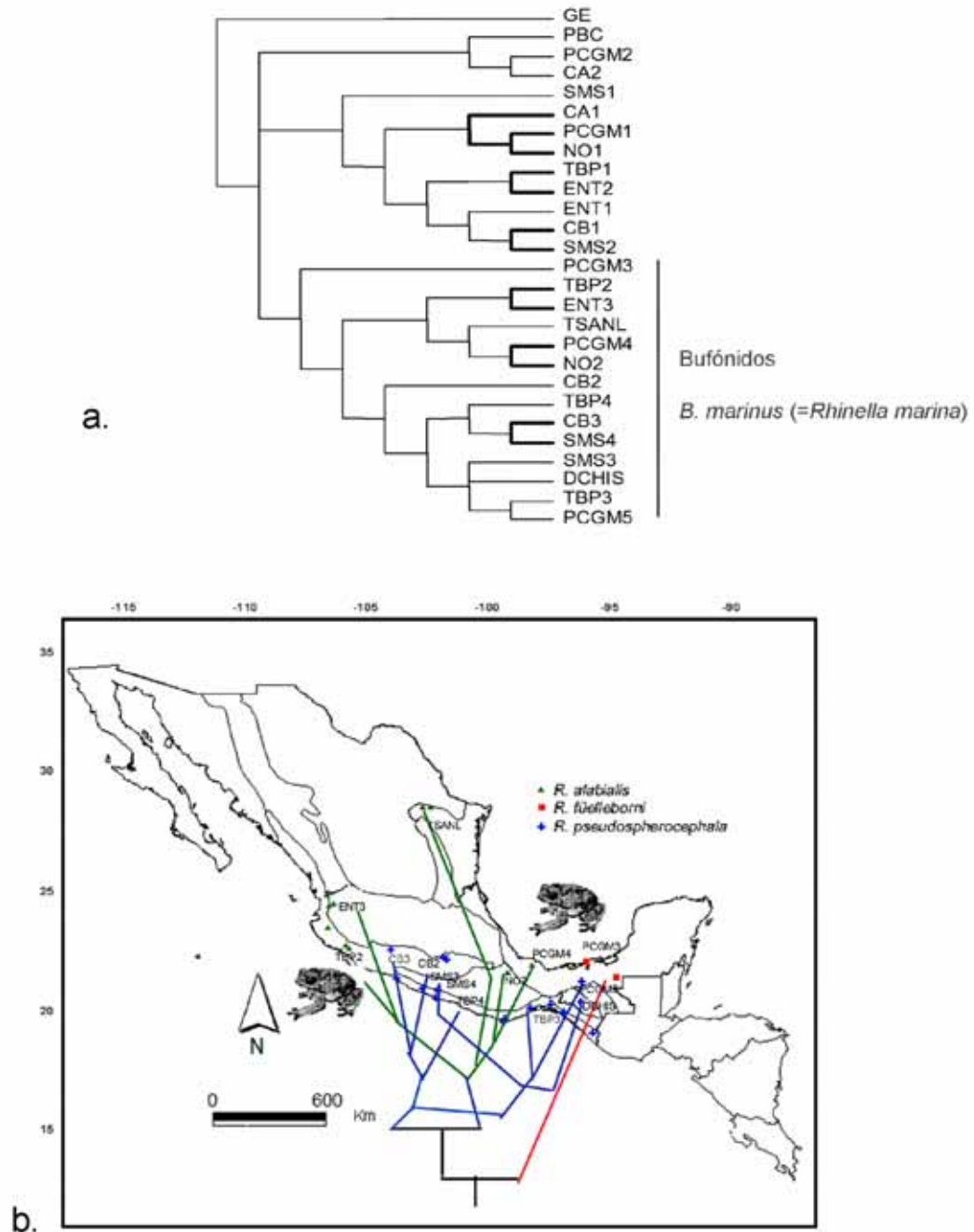


Figura 6. Se sobrepone la sección de CGA referente al clado de *Rhabdías* de bufónidos (*Bufo marinus* = *Rhinella marina*) en el marco de la regionalización propuesta para México de Flores-Villela (1993) y Flores-Villela y Goyenechea (2001; 2003). a. CGA del análisis del BPA secundario, señalando las relaciones recuperadas de las *Rhabdías* de hilidos. b. Esquema de las relaciones entre las áreas.

Comparación de métodos

Se han efectuado diversas comparaciones entre los métodos de biogeografía cladística (ej. Morrone y Carpenter, 1994; van Veller *et al.*, 2001; Morrone, 2001; Miranda-Esquivel *et al.*, 2003). Comparando los métodos de árboles reconciliados y BPA (entre otros), Morrone y Carpenter (1994) llegan a la conclusión de que ningún método es mejor que otro, más bien las causas de la ambigüedad en cada método son debidas a dispersión y simpatria, que se combinan con extinción y error en el tamaño de muestra. Estos procesos en su mayoría son tratados en el BPA secundario (Brooks *et al.*, 2001).

En general todos los métodos en biogeografía cladística son sensibles al tamaño de muestra analizada o porque entre ellos presentan pocos elementos comunes, lo que puede oscurecer los resultados obtenidos (Van Veller y Brooks, 2001).

Van Veller y Brooks (2001) también comparan también los métodos de árboles reconciliados y BPA, explicando que si los procesos más probables en un análisis biogeográfico son la vicarianza y la extinción, con el empleo del BPA y árboles reconciliados deberían obtener los mismos cladogramas generales de áreas. Pero si la explicación involucra la dispersión, entonces el BPA secundario representa cada evento como contraste de la hipótesis nula de vicarianza, mientras que el método de árboles reconciliados evitan dicho contraste (al remover o duplicar los datos *a priori* y proponer extinciones *a posteriori*) (Morrone, 2004).

La diferencia entre el BPA primario (Brooks, 1981) y el BPA secundario (Brooks, 1990) se centra en que éste último requiere duplicar áreas incongruentes que resultan del BPA primario para realizar un nuevo análisis de parsimonia, el cual permite explicar totalmente la homoplasia (Brooks *et al.*, 2001); sin embargo el BPA secundario podría sobrestimar los eventos de dispersión o extinción (Dowling, 2002).

Otra ventaja del BPA secundario es que permite explicar las complejas historias de los grupos mostrando las relaciones reticuladas de las áreas, además de que no asume historias *a priori* de vicarianza, a diferencia del BPA primario o los árboles reconciliados (McLennan y Brooks, 2002).

En el presente trabajo, se observa que ninguno de los CGA obtenidos son idénticos, la homoplasia (la dispersión) es considerada y dio una solución en el BPA secundario (ver figuras 3a al d).

La aplicación del BPA secundario para obtener patrones biogeográficos ha sido cuestionada, principalmente porque los supuestos en los que se basa no son fáciles de sostener y la explicación biológica de los resultados no es clara (Page, 1990; Morrone y Carpenter, 1994; Ebach 2001; Ebach y Humphries, 2002; Miranda-Esquivel *et al.*, 2003).

En este caso la explicación biológica para duplicar las áreas, se basa en la preferencia hospedatoria y debido a que a lo largo de un área de endemismo podemos encontrar conjuntos de poblaciones que pueden agruparse y mantenerse con una separación geográfica, ej. TBP1 (*Rhabdias* del clado A de una población en Chiapas, Puente Madre Vieja) vs. TBP4 (*R. pseudospherocephala*, del clado C de una población en Tapachula-Cantón Villa, Chiapas, no próxima a la de *R. savagei*).

Los métodos del BPA primario y secundario, árboles reconciliados y subárboles libres de paralogía difieren entre ellos principalmente en el manejo de datos, por ejemplo: *a priori* se pueden modificar los datos en el cladograma de áreas al inicio del análisis, por medio de los supuestos 0, 1 y 2 en el método de árboles reconciliados o en el método de subárboles libres de paralogía, mientras que los datos de los cladogramas de áreas se pueden modificar una vez que se ha terminado el análisis de datos, por lo que entonces se dan explicaciones a sus resultados *a posteriori* en BPA (van Veller *et al.*, 2000; van Veller y Brooks, 2001; van Veller *et al.*, 2003).

Se ha considerado que los métodos *a posteriori* (BPA) corresponden a un paradigma de generación, se puede neutralizar los resultados para evitar el contraste cuando se duplican las áreas, por lo que no construyen nuevos conceptos, ni exploran nuevas ideas y por otra parte, los métodos considerados *a priori* se han considerado como un paradigma de descubrimiento (ej. árboles reconciliados), en estos no se exploran nuevas ideas, ni conceptos y no se neutralizan los datos (Ebach y Humphries, 2002). En el caso del BPA secundario, no hay una regla general para decidir que áreas se pueden replicar. Se ha sugerido explorar la homoplasia a través del BPA primario y elegir que áreas se deben de aquella información proveniente de la biología del grupo, datos geológicos sobre el área de estudio o información del registro fósil, podemos establecer con claridad las duplicaciones de áreas en el análisis del BPA secundario (Brooks y McLennan, 2001; Brooks *et al.*, 2001; Brooks, 2005; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006).

En el presente estudio originalmente se consideró la aparición de cada área en los diferentes CTA como un evento independiente (al no contar con información más precisa de la historia del género, más que su preferencia hospedatoria). Sí se duplicaba CA 2 veces, TBP 7 veces, PCGM 6 veces, NO 2 veces, CB 3 veces, SMS 4 veces y ENT 3 veces, se explicaba completamente la homoplasia observada en el BPA primario (total de 31 áreas por 108 componentes/ramas terminales -datos no presentados) y se obtienen un CGA con un IC 100% (apéndice V-X). Al examinar el resultado, se observó que al unir las áreas duplicadas TBP4 + TBP5, PCGM1 + PGM2, TBP1 + TBP2+ TBP3 y TBP4 + TBP5 (debido a que no aportaban información contradictoria entre las relaciones de las áreas y los grupos mostrados en el CGA),

se obtiene también un único CGA con un IC 100%, pero con menos duplicaciones que la primera exploración. Este CGA fue el elegido como resultado del BPA secundario en el presente trabajo, debido a que el CGA intenta minimizar las sobreestimaciones de las áreas duplicadas (figura 3b).

Se ha criticado al BPA secundario por que los eventos y la duplicación de áreas son propuestos *ad hoc*, por lo que verifica la hipótesis y no la contrasta (Miranda-Esquivel *et al.*, 2003). Brooks *et al.* (2001) especifican que el BPA secundario incorpora todos los elementos incongruentes, eligiendo al cladograma general de áreas con el número menor de áreas duplicadas, donde cada una representa entonces un contraste de la hipótesis nula (Brooks *et al.*, 2001), y en la figura 3b se observa que ninguna de las áreas replicadas se unen, por lo que cada elemento fue contrastado del BPA primario (3a).

En la actualidad, continúa la polémica en la comparación de los métodos biogeográficos, inclusive eso se ve reflejado en el desarrollo un nuevo método, el Análisis Filogenético para Comparar Árboles (PACT, por sus siglas en inglés) (Wojcicki y Brooks, 2004, 2005). Para Wojcicki y Brooks (2004), los análisis de patrones biogeográficos han sido obstaculizados por la carencia de un algoritmo para producir un CGA que permita relaciones reticuladas. Se considera como un método *a priori* en el cual se produce una representación de los eventos de reticulación entre las áreas, basada en una correcta representación de la información contenida en los cladogramas taxonómicos (Wojcicki y Brooks, 2005). Las áreas combinadas y duplicadas incrementan la naturalidad del análisis; las relaciones reticuladas de las áreas no están sujetas a una regla, como en todos los métodos *a priori* (como en los árboles reconciliados, BPA primario y análisis de componentes, que se excluyen), ni tampoco hacen inferencias *a posteriori* (como en el BPA secundario, que no se infieren desde el principio del análisis) (Brooks *et al.*, 2008).

En este método, se hacen combinaciones basadas en un CGA plantilla (se elige desde el inicio del análisis) desde los niveles terminales del cladograma de áreas hacia la base (de esta manera mantiene la topología de los cladogramas de áreas), ahorrando tiempo, y así se incorporan todos los CGA uno a uno desde el principio del análisis (Brooks *et al.*, 2005). Sin embargo, como simplemente considera la topología de los CTA como una correcta representación de los CGA, al ir comparando y adicionando los diferentes CTA analizados, podemos confundir la relación biogeográfica con la relación taxonómica. El presente trabajo no exploró esta alternativa debido a que los CTA a partir de filogenias intra e interespecíficas que son complejas, principalmente debido a la redundancia de áreas y porque entre ellos contienen

pocos elementos comunes, en la actualidad se encuentra en una fase de exploración algún programa computacional que permita incorporar la información de los CTA, de manera objetiva.

Consideraciones finales

El presente estudio preliminar sugiere que la historia biogeográfica de *Rhabdias* es muy compleja, debido a que este grupo de nemátodos es parásito de diversas especies de anfibios y reptiles, cuyos huéspedes en su mayoría son grupos mesoamericanos tropicales y no presentan una historia única (Savage, 1982; Flores-Villela, 1998; Flores-Villela y Goyenechea, 2001). En su mayoría la dispersión es un evento constante dentro de las historias particulares de las especies de *Rhabdias* analizadas.

Por otro lado, a pesar de recuperar algunas relaciones entre las áreas de endemismo de *Rhabdias*, la escala sobre la cual provienen los 3 clados genera una complejidad al tratar de analizar estas relaciones por medio de métodos biogeográficos cladísticos que tradicionalmente son empleados para establecer las relaciones entre las áreas de endemismo con relación a taxones o grupos supraespecíficos, más no en sí de poblaciones de una especie. Sin embargo, algunos de estos métodos han sido explorados a este nivel intraespecífico (ej. Taberlet *et al.*, 1998; Bermingham y Martin, 1998).

La solución a las áreas redundantes en este nivel fue explorada a través de los diferentes métodos, produciendo así distintas hipótesis en las relaciones entre las áreas: eliminándola (subárboles libres de paralogía), tratándolo bajo el supuesto 1 o el 2 -patrones de duplicación seguidos de extinción, o la simpatria es por eventos de dispersión (árboles reconciliados), ó permitiendo la reticulación de las áreas (BPA secundario).

Se ha sugerido la integración de diferentes enfoques en la biogeografía cladista (Morrone, 2007). Por ejemplo, la combinación de los métodos panbiogeográficos (identifica conjuntos de taxones con su origen biótico) y biogeográficos cladísticos (determinar las relaciones entre las áreas que integran trazos generalizados) aplicados en etapas sucesivas dentro de un mismo análisis (Morrone y Crisci, 1995). Esto podría robustecer y obtenerse así más información a partir de un grupo de parásitos con historias complejas. En un análisis biogeográfico cladístico, las posibles zonas de transición presentan relaciones conflictivas entre los CGA, por ejemplo, resultan ser áreas hermanas de áreas o conjuntos de áreas diferentes, tal como les sucede a las especies híbridas en los análisis filogenéticos, resultando así en politomías en los CGA (Morrone, 2005). En el presente trabajo debido al sesgo del muestreo resulta complicado identificar esta opción.

Diversos estudios han detectado zonas de transición (ej. Liebherr, 1994; Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001; Escalante *et al.*, 2007), sin embargo, es importante destacar el efecto del muestreo en los análisis filogenéticos, que se parte para efectuar los análisis biogeográficos, para detectar zonas de transición. Por ejemplo, en la figura 3a, c y d las tierras semiáridas de Nuevo León, Depresión de Chiapas y la Península de Baja California son áreas cuya posición es variable en los CGA. Esto podría ser un efecto directo por las pocas muestras analizadas para esas áreas y por que hay pocos elementos comunes entre los CTA que nos permitan obtener un resultado confiable en sus relaciones entre áreas. Mientras que en el BPA secundario (a pesar de las relaciones reticuladas) las áreas duplicadas de la Península de Baja California, las Tierras semiáridas de Nuevo León, Centroamérica, la Sierra Madre del Sur, Depresión de Chiapas no siempre están relacionadas con las mismas áreas de endemismo con respecto a los otros CGA (figura 3b vs. 3a, c. y d).

De las áreas de endemismo analizadas en el presente trabajo, la Cuenca del Balsas (CB), la Sierra Madre del Sur (SMS) y el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) pertenecen a la llamada zona de Transición Mexicana. Con base en los patrones encontrados (figura 3), sólo la relación entre las áreas de la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS), y el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) + Tierras bajas del Pacífico (TBP), podrían constituir zonas de convergencia biótica, ya que ambas relaciones están apoyadas por especies de *Rhabdias* con distintas afinidades: neárticas (*R. ranae*) y neotropicales (*R. pseudospherocaphala* y *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Pacífico)).

Como se puede observar, en nuestros resultados no se obtiene la combinación de las áreas Cuenca del Balsas (CB) + Tierras bajas del Pacífico (TBP), como se ha sugerido en otros trabajos (Morrone *et al.*, 1999; Espinosa-Organista *et al.*, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001).

Flores-Villela y Goyenechea (2001) también recuperan otras relaciones entre las áreas: 1) desierto de Sonora y desierto de Chihuahua (áreas no incluidas en el análisis -NI); 2) Tierras Bajas del Pacífico del Oeste de Centroamérica, Tierras Bajas del Pacífico mexicano y depresión del Balsas; 3) Tierras Semiáridas de Tamaulipas y sur de Texas y la Sierra Madre Occidental (NI); y 4) Eje Neovolcánico Transversal y Sierra Madre del Sur. De las anteriores solo la relaciones entre las Tierras Bajas del Pacífico mexicano y la depresión del Balsas (=Cuenca del Balsas) se incluyen en subclados dentro del CGA del BPA secundario.

Nuestros resultados coinciden parcialmente con el trabajo de Escalante *et al.* (2007), el cual muestra dos grandes grupos: el primero presenta la relación entre el Golfo de México, Tamaulipas y Yucatán; mientras que el segundo contiene dos subclados, integrados por la

Cuenca del Balsas, Chiapas y la Sierra Madre del Sur; o bien por próximas al Eje Neovolcánico Transversal (como el equivalente a la Planicie Costera del Golfo de México, Sierra Madre Oriental). Podemos incluir algunas relaciones de áreas obtenidas en los CGA; por un lado las relaciones de la Cuenca del Balsas y la Sierra Madre del Sur (en el clado 2, subgrupo 1), y por el otro el Eje Neovolcánico Transversal y la Planicie Costera del Pacífico (en el clado 2, subgrupo 2). El surgimiento del conjunto de especies de *Rhabdias* de esas áreas como se observa en el BPA secundario ocurrió en diferentes momentos en la historia del grupo.

Se requiere hacer otro tipo de estudios biogeográficos que permitan aportar información acerca de la historia del grupo. Información adicional de la distribución geográfica del género *Rhabdias* del centro al norte del país es requerida para poder dilucidar con claridad las relaciones entre las áreas y establecer con claridad los límites de convergencia biótica más precisos.

Agradecimientos

Al Dr. Morrone, Dra. Tania Escalante y al M. en C. Rogelio Rosas por los comentarios y sugerencias efectuadas al trabajo.

A la M. en C. Leticia M. Ochoa Ochoa por la edición de cobertura de la Regionalización propuesta por West, la cual se modificó y se empleo en el presente trabajo.

Al M. en C. Luis Canseco, M.en.C. Edmundo Pérez y Biol. Alberto Mendoza (Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias (MZFC), UNAM), así como al Dr. Eric N Smith, Carl Franklin y Dr. J. A. Campbell (Amphibian and Diversity Research Center, University of Texas at Arlington (UTA)).

A los proyectos The National Science Foundation DEB-0102383 a cargo del Dr. J. A. Campbell (University of Texas at Arlington) y VLR (UNAM); CONACYT J27985-N (VLR, UNAM) y IN220605- PAPIIT (GPPL, UNAM), que de manera directa e indirecta contribuyeron también en la obtención del material recolectado.

Al proyecto COI-0435/B1 ¿*Lacandonia schismatica*: recurso genético estratégico para México y conservación de la Selva Lacandona? SEMARNAT-CONACYT a cargo de la Dra. Elena Álvarez-Buylla del Instituto de Ecología, UNAM.

EAMS agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) por las becas otorgadas durante los estudios de doctorado. Apoyo Integral para formación de Doctores 2006 (CONACYT) a EAMS.

Así como al apoyo otorgado a EAMS en el 2006 por ASP Willis A. Reid, Jr. Student Research Grant, para la obtención del material de algunas muestras de *Bufo* y *Rana*.

Literatura citada.

Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina, and G. Salgado-Maldonado. 2003. Parsimony analysis of Endemicity (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1861-1872.

Arbogast, B., and G. J. Kenagy. 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 819-825.

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography. The history and formation of new species.* Massachusetts: Harvard University Press, 447pp.

Báez, A. M., and L. Nicoli. 2004. Bufonid toads from the Late Oligocene beds of Salla Bolivia. *Journal of*

Vertebrate Paleontology 24: 73–79.

- Baker, M. R.** 1987a. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasiade) in amphibians. *Canadian Journal of Zoology* 57: 161–178.
- Bermingham, E., and A. P. Moritz.** 1998. Comparative *mtDNA* phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology* 7: 499–517.
- Blair, W. F.** 1972. Evolution in the genus *Bufo* (Ed. by W.F. Blair). University of Texas Press, Austin, TX., p. 329–343.
- Bossuyt, F. R. M. Brown, D. M. Hillis, D. C. Cannatella, and M. C. Milinkovitch.** 2006. Phylogeny and Biogeography of a Cosmopolitan Frog Radiation: Late Cretaceous Diversification Resulted in Continent-Scale Endemism in the Family Ranidae. *Systematic Biology* 55: 579–594.
- Briggs, J. C.** 1984. Freshwater fishes and biogeography of Central America and the Antilles. *Systematic Zoology* 33, 428–435.
- Brooks, D. R.** 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annual Missouri Botanical Garden* 72: 660-680.
- Brooks, D. R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39:14-30
- Brooks, D. R.** 2005. Historical biogeography in the age of complexity: Expansion and integration. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 79-94.
- Brooks, D. R. y D. McLennan.** 1993. *Parascript: Parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C.
- Brooks, D. R., y D. McLennan.** 2001. A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 757-767.
- Brooks, D. R., E. A. Martínez-Salazar, y O. A. Flores-Villela.** 2008. Práctica 74. Biogeografía Cladística XIII: Introducción al PACT (Phylogenetic analysis for comparing trees). En: Luis, M. A., A. N. Castañeda S., J. J. Morrone y J. Lorente B. (Eds.). *Manual de Prácticas de Biogeografía*. Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F., p.233-236.
- Brooks, D. R., M. G. P. Van Veller, y D. H. McLennan.** 2001. How to do BPA, really, *Journal of Biogeography* 38: 345-358.
- Brown, J. H., y M.V. Lomolino.** 1998 *Biogeography*, 2nd ed. p. 691. Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.
- Burse, C. R. and S. R. Goldberg.** 2001. *Falcaustra lowei* n. sp. and other helminths from the tarahumara frog, *Rana tarahumarae* (Anura: Ranidae), from Sonora, Mexico. *Journal of Parasitology* 87: 340–344.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and L. J. Vitt.** 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasiade) and other helminthes from *Norops capito* (Suria: Polychrotidae) from Nicaragua. *Journal of Parasitology* 93: 129-131.
- Burse, C. R., S. R. Goldberg, and S. R. Thelford Jr.** 2003. *Rhabdias anolis* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasiade) from the lizard, *Anolis frenatus* (Sauria: Polychrotidae), from Panama. *Journal of Parasitology* 89: 113–117.

- Campbell, J. A.** 1999. Distribution patterns of amphibians in Middle America. In *Distribution patterns of amphibians: A global perspective*, W. E. Duellman (Ed.). Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. Pp. 111–209.
- Che, J., J. Pang, H. Zhao, G. Wu, E. Zhao, and Y. Zang.** 2007. Phylogeny of Ranidae (Anura: Ranidae) inferred from mitochondrial and nuclear sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43: 113.
- Coney, P.J.** 1982. Plate tectonic constraints on the biogeography of Middle America and the Caribbean region. *Annals Botanical Garden* 69: 432-443.
- Crawford, A. J., and E. N. Smith.** 2005. Cenozoic biogeography and evolution in direct developing frogs of Central America (Leptodactylidae: *Eleutherodactylus*) as inferred from a phylogenetic analysis of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 536–555.
- Crisci J. V., L. Katinas y P. Posadas.** 2003. *Historical biogeography*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts y Londres.
- Criscione, C. D., and M. S. Blouin.** 2004. Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes. *Evolution* 58: 198-202.
- Darlington, P. J.** 1957. *Zoogeography: the Geographical Distribution of Animals*. Wiley, New York.
- Devitt, T.** 2006. Phylogeography of the Western Lyresnake (*Trimorphodon biscutatus*): testing aridland biogeographical hypotheses across the Nearctic–Neotropical transition. *Molecular Ecology* 15: 4387–4407.
- Dowling, A. P. G.** 2002. Testing the accuracy of TreeMap and Brooks parsimony analyses of coevolutionary patterns using associations. *Cladistics* 18: 416-435.
- Dubois, A.** 1992. Notes sur la classification des Ranidae (amphibiens anoures). *Bulletin Mensuel de la Société Linneenne de Lyon* 61: 305–352.
- Dubois, A.** 2005. *Amphibia Mundi*. 1.1. An ergotaxonomy of recent amphibians. *Alytes* 23:1–24.
- Duellman, W. E.** 1979. The South American herpetofauna: a panoramic view. In *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. W. E. Duellman (Ed.). Monograph of the Museum of Natural History. The University of Kansas. No. 7. Pp. 1-28.
- Duellman, W. E., and L. Trueb.** 1985. *Biology of amphibians*. McGraw–Hill, New York.
- Duellman, W. E., and L. Trueb.** 1986. *Biology of amphibians*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Ebach, M. C. y C. J. Humphries.** 2002. Cladistic biogeography and the art of discovery. *Journal of biogeography* 29: 427-444.
- Ebach, M. C.** 2001. Extrapolating cladistic biogeography: a brief comment on van Valler et al., (1999, 2000, 2001). *Cladistics* 17: 383-388.
- Engelhoff, H.** 1996. Widespread taxa, sympatry, dispersal, and algorithm resolved area cladograms. *Cladistics* 12: 349-364.
- Escalante, T., G. Rodríguez, N. Cao, M. C. Ebach, and J. J. Morrone.** 2007. Cladistic biogeographic analysis suggests an early Caribbean diversification in Mexico. *Naturwissenschaften* 94:561–565.
- Espinoza-Jiménez, A., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, and V. León-Règagnon.** 2007. Checklist of helminth parasites of the cane toad *Bufo marinus* (Anura: Bufonidae) from Mexico. *Journal of*

Parasitology 93: 937–944.

