



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Prevalencia y distribución de eugregarinas
(Apicomplexa: Eugregarinorida) en el tracto
digestivo de *Conocephalus ictus* (Orthoptera:
Tettigoniidae) en tres áreas de pastizal inducido en
Tlanchinol, Hidalgo, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

Medina Durán Jorge Humberto



DIRECTOR DE TESIS:

Rosaura Mayén Estrada

2016

Ciudad Universitaria, CDMX



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno.
Medina
Durán
Jorge Humberto
56224924
Universidad Nacional Autónoma de
México
Facultad de Ciencias
Biología
309221450
2. Datos del tutor.
Dra.
Rosaura
Mayén
Estrada
3. Datos del sinodal 1.
Dr.
Atilano
Contreras
Ramos
4. Datos del sinodal 2.
Dra. Blanca Estela
Mejía
Recamier
5. M. en C.
Alicia
Rojas
Ascencio
6. M. en C.
Isabel Cristina
Cañeda
Guzmán
7. Datos del trabajo escrito
Prevalencia y distribución de eugregarinas (Apicomplexa: Eugregarinorida) en el tracto digestivo de *Conocephalus ictus* (Orthoptera: Tettigoniidae) en tres áreas de pastizal inducido en Tlanchinol, Hidalgo, México
54 p
2016

DEDICATORIA

Dedico este trabajo principalmente a mis padres, Claudia Durán Saldívar y Onésimo Medina Jiménez que son mi ejemplo, motivación y admiración, gracias.

A mis hermanos, Miriam y Miguel, por lo que son y van a ser.

A toda mi familia, por ser un pilar sin el cual no estaría aquí.

A Irma Polenka Torres Orozco Román, tu amor y apoyo me impulsa siempre.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por permitirme ser parte de su alumnado y propiciar mi desarrollo humano, científico y profesional.

Al Laboratorio de Protozoología por brindarme sus instalaciones para desenvolverme en el ámbito de la investigación científica y desarrollar mi proyecto de tesis.

A la Dra. Rosaura Mayén Estrada por darme tantas oportunidades, ayuda, confianza y conocimiento, permitirme ser parte de su grupo de investigación e impulsar mi formación científica y humana.

A la Biól. Margarita Reyes Santos y a la M. en C. Maricela Vicencio Aguilar por brindarme su apoyo técnico para la realización de este trabajo y darme toda su ayuda, consejos y experiencia.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Protozoología: Biól. Jazmín Aristeo Hernández (Jaz), M. en C. Carlos Alberto Durán Ramírez (Mr. D.), Pas. de Biol. Carlos Antonio González Palma (Carlos A), Biól. Daniel Méndez Sánchez (Darth), M. en C. Jovanny Fernando Yonatan Olvera Bautista (Fer), Biól. Mireya Ramírez Ballesteros (Mire) y Biól. Victor Manuel Romero Niembro (Wolken) por permitirme conocerlos y ser un buen ejemplo de lo que la motivación, los consejos, el apoyo y las risas pueden hacer.

A mis sinodales, Dra. Blanca Estela Mejía Recamier, Dr. Atilano Contreras Ramos, M. en C. Alicia Rojas Ascencio y M. en C. Isabel Cristina Cañeda Guzmán porque me dieron la oportunidad de ser su alumno, brindarme sus valiosas sugerencias en el escrito y contribuyeron a mi formación como Biólogo.

Al M. en C. Ricardo Mariño Pérez por darme tantas oportunidades, consejos y buenas experiencias.

A mis amigos y compañeros de la facultad: Edgar, Titi, Chofita, Demian, Chucho, David, Carlitos Blanco, Román, Sandy, Ferry y muchos otros con los que me disculpo por no incluirlos aquí.

A todos mis profesores de la carrera que aportaron un poco en mi formación profesional y científica.