- Espinosa-Organista, D., J. J. Morrone., J. Llorente-Bousquets, y O. Flores-Villela.** 2002. Introducción al análisis de patrones en biogeografía histórica. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. 133pp.
- Espinosa-Organista, D., Morrone, J.J., Aguilar, C. y J. Llorente.** 2000. Regionalización biogeográfica de México: Provincias bióticas. En: Llorente, J., González, E. y N. Papavero (Eds.), Biodiversidad Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento, vol. 2. UNAM-CONABIO, México, p. 61–94.
- Feller, A. E., S. B. Hedges.** 1998. Molecular evidence of the history of living amphibians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 509-516.
- Ferrusquía-Villafranca, I.** 1998. Geología de México: una sinopsis. En: Ramammorty, T. P., R. Bye, y A. Lot. F. (Eds). *Diversidad Biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM., p. 3-108.
- Flores-Villela, O.** 1993. Herpetofauna of México: Distribution and endemism. Pp 253-280. In: T. P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot, and F. Fa (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York.
- Flores-Villela, O.** 1998. Herpetofauna de México: distribución y endemismo. En: Ramammorty, T. P., R. Bye, A. Lot. F. (Eds). *Diversidad Biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM., Pp. 251-278.
- Flores-Villela, O., y L. Cansenco-Márquez.** 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20:115-144.
- Flores-Villela, O. e I. Goyenechea.** 2001. A comparison of hypotheses of historical biogeography for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. In *Mesoamerican herpetology: systematics, zoogeography, and conservation*, J. D. Johnson, R. G. Webb y O. Flores- Villela (Eds.). The University of Texas at El Paso, El Paso, Pp. 171-181.
- Flores-Villela, O., e I. Goyenechea.** 2003. Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. En: Morrone, J. J. y Llorente, B. J. (Eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, CONABIO, Posgrado de la UNAM y Facultad de Ciencias-UNAM, p. 289–296.
- Flores-Villela, O., y P. Gerez.** 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo. Conabio y UNAM, México. D. F.
- Flores-Villela, O. y E. A. Martínez-Salazar.** 2008. Práctica 72. Biogeografía Cladística XI: Árboles reconciliados. En: Luis, M. A., A. N. Castañeda S., J. J. Morrone y J. Llorente B. (Eds.). *Manual de Prácticas de Biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F., Pp.220-227.
- Frost, D. R.** 2007. *Amphibian Species of the World: an Online Reference*. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frost, D.R., Grant, T., Faivovich, J., Bain, R.H., Haas, A., Haddad, C. F. B., De Sá, R. O., Channing, A., Wilkinson, M., Donnellan, S.C., Raxworthy, C.J., Campbell, J. A., Blotto, B. L., Moler, P., Drewes, R.C., Nussbaum, R.A., Lynch, J.D., Green, D.M., and W. C.Wheeler.** 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin American Museum Natural History* 297: 1–370.
- Galicia-Guerrero, S., C. R. Bursey, S. R. Goldberg, and G. Salgado-Maldonado.** 2000. Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco, México. *Comparative Parasitology* 67: 129–133.

- Gómez-Tuena A., y G. Carrasco-Núñez G.** 2000. Cerro Grande volcano: the evolution of a Miocene stratocone in the early Trans-Mexican Volcanic Belt. *Tectonophysics* 318: 249–280.
- Goyenechea I., O Flores V. y J. J. Morrone.** 2001. Introducción a los fundamentos y métodos de la biogeografía cladística. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (Eds.) *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F. Pp. 225-243.
- Graham. A.** 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. En: Ramammorty, T. P., R. Bye, y A. Lot. F. (Eds.) *Diversidad Biológica de México*. Instituto de Biología, UNAM. Pp. 109-127.
- Green, D. M., and K. Stanley.** 1991. *Amphibian cytogenetics and evolution*. San Diego, CA. Academic Press.
- Guyer, C. y J. Savage.** 1987. Cladistic relationships among anoles (Sauria: Iguanidae). *Systematic Zoology* 35: 509-531.
- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 1-64.
- Halffter, G.** 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Halffter, G.** 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En: J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., Pp. 87-97.
- Heinicke, M. P., W. E. Duellman, and S. B. Hedges.** 2007. Major Caribbean and Central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 10092-10097.
- Hoberg, E. P.** 1997. Phylogeny and historical reconstruction: Host-parasite systems as keystones in biogeography and ecology. In: *Biodiversity II: Understanding and protecting our biological resources*, M. L. Reaka-Kudla, D. E. Wilson, and E. O. Wilson (eds.). Washington, D. C. DC: Joseph Henry Press. Pp. 243-261.
- Hillis, D. M.** 1998. Systematics of the *Rana pipiens* complex: puzzle and paradigm. *Annual Review Ecology and Systematic* 19: 39–63.
- Hillis, D. M., and S. K. Davis.** 1986. Evolution of ribosomal DNA: fifty million years of recorded history in the frog genus *Rana*. *Evolution* 40: 1275–1288.
- Hillis, D. M., and T. P. Wilcox.** 2005. Phylogeny of the new world true frogs (*Rana*). *Molecular Phylogenetic Evolution* 34: 299–314.
- Hillis, D. M., Frost, J. S., and D. A. Wright.** 1983. Phylogeny and biogeography of the *Rana pipiens* complex: a biochemical evaluation. *Systematic Zoology* 32: 132–143.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Segunda Edición. Oxford Biogeography Series 12, Oxford University Press.
- Humphries, C. J., P. Y. Ladiges, M. Roos, and M. Zandee.** 1988. Cladistic biogeography. In: *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, A. A. Mayers and P.S. Giller (eds). Chapman and Hall, New York. Pp. 371-404.

- Inger, R. F.** 1996. Commentary on a proposed classification of the family Ranidae. *Herpetologica* 52: 241–246.
- Iturralde-Vinent, M. A. y R. D. E. MacPhee.** 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- Jiménez-Ruiz, F. A., L. García-Prieto, and G. Pérez-Ponce de León.** 2002. Helminth infracommunity structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis eques* and *Thamnophis melanogaster* from the mesa Central of México. *Journal of Parasitology* 88: 454–460.
- Johnson, J. D.** 1990. Biogeographic Aspects of the Herpetofauna of the Central Depression of Chiapas, Mexico, with Comments on Surrounding Areas. *The Southwestern Naturalist* 35: 268-278.
- Kluge, A. G.,** 1988. Parsimony in vicariance biogeography: a quantitative method and a Greater Antillean example. *Systematic Zoology*. 37:315–328.
- Kosuch, J., M. Vences, A. Dubois, A. Ohler, and W. Bohme.** 2001. Out of Asia: mitochondrial DNA evidence for an oriental origin of tiger frogs, genus *Hoplobatrachus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 21: 398–407.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and D. R. Brooks.** 2007. Two new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from the marine toad, *Bufo marinus* (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae), in Central America. *Journal of Parasitology* 93: 159-165.
- Kuzmin, Y., V. V. Tkach, and S. D. Synder.** 2003. The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology* 70: 101-114.
- Laurent, R. F.** 1979. Herpetofaunal relationships between Africa and South America. In *The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal*. W. E. Duellman (Ed.). Monograph of the Museum of Natural History. The University of Kansas. No. 7, p. 55-71.
- Lanteri, A., y V. A. Confalonieri.** 2003. Filogeografía: objetivos, métodos y ejemplos. En: *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Morrone, J. J. y J. Llorente B. (Eds). CONABIO, Posgrado de la UNAM y Facultad de Ciencias, UNAM. Pp: 185–193.
- León-Règagnon, V., S. Guillén-Hernández, and Ma. A. Arizmendi-Espinosa.** 2005. Intraspecific variation of *Haematoloechus Floedae* Harwood, 1932 (Digenea: Plagiorchiidae), from *Rana* spp. in North and Central America. *Journal of Parasitology* 91: 915–921
- León-Règagnon, V., and E. L. Paredes-Calderón.** 2002. *Haematoloechus danbrooksi* n. sp. (Digenea: Plagiorchioidea) from *Rana vaillanti* from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Parasitology* 88: 1215-1221.
- León-Règagnon, V., D. R. Brooks, and G. Pérez-Poncede León.** 1999. Differentiation of Mexican species of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchiformes): molecular and morphological evidence. *Journal of Parasitology* 85: 935-946.
- León-Règagnon, V., E. A. Martínez-Salazar, D. Lazcano-Villareal, and R. Rosas-Valdez.** 2005. Helminth parasites of four species of anurans from Nuevo Leon, Mexico. *Southwestern Naturalist* 50: 251-258.
- Liebherr, J. K.** 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *Canadian Entomologist* 126: 841-860.
- Llorente-Bousquets J., y A. Luis-Martínez A .**1998. Análisis conservacionista de las mariposas

mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera, Papilionoidea). En: Ramammorty, T. P., R. Bye, y A. Lot. F. (Eds). Diversidad Biológica de México. Instituto de Biología, UNAM., p. 149-178.

- López-Ramos, E.** 2001. Evolución tectónica de América Centra, del Sur y el Caribe, desde el Jurásico hasta el Reciente. En: Llorente, J. y J. J. Morrone (Eds.) Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México D. F. Pp. 15-22.
- Macey, R. J., J. A. Schulte II, J. L. Strasburg, J. A. Brisson, A. Larson, N. B. Ananjeva, Y. Wang, J. F. Parham, and T. J. Papenfuss.** 2006. Assembly of the eastern North American herpetofauna: new evidence from lizards and frogs. *Biology letters* 2: 388-392.
- McLennan, D. A., y D. R. Brooks.** 2002. Complex histories of speciation and dispersal in communities: a re-analysis of some Australian bird data using BPA. *Journal of Biogeography* 29: 1055–1066.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison.** 2000. MacClade, Version 4.0. Sinauer, Sunderland, Massachussets. 492 p.
- Margush, T y F. R. McMorris.** 1981. Consensus n-tress. *Mathematical Biology Bulletin* 43: 239-244.
- Marshall, C. J. and J. K. Liebherr.** 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- Maxson, L. R.** 1984 Molecular probes of phylogeny and biogeography in toads of the widespread genus *Bufo*. *Molecular Biology and Evolution* 1: 324–356.
- Martínez-Salazar, E. A.** 2006. A new rhabdiasid species from *Norops megapholidotus* (Sauria: Polychrotidae) from Mexico. *Journal of Parasitology* 92:1325–1329.
- Martínez-Salazar, E. A.** 2008. A new rhabdiasid species from *Craugastor occidentalis* (Anura: Brachycephalidae) from Sierra de Manantlán, Jalisco, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79 (en prensa).
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2006. *Rhabdias lamothei* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Leptodeira maculata* (Colubridae) in Mexico, including new records of *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Goodey, 1924. *Zootaxa* 1257: 27–48.
- Martínez-Salazar, E. A., and V. León-Règagnon.** 2007. New species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from *Bufo occidentalis* (Anura: Bufonidae) from Sierra Madre del Sur, Mexico. *Journal of Parasitology* 93: 1172-1178.
- Mejía-Madrid, H. H., E. Vázquez-Domínguez, and G. Pérez-Ponce de León.** 2007. Phylogeography and freshwater basins in central Mexico: recent history as revealed by the fish parasite *Rhabdochona lichtenfelsi* (Nematoda). *Journal of Biogeography* 34: 787–801.
- Mejía-Madrid, H., A. Choudhury, and G. Pérez-Ponce de León.** 2007. Phylogeny and biogeography of *Rhabdochona* Railliet, 1916 (Nematoda: Rhabdochonidae) spp. from the Americas. *Systematic Parasitology* 67: 1–18.
- Miranda-Esquivel, D. R., Donato, M. y P. Posadas.** 2003. La dispersión no ha muerto, larga vida a la dispersión. En: Morrone, J.J. & Llorente, B.J. (Eds.). Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía, CONABIO, Posgrado de la UNAM y Facultad de Ciencias-UNAM, Pp. 179–184.
- Mickevich, M. F.** 1981. Quantitative phylogenetic biogeography. In: *Advances in Cladistics: Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society*, V. A. Kunk and D. R. Brooks (eds). New York. Botanical Garden, New York. Pp.202-222

- Morrone, J.** 2000. El lenguaje de la cladística. 1ª. Edición. Dirección General de Publicaciones y Fomento editorial, UNAM, México. D. F.
- Morrone, J. J.** 2001. Sistemática, Biogeografía y Evolución. Los patrones de la diversidad en tiempo-espacio. Las prensas de Ciencias, UNAM. Facultad de Ciencias, UNAM. 124pp.
- Morrone, J. J.** 2004. Homología biogeográfica. Las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos del Instituto de Biología 37. 199 p.
- Morrone, J. J.** 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 76: 207-252.
- Morrone, J. J. y J. M. Carpenter.** 1994. In search of a method for cladistic biogeography: An empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. Cladistics 10: 99-153.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. Annual Review of Ecology and Systematics 26: 373-401.
- Morrone, J. J. y J. Márquez.** 2003. Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. En: J. J. Morrone, y J. Llorente-Bousquets (Eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., Pp. 217-220.
- Morrone, J. J., Espinosa-Organista, D., Aguilar, C. and J. Llorente.** 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. Southwestern Naturalist 44: 508–515.
- Mulcahy, D. G. y J. R. Mendelson III.** 2000. Phylogeography and speciation of the morphologically variable, widespread species *Bufo valliceps*, based on molecular evidence from mtDNA. Molecular Phylogenetics and Evolution, 17, 173–189.
- Mulcahy, D. G., B. H. Morrill, and J. R. Mendelson III.** 2006. Historical biogeography of lowland species of toads (*Bufo*) across the Trans Mexican Neovolcanic Belt and the Isthmus de Tehuantepec. Journal of Biogeography 33: 1889-1904.
- Nelson, G.** 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions with a historical note on Adanson's families of plants (1763-1764). Systematic Zoology 28: 1-21.
- Nelson, G., and P. Y. Ladiges.** 1991. Three-area statements: Standard assumptions for biogeography analysis. Systematic Zoology 40: 470-485
- Nelson, G. and P., and Y. Ladiges.** 1995. TAX: MSDos computer programs for systematics.— Published by the authors, New York and Melbourne.
- Nelson, G. and P., and L. Ladiges.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free Subtrees. American Museum Novitates 3167: 1-58.
- Nelson, G., and Platnick, N.** 1981. Systematic and biogeography: cladistics and vicariance. Columbia University Press, New York. 567pp
- Page, R. D. M.** 1990. Component analysis: a valiant failure? Cladistics 6: 119-136.
- Page, R. D. M.** 1993 COMPONENT. User's manual. Release 2.0. The Natural History Museum, Londres.

- Page, R. D. M.** 1994. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics* 10: 155-173.
- Pauly, G. B., Hillis, D. M. and D. C. Cannatella.** 2004. The history of a Nearctic colonization: Molecular phylogenetics and biogeography of the Nearctic toads (*Bufo*). *Evolution* 58: 2517–2535.
- Pérez-Higareda, G. y L. D. Navarro.** 1980. The faunistic districts of the low plains of Veracruz, Mexico, based on reptilian and mammalian data. *Bulletin of Maryland Herpetological Society* 16: 54–69.
- Pérez-Ponce de León, G.** 2003. Biodiversity and biogeographic patterns in the Mesa Central of México: insights from host-parasite systems. *Journal of Parasitology* 89 (Suppl.): S126–S133.
- Pérez-Ponce de León, G., and A. Choudhury.** 2002. Adult endohelminth parasites of ictalurid fishes (Osteichthyes: Ictaluridae) in Mexico: empirical evidence for biogeographical patterns. *Comparative Parasitology* 69: 10–19.
- Pérez-Ponce de León, G., and A. Choudhury.** 2005. Biogeography of helminth parasites of freshwater fishes in Mexico: the search for patterns and processes. *Journal of Biogeography* 32: 645–659.
- Pérez-Ponce de León, G., V. León-Règagnon, L. García-Prieto, U. Razo-Mendivil and A. Sánchez-Alvarez.** 2000. Digenean fauna of amphibians from central Mexico: Nearctic and Neotropical influences. *Comparative Parasitology* 67: 92-106.
- Pough, H.F., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzky y K. D. Wells.** 2001. *Herpetology*. 2nd. Edición. Prentice Hall. 612pp.
- Pramuk, J. B.** 2006. Phylogeny of South American *Bufo* (Anura: Bufonidae) inferred from combined evidence. *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 407–452.
- Pramuk, J. B., T. Robertson, J. W. Sites Jr., and B. P. Noonan.** 2008. Around the world in 10 million years: biogeography of the nearly cosmopolitan true toads (Anura: Bufonidae). *Global Ecology and Biogeography* 17: 72–83.
- Quiroz, B. S.** 2003. Elementos de Estratigrafía. En: P. García, F. Sour y M. Motellano. *Paleontología*. Las Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM, 154p.
- Rage, J. C.** 1984. Are the Ranidae (Anura, Amphibia) known prior to the Oligocene?. *Amphibia–Reptilia* 5: 281–288.
- Rage, J., and Z. Rocek.** 1989. Redescription of *Triadobatrachus massinoti* (Piveteau, 1936) an anuran amphibian from the early Triassic. *Paleontogr. Abteil. A Palaeozool.-Stratigr* 206:1–16.
- Ramammorthy, T. P., R. Bye, and A. Lot.** 1993. Biodiversidad Biológica de México: Orígenes y distribución. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 792pp.
- Reynoso, V. H.** 2005. Research on fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaur, dinosaurs, and obviously, birds). Chapter 10. In: F. J. Vega, T. G. Nyborg, Ma. C. Perrilliat, M. Montellanos-Ballesteros, S. R. S. Ceballos-Ferriz, and S. A. Quiroz-Baroso (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology*. Pp. 209-231.
- Ronquist, F.** 1997. Dispersal-Vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195-203.
- Razo-Mendivil, U., J.P. Lacelete, and G. Pérez-Ponce de León.** 1999. New host and locality records for three species of *Glypthelmins* (Digenea: Macroderoididae) in anurans of Mexico. *Journal Helminthology Society of Washington* 66: 197-201.

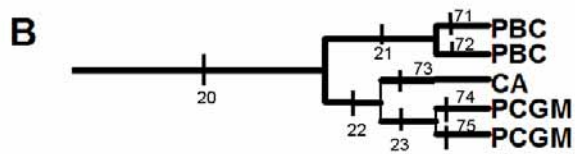
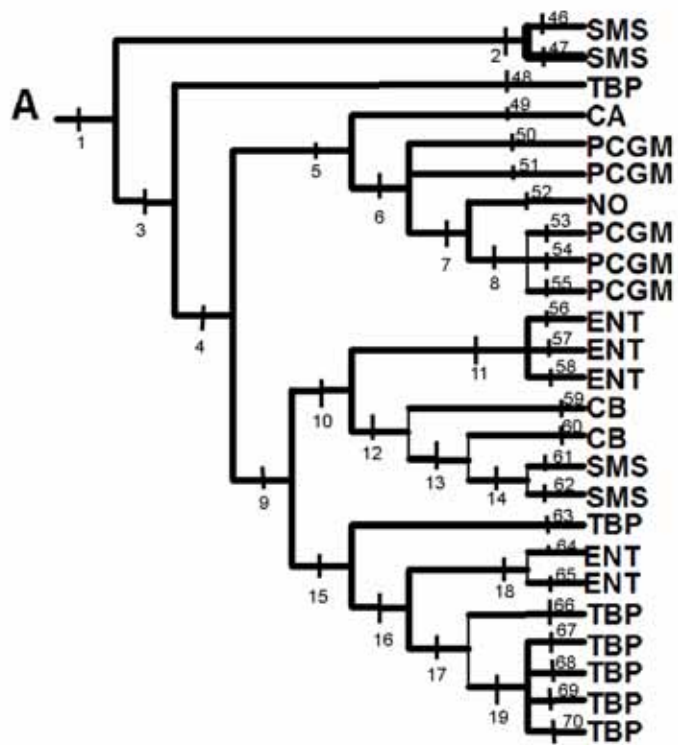
- Razo-Mendivil, U., V. León-Règagnon, y G. Pérez-Ponce de León.** 2006. Monophyly and systematic position of *Glyphotelmis* (Digenea), based on partial 18S rDNA sequences and morphological evidence. *Organism diversity and evolution* 6: 308-320.
- Recuero, E., I. Martínez-Solano, G. Parra-Olea, y M. García-París.** 2006. Phylogeography of *Pseudacris regilla* (Anura: Hylidae) in western North America, with a proposal for a new taxonomic rearrangement. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39: 293-304.
- Reynoso, V. H.** 2006. Research on fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds. In: J. Vega et al. (Eds.) *Studies on Mexican Paleontology*. Chapter 10. Pp. 209-231.
- Roelants, K., D. J. Gower, M. Wilkinson, S. P. Loader, S. D. Biju, K. Guillaume, L. Moriau, and F. Bossuyt.** 2007. Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 887-892
- Rosas-Valdez, R. y G. Pérez-Ponce de León.** 2005. Biogeografía histórica de helmintos parásitos de ictalúridos en América del Norte: Una hipótesis preliminar utilizando el método panbiogeográfico. En: J. Llorente B. y J. J. Morrone (Eds). *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I CYTED)*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Pp. 217-226.
- Rosas-Valdez, R., A. Choudhury, and G. Pérez-Ponce de León.** 2004. Phylogenetic analysis on genera of Corallobothriinae (Cestoda: Proteocephalidea) from North American ictalurid fishes, using partial sequences of the 28S ribosomal gene. *Journal of Parasitology* 90: 1123-1127.
- Rosas-Valdez, R., O. Domínguez-Domínguez, A. Choudhury, and Gerardo Pérez-Ponce de León.** 2007. Helminth parasites of the Balsas catfish *Ictalurus balsanus* (Siluriformes: Ictaluridae) in several localities of the Balsas River drainage, Mexico: species composition and biogeographical affinities. *Comparative Parasitology* 74: 204-210.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27: 159-188.
- Sanchiz, B.** 1998. *Encyclopedia of Paleoherpetology- Part 4. Salientia*. Pfeil, Munchen.
- Sanmartín, I., Enghoff, H. y F. Ronquist.** 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 345-390.
- Smith, H. M.** 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2: 103-110.
- Savage, J. M.** 1960. Evolution of a Peninsular Herpetofauna. *Systematic Zoology* 9: 184-212.
- Savage, J. M.** 1966. The origins and history of the Central America herpetofauna. *Copeia* 4: 719-766.
- Savage, J. M.** 1973. The geographic distribution of frogs: Patterns and predictions. In J. L. Vial (Ed.). *Evolutionary biology of the anurans: Contemporary research on major problems*. University of Missouri Press, Columbia. 470p.
- Savage, J. M.** 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersal or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 464-547.