A ti, que me estás leyendo.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
1.1. Subclase Gregarinasina Dufour, 1828	3
1.2. Orden Eugregarinorida Léger, 1900	5
1.3. Suborden Septatorina Lankester, 1885	6
1.4. Familias de eugregarinas parásitas de insectos	7
1.5. Familias de eugregarinas parásitas de ortópteros	8
1.6. Estudios sobre la prevalencia, distribución y variación temporal de las eugregarinas en insectos	9
2. ANTECEDENTES	11
3. JUSTIFICACIÓN	12
4. OBJETIVOS	13
4.1. Objetivo General	13
4.2. Objetivos particulares	13
5. MÉTODOS	14
5.1. Área de estudio	14
5.2. Trabajo en campo	16
5.3. Trabajo de laboratorio	20
6. RESULTADOS	22
6.1. Posición taxonómica de <i>Leidyana</i> sp. parásita de <i>C. ictus</i>	22
6.2. Descripción de <i>Leidyana</i> sp. parásita de <i>C. ictus</i>	23
6.3. Trofozoítos	23
6.4. Gamontes	24
6.5. Asociaciones	26
6.6. Gametoquistes	27
6.7. Ooquistes	29
6.8. Posición taxonómica de <i>Conocephalus ictus</i>	30
6.9. Registros previos para México	31
6.10. Distribución de <i>Leidyana</i> sp. en el tracto digestivo de <i>C. ictus</i>	32
6.11. Prevalencia	32
6.12. Variación temporal de la prevalencia	33
6.13. Carga parasitaria	34
7. DISCUSIÓN	36
8. CONCLUSIONES	43
9. LITERATURA CITADA	46

Resumen

El presente trabajo tuvo como objetivo contribuir con la taxonomía y diversidad de las eugregarinas en el país, mostrando los patrones de distribución, prevalencia y variación temporal en el ortóptero *Conocephalus ictus*. Se revisaron un total de 351 organismos de *C. ictus* recolectados en tres sitios del municipio de Tlanchinol, Hidalgo durante seis meses del año 2015, catalogando el sexo y estado de desarrollo. Se les extrajo el intestino el cual se dividió en tres regiones: anterior, media y posterior. Cada región fue revisada para separar a las eugregarinas anotando la distribución espacial que presentaron. Se determinó la carga parasitaria de los huéspedes categorizándola en cuatro niveles: ausencia, infección baja, infección moderada e infección alta. Las eugregarinas fueron identificadas de acuerdo a sus estadios de desarrollo. Se aplicaron técnicas de tinción como hematoxilina de Harris y se obtuvieron sus datos morfométricos. Se identificó a la especie *Leidyana* sp. predominante en el intestino medio. La prevalencia entre sitios tuvo poca variación; de la misma manera, las diferencias de infección entre machos y hembras fueron del 7.6%. La prevalencia entre adultos y juveniles mostró una diferencia del 27.1%. La variación temporal mostró también diferencias que se asociaron al régimen de lluvias que se presentó en el año. La carga parasitaria fue variable y se observaron oscilaciones en la frecuencia de los huéspedes sanos y los huéspedes que presentaron infección alta (>30 células). Se concluye que la simbiosis entre las eugregarinas y los individuos de la especie *C. ictus* estuvo presente en el municipio de Tlanchinol, Hidalgo, siendo menores las diferencias en la prevalencia entre los sexos que las que ocurren con respecto a los estados de madurez.

Abstract

The main objective of the present work was to study the taxonomy and eugregarinid diversity in Mexico by showing its distribution pattern through the gut, and also the prevalence and temporal variation in the orthopteran *Conocephalus ictus*. A total of 351 organisms collected in three localities of the municipality of Tlanchinol, Hidalgo were revised in a six-month period. The sex and life cycle stages of hosts were recorded. For each individual the gut was separated and divided in the foregut, midgut and hindgut regions. Each region was observed to find the eugregarines and analyze their distribution across the gut. The parasites load was checked in the hosts. The eugregarines were identified according to their development stages, with the aid of stain techniques and morphometric data. The eugregarine inhabiting the digestive tract of *C. ictus* was identified as *Leidyana* sp. The midgut was the region where the parasites were more common. The prevalence between sites had few variation, as well as the differences in the prevalence between males and females which had a difference of 7.6%. The prevalence between the development stages showed a difference of 27.1%. The temporal variation of parasites showed differences which could be related with rainy and dry months. The parasite load was variable with changes in the number of healthy hosts and heavy-load hosts (>30 cells). It is concluded that the symbiotic relationship between eugregarines and *C. ictus* individuals were present in the municipality of Tlanchinol, Hidalgo. The difference in the prevalence values between sexes were minimal and between host stages the differences were clearly higher.

1. Introducción

El phylum Apicomplexa Levine, 1970 comprende un grupo diverso de eucariontes unicelulares que parasitan las cavidades corporales y tejidos de los metazoos (Leander *et al.*, 2003) y cuenta con aproximadamente 6000 especies descritas (Morrison, 2009). Estos parásitos se caracterizan por la presencia de un complejo apical en el estadio infectivo, el cual está compuesto por anillos polares, conoide, roptrías, micronemas, microtúbulos subpeliculares y uno o más microporos (Levine, 1988; Morrison, 2009). Los parásitos de este grupo son responsables de muchas enfermedades de importancia médica y veterinaria como la malaria, toxoplasmosis y coccidiosis (Sam-Yellowe, 1996).

La clasificación de los Apicomplexa se basa principalmente en características fenotípicas y los grupos actuales se formaron bajo un esquema utilitario en lugar de reflejar su historia evolutiva, por tal motivo, el arreglo taxonómico actual no es claro (Ellis *et al.*, 1998 en Morrison, 2009; Tenter *et al.*, 2002).

Actualmente, los parásitos de este phylum están clasificados en cuatro subclases: gregarinas, coccidios, hemosporidios y piroplásmidos (Levine, 1988; Morrison, 2009; Adl *et al.*, 2012).

1.1. Subclase Gregarinasina Dufour, 1828

Las gregarinas representan el linaje más primitivo dentro del phylum Apicomplexa (Carreno *et al.*, 1999; Perkins *et al.*, 2002; Clopton, 2009; Schrével & Desportes, 2013a). Las características que diferencian a las gregarinas del resto de los Apicomplexa son: la presencia de un trofozoíto usualmente extracelular; la asociación sexual que ocurre entre dos gamontes haploides, la cual se conoce

como sicigia; la formación de un quiste o gametoquiste en donde la gamogonia comienza a través de un proceso de división múltiple conocido como esquizogonia y la producción de un número igual de gametos masculinos y femeninos capaces de fertilizarse dentro del quiste (Schrével & Desportes, 2013a).

Al igual que los demás miembros del phylum, las gregarinas presentan un estadio conocido como "zoito" (p. e. esporozoíto, trofozoíto), el cual es la fase infectiva (Schrével & Desportes, 2013a) (Fig. 1, a). Los gamontes y trofozoítos son reconocidos como esporozoítos modificados (Levine, 1971) y por tanto su nombre solo fue asignado para diferenciar la fase de desarrollo en la que se encuentran dentro de la misma etapa de su ciclo de vida (Clopton, 2002).

Las gregarinas infectan invertebrados y urocordados (Levine, 1988; Clopton, 2002; Schrével & Desportes, 2013a). Sin embargo, la mayor diversidad de estos parásitos se ha registrado para los poliquetos en los ambientes marinos y en los insectos y miriápodos en los ambientes terrestres (Clopton, 2002; Schrével & Desportes, 2013a).

Levine (1988) registró un total de 231 géneros de gregarinas con aproximadamente 1600 especies descritas. Sin embargo, dicha cifra está altamente subestimada con respecto al número real de especies existentes, que se piensa puede ser cercana al millón (Schrével & Desportes, 2013a). La diversidad de gregarinas está dada en relación a la diversidad de huéspedes que parasitan (Levine, 1988; Schrével & Desportes, 2013a). Se han reportado gregarinas para 3124 especies de invertebrados, que corresponde a menos del 1% de su diversidad actual (Levine, 1988; Clopton, 2002; Schrével & Desportes, 2013a).