- Swofford, D. L.** 2002. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods) Version 4.0b8. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Spironello, M. y D. R. Brooks.** 2003. Dispersal and diversification: macroevolutionary implications of the MacArthur–Wilson model, illustrated by *Simulium (Inseliellum)* Rubstov (Diptera: Simuliidae). *Journal of Biogeography* 30: 1563–1573.
- Taberlet, P., L. Fumagalli, A. G. Wust-Saucy, y J. F. Cosson.** 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 453–464.
- Tkach, V. V., Y. Kuzmin, and E. E. Pulis.** 2006. A new species of *Rhabdias* from lungs of the wood frog, *Rana sylvatica*, in North America: the last sibling of *Rhabdias ranae*?. *Journal of Parasitology* 92: 631–636.
- Tihen, J. A.** 1962. Anuran remains from the Miocene of Florida, with the description of a new species of *Bufo*. *Copeia* 1951: 230–235.
- Van Veller, M. G. P. y D. R. Brooks.** 2001. When simplicity is not parsimonious: a priori and a posterior methods in historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 1–11.
- Van Veller, M. G. P., D. J. Kornet, y M. Zandee.** 2000. A posteriori and a priori methodologies for testing hypothesis of causal process in vicariance biogeography. *Cladistics* 18: 207–217.
- Van Veller, M. G. P., D. R. Brooks, y M. Zandee.** 2003. Cladistic and phylogenetic biogeography: the art and the science of discovery. *Journal of Biogeography* 30: 319–329.
- Vidal-Martínez, V. M. y C. R. Kennedy.** 2000. Zoogeographical determinants of the composition of the helminth fauna of Neotropical cichlid fish. En: Salgado-Maldonado, G., A.N. García-Aldrete y V. M. Vidal-Martínez (Eds.), *Metazoan parasites in the Neotropics: A systematic and ecological perspective*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F., Pp. 227–290.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro-Sigüenza and J. J. Morrone.** 2006. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean Basin Islands: a parsimony perspective. *Cladistics* 22: 1–21
- Wiley, E. O.** 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Systematic Botany* 4: 127–136.
- Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetic systematic*. John Wiley and sons. New York. 439 pp.
- Wiley, E. O.** 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Systematic Biology* 37: 271–290.
- Wojcicki, M. y D. R. Brooks.** 2004. Escaping the matrix: a new algorithm for phylogenetic comparative studies of co-evolution. *Cladistics* 20: 341–361.
- Wojcicki, M. y D. R. Brooks.** 2005. PACT: an efficient and powerful algorithm for generating area cladograms. *Journal for Biogeography* 32: 755–774
- Zaldívar-Riverón, A., V. León-Règagnon, A. Nieto-Montes de Oca.** 2004. Phylogeny of the Mexican coastal leopard frogs of the *Rana berlandieri* group based on *mtDNA* sequences. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 30: 38–49.
- Zandee M. y M. C. Ross.** 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305–332.
- Zunino, M. y A. Zullini.** 2003. *Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. Sección de Ciencia y Tecnología. México D.F. 359 p.

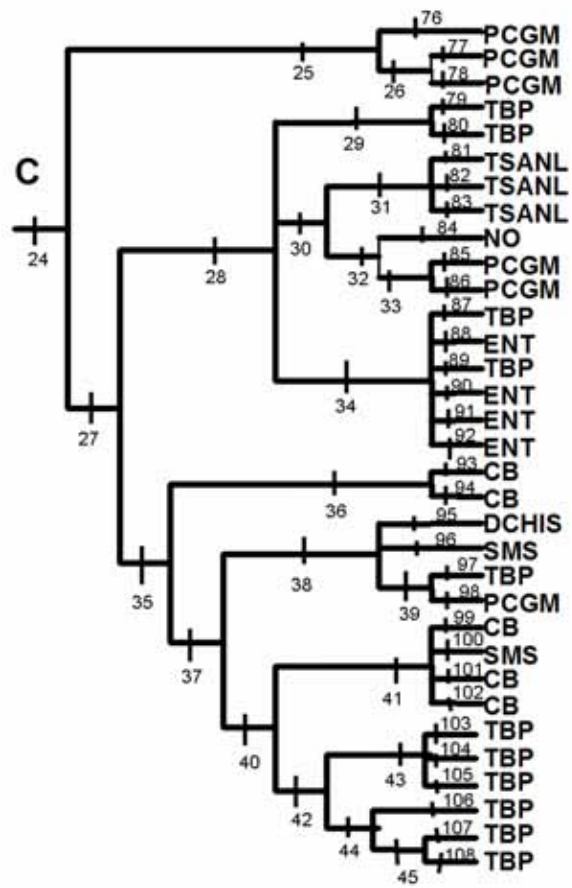


Apéndice V-I. Árbol de consenso estricto de 327 árboles igualmente parsimoniosos de varias poblaciones de *Rhabdias* spp. en México, basado en secuencias parciales de los genes mitocondriales CO1 y Cyt b (927 pasos, IC=0.448, IR=0.871, RC=0.390) (Martínez-Salazar y León-Règagnon, datos no publicados). Se muestran en negritas los 3 clados analizados en el análisis biogeográfico.

Apéndice V-II. Enumeración de los componentes (nodos) y ramas terminales, de acuerdo con el método propuesto por Brooks *et al.* (2001).



Apéndice II. Continuación...



Apéndice V-III. Matriz de datos BPA primario (ver apéndice II). Clado A = 1 al 28 y del 46 al 70; Clado B = 20 al 23 y del 71 al 75; Clado C = 24 al 45 y del 76 al 108.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP	1		1	1					1						1	1		1	1
PCGM	1		1	1	1	1	1	1											
CA	1		1	1	1														
NO	1		1	1	1	1	1												
CB	1		1	1					1	1		1	1						
SMS	1	1	1	1					1	1		1	1	1					
TSANL																			
DCHIS																			
ENT	1		1	1					1	1	1				1	1		1	
PBC																			

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP					1			1	1	1					1	1		1	1
PCGM	1		1		1	1	1	1	1		1		1	1		1		1	1
CA	1		1	1															
NO					1			1	1		1		1						
CB					1			1								1	1	1	
SMS					1			1								1		1	1
TSANL					1			1	1		1	1							
DCHIS					1			1								1		1	1
ENT					1			1	1						1				
PBC	1	1																	

Apéndice V-III. Continuación...

	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP	1	1		1	1	1	1			1									
PCGM	1											1	1		1	1	1		
CA											1								
NO														1					
CB		1	1																
SMS		1	1					1	1										
TSANL																			
DCHIS																			
ENT																		1	1
PBC																			

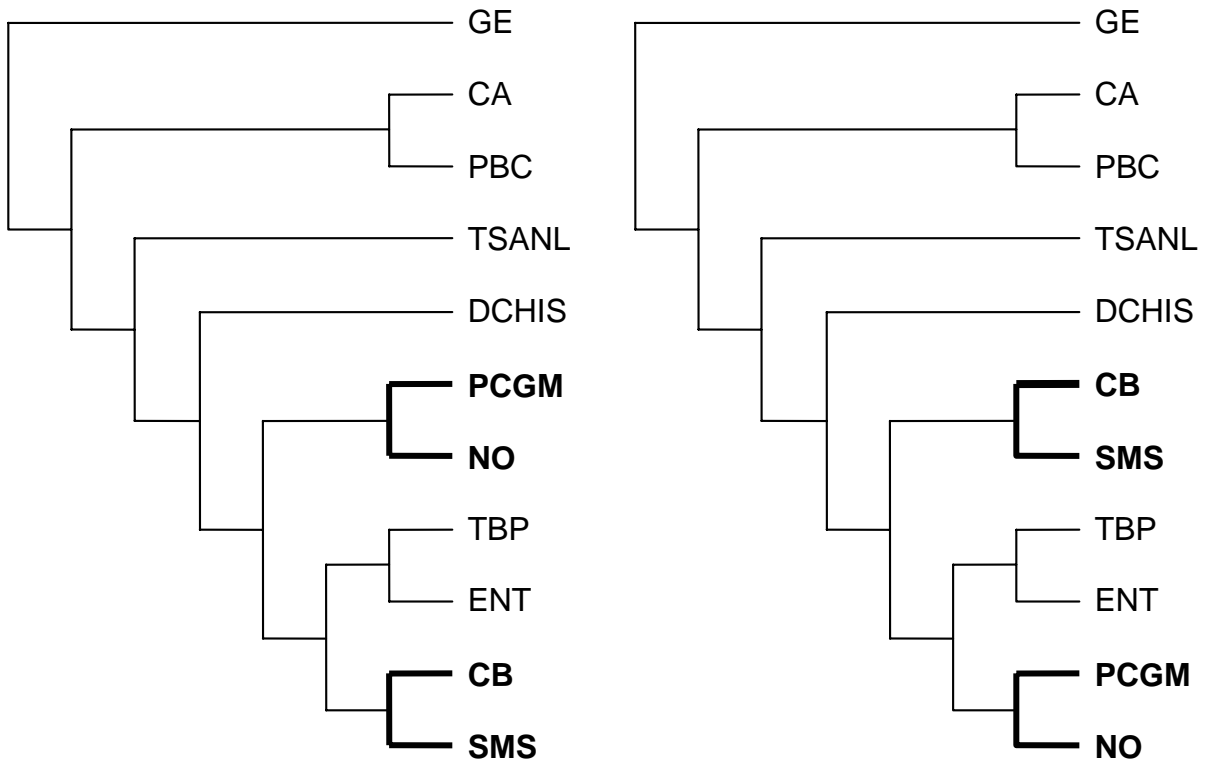
	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP						1			1	1	1	1	1						
PCGM																	1	1	1
CA																1			
NO																			
CB		1	1																
SMS				1	1														
TSANL																			
DCHIS																			
ENT	1						1	1											
PBC														1	1				

Apéndice V-III. Continuación...

	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP			1	1							1		1						
PCGM	1	1							1	1									
CA																			
NO								1											
CB																	1	1	
SMS																			
TSANL					1	1	1												
DCHIS																			
ENT												1		1	1	1			
PBC																			

	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP		1						1	1	1	1	1	1
PCGM			1										
CA													
NO													
CB				1		1	1						
SMS	1				1								
TSANL													
DCHIS													
ENT													
PBC													

Apéndice V-IV. Cladogramas generales de áreas obtenidos a partir del análisis de BPA primario, en negritas se muestran las diferencias entre ambos. Longitud = 127 pasos, IC = 0.85 y IR = 0.63.



Apéndice V-V. Archivo de datos para Component 2.0, se muestra el número consecutivo de muestras por cada especie, seguido del área de endemismo. Nombre de las especies en orden de aparición: *Rhabidas peninsularis* (Rpen), *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*) (Rspsmi), *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*) (Rsierr), *R. savagei* (Rsav), *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica) (RspGo), *R. ranae* (ranae), *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico) (RspPac), *R. füelleborni* (Rfue), *R. alabialis* (Ralab), *R. pseudosphaerocephala* (Rpseu). Acrónimos de las áreas se explican en el texto y en la figura 2.

#NEXUS

[GENERAL AREA CLADOGRAM FOR RHABDIAS]

BEGIN TAXA;

[10 AREAS OF ENDEMISM FOR MEXICO]

DIMENSIONS NTAX=10;

TAXLABELS

PBC TBP PCGM CA NO CB SMS TSANL DCHIS ENT;

ENDBLOCK;

BEGIN DISTRIBUTION;

TITLE= 'RANIDAE';

NTAX=24;

RANGE

[localidad] [area]

Rsierr1 :SMS,

Rsierr2 :SMS,

Rsav :TBP,

RspGo1 : CA,

RspGo2 : PCGM,

RspGo3 : PCGM,

RspGo4 : NO,

RspGo5 : PCGM,

RspGo6 : PCGM,

RspGo7 : PCGM,

ranae1 : ENT,

ranae2 : ENT,

ranae3 : ENT,

ranae4 : CB,

ranae5 : CB,

ranae6 : SMS,

ranae7 : SMS,

RspPac1 : TBP,

RspPac2 : ENT,

RspPac3 : ENT,

RspPac4 : TBP,

RspPac5 : TBP,

RspPac6 : TBP,

RspPac7 : TBP;

TREE Ranidae=

((Rsierr1,Rsierr2),(Rsav,((RspGo1,(RspGo2,RspGo3,(RspGo4,(RspGo5,RspGo6,RspGo7))))),(((ranae1, ranae2,ranae3),(ranae4,(ranae5,(ranae6,ranae7))))),(RspPac1,((RspPac2,RspPac3),(RspPac4,(RspPac5,R spPac6,RspPac7))))))));

ENDBLOCK;

Apéndice V-V. Continuación...

```
BEGIN DISTRIBUTION;  
TITLE= 'Hylidae';  
NTAX=5;  
RANGE  
[localidad] [area]  
Rpen1 :PBC,  
Rpen2 :PBC,  
Rspsmi1 : CA,  
Rspsmi2 : PCGM,  
Rspsmi3 : PCGM;
```

```
TREE Rspsmi= ((Rpen1,Rpen2),(Rspsmi1,(Rspsmi2,Rspsmi3)));  
ENDBLOCK;
```

```
BEGIN DISTRIBUTION;  
TITLE= 'bufonidos';  
NTAX=33;  
RANGE  
[localidad] [area]  
Rfue1 :PCGM,  
Rfue2 :PCGM,  
Rfue3 :PCGM,  
Ralab1 : TBP,  
Ralab2 : TBP,  
Ralab3 : TSANL,  
Ralab4 : TSANL,  
Ralab5 : TSANL,  
Ralab6 : NO,  
Ralab7 : PCGM,  
Ralab8 : PCGM,  
Ralab9 : TBP,  
Ralab10 : ENT,  
Ralab11 : TBP,  
Ralab12 : ENT,  
Ralab13 : ENT,  
Ralab14 : ENT,  
Rpseu1 : CB,  
Rpseu2 : CB,  
Rpseu3 : DCHIS,  
Rpseu4 : SMS,  
Rpseu5 : TBP,  
Rpseu6 : PCGM,  
Rpseu7 : CB,  
Rpseu8 : SMS,  
Rpseu9 : CB,  
Rpseu10 : CB,  
Rpseu11 : TBP,  
Rpseu12 : TBP,  
Rpseu13 : TBP,  
Rpseu14 : TBP,  
Rpseu15 : TBP,  
Rpseu16 : TBP;
```

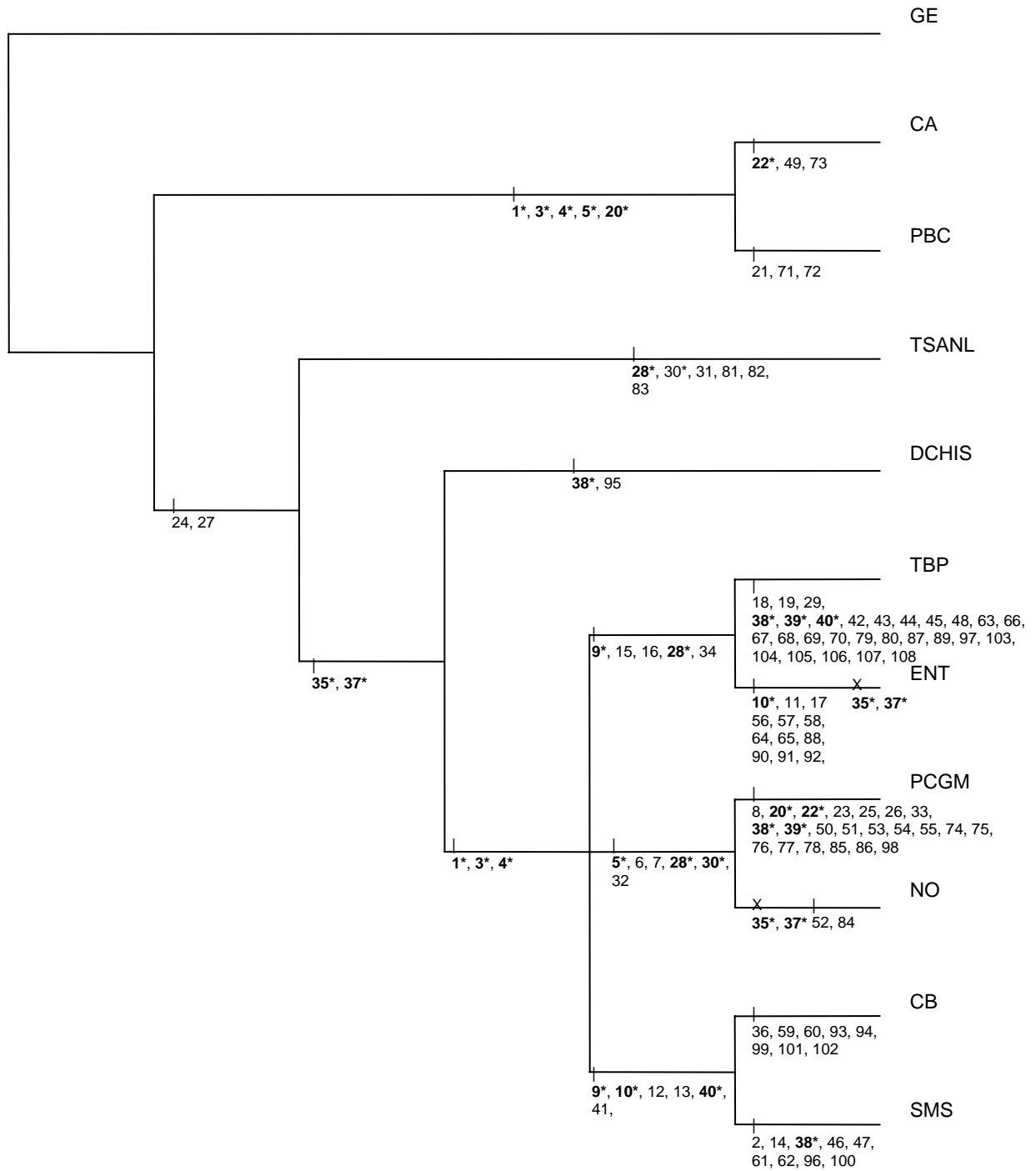
Apéndice V-V. Continuación...

TREE Bufomari=

```
((Rfue1,(Rfue2,Rfue3)),(((Ralab1,Ralab2),((Ralab3,Ralab4,Ralab5),(Ralab6,(Ralab7,Ralab8))),(Ralab9,Ralab10,Ralab11,Ralab12,Ralab13,Ralab14)),((Rpseu1,Rpseu2),((Rpseu3,Rpseu4,(Rpseu5,Rpseu6)),((Rpseu7,Rpseu8,Rpseu9,Rpseu10),((Rpseu11,Rpseu12,Rpseu13),(Rpseu14,(Rpseu15,Rpseu16))))))));
```

ENDBLOCK;

Apéndice V-VI. Optimización de los componentes y ramas terminales (muestras de las diferentes especies por cada área) en el CGA consenso resultante del análisis de BPA primario (criterio deltran). Las relaciones incongruentes están denotadas en negritas y con un asterisco.



Apéndice V-VII. Matriz de datos BPA secundario.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP1	1		1	1					1						1	1		1	1
TBP2																			
TBP3																			
TBP4																			
PCGM1	1		1	1	1	1	1	1											
PCGM2																			
PCGM3																			
PCGM4																			
PCGM5																			
CA1	1		1	1	1														
CA2																			
NO1	1		1	1	1	1	1												
NO2																			
CB1	1		1	1					1	1		1	1						
CB2																			
CB3																			
SMS1	1	1																	
SMS2	1		1	1					1	1		1	1	1					
SMS3																			
SMS4																			
TSANL																			
DCHIS																			
ENT1	1		1	1					1	1	1								
ENT2	1		1	1					1						1	1	1		
ENT3																			
PBC																			

Apéndice V-VII. Continuación...

	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP1																			
TBP2					1			1	1	1									
TBP3					1			1								1		1	1
TBP4					1			1								1			
PCGM1																			
PCGM2	1		1	1															
PCGM3					1	1	1												
PCGM4					1			1	1		1		1	1					
PCGM5					1			1								1		1	1
CA1																			
CA2	1		1																
NO1																			
NO2					1			1	1		1		1						
CB1																			
CB2					1			1								1	1		
CB3					1			1								1		1	
SMS1																			
SMS2																			
SMS3					1			1								1		1	1
SMS4					1			1								1		1	
TSANL					1			1	1		1	1							
DCHIS					1			1								1		1	1
ENT1																			
ENT2																			
ENT3					1			1	1						1				
PBC	1	1																	

Apéndice V-VII. Continuación...

	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP1										1									
TBP2																			
TBP3	1																		
TBP4		1		1	1	1	1												
PCGM1												1	1		1	1	1		
PCGM2																			
PCGM3																			
PCGM4																			
PCGM5	1																		
CA1											1								
CA2																			
NO1														1					
NO2																			
CB1																			
CB2																			
CB3		1	1																
SMS1								1	1										
SMS2																			
SMS3																			
SMS4		1	1																
TSANL																			
DCHIS																			
ENT1																		1	1
ENT2																			
ENT3																			
PBC																			

Apéndice V-VII. Continuación...

	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP1						1			1	1	1	1	1						
TBP2																			
TBP3																			
TBP4																			
PCGM1																			
PCGM2																	1	1	
PCGM3																			1
PCGM4																			
PCGM5																			
CA1																			
CA2																1			
NO1																			
NO2																			
CB1		1	1																
CB2																			
CB3																			
SMS1				1	1														
SMS2																			
SMS3																			
SMS4																			
TSANL																			
DCHIS																			
ENT1	1																		
ENT2							1	1											
ENT3																			
PBC														1	1				

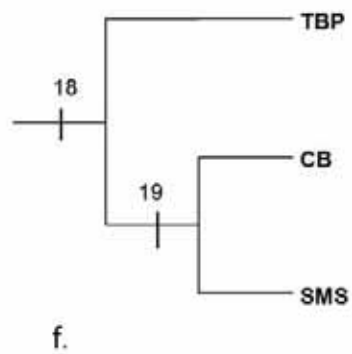
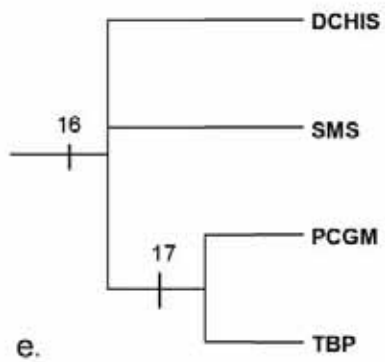
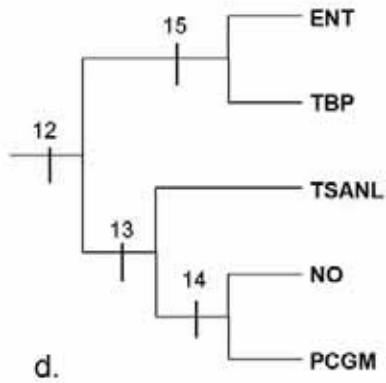
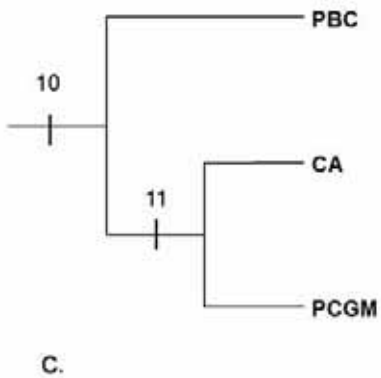
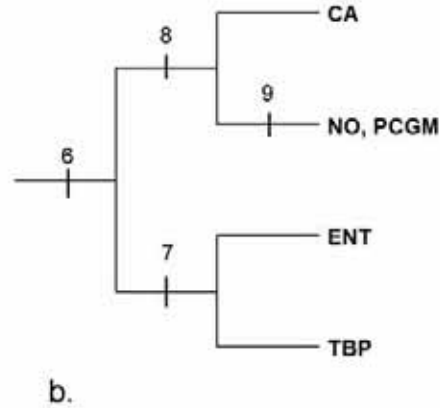
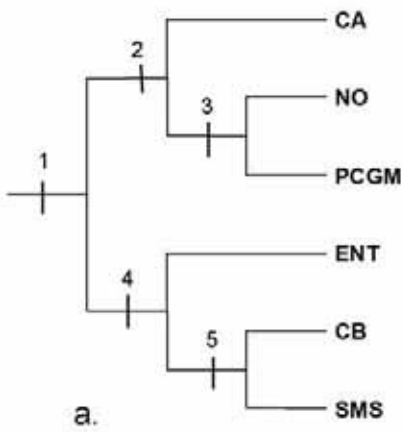
Apéndice V-VII. Continuación...

	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP1																			
TBP2			1	1							1		1						
TBP3																			
TBP4																			
PCGM1																			
PCGM2																			
PCGM3	1	1																	
PCGM4									1	1									
PCGM5																			
CA1																			
CA2																			
NO1																			
NO2																			
CB1																			
CB2								1									1	1	
CB3																			
SMS1																			
SMS2																			
SMS3																			
SMS4																			
TSANL					1	1	1												
DCHIS																			1
ENT1																			
ENT2																			
ENT3												1		1	1	1			
PBC																			

Apéndice V-VII. Continuación...