La subclase Gregarinasina Dufour, 1828, está dividida en tres órdenes: Archigregarinorida Grassé, 1953, Eugregarinorida Léger, 1900 y Neogregarinorida Grassé, 1953.

1.2. Orden Eugregarinorida Léger, 1900

El orden Eugregarinorida está representado por parásitos de invertebrados marinos, dulceacuícolas y terrestres (Desportes, 2013). El orden está dividido en dos subórdenes: Aseptatorina Chakravarty, 1959 y Septatorina Lankester, 1885. El sitio de infección del suborden Aseptatorina es generalmente extraintestinal, mientras que en el suborden Septatorina, el sitio de infección se encuentra en el tracto digestivo (Desportes, 2013).

Las características que definen al orden Eugregarinorida son la ausencia de merogonia y la presencia de gamogonia y esporogonia (Clopton, 2002). El ciclo de vida básico de las eugregarinas se diferencia en tres fases: la fase vegetativa que abarca desde los zoitos y hasta los trofozoítos y gamontes maduros (Fig. 1, a-e); la fase sexual en la cual ocurre la gamogonia (Fig. 1, f-g) y la fase de esporogonia, o fase esporogénica (Fig. 1, h-j), que abarca desde los cigotos y hasta la espora que contiene zoitos (Schrével & Desportes, 2013a) (Fig. 1).

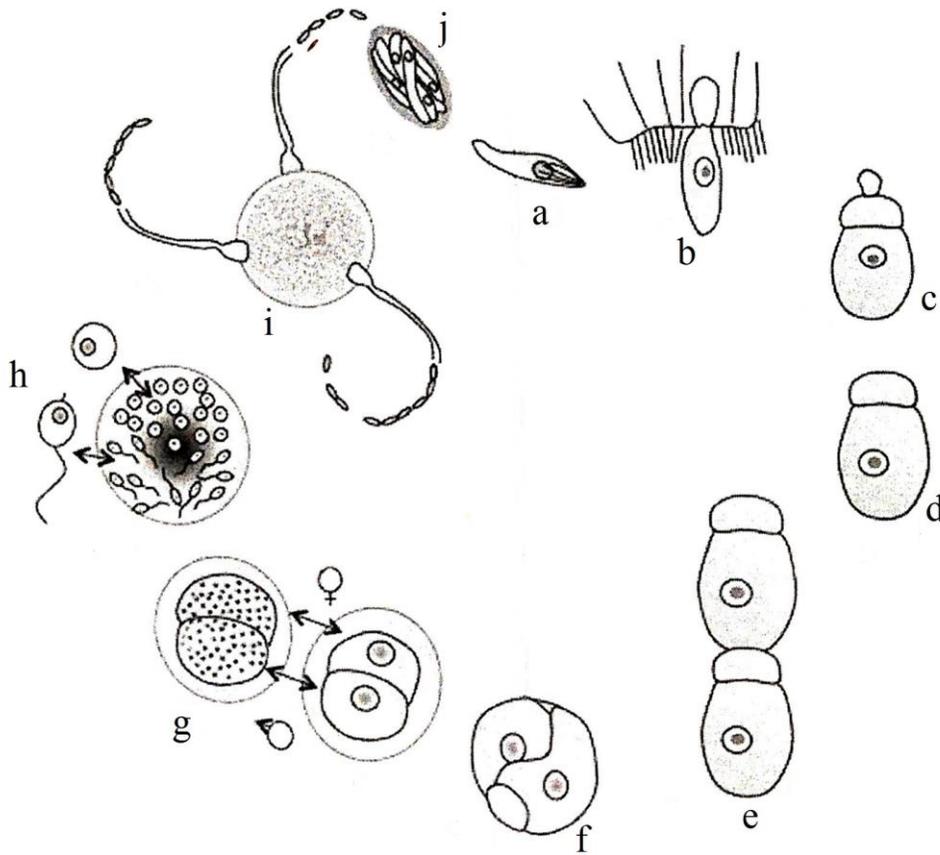


Figura 1. Ciclo de vida básico de gregarina septada con gamontes asociados caudofrontalmente. a) esporozoíto infectivo, b) trofozoíto inmaduro, c) trofozoíto maduro, d) gamonte, e) asociación caudofrontal, f) sicigia, g) gametoquiste, h) cigotos dentro del gametoquiste, i) gametoquiste en dehiscencia, j) espora con zoítos (modificado de Desportes, 2013)