	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP1													
TBP2													
TBP3		1											
TBP4								1	1	1	1	1	1
PCGM1													
PCGM2													
PCGM3													
PCGM4			1										
PCGM5													
CA1													
CA2													
NO1													
NO2													
CB1													
CB2													
CB3				1		1	1						
SMS1													
SMS2													
SMS3	1												
SMS4					1								
TSANL													
DCHIS													
ENT1													
ENT2													
ENT3													
PBC													

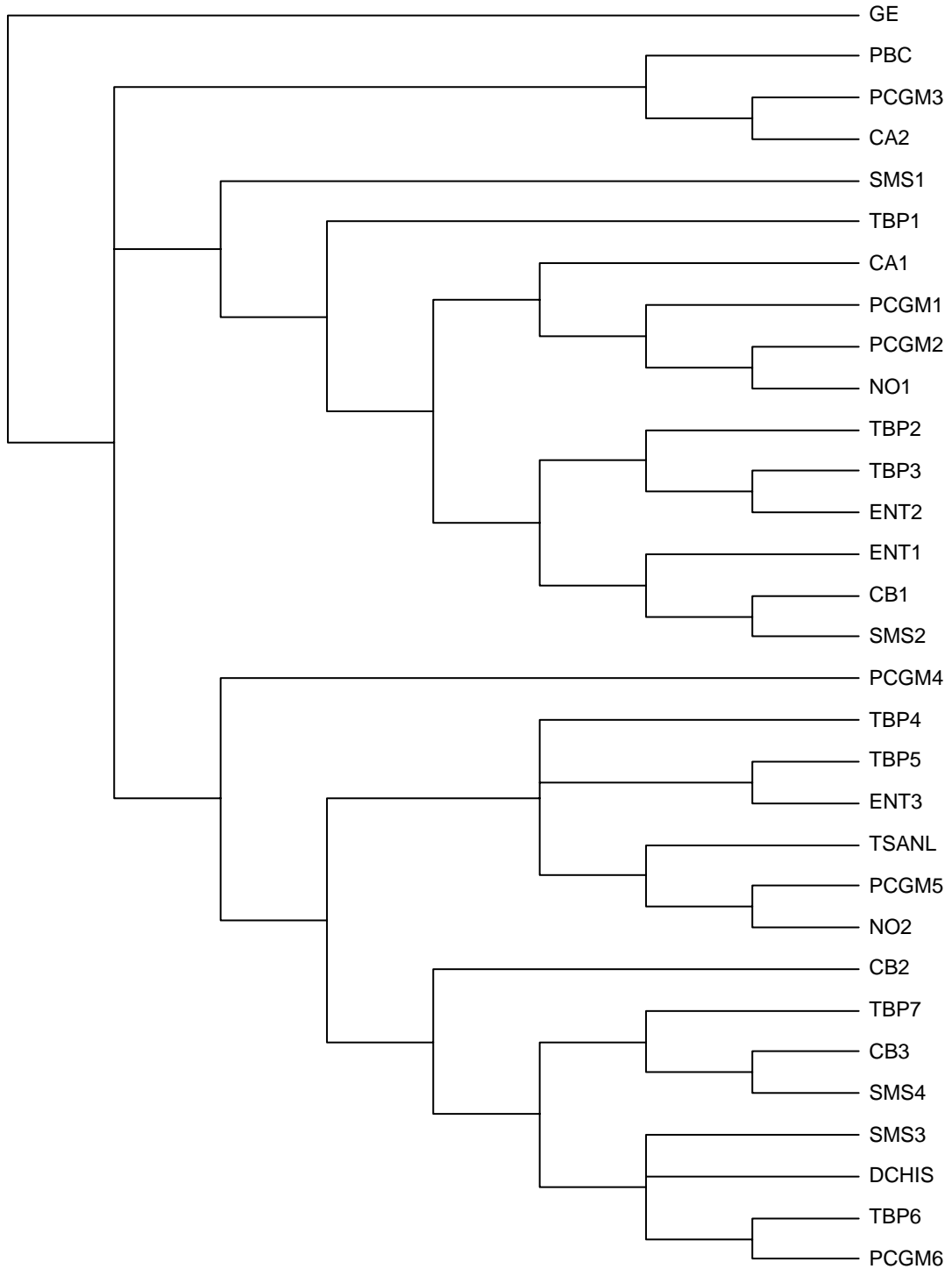
Apéndice V-VIII. Subárboles libres de paralogía obtenidos a partir del programa TASS. Acrónimos de las áreas se explican en el texto y en la figura 2. a y b = clado A; c = clado B; d, e y f =clado C.



Apéndice V-IX. Matriz de datos obtenida a partir de los subárboles libres de paralogía, componentes (nodos), para el análisis de parsimonia.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
GE	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
TBP	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0
PCGM	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0
CA	1	1	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
NO	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0
CB	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
SMS	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
TSANL	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
DCHIS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
ENT	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0
PBC	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Apéndice V-X. CGA del análisis de BPA secundario al examinar la homoplasia del BPA primario (figura 3a), un total de 31 áreas por 108 componentes/ramas terminales analizados (IC 100%): CA 2 veces, TBP 8 veces, PCGM 5 veces, NO 2 veces, CB 3 veces, SMS 4 veces y ENT 3 veces.



Apéndice V-XI. Escala de tiempo geológica y algunos eventos (Quiroz, 2003; López-Ramos, 2001; Ferrusquía, 1998; Pramuk et al., 2008; Zunino y Zullini, 2003).

La historia de la tierra está marcada por una serie de acontecimientos de tipo geográfico, geológico, climático, etc., los cuales se describen a continuación de manera general (ver cuadro I). Durante el neoproterozoico se reunía gran parte de la tierra emergida del planeta en el supercontinente Rodinia; hace 1.100 millones años se modificó la corteza terrestre durante el Proterozoico y a partir de este se derivaron todos los continentes subsecuentes (Zunino y Zullini, 2003).

Durante el Precámbrico (Cuadro I), existió un supercontinente formado por la unión de todos los continentes actuales, conocido como Pangea I, donde no existían formas de vida terrestre. Posteriormente, Pangea I sufrió un proceso de fragmentación que dio origen a las distintas placas continentales (Zunino y Zullini, 2003). Pangea I comenzó a fragmentarse, originando un conjunto de masas continentales que durante el Paleozoico superior y volvieron a unirse en un solo continente, denominado Pangea II (= Laurasia + Gondwana). Después del Triásico, casi al principio y mitad del Jurásico (180-150 Millones de años), Pangea II empezó a fragmentarse en distintos continentes y de esta manera se inicia la evolución de la corteza terrestre que permitió la actual configuración de los continentes.

En Pangea II se creó una grieta en el océano de Tethys al este y del Pacífico en el oeste, la falla ocurrió entre Norteamérica y África produciendo el Océano Atlántico. Laurasia comenzó a girar hacia la derecha y se desplazó hacia el norte con Norteamérica y Eurasia al sur. El movimiento de Laurasia produjo el cierre del mar de Tethys. Por otro lado, en África se formaron nuevas grietas a lo largo de los márgenes adyacentes de África, de Antártica, y al este de Madagascar, lo que formaría el Océano Índico el cual se abriría durante el cretácico (Brown y Lomolino, 1998; Zunino y Zullini, 2003).

Pangea comenzó a desintegrarse al inicio del cretácico (hace 150-140 millones de años), cuando el supercontinente menor de Gondwana se dividió en cuatro continentes más pequeños (África, Suramérica, la India y Antártica / Australia). Al inicio del cretácico, Atlántida, Sudamérica y África se separaron finalmente de Gondwana (de Antártida, la India, y Australia). En el cretácico medio, Gondwana se fragmentó para abrir el Océano Atlántico del sur mientras que Sudamérica comenzó a desplazarse hacia el oeste alejándose de África. Al mismo tiempo, Madagascar y la India comenzaron a separarse de la Antártida y se movieron hacia el norte. Madagascar y la India se separaron hace aproximadamente de 100 a 90 millones de años durante el cretácico tardío. La India continuó moviéndose hacia el norte con dirección a Eurasia,

mientras que Madagascar se detuvo con la placa Africana. Nueva Zelandia y Nueva Caledonia comenzaron a moverse desde Australia hacia el este en dirección del Pacífico.

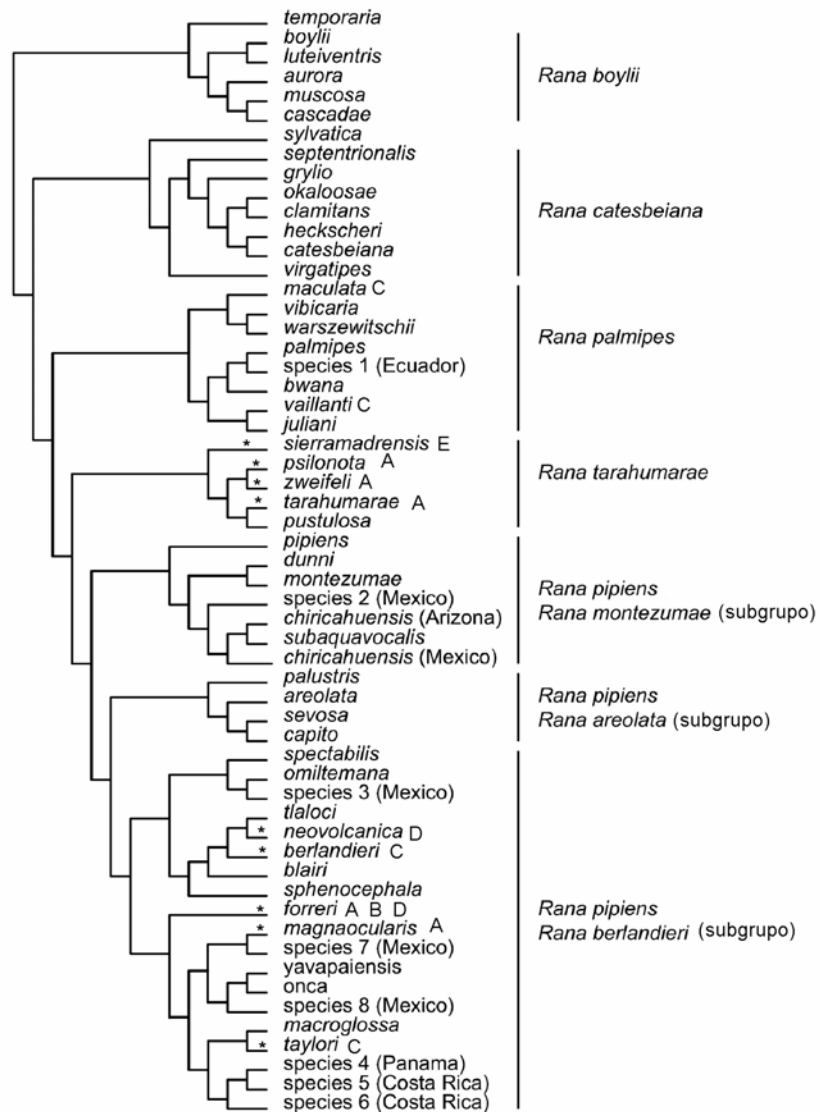
Al inicio del cenozoico (Paleoceno - Oligoceno), Norteamérica finalmente se separó de Eurasia, mientras que Australia se separó de la Antártida y se desplazó al norte. La placa africana comenzó a cambiar su dirección, del oeste al noroeste hacia Europa, mientras que Sudamérica comenzó a desplazarse en dirección al norte separándose de la Antártica.

Cuadro I. Escala de tiempo geológica y algunos eventos.

ERA	Periodo	Época	Ma*	Eventos
Cenozoico	Cuaternario	Holoceno	0,0011	Fin de la Glaciación. Elevación del Nivel del mar.
		Pleistoceno	1.0-2.0	Aparición del hombre. Glaciaciones
	Terciario	Plioceno	5-7	Aparición de los <i>Australopithecus</i> Restablecimiento del Istmo de Panamá
		Mioceno	11	<i>Bufo marinus</i> Surgen los Andes Surge el Eje Neovolcánico Transversal, Sierra Madre del Sur, Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre de Chiapas. División de la región norte y sur del la planicie Costera del Golfo de México (por el ENT). Separación de los bufos Centroamericanos de los Norteamericanos
			26	
		Oligoceno	37-38	Coalición entre África y Eurasia
		Eoceno	53-54	Coalición entre la India Eurasia
Paleoceno	65 57 86	Radiación de los mamíferos Leptodactylidos y bufonidos más antiguos		
Mesozoico	Cretácico		136-144	Extinción de los dinosaurios La placa Caribe delimita las placas del Norte y Sudamérica. Separación de Sudamérica y África
	Jurásico		190-213	Se empieza a fragmentar la Pangea, se inicia la apertura del Atlántico. Comienza la separación de Norteamérica, Sudamérica y África. Primeras aves.
	Triásico		225-248	Radiación de los reptiles, tortugas y dinosaurios
Paleozoico	Pérmico		280-225	Coalición entre Asia y Europa. Todos los continentes se unen en uno solo: Pangea Coalición entre África y Norteamérica
	Carbonífero		345-280	Grandes bosques Primeras coníferas Anfibios terrestres
	Devónico		395-345	Godwana, coalición entre Europa y Norteamérica Corales, primeros insectos
	Silúrico		440-395	Invasión al medio terrestre
	Ordovícico		500	Primeros vertebrados (peces) Trilobites
Precámbrico			570	Animales con concha y esqueleto
			650	Glaciación.
			3500 4600	Primeros organismos: algas unicelulares o bacterias Formación de la tierra.

*Millones de años.

Apéndice V-XII. Hipótesis filogenética de las ranas Holárticas (tomado y modificado de Hillis y Wilcox, 2005), mostrando la presencia de *Rhabdias* distribuidas en México y Costa Rica analizadas en el presente estudio en los diferentes grupos de ranas.



A= *Rhabdias ranae*; B= *R. savagei*; C= *Rhabdias* sp. (del Golfo de México y Costa Rica)
D= *Rhabdias* sp. (del Pacífico); E= *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*).
*con *Rhabdias*.

Conclusiones generales

A partir de estudio sobre la sistemática y biogeografía de *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) en México, se lograron obtener las siguientes conclusiones:

Estudio morfológico

A partir del estudio morfológico se describieron cinco especies nuevas de *Rhabdias*:

- *Rhabdias lamothei* n. sp., parásito de un colúbrido endémico, *Leptodeira maculata* (Colubridae) distribuido sobre la vertiente de Pacífico mexicano.
- *Rhabdias leonae* n. sp. parásito de una lagartija endémica de la Sierra Madre del Sur, en el Estado de Guerrero, *Norops megapholidotus* (Sauria), distribuido en tierras altas tropicales.
- *Rhabdias kuzmini* n. sp. parásito de un bufónido endémico de México, *Bufo occidentalis* Camerano, 1879 (Bufonidae) en la Sierra Madre del Sur, Guerrero.
- *Rhabdias manantlanensis* n. sp. parásito de un anuro endémico para México, *Craugastor occidentalis* localizado en la Sierra de Manantlán, Jalisco.
- *Rhabdias* parásito de *Pseudacris regilla* distribuida en tierras secas extratropicales, a lo largo de la Península de Baja California.
- *Rhabdias* parásita de *Leptodactylus melanonotus* empleando caracteres morfológicos y moleculares distribuida en las tierras bajas tropicales hacia el Golfo de México y del Pacífico.
- Adicionalmente, del material recolectado de los nemátodos pulmonares de reptiles (lagartijas), se logró identificar y describir dos especies nuevas de otros miembros de la familia Rhabdiasidae, del género *Entomelas*: *Entomelas campbelli* y *E. floresveillelai*.

Estudio molecular

Con base en el análisis de datos combinados de las secuencias parciales de los genes *COX1* y *cyt b*, se resolvieron algunos problemas taxonómicos y establecen los límites entre las especies del género *Rhabdias*.

-Con base en evidencia morfológica y el análisis molecular se logran describir cinco nuevos taxones, 1 de bufónidos [*Rhabdias* sp. parásito de *Bufo marmoratus*], 3 de ránidos [*Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. hacia el “Golfo de México”), *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* sp. hacia la “vertiente del Pacífico”) y *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), y 2 de hílidos (*Rhabdias* sp. (parásito de *Smilisca baudini*)).

-Se mapearon algunos caracteres de importancia taxonómica en el árbol de consenso estricto de datos combinados (ej. la posición de la vulva, tamaño corporal, la disposición y número de labios (o pseudolabios), y la preferencia hospedatoria), y se aprecia que no hay una

correlación entre estos caracteres y la hipótesis filogenética, excepto para la preferencia hospedatoria. Con base en esta evidencia podemos afirmar que la preferencia hospedatoria puede constituir un carácter adicional para diferenciar a las especies del género.

- Se requiere explorar la “ausencia de labios” como un carácter distintivo en *R. alabialis*, ya que presumiblemente no carecen de ellos, si no más bien no son completamente desarrollados y de ahí el problema taxonómico que impide delimitar con caracteres morfológicos la identidad del grupo formado que está respaldado tanto por el análisis del gen Cyt b como el de análisis de datos combinados.

-Se logró esclarecer la identidad específica de algunos de estos registros controversiales, que mostraban un amplio espectro hospedatorio (ej. *R. ranae*, *R. americanus*, *R. füelleborni* y lo que se consideraba como “*R. cf. sphaerocephala*”).

Distribución geográfica y riqueza específica

A partir de la información recabada y de la depuración taxonómica del material biológico proveniente de diversas recolectas, colecciones parasitológicas y de información bibliográfica, se obtuvo un total de 226 datos (registros únicos) de la distribución geográfica de *Rhabdias* sp. procedentes de 22 Estados de la República Mexicana, parasitando a 14 géneros, 9 de anfibios (con un total de 37 especies): *Bufo*, *Eleutherodactylus*, *Hyla*, *Leptodactylus*, *Pachymedusa*, *Rana*, *Pseudacris*, *Scinax* y *Smilisca*; y 5 de reptiles (con un total de 11 especies): *Leptodeira*, *Norops*, *Sibon*, *Storeira* y *Thamnophis*.

-Se amplía el espectro hospedatorio y distribución geográfica de las especies de *Rhabdias* en México.

- Las áreas de distribución geográfica del género *Rhabdias* comprende, incluye la Mesa del Norte, Desierto de Sonora, Península de Baja California, Eje Neovolcánico, Sierra Madre del Sur, Norte de Oaxaca, Tierras altas de Chiapas, Planicie Costera del Golfo de México, Península de Yucatán, Tierras bajas del Pacífico, Cuenca del Balsas, Depresión de Chiapas y Tierras semiáridas de Nuevo León.

-Se logró observar que la riqueza específica de *Rhabdias* se presenta asimétricamente distribuida en México, por un lado al escaso conocimiento el grupo en otras zonas inexploradas del país (e.g. Centro y Norte del País), así como por el esfuerzo de recolectas sobre algunas zonas a lo largo de la Planicie Costera del Golfo de México y sobre las Tierras Bajas del Pacífico, y por otro lado por la disponibilidad y abundancia de algunos huéspedes en los sitios de recolectas.

- En cuanto a las áreas de distribución, a pesar de que este método de delimitación de áreas es objetivo y relativamente sencillo, puede llegar a sobrestimar las áreas de distribución,

principalmente en los casos en donde un cuadro de 1° x 1°, localizamos un solo registro, por lo que toda el área de éste cuadro aparece ocupada, mientras que sí lo analizamos a 0.5° x 0.5°, el área ocupada tiende a restringirse y probablemente para el caso de los parásitos cuyos huéspedes son endémicos con distribución restringida pueda mostrar una aproximación más fina del área de distribución de la especie de parásito.

- Se sugiere que para este grupo de nemátodos pulmonares de anfibios y reptiles, los límites entre las Tierras Bajas del Pacífico y el Eje Neovolcánico Transversal, la Cuenca del Balsas y la Sierra Madre del Sur podrían constituir zonas de transición como lo han sugerido en otros grupos, basándose en el análisis de la áreas de distribución de estos nemátodos y sus afinidades (zona de transición con elementos predominantemente neotropicales).

-Será indispensable explorar con más detalle la taxonomía de un grupo de *Rhabdias* debido a que no se logró asignar a alguna de las especies hasta el momento descritas parásitas de *Hyla microcephala*, *Pachymedusa dacnicolor*, *Scinax staufferi*, del grupo de *Bufo valliceps*, *B. nebulifer* y *B. canalifer* y finalmente, del grupo de *Rana maculata*, *R. cf. forreri* y *R. vaillanti*

-Las especies de *Rhabdias* endémicas para México se localizan en la parte central de la costa del Océano Pacífico hacia la región montañosa del centro del país o en la Península de Baja California (e.g. *R. kuzmini*, *R. manantlanensis*, *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana sierramadrensis*), *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Pacífico”), *Rhabdias* sp. (parásito de *Bufo marmoreus*), *Rhabdias* sp. (de *Pachymedusa dacnicolor*), *R. lamothei*, *R. leonae* y *R. peninsularis*).

-La composición de las especies o grupos de *Rhabdias* asciende a un total de diecinueve especies: *R. americanus*, *R. alabialis sensu lato*, *R. füelleborni*, *R. kuzmini*, *R. pseudosphaerocephala*, *Rhabdias* sp. (de *Bufo marmoreus*), *R. Ranae*, *R. savagei*, *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia del Golfo de México y Costa Rica), *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. hacia la vertiente del Pacífico), *Rhabdias* sp. (de *Rana sierramadrensis*), *R. manantlanensis*, *R. peninsularis*, *Rhabdias* sp. (de *Smilisca baudinii*), *R. neotropicalensis*, *R. cf. fuscovenosa*, *R. lamothei*, *R. leonae* y *R. cf. nicaraguensis*.

-Para poder conocer establecer con claridad los patrones generales de distribución de *Rhabdias* en México, será indispensable un esfuerzo de recolecta intensiva en aquellas zonas donde no hay registros de *Rhabdias* (hacia el centro y norte del País)

-Se infiere que existen varias especies de la familia Rhabdiasidae que están aun por describirse.

-Así mismo, sugiere explorar diferentes métodos biogeográficos y el empleo de de las técnicas informáticas en la elaboración de atlas biogeográficos que nos permitan documentar

los patrones de distribución espacial de la diversidad biológica, con propósitos de conservación y uso sustentable para explorar en helmintos.

Análisis biogeográfico cladístico

Se realizó un análisis biogeográfico cladístico preliminar de *Rhabdias*, basado en el análisis filogenético intra e interespecífico de secuencias parciales del *COX1* y *cyt b* del *mtDNA* presentado en el capítulo III. Se eligieron tres grupos monofiléticos con una marcada preferencia hospedatoria (Ranidae, Hylidae y Bufonidae –*Bufo marinus*) y se analizaron solo las áreas de endemismo con base en la información contenida exclusivamente de los cladogramas seleccionados.

- A pesar de que no se obtuvo una hipótesis única empleando distintos métodos, se puede observar claramente algunos patrones comunes entre la relación entre las áreas a partir de los diferentes análisis biogeográficos efectuados por medio de BPA primario y secundario, árboles reconciliados y análisis de subárboles libres de paralogía: la Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO); Planicie Costera del Golfo de México (PCGM) + Norte de Oaxaca (NO), como grupo hermano de las áreas se presenta el área de Centroamérica (CA); la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS) y finalmente, el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) + Tierras bajas del Pacífico (TBP).

-Sugerimos que la relación entre las áreas de la Cuenca del Balsas (CB) + Sierra Madre del Sur (SMS), y el Eje Neovolcánico Transversal (ENT) + Tierras bajas del Pacífico (TBP), podrían constituir zonas de convergencia biótica, ya que ambas relaciones están soportadas por *Rhabdias* con distintas afinidades: neárticas (*R. ranae*) y neotropicales (*R. pseudospherocaphala* y *Rhabdias* sp. (de *Rana* sp. del Pacífico) (zona de convergencia con elementos predominantemente neotropicales).

- La complejidad de la historia biogeográfica del género *Rhabdias* se ve completamente reflejada en el resultado obtenido con el BPA secundario, ninguna de las áreas duplicadas formaron grupos monofiléticos para los diferentes grupos analizados.

- De todas las hipótesis de relaciones de áreas, se eligió el CGA por BPA secundario debido a que el método produce una representación de la relación reticulada de las áreas, más que eliminar información (ej. subárboles libres de paralogía) o modificar los datos en el cladograma de áreas por medio de los supuestos 1 o 2 al inicio del análisis (ej. árboles reconciliados). Sin embargo, los resultados deben ser corroborados al adicionar más localidades donde se distribuyen las especies analizadas a los análisis filogenéticos y biogeográficos.

-La posible historia biogeográfica del género es compleja debido a que éste grupo de nemátodos es parásito de diversas especies de anfibios y reptiles, cuyos huéspedes en su mayoría son grupos mesoamericanos tropicales, y no presentan una historia única. La dispersión es un evento constante dentro de las historias particulares de las especies de *Rhabdias*.

-Es difícil tratar de reconstruir una historia biogeográfica del grupo cuando hay varias causas interrelacionadas que pueden obscurecer los resultados, por un lado encontramos las causas debido a los tratamientos específicos a las áreas redundantes en los diferentes métodos biogeográficos cladísticos empleados, y por otro lado, la elección de *Rhabdias* que pesar de su notoria preferencia hospedatoria nuestros análisis contienen sesgo del muestreo.

- Se requiere hacer otro tipo de estudios biogeográficos que permitan aportar información acerca de la historia del grupo. Información adicional de la distribución geográfica del género *Rhabdias* del centro al Norte del país es requerida para poder dilucidar con claridad las relaciones entre las áreas y establecer con claridad los límites de convergencia biótica más precisos.

APENDICES GENERALES

Apéndice I-I. Caracteres morfológicos examinados en *Rhabdias* spp.

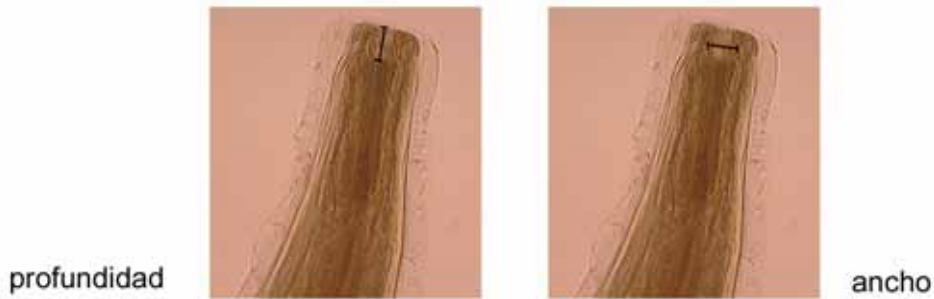
A. Principales caracteres cuantitativos

1) *Dimensiones corporales*: largo y ancho del cuerpo (en la parte más ancha, por lo general a la mitad del cuerpo).