Este grupo parasita principalmente artrópodos y anélidos, no obstante, se han registrado algunas especies en los tunicados (Clopton, 2002; Schrével & Desportes, 2013c).

1.3. Suborden Septatorina Lankester, 1885

Las especies del suborden Septatorina se caracterizan por presentar trofozoítos con un septo que divide a la célula en tres segmentos: el epimerito, el protomerito y el deuteromerito (Levine, 1988; Clopton, 2002; Schrével & Desportes, 2013c). El

deuteromerito es la región de la célula que contiene el núcleo (Schrével & Desportes, 2013c).

La mayoría de las especies dentro del suborden Septatorina parasitan artrópodos (Clopton, 2002; Schrével & Desportes, 2013c). La diseminación de las esporas dentro de este grupo ocurre fuera del huésped, el cual libera gametoquistes al medio ambiente a través de las heces. La infección con eugregarinas se da mediante la ingesta de las esporas por parte de un nuevo huésped (Schrével & Desportes, 2013b).

En este suborden se han descrito más de 150 géneros y alrededor de 1500 especies, sin embargo, esta cifra está subestimada en comparación al número real de especies existentes ya que las gregarinas parasitan a los grupos de artrópodos más diversos que existen, como por ejemplo el orden Coleoptera (Triplehorn & Johnson, 2005; Hunt *et al.*, 2007; Schrével & Desportes, 2013c).

La clasificación de las superfamilias dentro del suborden Septatorina está basada principalmente en el tiempo de asociación de los gamontes (asociación temprana o tardía) y el tipo de asociación presicigial que presentan (frontal, frontolateral, lateral o caudofrontal) (Clopton, 2009; Desportes, 2013).

Actualmente se reconocen cuatro superfamilias: Gregarinoidea (Chakravarty, 1960), Stenophoroidea (Chakravarty, 1960), Stylocephaloidea Clopton, 2009 y Fusionidoidea (Stejskal, 1965), las cuales se establecieron considerando su ciclo de vida, datos morfológicos y moleculares (Clopton, 2009; Desportes, 2013).

1.4. Familias de eugregarinas parásitas de insectos

En insectos, las eugregarinas parasitan predominantemente las cavidades entéricas (Lange & Lord, 2012; Desportes, 2013), y se han encontrado en 22 de

los 32 órdenes existentes de insectos (Letsch *et al.*, 2012; Desportes, 2013; Misof *et al.*, 2014), habiéndose registrado especies de las cuatro superfamilias de eugregarinas. Para la superfamilia Gregarinoidea, las familias reportadas incluyen a Gregarinidae, Hirmocystidae, Blabericolidae, Kofoinidae, Leidyanidae y Didymorphidae; para la superfamilia Stylocephaloidea, se incluyen las familias Stylocephalidae, Amphiplatysporidae y Actinocephalidae; en la superfamilia Stenophoroidea se incluyen las familias Sphaeroystidae, Brustiosporidae y Pyxiniidae; finalmente, en la superfamilia Fusionidoidea se incluyen las familias Fusionidae, Acutidae y Monoicidae (Desportes, 2013).

1.5. Familias de eugregarinas parásitas de ortópteros

Se han reportado infecciones por eugregarinas en los ortópteros pertenecientes a los subórdenes Ensifera y Caelifera (Desportes, 2013). Dentro del suborden Ensifera, las familias en las que se han registrado eugregarinas son: Gryllidae, Mogoplistidae, Phalangopsidae, Podosirtidae, Rhaphidiophoridae, Tettigoniidae, Gryllotalpidae, Stenopelmatidae y Trigonidiidae. En el suborden Caelifera, las familias con registros de eugregarinas son: Acrididae, Pyrgomorphidae, Romaleidae, Tetrigidae, Lentulidae y Tridactylidae.

Las superfamilias de eugregarinas parasitando ortópteros son Gregarinoidea, en donde se han registrado las siguientes familias: Gregarinidae, Leidyanidae, Hirmocystidae y en la superfamilia Stylocephaloidea se han registrado especies en las familias Actinocephalidae y Amphiplatysporidae.

1.6. Estudios sobre la prevalencia, distribución y variación temporal de las eugregarinas en insectos

Se han abordado la taxonomía, morfología e historia de vida de las eugregarinas pero poco se conoce sobre su patogenicidad, prevalencia e influencia del huésped (Semans, 1941; Zuk, 1987, 1988; Brooks & Jackson, 1990 en Johny *et al.*, 2000; Sienkiewicz & Lipa, 2009).

La infección y prevalencia de las eugregarinas varía respecto a los cambios en el medio interno del huésped que habitan. Dichos cambios se ven alterados por factores del huésped como la dieta, así como la biota del tracto digestivo, historia de vida, estacionalidad y el hábitat (Hussain *et al.*, 2013). Los factores que influyen en la prevalencia de las eugregarinas en sus huéspedes pueden ser intra e interespecíficas (Mlynarek *et al.*, 2012).

Los estudios de la prevalencia y distribución de eugregarinas en insectos han sido estudiados principalmente en los órdenes Odonata, Coleoptera y Diptera (García *et al.*, 1994; Sienkiewicz & Lipa, 2009; Cielocha *et al.*, 2011; Mlynarek *et al.*, 2012). En ortópteros Semans (1941) aportó la prevalencia de las eugregarinas por sexo y estado de desarrollo. Zuk (1987) refirió la prevalencia total, por sexo y datos sobre la variación de la prevalencia. Clopton *et al.* (2004) incluyeron solamente la prevalencia total de la eugregarina *Naiadocystis phykoterion* que parasita al ortóptero *Paratettix mexicanus*.

Respecto a la distribución de las eugregarinas en el tracto digestivo de los ortópteros se ha reportado que el sitio predominante de infección corresponde al intestino medio y ciegos gástricos. Los gametoquistes se han registrado a lo largo del intestino medio y posterior. La intensidad de la infección se ha correlacionado

con la distensión del intestino y la abundancia de la vegetación (Semans, 1941; Desportes, 2013).

2. Antecedentes

En México existen muy pocos estudios de las eugregarinas asociadas a insectos, existiendo solo dos trabajos en los que se han registrado especies de gregarinas.

Zurita-Ramón (1969), revisó a los gregarínidos del ortóptero *Acheta assimilis* en los estados de Veracruz y Coahuila, y registró 13 especies y basó su identificación en la morfología y los datos morfométricos de los gamontes, caracteres que de acuerdo a Levine (1988), Clopton (2002, 2009) y Desportes (2013) son obsoletos para poder diagnosticar a los géneros y especies de las eugregarinas.

Reyes-Villanueva *et al.* (2013) aportaron el primer registro para México de *Ascogregarina taiwanensis* parasitando al mosquito *Aedes albopictus* en los estados de Nuevo León y Tamaulipas.

3. Justificación

El sistema simbiótico gregarina-insecto no ha sido suficientemente estudiado, y la información de las interacciones entre estos parásitos y los ortópteros es escasa, incluso a nivel mundial. En México, solo existe un estudio de gregarinas en ortópteros, donde se revisaron los gregarínidos en el ortóptero *Acheta assimilis* en los estados de Veracruz y Coahuila (Zurita-Ramón, 1969). El presente trabajo tiene como objetivo ampliar el conocimiento de la diversidad, prevalencia y distribución dentro del tracto digestivo de las eugregarinas en ortópteros en particular en la especie *Conocephalus ictus* (Scudder, 1875) (Orthoptera: Tettigoniidae) en el municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México.