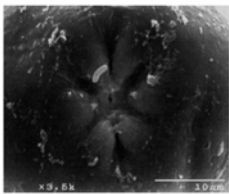
(Ejemplar: *Rhabdias americanus*, USNPC 081011.00)

2) *Cápsula bucal*: profundidad y ancho.

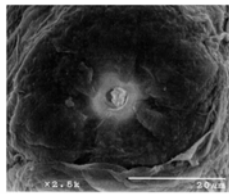


(Ejemplar: *Rhabdias kuzmini*, presente trabajo).

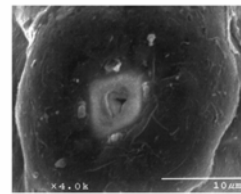
3) *Número y distribución de labios o pseudolabios*: 6 labios circumolares, 4 submediales y 2 laterales, 4 labios, etc.



6 labios circumolares



4 labios submediales + 2 laterales



4 labios

(Ejemplares: *Rhabdias* sp. (parásito de *Rana* spp. hacia la vertiente del Golfo de México, ver capítulo III: tabla II); *Rhabdias* sp.^v (parásito de *Bufo marinus*, ver capítulo III: tabla II) *R. savagei*, presente trabajo).

4) *Esófago*: Longitud y ancho (en la parte anterior, a la mitad de la parte muscular, y a la mitad de la parte glandular); así como ancho en el bulbo esofágico.



longitud



ancho en la región anterior



ancho en la región muscular



ancho en la región glandular



ancho del bulbo esofágico

(Ejemplar: *Rhabdias leonae*, presente trabajo).

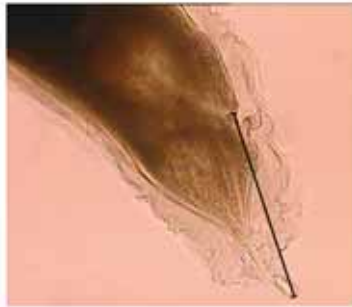
5) *Localización de la vulva* (distancia desde la parte anterior a la vulva).



localización de la vulva

(Ejemplar: *Rhabdias joaquinensis*, USNPC 088047.02)

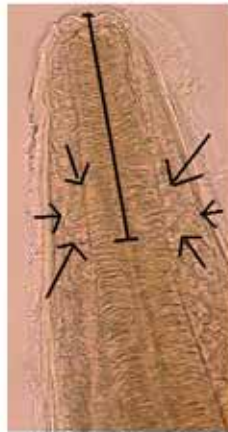
6) *Longitud de la cola* (distancia del ano a la punta de la cola).



tamaño de la cola

(Ejemplar: *Rhabdias leonae*, presente trabajo).

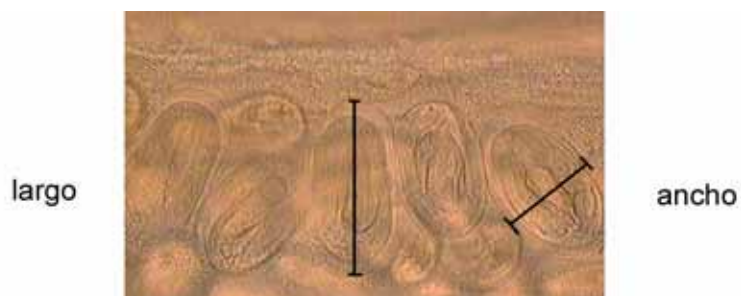
7) *Localización del anillo nervioso* (distancia de la región anterior anillo nervioso).



Localización del anillo nervioso

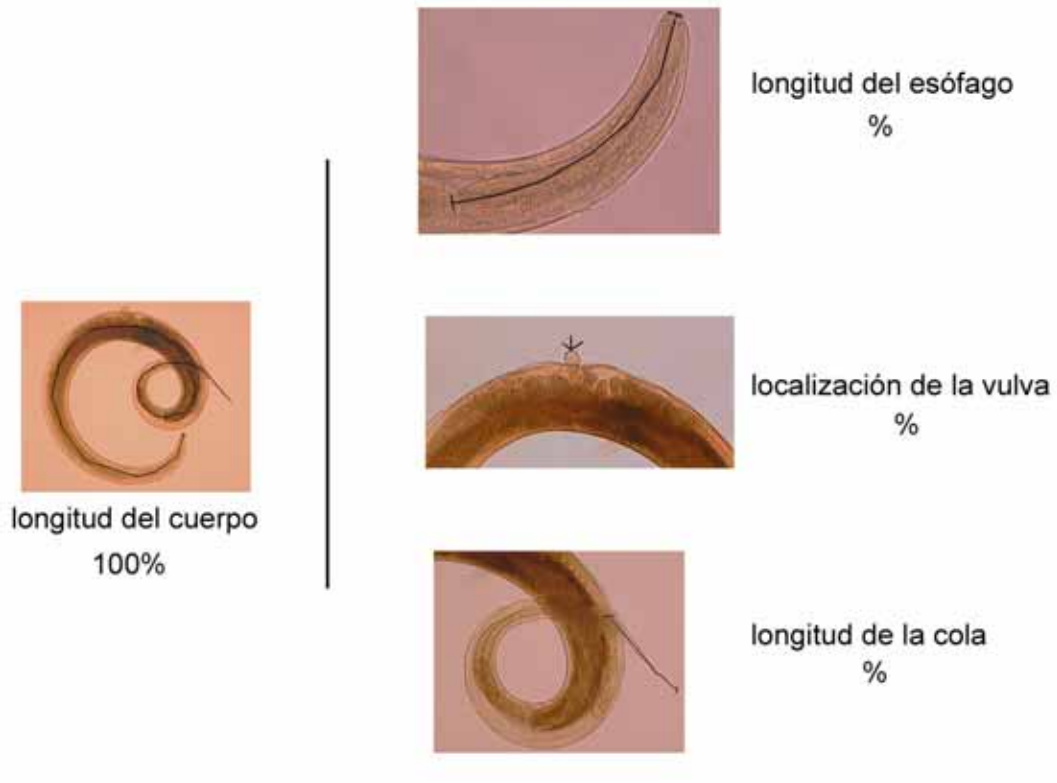
(Ejemplar: *Rhabdias* sp.^v (parásito de *Bufo marinus*, ver capítulo III: tabla II), presente trabajo).

8) *Dimensión de los huevos* (largo y ancho).



(Ejemplar: *Rhabdias manantlanensis*, presente trabajo).

9) Caracteres relativos (%), en relación con la longitud del cuerpo: longitud del esófago, localización de la vulva y longitud de la cola.



(Ejemplar: *Rhabdias lamothei*, presente trabajo).

B. Principales caracteres cualitativos

1) *Forma del cuerpo* (enrollada, alargada, región anterior redondeada o aplanada, región posterior muy filada o afilada (casi redondeada)).



(Ejemplares: *Rhabdias lamothei*, presente trabajo; *R. americanus*, USNPC 081011.00; *R. agkistrodontis* USNPC 092278.02; *R. kuzmini*, presente trabajo; *R. neotropicalensis*, presente trabajo; *R. cf. americanus*, presente trabajo).

2) *Corpus esofágico* (completamente ensanchado, ligeramente ensanchado o no).

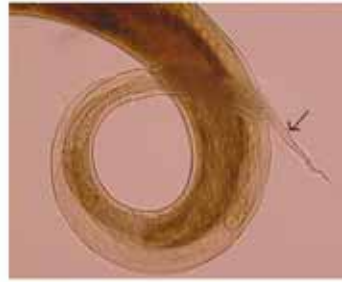
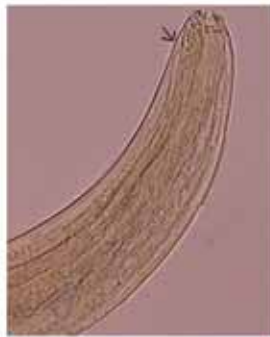


(Ejemplares: *R. cf. americanus*, presente trabajo; *R. manantlanensis*, presente trabajo; *R. cf. fuscovenosa* CNHE 3631).

3) *Cobertura cuticular* (inflada en la región anterior, a lo largo del cuerpo o en la región posterior).



ensanchada



no ensanchada

(Ejemplares: *Rhabdias leona*, presente trabajo; *R. lamothei*, presente trabajo).

4) *Forma de la cápsula bucal* (copa o redondeada, en forma de embudo, etc.).



redondeada o copa

embudo

(Ejemplares: *Rhabdias manantlanensis*, presente trabajo; *R. kuzmini*, presente trabajo; *R. cf. fuscovenosa*, presente trabajo).

Apéndice I-II. Huéspedes, autoridades, fechas y cambios taxonómicos †.

Se enlistan los huéspedes válidos y la sinonimia. En negritas y/o subrayado se muestra el nombre con el que originalmente el nombre que comúnmente se empleo a lo largo de la tesis. Posteriormente, se presentan sus autoridades y cambios taxonómicos.

Anfibios

Anaxyrus compactilis = **Bufo compactilis**
Anaxyrus kelloggi = **Bufo kelloggi**
Craugastor occidentalis =
Eleutherodactylus occidentalis
Leptodactylus melanonotus =
Leptodactylus occidentalis
Lithobates berlandieri = **Rana berlandieri**
Lithobates brownorum = **Rana brownorum**
Lithobates catesbeianus = **Rana**
catesbeiana
Lithobates forreri = **Rana forreri**
Lithobates maculatus = **Rana maculata**
Lithobates magnaocularis = **Rana**
magnaocularis
Lithobates neovolcanicus = **Rana**
neovolcanica
Lithobates psilonota = **Rana psilonota**
Lithobates sierramadrensis = **Rana**
sierramadrensis
Lithobates taylori = **Rana taylori**
Lithobates vaillanti = **Rana vaillanti**
Lithobates zweifeli = **Rana zweifeli**
Lithobates sp. (forma "Colima") = **Rana** sp.
(forma "Colima")
Ollotis canalifera = **Bufo canalifer**
Ollotis marmorea = **Bufo marmoreus**
Ollotis mazatlanensis = **Bufo**
mazatlanensis
Ollotis nebulifer = **Bufo nebulifer**
Ollotis occidentalis = **Bufo occidentalis**
Ollotis perplexa = **Bufo perplexus**

Ollotis tutelaria = **Bufo tutelarius**
Ollotis valliceps = **Bufo valliceps**
Pachymedusa dacnicolor = *Phyllomedusa*
dacnicolor
Pseudacris regilla = *Hyla regilla*
Rhinella marina = **Bufo marinus, Chaunus**
marinus
Scinax staufferi = *Hyla eximia staufferi*
Smilisca baudinii = *Hyla (Smilisca) baudini*

Reptiles

Barisia herrerae
Barisia imbricata = *Barisia imbricata*
imbricata
Leptodeira annulata = *Dipsas annulata*
Leptodeira maculata = *Megalops*
maculatus
Leptodeira septentrionalis = *Leptodeira*
polysticta
Mesaspis gadovii = *Gerrhonotus gadovii*
Mesaspis viridiflava = *Gerrhonotus*
viridiflavus
Norops megapholidotus = *Anolis*
megapholidotus
Thamnophis eques = *Coluber eques*
Thamnophis godmani = *Tropidonotus*
godmani
Thamnophis melanogaster = *Nerodia*
melanogaster
Thamnophis proximus = *Coluber proximus*
Tropidodipsas sartorii sartorii = **Sibon**
sartorii

ANFIBIOS

Anaxyrus compactilis Wiegmann, 1833 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Anaxyrus*

Sinonimias:

Bufo compactilis Wiegmann, 1833

Anaxyrus melancholicus Tschudi, 1845

Bufo speciosus Girard, 1854

Bufo anomalus Jan, 1857

Bufo anomalus Günther, 1858

Bufo levifrons Brocchi, 1877

Bufo mexicanus Brocchi, 1879

Dromoplectrus anomalus, Camerano, 1879

Bufo compactilis compactilis, Cope, 1889

Anaxyrus compactilis, Frost, Grant, Faivovich, Bain,

Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson,

Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler,

Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006



(Fuente: www.mexico-herps.com).

Anaxyrus kelloggi Taylor, 1938 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Anaxyrus*

Sinonimias:

Bufo kelloggi Taylor, 1938

Bufo debilis kelloggi Sanders y Smith, 1951

Bufo kelloggi Savage, 1954

Anaxyrus kelloggi Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas,

Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan,

Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes,

Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006



(Fuente: www.mexico-herps.com).

Craugastor occidentalis Taylor, 1941 (valido)

Familia: Brachycephalidae

Género: *Craugastor*

Sinonimias:

Borborocoetes mexicanus Boulenger, 1898

Eleutherodactylus mexicanus Kellogg, 1932

Eleutherodactylus occidentalis Taylor, 1941

Hylactophryne mexicanus Lynch, 1976

Hylactophryne occidentalis Lynch, 1976

Eleutherodactylus mexicanus Hedges, 1989

Eleutherodactylus (Craugastor) occidentalis Lynch, 1996

Craugastor occidentalis Crawford y Smith, 2005

Leptodactylus melanonotus Hallowell, 1861 (valido)

Familia: Leptodactylidae

Género: *Leptodactylus*

Sinonimias:

Cystignathus melanonotus Hallowell, 1861
Cystignathus echinatus Brocchi, 1877
Cystignathus microtis Cope, 1879
Cystignathus perlaevis Cope, 1879
Leptodactylus echinatus Brocchi, 1881
Leptodactylus melanonotus Brocchi, 1881
Leptodactylus microtis Boulenger, 1882
Leptodactylus perlaevis Boulenger, 1882
Leptodactylus occidentalis Taylor, 1937



(Fotografía tomada por Carl Franklin).



(Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)

Lithobates berlandieri Baird, 1859 (valido)

Familia: *Ranidae*

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana berlandieri Baird, 1859

Rana halecina berlandieri Cope, 1875

Rana virescens austriicola Cope, 1889

Rana virescens var. *austriicola* Ives, 1891

Rana austriicola Ruthven, 1912

Rana halecina var. *austriicola* Boulenger, 1919

Rana pipiens berlandieri Schmidt, 1941

Rana pipiens austriicola Smith, 1947

Rana berlandieri berlandieri Sanders, 1973

Rana (Rana) berlandieri Dubois, 1987

Rana (Pantherana) berlandieri Dubois, 1992

Lithobates berlandieri Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) berlandieri Dubois, 2006



(Fotografía tomada por Jeff W Streicher).



(Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)

Lithobates brownorum Sanders, 1973 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana brownorum Sanders, 1973

Rana berlandieri brownorum Sanders, 1973

Rana brownorum Hillis, 1981

Rana (Rana) brownorum Dubois, 1987

Rana (Pantherana) brownorum Dubois, 1992

Lithobates brownorum Frost, Grant, Faivovich, Bain,

Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson,

Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler,

Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) brownorum Dubois, 2006



(Fotografía tomada por Luis Canseco-Márquez).

Lithobates catesbeianus Shaw, 1802 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana catesbeiana Shaw, 1802

Rana pipiens Daudin, 1802

Rana taurina Cuvier, 1817

Rana mugiens Merrem, 1820

Rana scapularis Harlan, 1826

Rana conspersa LeConte, 1855

Rana (Rana) catesbeiana Boulenger, 1920

Rana nantaiwuensis Hsü, 1930

Rana mugicus Angel, 1947

Rana catesbyana Smith, 1978

Rana (Rana) catesbeiana Dubois, 1987

Rana (Aquarana) catesbeiana Dubois, 1992

Rana (Novirana, Aquarana) catesbeiana Hillis and Wilcox, 2005

Lithobates catesbeianus Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, and Wheeler, 2006,

Lithobates (Aquarana) catesbeianus Dubois, 2006



(Fotografía tomada por Carl Franklin).

Lithobates forreri Boulenger, 1883 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana forreri Boulenger, 1883

Rana halecina var. *forreri* Boulenger, 1919

Rana berlandieri forreri Sanders y Smith, 1971

Rana forreri Hillis, 1981

Rana (Rana) forreri Dubois, 1987

Rana (Pantherana) forreri Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Pantherana, Scurrilirana) forreri Hillis y Wilcox, 2005



(Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)

Lithobates forreri Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) forreri Dubois, 2006

Lithobates maculatus Brocchi, 1877 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana maculata Brocchi, 1877

Rana melanosoma Günther, 1900

Rana maculata maculata Smith, 1959

Rana maculata krukoffi Smith, 1959

Rana (Rana) maculata Dubois, 1987

Rana (Sierrana) maculata Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Ranula, Levirana) maculata

Hillis y Wilcox, 2005

Lithobates maculatus Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) melanosoma Dubois, 2006 (Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)



Lithobates magnaocularis Frost and Bagnara, 1974 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana magnaocularis Frost y Bagnara, 1974

Rana (Rana) magnaocularis Dubois, 1987 "1986"

Rana (Pantherana) magnaocularis Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Pantherana, Scurrilirana) magnaocularis Hillis y Wilcox, 2005

Lithobates magnaocularis Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) magnaocularis Dubois, 2006

Lithobates neovolcanicus Hillis and Frost, 1985 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana neovolcanica Hillis and Frost, 1985

Rana (Rana) neovolcanica Dubois, 1987

Rana (Pantherana) neovolcanica Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Pantherana, Scurrilirana) neovolcanica Hillis y Wilcox, 2005

Lithobates neovolcanicus Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) neovolcanicus Dubois, 2006

Lithobates psilonota Webb, 2001 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana psilonota Webb, 2001

Rana (Novirana, Sierrana, Torrentirana, Zweifelia) psilonota Hillis y Wilcox, 2005

Lithobates psilonota Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) psilonota Dubois, 2006

Lithobates sierramadrensis Taylor, 1939 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana sierramadrensis Taylor, 1939

Rana (Rana) sierramadrensis Dubois, 1987

Rana (Sierrana) sierramadrensis Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Torrentirana) sierramadrensis Hillis y Wilcox, 2005

Lithobates sierramadrensis Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) sierramadrensis Dubois, 2006



(Fotografía tomada por Luis Canseco-Márquez).

Lithobates taylori Smith, 1959 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana taylori Smith, 1959

Rana (Rana) taylori Dubois, 1987

Rana (Pantherana) taylori Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Pantherana, Scurrilirana) taylori Hillis and Wilcox, 2005

Lithobates taylori Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, and Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) taylori Dubois, 2006



(Fuente: <http://amphibiaweb.org>).

Lithobates vaillanti Brocchi, 1877 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana vaillanti Brocchi, 1877

Rana bonaccana Günther, 1900

Rana brevipalmata rhoadsi Fowler, 1913

Rana palmipes hoffmanni Müller, 1924

Rana (Rana) vaillanti Dubois, 1987

Rana (Lithobates) vaillanti Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Ranula, Lithobates) vaillanti Hillis y Wilcox, 2005

Lithobates vaillanti Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) vaillanti Dubois, 2006



(Fotografía tomada por Carl Franklin).



(Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)

Lithobates zweifeli Hillis, Frost, y Webb, 1984 (valido)

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:

Rana zweifeli Hillis, Frost, and Webb, 1984

Rana (Rana) zweifeli Dubois, 1987

Rana (Zweifelia) zweifeli Dubois, 1992

Rana (Novirana, Sierrana, Torrentirana, Zweifelia)

zweifeli Hillis y Wilcox, 2005

Lithobates zweifeli Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas,

Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan,

Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum,

Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Lithobates (Lithobates) zweifeli Dubois, 2006



(Fotografía tomada por Luis Canseco-Márquez).

Lithobates sp. (forma "Colima"). Reconocida por Hillis *et al.*, 1983; Zaldivar-Riverón *et al.*, 2006.

Familia: Ranidae

Género: *Lithobates*

Sinonimias:



Rana sp. (forma "Colima"). Reconocida por Hillis *et al.*, 1983; Zaldivar-Riverón *et al.*, 2006.

Ollotis canalifera Cope, 1877 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo canaliferus Cope, 1877

Cranopsis canalifera Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis canalifera Frost, Grant, y Mendelson, 2006



(Fuente: www.mexico-herps.com)

Ollotis marmorea Wiegmann, 1833 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo marmorea Wiegmann, 1833

Bufo argillaceus Cope, 1868

Bufo marmoratus Boulenger, 1882

Bufo lateralis Werner, 1894

Bufo eiteli Ahl, 1927

Cranopsis marmorea Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis marmorea Frost, Grant, y Mendelson, 2006 (Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)



Ollotis mazatlanensis Taylor, 1940 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo mazatlanensis Taylor, 1940

Bufo nayaritensis Taylor, 1943

Bufo mazatlanensis mazatlanensis Langebartel y Smith, 1954

Bufo mazatlanensis nayaritensis Langebartel y Smith, 1954

Cranopsis mazatlanensis Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis mazatlanensis Frost, Grant, y Mendelson, 2006



(Fuente: www.mexico-herps.com).

Ollotis nebulifer Girard, 1854 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo granulosus Baird y Girard, 1852

Bufo nebulifer Girard, 1854

Chilophryne nebulifera Cope, 1862

Incilius nebulifer Cope, 1863

Cranopsis nebulifer Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis nebulifer Frost, Grant, y Mendelson, 2006



(Fotografía tomada por Carl Franklin).

Ollotis occidentalis Camerano, 1879

Familia Bufonidae

Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo occidentalis Camerano, 1879

Bufo monksiae Cope, 1879

Cranopsis occidentalis Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis occidentalis Frost y Grant, 2006



(Fuente: www.mexico-herps.com).

Ollotis perplexa Taylor, 1943 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo perplexus Taylor, 1943

Cranopsis perplexa Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis perplexa Frost y Grant, 2006



(Fotografía tomada por Luis Canseco-Márquez).

Ollotis tutelaria Mendelson, 1997 (valido)

Familia Bufonidae

Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo tutelarius Mendelson, 1997

Cranopsis tutelaria Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis tutelaria Frost, Grant, y Mendelson, 2006



(Fotografía tomada por Luis Canseco-Márquez).

Ollotis vallicept Wiegmann, 1833 (valido)
Familia Bufonidae
Género: *Ollotis*

Sinonimias:

Bufo vallicept Wiegmann, 1833

Bufo vallicept Boulenger, 1882

Bufo vallicept vallicept Baylor y Stuart, 1961

Bufo vallicept wilsoni Baylor y Stuart, 1961

Cranopsis vallicept Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan,

Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Ollotis vallicept Frost y Grant, 2006



(Fotografía tomada por Carl Franklin)

Pachymedusa dacnicolor Cope, 1864 (valido)

Familia: Hylidae

Género: *Pachymedusa*

Sinonimias:

Pachymedusa dacnicolor Duellman, 1968

Phyllomedusa dacnicolor Cope, 1864

Agalychnis dacnicolor Cope, 1866

Phyllomedusa dacnicolor Boulenger, 1882

Phyllomedusa (Agalychnis) dacnicolor Lutz, 1950

Agalychnis alcorni Taylor, 1952

Phyllomedusa alcorni Funkhouser, 1957



(Fotografía tomada por Rogelio Rosas-Valdez)

Pseudacris regilla Baird y Girard, 1852 (valido)

Familia: Hylidae

Género: *Pseudacris*

Sinonimias:

Hyla regilla Baird y Girard, 1852

Hyla scapularis Hallowell, 1852

Hyla regilla Boulenger, 1882

Hyla regilla var. *scapularis* Cope, 1889

Hyla regilla var. *regilla* Cope, 1889

Hylola regilla Mocquard, 1899

Hyla regilla pacifica Jameson, Mackey, y Richmond, 1966

Hyla regilla cascadae Jameson, Mackey, y Richmond, 1966

Pseudacris regilla Hedges, 1986

Hyla regilla Cocroft, 1994

Pseudacris pacifica Recuero, Martínez-Solano, Parra-Olea, y García-París, 2006

Pseudacris regilla Recuero, Martínez-Solano, Parra-Olea, y García-París, 2006



(Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)

Rhinella marina Linnaeus, 1758 (valido)

Familia: Bufonidae

Género: *Rhinella*

Sinonimias:

Rana marina Linnaeus, 1758

Bufo brasiliensis Laurenti, 1768

Rana gigas Wallbaum, 1784

Rana humeris-armata Lacépède, 1788

Rana humeris-armata Bonnaterre, 1789

Bufo marinus Schneider, 1799

Bufo aqua Latreille In Sonnini de Manoncourt y Latreille, 1801

Rana brasiliana Shaw, 1802

Bufo horridus Daudin, 1802

Bufo humeralis Daudin, 1803

Bombinator maculatus Merrem, 1820

Rana maxima Merrem, 1820

Bombinator horridus Merrem, 1820

Bufo maculiventris Spix, 1824

Bufo lazarus Spix, 1824

Bufo albicans Spix, 1824

Bufo marinus Gravenhorst, 1829

Bufo horribilis Wiegmann, 1833

Docidophryne aqua Fitzinger, 1843

Docidophryne lazarus Fitzinger, 1861

Phrynoïdis aqua Cope, 1862

Bufo marinus var. *horribilis* Peters, 1873

Bufo marinus var. *fluminensis* Jiménez de la Espada, 1875

Bufo marinus var. *napensis* Jiménez de la Espada, 1875

Bufo pithecodactylus Werner, 1899

Bufo marinis Barbour y Noble, 1920

Bufo marinus marinus Schmidt, 1932

Bufo angustipes Taylor y Smith, 1945

Bufo pythecodactylus Rivero, 1961

Bufo marinus horribilis Lynch y Fugler, 1965

Chaunus marinus Frost, Grant, Faivovich, Bain, Haas, Haddad, de Sá, Channing, Wilkinson, Donnellan, Raxworthy, Campbell, Blotto, Moler, Drewes, Nussbaum, Lynch, Green, y Wheeler, 2006

Rhinella marina Chaparro, Pramuk, and Gluesenkamp, 2007



(Fotografía tomada por Carl Franklin).



(Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)

Scinax staufferi Cope, 1865 (valido)

Familia: Hylidae

Género: *Scinax*

Sinonimias:

Hyla eximia staufferi Cope, 1887

Hylola staufferi Mocquard, 1899

Hyla culex Dunn y Emlen, 1932

Hyla staufferi staufferi León, 1969

Ololygon staufferi Fouquette y Delahoussaye, 1977

Scinax staufferi Duellman y Wiens, 1992



(Fuente: www.mexico-herps.com).

Smilisca baudinii Duméril y Bibron, 1841 (valido)

Familia: Hylidae

Género: *Smilisca*

Sinonimias:

Hyla vanvlietii Baird, 1854

Hyla vociferans Baird, 1859

Hyla muricolor Cope, 1862

Smilisca daulinia Cope, 1865

Smilisca baudinii Cope, 1866

Smilisca daudinii Cope, 1871

Smilisca baudinii Cope, 1875

Hyla pansosana Brocchi, 1877

Hyla (Smilisca) baudini Sumichrast, 1880

Hyla beltrani Taylor, 1942

Hyla manisorum Taylor, 1954



(Fotografía tomada por Carl Franklin).



(Fotografía tomada por Jonathan A. Campbell)

REPTILES

Barisia herrerae Zaldívar-Riverón y Nieto-Montes de Oca, 2002 (valido)

Familia: Anguidae

Género: *Barisia*



(Fuente: Zaldívar-Riverón y Nieto-Montes de Oca, 2002)

Barisia imbricata Wiegmann 1828 (valido)

Familia Anguidae

Género: *Barisia*

Sinonimias:

Gerrhonotus adspersus Wiegmann, 1834

Gerrhonotus imbricatus Wiegmann, 1828

Gerrhonotus imbricatus Bocourt, 1878

Gerrhonotus lichenigerus Duméril y Bibron, 1839

Gerrhonotus olivaceus Baird, 1859



(Fotografía tomada por Luis Canseco-Márquez).

Barisia imbricata imbricata Tihen, 1949
Barissia imbricata Gray, 1845

Leptodeira annulata Linnaeus, 1758 (valido)

Familia: Colubridae

Género: *Leptodeira*

Sinonimias:

Dipsas annulata Duméril y Bibron, 1854
Leptodeira maculata Werler y Smith, 1952
Leptodeira rhombifera Günther, 1895
Leptodeira septentrionalis Ditmars, 1946
Coluber annulatus Linnaeus, 1758
Leptodeira ocellata Günther, 1895
Leptodeira personata Günther, 1895
Leptodeira polysticta Günther, 1895



(Fotografía tomada por Eric N Smith).



(Fotografía tomada por Carl Franklin).

Leptodeira maculata Hallowell, 1861 (valido)

Familia: Colubridae

Género: *Leptodeira*

Sinonimias:

Megalops maculatus Hallowell, 1861



(Fotografía tomada por Eric N Smith).

Leptodeira septentrionalis Kennicott, 1859 (valido)

Familia: Colubridae

Género: *Leptodeira*

Sinonimias:

Leptodeira polysticta Günther, 1895

Comastes ornatus Bocourt, 1884



(Fotografía tomada por Eric N Smith).

Mesaspis gadovii Boulenger, 1913 (valido)

Familia: Anguidae

Género: *Mesaspis*

Sinonimias:

Gerrhonotus gadovii Boulenger, 1913

Barisia gadovii gadovii Tihen, 1949



(Fotografía tomada por Eric N Smith)

Mesaspis viridiflava Bocourt, 1873 (valido)

Familia: Anguidae

Género: *Mesaspis*

Sinonimias:

Gerrhonotus antauges Boulenger, 1885

Gerrhonotus bocourti Peters, 1876

Gerrhonotus obscurus Günther, 1895

Gerrhonotus viridiflavus Bocourt, 1873

Gerrhonotus viridiflavus OShaughnessy, 1873

Barisia viridiflava Tihen, 1949



(Fotografía tomada por Eric N Smith)

Norops megapholidotus Smith, 1933 (valido)

Familia: Polychrotidae

Género: *Norops*

Sinonimias:

Anolis megapholidotus Smith, 1933

Thamnophis eques Reuss, 1834 (valido)

Familia: Colubridae

Género: *Thamnophis*

Sinonimias:

Coluber eques Reuss, 1834



(Fuente: www.mexico-herps.com).

Thamnophis godmani Günther, 1894 (valido)

Familia: Colubridae

Género: *Thamnophis*

Sinonimias:

Tropidodipsas godani Günther, 1894

Eutaenia godmani Cope 1900

Thamnophis scalaris godmani Smith, 1972

Thamnophis scalaris godmani Smith y Smith, 1976

Thamnophis godmani Rossman in Varkey, 1979

Thamnophis godmani Liner, 1944

Thamnophis godmani Rossma y Bubink, 2005



(Fotografía tomada por Luis Canseco-Márquez).

Thamnophis melanogaster Wiegmann, 1830 (valido)

Familia: Colubridae

Género: *Thamnophis*

Sinonimias:

Tropidonotus melanogaster Wiegmann, 1830

Tropidonotus melanogaster Peters, 1864

Tropidonotus (Regina) mesomelanus Jan, 1863 (*nomen oblitum*)

Eutaenia melanogaster, Cope 1885

Tropidonotus melanogaster Boulenger, 1893

Thamnophis melanogaster McLain, 1899

Nerodia melanogaster Chiasson y Lowe, 1989

Nerodia melanogaster Liner, 1994

Thamnophis (Nerodia) melanogaster Mutschmann, 1995



Thamnophis melanogaster Rossman *et al.*, 1996

Thamnophis proximus Say, 1823

Familia: Colubridae

Género: *Thamnophis*

Sinonimias:

Coluber proximus Say, 1823

Thamnophis proximus Say, 1823

Eutaenia proxima Baird y Girard, 1853

Thamnophis proximus alpinus Rossman, 1963

Thamnophis proximus diabolicus Rossman, 1983

Thamnophis proximus rutoris Cope, 1885

Thamnophis proxima Garman, 1892

Thamnophis sauritus proximus Ruthven, 1908

Thamnophis proximus proximus Conant y Collins, 1991

Thamnophis proximus rubrilineatus Conant y Collins, 1991

Thamnophis sauritus Schmidt, 1941

Tropidodipsas sartorii sartorii Cope, 1863 (valido)

Familia: Colubridae

Género: *Sibon*

Sinonimias:

Sibon sartorii *sartorii* Cope, 1863

Tropidodipsas sartorii Cope, 1863

Galedon annularis Jan, 1863

Leptognathus dumerilii Jan, 1863

Geophis annulatus Peters, 1870

Leptognathus leucostomus Bocourt, 1884

Leptognathus semicinctus Bocourt, 1884

Leptognathus sexcutatus Bocourt, 1884

Tropidodipsas semicincta Bocourt, 1884

Leptognathus bernoullii Müller, 1887

Leptognathus cuculiceps Müller, 1887

Sibon sartorii Kofron, 1985

Sibon sartori sartori Bryson y Lazcano, 2005



(Fotografía tomada por Rogelio Rosas-Valdez).

† Los cambios taxonómicos en el apéndice I-II, se presentan acorde con las siguientes bases de datos y literatura:

-Bisby, F. A., M. A. Ruggiero, Y. R. Roskov, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, P. M. Kirk, A. Soulier-Perkins, y J. van Hertum (eds) 2006. Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist. CD-ROM; Species 2000: Reading, U.K.

- Brands, S.J. (comp.) 1989-2005. Systema Naturae 2000. The Taxonomicon. Universal Taxonomic Services, Amsterdam, The Netherlands. [<http://sn2000.taxonomy.nl/Taxonomicon/>]. Access date: 27/02/07

-Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna Mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. Carnegie Museum Natural History. Special Publications 17: 1-73.

- Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. *Acta Zoológica Mexicana* 20: 115–144.
- Frost, D. R. 2007. Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 5.0 (1 February, 2007). Electronic Database accessible at <http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.php>. American Museum of Natural History, New York, USA.
- Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. De Sa´ , S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, M. Wilkinson et al. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297: 1–370.
- Hillis, D.M., J. Frost, and D. A. Wright. 1983. Phylogeny and biogeography of the *Rana pipiens* complex: a biochemical evaluation. *Systematic Zoology* 32: 132–143.
- Myers, P., R. Espinosa, C. S. Parr, T. Jones, G. S. Hammond, and T. A. Dewey. 2006. The Animal Diversity Web (online). Accessed February 27, 2007 at <http://animaldiversity.org>.

Apéndice I-III. Técnicas empleadas en el estudio molecular.

1. Técnicas de digestión y extracción de DNA genómico.

A) Digestión y extracción fenol/cloroformo (Hillis et al., 1996).

Digestión del material biológico:

- a) Fragmentar el tejido de los nemátodos pulmonares y colocarse en un tubo eppendorf de 1.5 ml
- b) Adicionar al tubo: 500 µl STE, 25 µl de Proteinasa K (25 mg/ml) y 75 µl de SDS al 10%.
- c) Agitar e incubar la muestra por 24 horas a ~50-55 °C.

Extracción:

- 1.- Agregar 600 µl de fenol al tubo eppendorf que contiene el material digerido.
- 2.- Mezclar suavemente e incubar a temperatura ambiente por 5 minutos (mezclar cada vez que las fases se separan).
- 3.- Centrifugar la mezcla a 13,000 revoluciones por minuto (rpm) por 5 minutos.
- 4.- Remover cuidadosamente la fase acuosa a un tubo eppendorf limpio, teniendo el cuidado de no alterar la interfase.
- 5.- Repetir el procedimiento desde el paso 1.
- 6.- Agregar 600 µl de Cl, se mezcló suavemente e incubar a temperatura ambiente por 2 minutos (mezclar cada vez que las fases se separaron).
- 7.- Centrifugar la mezcla a 13,000 rpm por 3 minutos.
- 8.- Remover la fase acuosa y transferir a un tubo eppendorf limpio (sin alterar la interfase).
- 9.- Agregar 1/10 del volumen de la muestra de 2 M NaCl (~45 µl) y 2.5 volúmenes de la muestra de OH 96% frío (-20° C).
- 10.- Precipitar el DNA a -20° C durante casi 24 hrs.
- 11.- Centrifugar el precipitado a 13,00 rpm durante 10 minutos.
- 12.- Desechar el sobrenadante y el botón de DNA se lavo una vez con OH 70% (desechar el OH 70% con mucho cuidado).
- 13.- Secar en la centrífuga con vacío.
- 14.- Agregar a la muestra ~50 µl de ddH₂O.
- 15.- Mantener el ADN genómico a -20° C.

B) Kit de extracción de ADN QIAquick (Quiagen).

Digestión del material biológico:

- a) Fragmentar el tejido de los nemátodos pulmonares y colocarse en un tubo eppendorf de 1.5 ml.
- b) Adicionar al tubo: 180 µl de buffer ATL y de mezclo vigorosamente (con ayuda de un vortex).
- c) Al tubo con la mezcla se adicionó 20 µl de Proteinasa K.
- d) Agitar e incubar la muestra con un mínimo de 2-3 horas a ~55 °C.

Extracción:

- 1.- Agitar el tubo eppendorf que contiene el material digerido por 15 segundos.
- 2.- Agregar 200 µl de buffer AL al tubo y mezclar vigorosamente.
- 3.- Incubar la mezcla a 70 °C por 10 minutos (durante ese tiempo se puede mezclar de nuevo).
- 4.- Agregar 200 µl de etanol 96 – 100% al tubo de la mezcla y mezclar vigorosamente.
- 5.- Se adiciona todo el contenido del tubo eppendorff a una columna colectora y éste colocarlo en un tubo colector nuevo.
- 6.- Centrifugar la muestra a 8,000 rpm por 1 minuto.
- 7.- Adicionar a la columna 500 µl de buffer AW1 y colocarla en un tubo colector nuevo.
- 8.- Centrifugar a 8,000 rpm por 1 minuto.

- 9.- Adicionar a la columna 500 µl de buffer AW2 y colocarla en un tubo colector nuevo.
- 10.- Centrifugar a 14,000 rpm por 3 minutos.
- 11.- Coloca la columna a un tubo limpio eppendorf de 1.5 ml (rotulado).
- 12.- Agregar a la columna ~50 µl de ddH₂O.
- 13.- Centrifugar a 8,000 rpm por 1 minuto.
- 14.- Mantener el ADN genómico a –20° C.

C) Extracción de DNA empleando DNAzol (modificado, Com. pers. Nadler).

Digestión del material biológico:

- a) Fragmentar el tejido de los nemátodos pulmonares y colocarlo en un tubo eppendorf de 500 µl.
- b) Adicionar al tubo 100 µl de MRC (mezcla maestra de digestión). La mezcla maestra contiene (para preparar 2 ml): 200 µl de 100 mM Tris HCL (pH 7.6), 200 µl 200 mM NaCL, 400 µl de 0.5M EDTA (pH 8.0), 200 µl de Sarkosyl al 10%, 20 µl de Proteinasa K (10mg /ml) y 980 ml de ddH₂O).
- c) Agitar la mezcla (durante la incubación cuando sea posible) e incubar la muestra por una noche a ~56 °C, (en un baño con movimiento).
- d) Revisar si el tejido de ha digerido. Si no se puede adicionar Proteinasa K e incubar por más tiempo (los huevos de los nemátodos generalmente no se digieren).

Extracción:

- 1.- Centrifugar la mezcla de incubación a 10,000 rpm por 5 minutos.
- 2.- Transferir ~90 µl del sobrenadante y colocarlo en un tubo limpio de 500 µl.
- 3.- Incubar la mezcla a 95 °C por 15 minutos.
- 4.- Agregar 1 ml de DNAzol en un tubo eppendorf nuevo de 1.5 ml
- 5.- Agregar 4 µl de Polyacryl (frío).
- 6.- Mezclar el contenido del tubo eppendorf en 5 veces.
- 7.- Adicionar 500 µl de etanol al 100%, y mezclarlo 10 veces.
- 8.- Precipitar el DNA a temperatura ambiente por 5 minutos.
- 9.- Centrifugar la muestra a 7,000 rpm por 5 minutos a temperatura ambiente (con la tapa del tubo abierta).
- 10.- Lavar dos veces el botón de DNA con 800 µl con OH 75% (invertir el contenido del tubo con etanol 6 veces (centrifugar brevemente el tubo si se ha despegado el botón del fondo del tubo).
- 11.- Decantar el contenido del tubo (remover con ayuda de una micropipeta el contenido del tubo, sin llevarse el botón). No dejar completamente seco el botón de ADN.
12. - Agregar al tubo ~18-50 µl de ddH₂O (se recomienda resuspender entre 6-10 µl de ddH₂O, cuando se trata de nematodos microscópicos).
- 13.- Mantener el ADN genómico a –20° C.

2. Técnicas de purificación de fragmentos amplificados.

A) Kit Quiagen QIAquick Spin purification (Qiagen Inc.), directo de PCR

- 1.- Adicionar 5 volúmenes de buffer PB por cada volumen del producto de PCR (~125 µl de buffer PB a la muestra de PCR).
- 2.- Mezclar el buffer PB y la muestra de PCR.
- 3.- Colocar una columna QIAquick dentro de un tubo colector de 2 ml.
- 4.- Colocar la mezcla de buffer y la muestra de PCR en el centro de la columna.
- 5.- Centrifugar a 13,000 rpm por 1 minuto.
- 6.- Desechar el líquido del tubo colector.
- 7.- Colocar de nuevo la columna sobre el tubo colector.
- 8.- Adicionar 750 µl de buffer PE en el centro de la columna.
- 9.- Centrifugar a 13,000 rpm por 1 minuto.
- 10.- Desechar el líquido del tubo colector.
- 11.- Colocar de nuevo la columna sobre el tubo colector
- 12.- Centrifugar 1 minuto a 13,000 rpm.
- 13.- Colocar la columna sobre un tubo eppendorf limpio de 2.0 ml
- 14.- Adicionar 50 µl de buffer ddH₂O.
- 15.- Centrifugar a 13,000 rpm durante 1 minuto.
- 16.- Guardar el producto de PCR purificados a -20° C.

B) Acetato de sodio

- 1.- Se agrega a cada producto de PCR 290 µl de la solución maestra (la solución maestra contiene para 1 muestra: ddH₂O, 80 µl, acetato de sodio 3M (Ph 6.8) 10 µl, alcohol etílico absoluto 200 µl).
- 2.- Centrifugar 25 minutos a 13, 2000 rpm.
- 3.- Decantar el sobrenadante con mucho cuidado.
- 4.- Agregar 200 µl de OH 70% frío y después centrifugar 20 minutos a 13,200 rpm.
- 5.- Decantar el contenido del tubo.
- 6.- Secar la muestra en la centrifuga de vacío por 10 minutos.
- 7.- Adicionar 20 µl de ddH₂O.
- 8.- Guardar el producto de PCR purificado a 4°C

C) Columnas de purificación de Millipore [Montage™ PCR centrifugal filter devices (Millipore Inc.)]

- 1.- Colocar una columna de Millipore dentro de un tubo colector.
- 2.- Colocar la 375 µl de ddH₂O y la muestra de PCR en el centro de la columna (~25µl del volumen) (no adicionar más de 400 µl por columna).
- 3.- Centrifugar a ~4,000 rpm por 15 minutos.
- 4.- Desechar el líquido del tubo colector.
- 5.- Colocar la columna sobre un nuevo tubo colector.
- 6.- Adicionar 20 µl de ddH₂O en el centro de la columna.
- 7.- Invertir la columna (la cual contiene el ddH₂O) y colocarla en el tubo colector
- 8.- Centrifugar a ~4,000 rpm por 2 minutos.
- 9.- Guardar el producto de PCR purificado a -20°C

3. Purificación de reacciones de secuencia por medio de columnas CentriSep.

- 1.- Se agrega 800 µl de Sephadex en suspensión (-20 °C) en cada columna estéril, dejándose hidratar por 2 horas (pasado este tiempo, si no se emplean, pueden almacenarse a 4 °C).
- 2.- Después, las columnas se destapan y se coloca en un tubo colector (se quita la base y la tapa de la columna, se tapa la boca de la columna con el dedo, se oprime para que el agua de la columna comience a fluir).

- 3.- Una vez drenado totalmente el agua de la columna, se desecha el líquido del tubo colector.
- 4.- Centrifugar las columnas 2 minutos a 2,800 rpm.
- 5.- Se desecha el líquido del tubo colector.
- 6.- Colocar de nuevo la columna sobre el tubo colector.
- 6.- Se adiciona el producto de la secuenciación (~10 µl) en el centro de la comuna sin tocar las paredes de la misma ni el sephadex.
- 7.- Coloca la columna a un tubo limpio eppendorf de 1.5ml (rotulado).
- 8.- Centrifugar 2 minutos a 2, 800 rpm.
- 9.- Secar en la centrífuga con vacío la muestra del DNA purificado recobrado.
- 10.- Las muestras secas y envueltas en papel aluminio se guardan a -20°C .

Apéndice I-IV. Two new species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae), parasites of *Barisia* spp. and *Mesaspis* spp. (Reptilia: Sauria) in Mexico.

Two new species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae), parasites of *Barisia* spp. and *Mesaspis* spp. (Reptilia: Sauria) in Mexico

ELIZABETH A. MARTÍNEZ-SALAZAR & VIRGINIA LEÓN-RÈGAGNON

Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-153, Coyoacán, México, D. F., 04510.
vleon@ibiologia.unam.mx

Abstract

Entomelas campbelli n. sp. (Rhabdiasidae) from the lungs of *Barisia imbricata* and *Mesaspis gadovii* (Sauria) and *Entomelas floresvillelai* n. sp. from *B. imbricata*, *B. herrerae* and *M. viridiflava* (Sauria) are described and illustrated. Both species are similar to *E. duellmani* in the equatorial location of vulva; *E. campbelli* resembles *E. duellmani* in measurements of the buccal capsule, but differs in the shape of the tail, body length, egg size, esophagus length and tail length/body length ratio; *E. floresvillelai* resembles *E. duellmani* by possessing a blunt tail, but differs in the body length, egg size, depth of the buccal capsule, length of the esophagus and tail length/body length ratio. *Entomelas campbelli* differs from *E. floresvillelai* in the shape of the anterior end and the tail, width of the body and buccal capsule, width of the esophageal bulb, egg size and esophagus length/body length ratio. These are the second and third species assigned to New World *Entomelas* and the second record of the genus from Mexico.

Key words: *Entomelas campbelli* n. sp., *Entomelas floresvillelai* n. sp., Rhabdiasidae, morphology, Nematoda, Sauria, Mexico

Introduction

Although 353 amphibian species and 785 reptilian species have been reported from Mexico (Flores-Villela and Goyenechea, 2003), less than one fourth of these have been examined for helminths (Pérez-Ponce de León et al., 2002). Species of *Mesaspis* and *Barisia* (Anguillidae) are endemic to Mexico (Flores-Villela, 1993). *Mesaspis gadovii* Boulenger, 1913 and *M. viridiflava* Bocourt, 1873 occur in the Sierra Madre del Sur and the highlands of North Oaxaca (Flores-Villela, 1993; Karges and Wrigth, 1987). To our knowledge, there are no previous helminth records of this genus in Mexico. *Barisia imbricata* Wiegmann, 1828 is found in central Mexico (Karges and Wrigth, 1987; Smith et al., 2002); there are

two studies recording intestinal and pulmonary helminths for species of this genus in Mexico (Goldberg et al., 1999; Zaldívar-Riverón and Nieto Montes de Oca, 2002).

To date, the genus *Entomelas* Travassos, 1930 includes seven species, *E. entomelas* (Dujardin, 1845) Travassos, 1930, *E. dujardini* (Maupas, 1916) Travassos, 1930, *E. kazachstanica* Sharpilo and Vakker, 1972, *E. ophisauri* (Kreis, 1939) Baker, 1980, *E. cruzi* Baker, 1980, *E. sylvestris* Baker, 1982 and *E. duellmani* Bursey and Goldberg (in press). Only one species has been described in the New World, *E. duellmani* from *Mesaspis monticola* in Volcan, Irazu, Cartago State, Costa Rica (Bursey and Goldberg, in press). In this paper, we describe two new species of *Entomelas* parasitizing 3 species of lizards, mainly from the Sierra Madre del Sur, Mexico.

Materials and methods

During (October) 2001 and (January) 2005, specimens of *Barisia herrerae* (1), *B. imbricata* (2), *M. gadovii* (6) and *M. viridiflava* (3) were collected in Southeast and Central Mexico (Table 1).

TABLE 1. Hosts examined and localities of two new species of *Entomelas* from México.

Host	Locality	Coordinates	Host examined	Prevalence %
<i>E. campbelli</i>				
<i>Barisia imbricata</i>	Cerro San Felipe, Oaxaca	17°13'44"N; 96°43'37"W	1	100
<i>Mesaspis gadovii</i>	Puerto del Gallo, Guerrero	17°28'23"N; 100°10'23"W	2	50
	Nueva Dehli to La Guitarra road, Guerrero	17°29'22"N; 100°11'46"W	4	25
<i>E. floresvillelai</i>				
<i>Barisia herrerae</i>	San José El Toto, Cuernavaca-Ocuilán road, Estado de México	18°59'23.6"N; 99°21'49.3"W	1	100
<i>Barisia imbricata</i>	Sierra Negra: Microwave station-in the deviation Coyomeapan and Zoquitlan road, Puebla	18°17'52"N; 97°03'57"W	1	100
<i>Mesaspis viridiflava</i>	Sierra Mixe, 8.6 mi W Totontepec, Oaxaca	17°11'40"N; 96°03'48"W	3	33

Lizards were collected using nets or hooks, placed in herpetological bags for transportation, and later helminthological examination was conducted in the laboratory. Lizards were killed by an overdose of anesthetic (sodium pentobarbital), the body cavity opened, and the internal organs examined for helminths.

Nematodes were initially placed in saline (0.65%), then killed by immersion in 70% ethanol, stored in 70% ethanol and later cleared in glycerin as temporary preparations. Drawings were made with the aid of a drawing tube. Measurements are given in micrometers unless otherwise stated. Minimum and maximum values are given followed by mean and SD in parentheses. For taxonomic determination at specific level we used original descriptions and specialized literature.

For scanning electron microscopy (SEM), specimens were stored in 4% formalin, dehydrated in series of gradual alcohol and critical point dried. Specimens were coated with a gold-palladium mixture and examined in a Hitachi 52460N scanning electron microscope.