4. Objetivos

4.1. Objetivo General

Contribuir al conocimiento del sistema simbiote gregarina-ortóptero en México, desde las perspectivas taxonómica, de prevalencia de la infección, así como aspectos de su distribución en el intestino del huésped.

4.2. Objetivos particulares

Contribuir al conocimiento de la diversidad de eugregarinas en México a través de la identificación de las eugregarinas (Apicomplexa: Eugregarinorida) de *Conocephalus ictus* (Orthoptera: Tettigoniidae) considerando los caracteres citológicos de las fases del ciclo de vida.

Describir la distribución de los estadios del ciclo de vida, en el tracto digestivo de *C. ictus*.

Calcular la prevalencia total de las eugregarinas y comparar los datos en tres sitios de muestreo.

Calcular la prevalencia de las eugregarinas en los individuos machos y hembras, juveniles y adultos de *C. ictus*.

Describir la variación temporal de la prevalencia de eugregarinas en tres sitios de muestreo.

5. Métodos

5.1. Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el municipio de Tlanchinol (20° 50' – 21° 12' N; 98° 30' – 98° 45' O), ubicado al norte del estado de Hidalgo, México, en la región conocida como la Huasteca Hidalguense (Fig. 2), dentro de la provincia Sierra Madre Oriental, subprovincia Carso Huasteco (Luna-Vega *et al.*, 1994; Cervantes *et al.*, 2002; INEGI, 2009). Colinda al norte con el estado de San Luis Potosí, al sur con el municipio de Calnali, al poniente con el municipio de Lolotla y al oriente con los municipios de Huazalingo, San Felipe Orizatlán y Huejutla (Luna-Vega *et al.*, 1994; INEGI, 2009; Aguilar-López *et al.*, 2013).

El municipio se encuentra a un rango de altitud de 200 a 1900 m.s.n.m., con una extensión aproximada de 380 km² y presenta una topología abrupta dominada por sierras en donde existen rocas de tipo ígnea extrusiva como son basalto, toba ácida y brecha volcánica, y rocas sedimentarias como son lutita-arenisca, caliza-lutita y calizas. Los suelos dominantes son el leptosol, regosol, phaeozem y umbrisol. La vegetación predominante corresponde al bosque mesófilo de montaña, seguido de selva, y presenta además áreas de uso agropecuario que abarcan el 40.6% de su territorio (Luna-Vega *et al.*, 1994; INEGI, 2009; Pedraza *et al.*, 2010). Las especies arbóreas nativas más predominantes en el bosque mesófilo son: *Liquidambar macrophylla*, *Magnolia schiedana*, *Pinus greggi*, *Pinus patula*, *Quercus eugenifolia*, *Podocarpus reichei*, *Alnus acuimata*, *Clethra macrophylla* y *Cyathea* spp. En la selva, las especies más conspicuas son *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Carpodiptera ameliae*, *Ceiba pentandra*,

Coccoloba barbadensis, *Dendropanax arboreus*, *Ficus padifolia*, *Ficus tecolutensis*, *Manikara zapota*, *Mirandaceltis monoica*, *Pithecellobium arboreum* y *Pouteria* sp. (Luna-Vega *et al.*, 1994; Puig, 1991 en Aguilar-López *et al.*, 2013).