Types and paratypes were deposited in the Colección Nacional de Helminthos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNHE). Hosts were fixed following standard procedures (Simmons, 1985) and deposited in the Herpetological Collection, University of Texas in Arlington (UTA) and in the Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (MZFC). The following reference specimens were examined during this study: *Entomelas entomelas* (Dujardin, 1845) Travassos, 1930 United States National Parasite Collection (USNPC) 032213.00, 0.61925.00; and *E. dujardini* (Maupas, 1916) Travassos, 1930 USNPC 067139.00.

Results

Entomelas campbelli n. sp.

(Figs 1–2)

Description

Description (based on 9 parthenogenic female specimens): Body slender, anterior end rounded. Cuticle thin, smooth. Length 3.84–5.72 (4.93±0.55) mm, maximum width 96–127 (115±38). Oral opening with six cuticular slight inflations (2 subdorsal, 2 subventral and 2 lateral); 2 small amphids near lateral inflations. Buccal capsule 19–31 (24±3) deep, 31–35 (32±1) wide. Lumen extending into cone-shape depression in anterior extremity of esophagus. Six onchia equal in shape and situated closer to posterior buccal capsule walls. Esophagus length 376–539 (462±52), 8.19–11.30 (9.42) % of body length (BL). Muscular region 31–43 (35±4) wide; glandular region 31–43 (37±4) wide. Esophageal bulb 46–100 (59±16) wide, slightly inflated corpus. Nerve ring at 151–244 (207±30) from the anterior end. Minute deirids present at level of excretory pore. Excretory system with a prominent pair of elongated excretory glands not reaching the anterior extremity of the esophagus. Vulva equatorial, lips slightly prominent. Distance from the anterior end of the body to vulva 1.80–2.93 (2.48±0.38) mm, 46.88–51.22 (50.41) % of BL. Tail elongated, conical, 193–306 (254±41) long, 5.05–5.35 (5.16) % of BL, with sharp terminal point. Eggs not numerous, embryonated, 74–85 (80±4) long, 39–50 (43±4) wide.

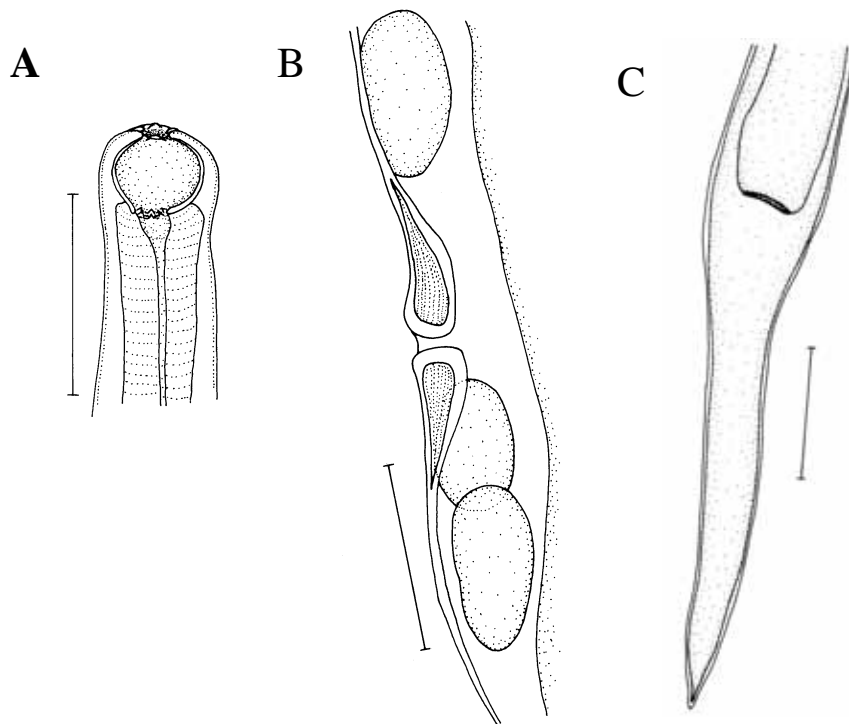


FIGURE 1. *Entomelas campbelli* n. sp. A. Buccal capsule, lateral view. B. Region of Vulva, lateral view (not including the total width of body). C. Tail, ventral view. Scale bar = 0.3 mm.

Taxonomic summary

Type host and locality: *Mesaspis gadovii* Boulenger, 1913 (symbiotype MZFC-16450), collected in Puerto del Gallo, Guerrero, Mexico (17° 28'23"N; 100°10'23"W; 2543 m).

Other localities: Nueva Dehli-La Guitarra road, Guerrero, Mexico, UTA-52866 (17°29'22"N; 100°11'46"W, 2636 m).

Other records: *Barisia imbricata* Wiegmann, 1828, UTA-51932; Sierra Negra: Microwave station- in the deviation to Coyomeapan and Zoquitlan road, Puebla, Mexico (18°17'52N; 97°03'57"W, 2662 m).

Site of infection: Lungs.

Specimens deposited: Holotype, parthenogenic female, CNHE 5240; paratypes 5241, 5242; 5243, 5344 and voucher 5245.

Etymology: The new species is named after Jonathan A. Campbell for his contribution to the knowledge of the Neotropical herpetofauna.

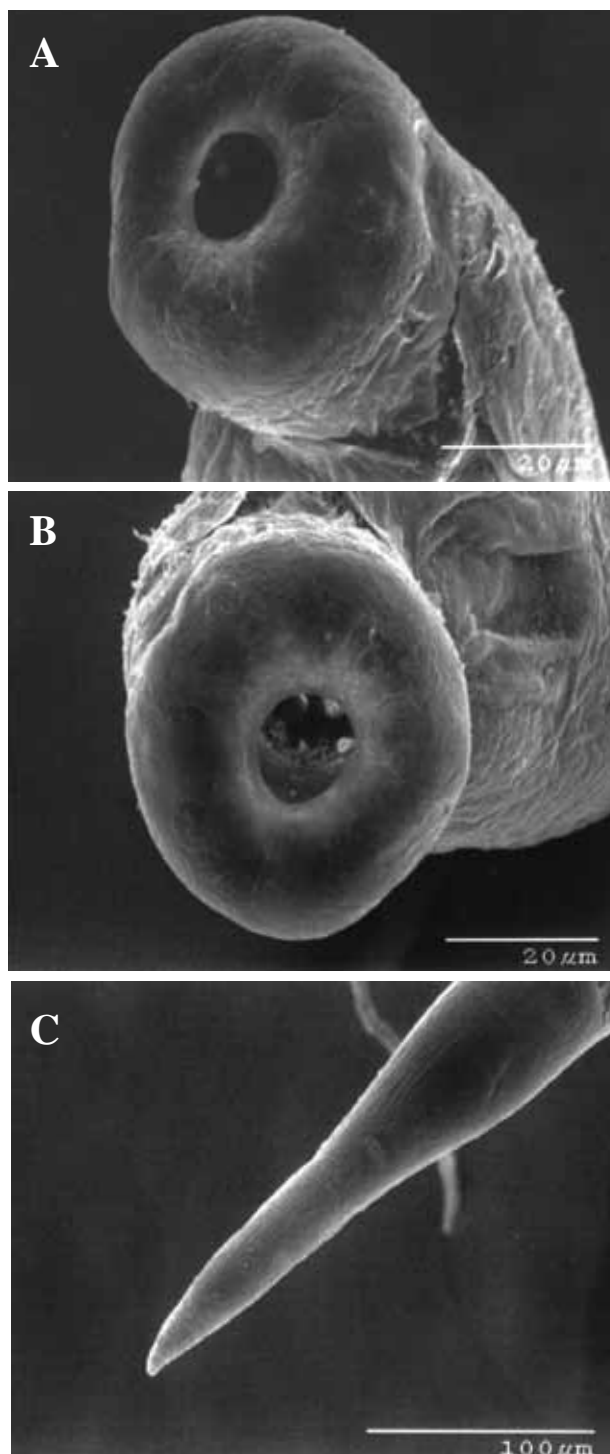


FIGURE 2. SEM microphotographs of *Entomelas campbelli* n. sp. details of the external morphology. A. Rounded shape of anterior end, subapical view. B. Details of the buccal capsule, onchia on posterior wall of buccal capsule, apical view. Fig. C. Shape of the tail, sharp terminal point, ventral view.

Entomelas floresvillelai n. sp.

(Figs 3–4)

Description

Description (based on 7 parthenogenic female specimens): Body stout, anterior end truncated. Cuticle thin, smooth. Length 5–6.28 (5.38±0.46) mm, maximum width 160–207 (184±15). Oral opening with six cuticular inflations flattened (2 subdorsal, 2 subventral and 2 lateral). 2 lateral small amphids near to lateral inflations. Buccal capsule 23–27 (24±1) deep, 39–43 (41±2) wide. Lumen extending into cone-shape depression in anterior extremity of esophagus. Six onchia equal in shape, situated closer to posterior buccal capsule walls. Esophagus length 597–678 (635±52), 11.94–10.80 (11.81) % of BL. Muscular region 50–66 (56±5) wide, glandular region 58–74 (64±5) wide. Esophageal bulb 97–112 (102±4) wide, slightly inflated corpus. Nerve ring at 244–291 (264±20) from the anterior end. Minute deirids present at level of excretory pore. The excretory system with prominent pair of elongated excretory glands not reaching the anterior extremity of the esophagus. Vulva equatorial, lips slightly prominent. Distance from anterior end to vulva 2.50–3.38 (2.71±0.30) mm, 50–53.82 (50.37) % of BL. Tail conical, 225–353 (276±43) long, 4.5–5.62 (5.13) % BL, blunt termination. Eggs numerous, embryonated, 58–93 (81±11) long, 39–50 (46±4) wide.

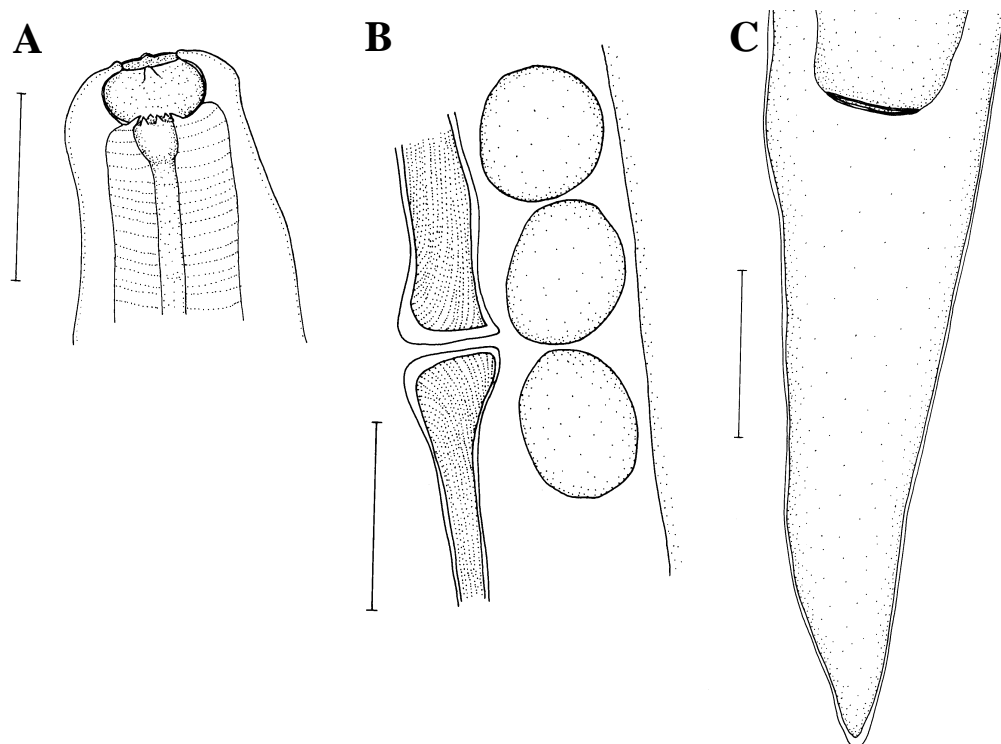


FIGURE 3. *Entomelas floresvillelai* n. sp. A. Buccal capsule, lateral view. B. Region of vulva, lateral view (not including the total width of body). C. Tail, ventral view. Scale bar = 0.3 mm.

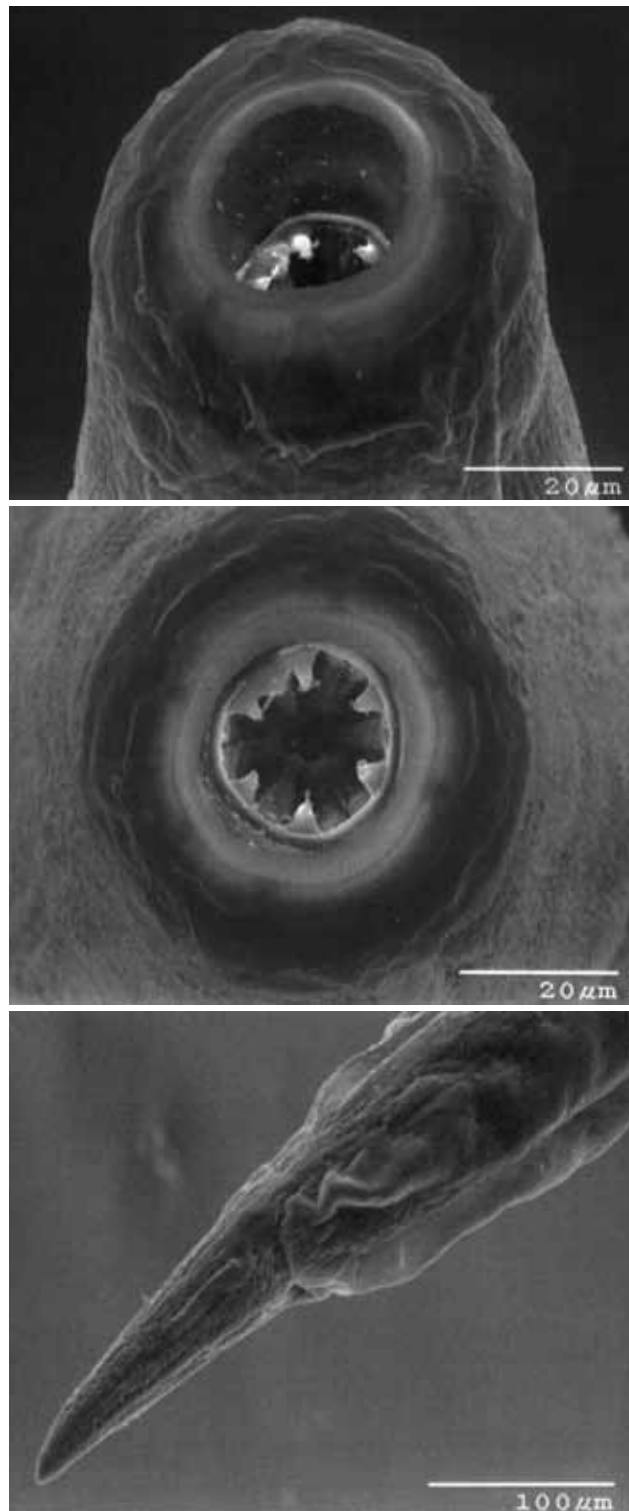


FIGURE 4. SEM microphotographs of *Entomelas floresvillelai* n. sp. details of the external morphology. A. Truncated shape of anterior end, apical view. B. Details of the buccal capsule, onchia on the posterior wall of buccal capsule, apical view. C. Shape of the tail, blunt end, lateral view.

Taxonomic summary

Type host and locality: *Barisia imbricata* Wiegmann, 1828 (symbiotype UTA-51932), collected in Cerro San Felipe, Oaxaca, Mexico (17°13'44"N; 96°43'37"W, 2450 m).

Other Records: *Barisia herrerae*, MZFC 17396; San José El Toto, Cuernavaca-Ocuilán Road, Estado de México (18°59'23.6"N; 99°21'49.3"W, 2583 m). *Mesaspis viridiflava*, UTA-R51948; Sierra Mixe, 8.6 mi W Totontepec, Oaxaca, Mexico (17°11'40"N; 96°03'48"W, 2606 m).

Site of infection: Lungs.

Specimens deposited: Holotype, parthenogenic female, CNHE 5246; paratypes 5247, 5248, 5249, vouchers 5259 and 5260.

Etymology: The new species is named after Oscar Flores Villela for his contribution to the knowledge of the Mexican herpetofauna.

Remarks

We have assigned our specimens to *Entomelas* Travassos, 1930 based on the presence of onchia (teeth) on the posterior wall of the subspherical buccal capsule and the dense cuticular walls of uniform thickness forming the buccal capsule. The presence of onchia differentiate species of *Entomelas* from species of *Kurilonema* Szczerbak and Sharpilo, 1969 and *Neoentomelas* Hasegawa 1989 (Kuzmin and Sharpilo, 2002). The Mexican species of *Entomelas* described herein differ from the Old World species principally by the equatorial location of the vulva (Burseley and Goldberg, in press) and the excretory glands not exceeding the length of the esophagus bulb (Sharpilo, 1976). *Entomelas campbelli* most closely resembles *E. duellmani*, both species having similar measurements of the buccal capsule, but differing in the shape of the tail (blunt tip in *E. duellmani* vs. conical, tapering to sharply pointed terminal end in *E. campbelli*), body length, egg size, esophagus length, and the length/body length ratio (Table 2). *Entomelas floresvillelai* presents a blunt tail tip as does *E. duellmani*, but differs in body length and egg size, buccal capsule depth, length of the esophagus, and the tail length /body length ratio. *Entomelas campbelli* differs from *E. floresvillelai* in the shape of the anterior end (rounded vs. truncated) and tail (tail conical, tapering to sharply pointed terminal end in *E. campbelli* vs. blunt tip in *E. floresvillelai*), in the body width, buccal capsule width, width of the esophageal bulb, egg size and esophagus length /body length ratio (Table 2).

Discussion

Most of species of *Entomelas* are parasites of the lungs of lizards (Agamidae and Anguillidae), 4 from the Western Palearctic and Central Palearctic (Travassos, 1930; Sharpilo and Vakker, 1972; Crusz and Sanmugasunderam, 1973; Sharpilo, 1976; Lewin, 1990; Kuzmin, 1996; Kuzmin and Sharpilo, 2000); 1 from Ceylon region (Baker, 1980); and there is 1 species which parasitize anurans from South African (Baker, 1982). The genus

has had a controversial taxonomic history; the European species *E. entomelas* and *E. dujardini* were once considered synonyms (Crusz and Sanmugasunderam, 1973). Later Sharpilo (1976) erected the genus *Paraentomelas* for *E. dujardini* and *E. kazachstanica*. Baker (1980) considered *E. dujardini*, *P. kazachstanica* (Sharpilo and Vakker, 1972) Shapilo, 1976 and *Hexadontophorus ophisauri* Kreis, 1939 to be synonymous with *E. entomelas*, and synonymized *Paraentomelas*, *Hexadontophorus* and *Kurilonema* with *Entomelas*. However, Kuzmin (1996) and Kuzmin and Sharpilo (2000; 2002), consider *E. entomelas*, *E. dujardini*, and *E. kazachstanica*, to be valid species and *Kurilonema* to be a valid genus.

TABLE 2. Morphometry of the American species of the genus *Entomelas*.

Character	<i>E. campbelli</i>	<i>E. floresvillelai</i>	<i>E. duellmani</i>
	Present study	Present study	Burse & Goldberg (in press)
Body length (mm)	3.84–5.72 (4.92)	5.00–6.28 (5.38)	2.82–3.33 (2.96)
Body width	96–127 (115)	160–207 (184)	138–175 (151)
Buccal capsule depth	19–31 (24)	23–27 (24)	18–29 (23)
Buccal capsule width	31–35 (32)	39–43 (41)	30–39 (35)
Buccal capsule depth compared to the body length *	0.495–0.542 (0.488)	0.46–0.43 (0.45)	0.638–0.810 (0.777)
Relation of the width to depth of buccal capsule	1: 1.63–1.29 (1.33)	1:1.70–1.60 (1.71)	1:1.66–1.44 (1.52)
Esophagus length	376–539 (462)	597–678 (635)	375–463 (430)
Esophagus length compared to the body length*	8.19–11.30 (9.42)	10.80–11.94 (11.81)	13.30–13.90 (14.53)
Muscular esophagus width	31–43 (35)	50–66 (56)	
Glandular esophagus width	31–43 (37)	58–74 (64)	54–74(66)¶
Bulb width	47–100 (59)	97–112 (102)	–
Position of the nerve ring†	151–244 (207)	244–291 (264)	187–250 (216)
Tail length	194–306 (254)	225–353 (276)	188–275 (226)
Tail length compared to the body length*	5.05–5.35 (5.16)	4.5–5.62 (5.13)	6.7–8.26 (7.64)
Position of the vulva (mm)‡	1.80–2.93 (2.48)	2.5–3.38 (2.71)	1.34–1.60 (1.42)
Position of the vulva compared to the body length*	46.88–51.22 (50.41)	50–53.82 (50.37)	45.52–48.05 (47.97)
Eggs length	74–85 (80)	58–93 (81)	54–72 (61)
Eggs width	39–50 (43)	39–50 (46)	30–42 (35)

* Expressed as percentage.

†, ‡ Distance to anterior end.

¶ At its widest point.

Of the seven described species of *Entomelas*, only 2 have been recorded in the Americas. *Entomelas entomelas* was recorded as a parasite of an *Anguis fragilis* that died in the National Zoological Park of Washington, DC (USNPC No. 032213.00); however, hosts of this species are restricted to Europe (Macey et al., 1999). It is likely that this specimen was brought from Europe with its host and that the record of *Entomelas entomelas* in the Americas is artificial. *Entomelas duellmani* was the first species described from the Western Hemisphere (Bursey and Goldberg, in press); *Entomelas campbelli* and *Entomelas floresvillelai* are the second and third species described from the New World, and the second record of the genus from Mexico.

To the best of our knowledge, there are no previous records of helminths from *Mesaspis* in México, and there is one report of parasites in *Barisia imbricata* from Hidalgo State: Goldberg et al. (1999) reported *Cosmocercoides variabilis* Harwood, 1930, *Oswaldocruzia pipens* Walton, 1929, *Physaloptera retusa* Rudolphi, 1819 and *Raillietnema brachyspiculatum* Bursey, Goldberg, Salgado-Maldonado, and Méndez-de la Cruz, 1998. Zaldívar-Riverón and Nieto-Montes de Oca (2002) found numerous nematodes in the lungs of *Barisia herrerae* in Ocuilán, Estado de México, and suggested that these specimens belong to the genus *Entomelas*. We found *Entomelas floresvillelai* from *Barisia herrerae* in San José El Toto, near Ocuilán, presumably specimens reported by Zaldívar-Riverón and Nieto-Montes de Oca (2002) belong this species; however, the identity of those nematodes need to be corroborated. Additional studies on the parasite fauna of saurians will be needed in order to gain more information about the geographical distribution of *Entomelas* in México and the phylogenetic relationships among the species of the genus.

Acknowledgments

We thank Ingrid Asmundsson, Antonieta Arizmendi, Florencia Bertoni, Elisa Cabrera, Luis Canseco, Todd Castoe, Tom Devitt, Oscar Flores V., Alejandro Ocegüera, Rosario Mata, Jesse Meik, Rogelio Rosas, Betsabé Ruíz, Eric N. Smith and Estrella Mociño, for their help in the collection of specimens and their assistance in the field; Berenit Mendoza for assisting with scanning electron microscopy and Jorge Falcón for his advice in the handling of specimens for optical microscopy. We thank Eric Hoberg and Patricia Pilitt, USNPC, Beltsville, Maryland, for the loan of specimens; MZFC and UTA collections for identification of hosts. We thank Dr. Charles Bursey and Luis García P. for reviewing early versions of the manuscript. This study was funded by National Science Foundation DEB-0102383 to VLR, and JAC; and CONACyT and DGEP-UNAM in form of a scholarship to EAMS.

References

- Baker, M.R. (1980) Revision of *Entomelas* Travassos, 1930 (Nematoda: Rhabdiasidae) with a review of genera in the family. *Systematic Parasitology*, 1, 83–90.
- Baker, M.R. (1982) Systematics and zoogeography of three new nematode parasites of the frog *Breviceps sylvestris sylvestris* FitzSimons from South Africa. *Canadian Journal of Zoology*, 60, 3134–3142.
- Burse, C.B. & Goldberg, S.R. New species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae), new species of *Skrjabinodon* (Nematoda: Pharyngodonidae), and other helminths in *Mesaspis monticola* (Sauria: Anguidae) from Costa Rica. *Journal of Parasitology*, (in press).
- Crusz, H. & Sanmugasunderam, V. (1973) Parasites of the relict fauna of Ceylon III. Nematodes from a rhacophorid frog and reptiles of the hill country. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 48, 767–795.
- Flores-Villela, O. (1993) Herpetofauna Mexicana. Lista anotada de las especies de anfibios y reptiles de México, cambios taxonómicos recientes, y nuevas especies. *Carnegie Museum Natural History. Special Publications*, 17, 1–73.
- Flores-Villela, O. & Goyenechea, I. (2003) Patrones de distribución de anfibios y reptiles en México. In: Morrone, J.J. & Llorente, B.J. (Eds.). *Una perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, CONABIO, Posgrado de la UNAM and Facultad de Ciencias-UNAM, pp. 289–296.
- Goldberg S.R., Bursey, C.R. & Camarillo-Rangel, J.L. (1999) Helminths of two lizards, *Barisia imbricata* and *Gerrhonotus ophiurus* (Sauria: Anguidae), from Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 66, 205–208.
- Karges, J.P. & Wright, J.W. (1987) A new species of *Barisia* (Sauria, Anguidae) from Oaxaca, Mexico. *Contributions in Science*, 381, 1–11
- Kuzmin, Y.I. (1996) The free-living development and types of life cycles of rhabdiasid nematodes (Nematoda: Rhabdiasidae) from the Palearctic region. In: *Parasitology in the Ukraine. Yesterday, today and tomorrow: Proceedings of the Jubilee Conference of USSP*, Shamal'gauzena Ukrainiske Naukove Tovaristvo Parazitologiv, Kiev, Ukraine, 133–138.
- Kuzmin, Y.I. & Sharpilo, V.P. (2000) On paratenic parasitism in nematodes from the family Rhabdiasidae parasites of anguid lizards (Anguidae). *Vestnik Zoologii*, 34, 99–101.
- Kuzmin, Y.I. & Sharpilo, V.P. (2002) Rare and locally distributed helminth species of palearctic: *Kurilonema markovi* (Nematoda, Rhabdiasidae), the lung parasite of the Japanese five-lined skink, *Eumeces latiscutatus* (Reptilia, Sauria, Scincidae). *Vestnik Zoologii*, 36, 61–64.
- Lewin, J. (1990) Parasitic worms in a slowworm (*Anguis graffilis* L.) population from the Bieszczady Mountains (Poland). *Acta Parasitologica Polonica*, 35, 207–215
- Macey, R.J., Schulte II J. A., Larson A., Tuniyev B.S., Orlov, N. & Papenfuss T.J. (1999) Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in Anguids lizards and related taxonomic families. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12, 250–272.
- Pérez-Ponce de León, García-Prieto, G. L. & Razo-Mendivil, U. (2002) Species richness of helminth parasites in Mexican amphibians and reptiles. *Diversity and Distributions*, 8, 211–218.
- Sharpilo, V.P. (1976) *Parasitic worms of the reptilian fauna of the USSR; systematics, chorology, biology*. Naukova Dumka, Kiev, USSR, pp. 287.
- Sharpilo, V.P. & Vakker V.G. (1972) A new species of the genus *Entomelas* (Nematoda, Rhabdiasidae), a lung parasite of *Ophiosaurus apodus*. *Vestnik Zoologii*, 6, 86–88.
- Simmons, J.E. (1985) *Herpetological collecting and collections management*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles herpetological circular 16, The University of Texas, Tyler, Texas, pp. 57.
- Smith, H.M., Borg, T.M. & Chiszar, D. (2002) Evolutionary speciation in the alligator lizards of the genus *Barisia*. *Bulletin of the Maryland Herpetological Society*, 38, 23–16.
- Travassos, L. (1930) Pesquisas helmintológicas realizadas em Hamburgo. VII. Notas sobre os

- Rhabdiasoidea Railliet, 1916 (Nematoda). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 24, 161–181.
- Zaldívar-Riverón, A., & Nieto-Montes de Oca A. (2002) Variation in the rare lizard *Barisia rudicollis* (Wiegmann) (Anguidae) with description of a new species from Central Mexico. *Herpetologica*, 58, 313–326.

Apéndice I-V. Reconstrucción filogenética.

El método consta de los siguientes pasos (Wiley *et al.*, 1991; Pérez-Ponce de León *et al.*, 1997; Espinosa y Llorente, 1993; Morrone, 2000, 2001):

1) Seleccionar los taxones o grupos supraespecíficos que serán las unidades de estudio. Considerando que “una especie es un linaje simple de poblaciones ancestrales-descendientes que mantienen su identidad de otros linajes y que tienen sus propias tendencias evolutivas y destino histórico” (Wiley, 1981).

2) Reconocer caracteres homólogos siguiendo el principio auxiliar de Hennig (“nunca asumir la evolución paralela o convergente, y siempre asumir la homología en ausencia de evidencia contraria”) (Wiley *et al.*, 1991). Un carácter es cualquier parte o atributo observable de un organismo (ya sea morfológico, molecular, etológico, etc.), que permite distinguirlo de otro. Éstos pueden presentar diferentes alternativas (estados de carácter) (Morrone, 2000, 2001). Los caracteres pueden ser homólogos u homoplásicos. Si dos especies comparten un mismo estado de carácter que proviene de un ancestro común o si de dos caracteres, uno deriva directamente del otro, son homólogos (Wiley *et al.*, 1991). Pero si dos especies que provienen de ancestros distintos comparten un mismo estado de carácter, entonces es homoplásico (paralelismos, convergencias y reversiones) (Morrone, 2001).

3) Buscar caracteres para proponer hipótesis de relaciones filogenéticas: regla de agrupamiento (“sólo las sinapomorfías proveen evidencia de relaciones de ancestría común, mientras que las plesiomorfías, las convergencias y paralelismos (homoplasias) no son inútiles para ello”) (Wiley *et al.*, 1991).

Se han empleado diferentes términos para referirse a los estados de carácter: 1) plesiomórfico (los que han sido heredados de sus antecesores sin modificación), 2) apomórfico (estado de carácter derivado, es decir que evolucionó directamente de su homólogo preexistente), 3) simplesiomórfico (caracteres plesiomórficos compartidos en dos o más taxones), 4) sinapomórfico (carácter derivado compartido por dos o más taxones) y autapomórfico (estado apomórfico exclusivo de un solo taxón) (Morrone, 2000).

4) Emplear la regla de la apomorfía relativa para establecer el estado primitivo o derivado de los caracteres. Hay criterios bien definidos para la identificación de los estados plesiomórficos y apomórficos (Wiley, 1981; Maddison *et al.*, 1984): a) morfológicos (similitud de posición, similitud especial y continuidad a través de formas intermedias), b) filogenéticos: posición filogenética o regla del grupo externo (busca homologías con el grupo hermano; si un carácter es variable en el grupo hermano y uno de los estados de carácter se observa en el grupo externo, éste es plesiomórfico y los restantes son apomórficos) y c) auxiliares como el

paleontológico, el embriológico y la correlación de las series de transformación (Hennig, 1966; Wiley, 1981; Wiley *et al.*, 1991). El criterio del grupo externo es uno de los más aceptados en la actualidad (Morrone, 2000).

5) Construir matrices de datos. Una vez que se tiene toda la información de los estados que están presentes en las unidades de estudio, se construye una matriz de datos. Los taxones se ubican en las filas y los caracteres en las columnas (Morrone, 2001).

Los siguientes dos pasos están muy relacionados.

6) Formar grupos basados en la combinación de caracteres sinapomórficos: mediante la regla de la inclusión/exclusión. “La información de diversos caracteres puede combinarse en una sola hipótesis de relación si permite la completa inclusión o la completa exclusión de grupos que se formaron por caracteres separados; el solapamiento de grupos conduce a la generación de dos o más hipótesis de relación, dado que la información no puede ser directamente combinada en una sola hipótesis” (Wiley, 1981).

7) Construir hipótesis de interrelación genealógica (cladogramas) de los taxones analizados. Los árboles filogenéticos, son diagramas que representan la descendencia evolutiva de organismos (genealogía) o grupos de organismos completos (Wiley *et al.*, 1991).

Existen diferentes procedimientos para construir cladogramas. Los más simples pueden ser manuales (1) argumentación Hennigiana (Hennig, 1966): aplicación simple para un reducido número de taxones; 2) árbol de Wagner (Kluge y Farris, 1969; Wiley, 1981): va conectando los taxones de uno en uno, minimizando en cada caso el número de pasos (Morrone, 2000) o con el empleo de paquetes computacionales como PAUP* 4.0b8 (Swofford, 2000), Winclada (Nixon, 1999), entre otros.

8) Elegir de entre las diferentes hipótesis de relaciones filogenéticas con el principio de parsimonia (Wiley, 1991).

Se buscan y eligen los árboles evolutivos más cortos posibles y con la menor cantidad de homoplasias (Hennig, 1966). Se han propuesto algunos índices que permiten cuantificar el grado de homoplasia en un cladograma (Camin y Sokal, 1965; Kluge y Farris, 1969; Farris, 1989): 1) índice de consistencia que mide el grado de homoplasia de los caracteres individuales o del árbol completo, 2) índice de retención que cuantifica la homoplasia observada en función de la homoplasia posible, y el 3) índice de consistencia rescalado, que resulta de multiplicar el valor del índice de consistencia por el del índice de retención.

9) Reducir las soluciones por medio de algún procedimiento de consenso. Se pueden obtener diferentes cladogramas igualmente parsimoniosos, una solución para resumirlo es construir cladogramas de consenso (Morrone, 2000), los cuales siempre requieren más pasos

que los cladogramas originales. En la actualidad los paquetes computacionales tienen la bondad de realizar uno ó varios tipos de consensos (Swofford, 2000): estricto (Sokal y Rohlf, 1981), de compromiso o mayoría (Margush y McMorris, 1981), semiestricto (Bremer, 1990), entre otros.

10) Construir una clasificación formal con base en las relaciones genealógicas del cladograma (Wiley, 1981; Morrone, 2000, 2001). Una clasificación reflejará fielmente la filogenia, en un sistema nomenclatural jerárquico (basado en el sistema linneano) (Hennig, 1966; Lipscomb, 1988; Morrone, 2000).

Literatura citada.

Bremer, K. 1990. Combinable component consensus. *Cladistics* 6: 369-372.

Camin, J. H., and R. R. Sokal. 1965. A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution* 19: 311-326.

Espinosa, D. y J. Llorente. B. 1993. Fundamentos de biogeografías filogenéticas. Facultad de Ciencias, UNAM-Conabio, México. 133pp.

Farris, J. S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374-385.

Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.

Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press. 263 pp.

Kluge, A. G., and J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18: 1-32.

Lipscomb, D. 1998. *Basic Cladistic analysis*. Washington D. C. George Washington University.

Maddison, W. P., M. H. Donoghue, and D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33: 83-103.

Margush, T., and F. R. McMorris. 1981. Consensus n-trees. *Bulletin of Mathematical Biology* 43: 239-244.

Morrone, J. J. 2000. *El lenguaje de la cladística*. 1ª. Edición. Dirección General de Publicaciones y Fomento editorial, UNAM, México. D. F.

Morrone, J. J. 2001. *Sistemática, Biogeografía y Evolución*. Los patrones de la diversidad en tiempo-espacio. Las prensas de Ciencias, UNAM. Facultad de Ciencias, UNAM. 124pp.

Pérez-Ponce de León, V. León-Règagnon y L. García-Prieto. 1997. ¿Qué es la sistemática filogenética? *Ciencia y Desarrollo* 135: 61-65

Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. Taxonomic congruence in the Lepopodomorpha reexamined. *Systematic Zoology* 30: 309-325.

Swofford, D. L. 2000. *PAUP* (Phylogenetic Analysis Using Parsimony and other methods)*. Sinauer Sunderland, Mass.

Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks and V. A. Funk. 1991. The compleat cladist: A primer of phylogenetic procedures. Kansas. University of Kansas Museum of Natural History. No. Special 19: 1-158pp.

Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetic systematic. John Wiley and Sons. New York. 439pp.

Apéndice I-VI. Área de distribución de una especie.

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en el espacio y a través del tiempo; sus objetivos principales son describir y comprender los patrones de distribución geográfica de las especies y taxones supraespecíficos, además propone hipótesis acerca de los procesos que dieron origen a dichos patrones geográficos (Crisci *et al.*, 2000; Morrone, 2001).

A principios del siglo XIX, De Candolle distinguió dos grandes enfoques en la biogeografía: ecológica (analiza patrones de distribución individual o poblacional, a escalas espaciales y temporales pequeñas) e histórica (analiza patrones de distribución de especies y taxones supraespecíficos, a escalas espaciales y temporales mayores) (Morrone, 2004).

Dentro de la biogeografía ecológica se han propuesto varios enfoques, la areografía (Rapoport, 1975), la biogeografía cuantitativa (Crovello, 1981) y la biogeografía de Islas (MacArthur y Wilson, 1969). Mientras que en la biogeografía histórica incluyen al dispersalismo (Darwin, 1859; Wallace, 1876; Avise, 2000), la biogeografía filogenética (Hennig, 1950; Brundin, 1972), la panbiogeografía (Croizat, 1958, 1964; Craw, 1989), y la biogeografía cladista (Rosen, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1988; Brooks, 1981, 1985, 1990; Page, 1994; Arbogast y Kenagy, 2001).

Áreas de distribución geográfica

La areografía estudia la forma, el tamaño, la continuidad y la ubicación geográfica de las áreas donde habitan las especies y otros taxones de jerarquía mayor o menor (Rapoport y Monjeau, 2001). Uno de los pasos iniciales en cualquier estudio biogeográfico es el análisis y extrapolación de las áreas de distribución de las especies en un mapa (Zunino y Zullini, 2003).

La distribución geográfica de una especie o un taxón es el conjunto de localidades donde se ha registrado (recolectado, o se han observado de manera directa o indirecta) (Espinosa *et al.*, 2001). Esta información se puede obtener a partir de distintas fuentes: trabajo de campo, información del material depositado en colecciones y museos, bibliografía (descripciones y redescriptiones), listas de referencia de especies, catálogos, etc. La información recabada debe ser revisada minuciosamente ("control de calidad geográfica"), esto incluye verificar tanto el nombre de las localidades como la georreferencia de las mismas (cuando se cuente con esa información) (Escalante *et al.*, 2002). Cuando no se cuenta con la información de la georreferencia esta se puede obtener a partir de mapas o por otras fuentes como son los sistemas de posicionamiento global disponibles (GPS) por medios o bases de datos electrónicas (ej. <http://www.tageo.com/index.htm>, <http://maps.google.com/>,

<http://www.inegi.gob.mx> (mapa digital de México),
<http://conabioweb.conabio.gob.mx/metacarto/metadatos.pl>, etc.).

Un área de distribución geográfica la podemos delimitar utilizando la información de esos sitios donde se ha recolectado la especie o grupo de interés y con éstos elaborar de mapas de áreas por medio de una técnica particular de extrapolación o generalización de esta información (por lo que un área de distribución resulta de “hacer una inferencia acerca de cuál es el área con mayor probabilidad de que una determinada especie o grupo esté presente”) (Espinosa *et al.*, 2001; Escalante *et al.*, 2000; Trujano y Rodríguez, 2008).

No existe un método universal para dibujar las áreas de distribución, pero hay algunas técnicas para definir el área de distribución de un taxón, entre los que se encuentran los siguientes (Rapoport y Monjeau, 2001; Rodríguez y Escalante, 2008):

- *Ajuste “a ojo” o mano alzada*: se acumula un número de puntos (registro o localidad de una especie) sobre un mapa y se trazan los límites de la extensión de la especie a ojo (figuras 1 a y b). Esto es sumamente ambiguo en cuanto al aspecto y dimensiones que tendrá el área geográfica dibujada y en su compactación. En este caso no existen criterios para determinar si el área deberá ser compacta (continua), entera, o deberá fragmentarse en poblaciones.
- *Técnica de la cuadrícula (“mapas cuadrículados”)*: se superpone una cuadrícula a los puntos de las localidades y se ubican todos los cuadrantes donde existen registros de la especie (figuras 1 c, d). El tamaño de cuadrícula elegido *a priori* determinará la forma y continuidad del área de distribución.
- *Polígono convexo mínimo*: polígono mínimo que contiene todas las localidades en el cual todos los ángulos internos no exceden 180° (figuras 1 e). Este método no acepta la existencia de bahías y penínsulas.
- *Propinquidad media*: el primer paso es conectar los puntos de las localidades más cercanas (vecinos) mediante líneas, lo cual conduce a la formación de colonias de propinquidad máxima, las cuales deberán conectarse con las colonias más cercanas. Al terminar debe quedar dibujado un árbol con todos los puntos conectados (“un árbol de propinquidad máxima”). Se miden las líneas dibujadas, se calcula la media aritmética (\bar{x}) de las medidas y los otros si se requiere (varianza (s^2), desviación estándar (s) y error estándar (ES)). Se dibujan círculos, donde el radio es igual a la media (o estadístico elegido), se traza el contorno alrededor de cada nódulo y a ambos lados de los arcos y, por último, el contorno general (área de distribución); las poblaciones separadas por distancias mayores que dos medias aritméticas quedan discontinuas (figuras 1 f.). Este método no es aplicable cuando solo se cuenta con dos puntos o las localidades son equidistantes.

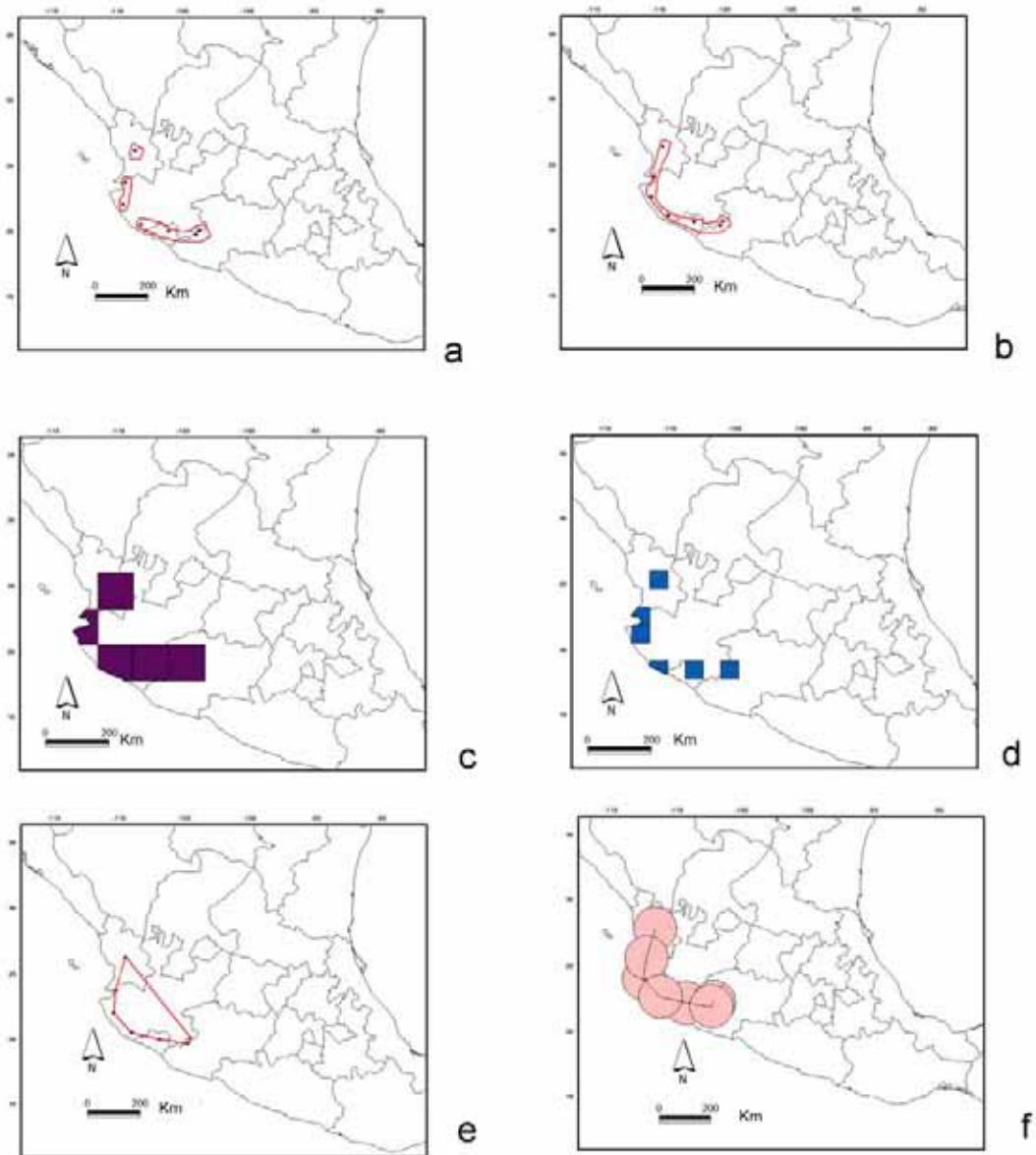


Figura 1. Técnicas para delimitar áreas de distribución geográfica (ej. *Rhabdias lamothel*). Técnicas de mano alzada (a y b). Técnica de la cuadrícula (c y d), polígono convexo (e) y propinuidad media (f).

En la actualidad existen diversos los métodos para dibujar áreas de distribución geográfica utilizando algún Sistema de Información Geográfica (SIG) (e.g. ArcView 3.2 y ArcMap 9.0), que contenga implementadas algunas técnicas areográficas (Espinosa *et al.*, 2001).

No existe un método universal para dibujar las áreas de distribución; sino un conjunto de técnicas que nos permiten aproximarnos al área de distribución de un taxón a partir de sitios de recolecta (registros puntuales), ej. mano alzada, método de la cuadrícula (Rapoport, 1975;

Rapoport y Monjeau, 2001; Rodríguez y Escalante-Espinosa, 2008) y análisis predictivos (Sánchez-Cordero et al., 2001), como el modelaje de nichos ecológicos (figura 2) (Stockwell y Peters, 1999).

En el caso de los análisis predictivos, existen diversos paquetes computacionales que pueden utilizarse para obtener áreas de distribución, uno de ellos es el GARP (Genetic Algorithm for Rule set Prediction) el cual funciona a partir de una selección de condiciones ambientales, las cuales se prueba, para incorporarlas o rechazarlas en el modelo, y así sucesivamente (Stockwell y Peters, 1999).



Figura 2. Área de distribución de *Rhabdias lamothei*.

Literatura citada

Arbogast, B., and G. J. Kenagy, 2001. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 819-825.

Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, MA, USA. 447pp.

Brooks, D. R. 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Systematic Zoology* 30: 229-249.

Brooks, D. R. 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Annual Missouri Botanical Garden* 72: 660-680.

Brooks, D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Systematic Zoology* 39: 14-30

Brundin, L. 1972. Phylogenetics and biogeography. *Systematic Zoology* 21: 69-79.

Craw, R. C. 1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *Journal Zoology* 16: 485-494.

Crisci J. V., L. Katinas y P. Posada. 2000. *Introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.

Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Caracas. Publicado por el autor.

Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Caracas. Publicado por el autor.

Crovello, T. J. 1981. Quantitative biogeography: An overview. *Taxon* 30: 563-575.

- Darwin, C. R.** 1859. On the origin of species by means of natural selection on the preservation of favored races in the struggle for life. Londres. Murray.
- Escalante, T., J. Llorente B., D. N. Espinosa O., y J. Soberón M.** 2000. Bases de datos y sistemas de información: aplicaciones en biogeografía. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales XXIV: 325-341.
- Espinosa, D., C. Aguilar, y T. Escalante.** 2001. Endemismo, área de endemismo y regionalización biogeográfica. En: J. J. Morrone y J. Llorente B. (eds). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. Fac. Ciencias, UNAM. México. Pp: 31-37
- Hennig, W.** 1950. Grundzüge einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlab, Berlin. 370 pp.
- Macarthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton. New Jersey. 203 p.
- Morrone, J. J.** 2001. Sistemática, Biogeografía y Evolución. Los patrones de la diversidad en tiempo-espacio. Las prensas de Ciencias, UNAM. Facultad de Ciencias, UNAM. 124pp.
- Morrone, J. J.** 2004. Homología biogeográfica. Las coordenadas espaciales de la vida. Cuadernos 37. Instituto de Biología, UNAM. 199 pp.
- Page, R. D.** 1994. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. Cladistics 10: 155-173.
- Rapoport, E. H.** 1975. Areografía: Estrategias geográficas de las especies. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Rapoport, E. H. y J. A. Monjeau.** 2001. Areografía. En: J. J. Morrone y J. Llorente B. (eds). Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones. Fac. Ciencias, UNAM. México. Pp: 23-30.
- Rodríguez, G. y T. Escalante-Espinosa.** 2008. Áreas de distribución II: identificación mediante procedimiento manual. En: A. Luis-Martínez., A. N. Castañeda-Sortibrán, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). Manual de Prácticas de Biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México., Pp 59 -64.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. Systematic Zoology 24: 432-464.
- Sánchez-Cordero, V., A. T. Peterson, y P. Escalante-Pliego.** 2001. El modelado de la distribución de especies y conservación biológica. En: H. M. Hernández, A. N. García-Aldrete, F. Álvarez-Noguera y M. Ulloa (Eds.). Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM. México. Pp 359-379.
- Stockwell, D., y D. Peters.** 1999. The GARP modelling system: Problems and solutions to automated spatial prediction. International Journal of Geographical Information Science 13: 143-158.
- Trujano, M., y G. Rodríguez T.** 2008. Áreas de distribución VI: Identificación mediante herramientas computacionales. En: A. Luis-Martínez., A. N. Castañeda-Sortibrán, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.). Manual de Prácticas de Biogeografía. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México., Pp.72-76.

Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Hafner Press, New York.

Wiley, E. O. 1988. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 513-542.

Zunino, M. y A. Zullini. 2003. Biogeografía: La dimensión espacial de la evolución. Fondo de Cultura Económica. Sección de Ciencia y Tecnología. México D.F. 359 p.