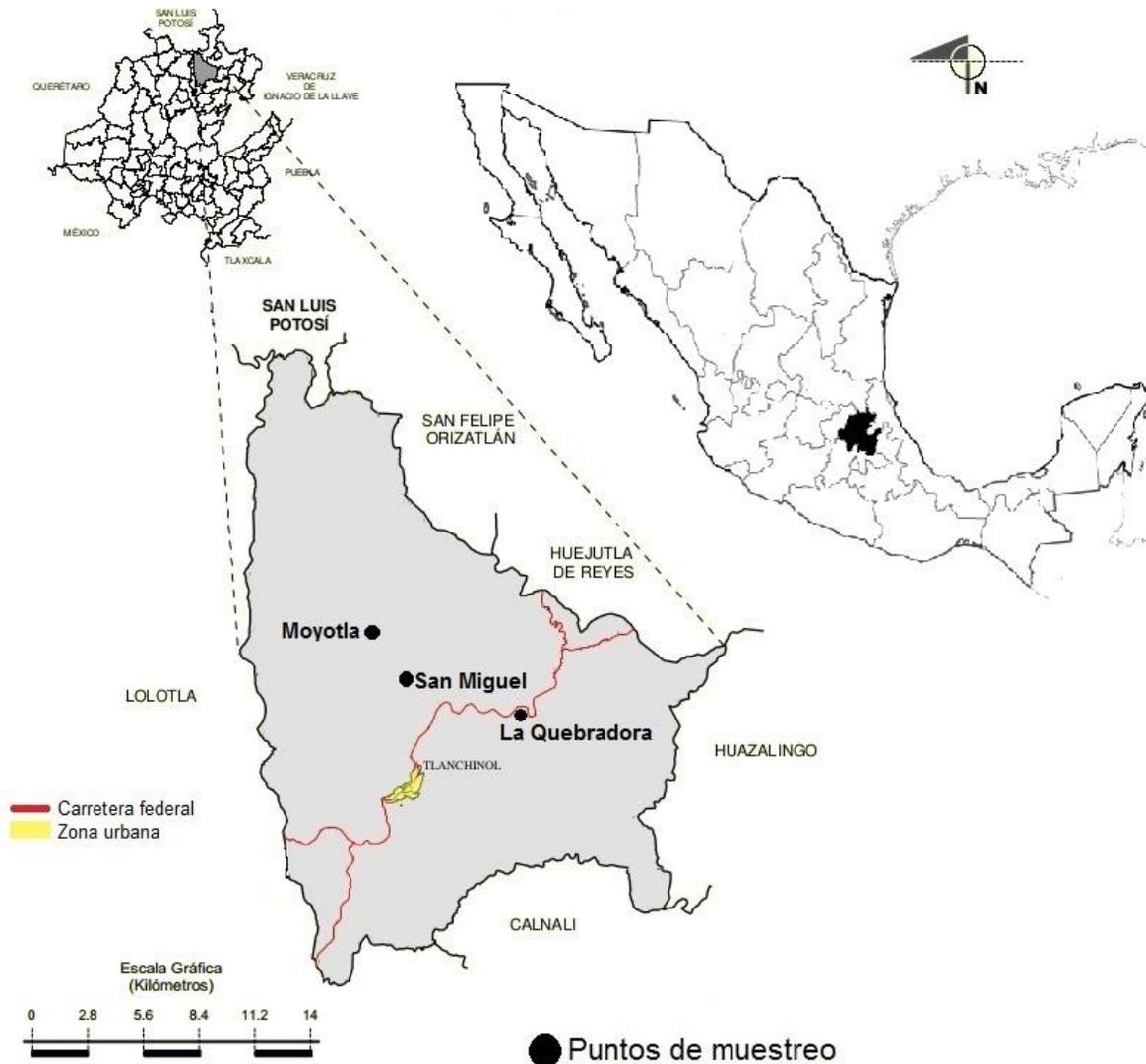


Figura 2. Municipio de Tlanchinol, Hidalgo, con los tres puntos donde se realizaron los muestreos (Modificado de INEGI, 2009)

El clima predominante es semicálido húmedo con lluvias todo el año (ACf), con un rango de precipitación de 1900–2100 mm y un rango de temperaturas de 16 a 24°C (INEGI, 2009). Presenta un régimen de lluvias intermedio con canícula y verano fresco isotermal (Luna-Vega *et al.*, 1994).

5.2. Trabajo en campo

Se recolectaron mensualmente ortópteros en distinto estadio de desarrollo de la especie *Conocephalus ictus* (Scudder, 1875) durante un lapso de seis meses (abril-septiembre de 2015) en tres sitios que presentan pastizal inducido para ganadería (Tabla 1, Fig. 2).

Tabla 1. Sitios de muestreo en Tlanchinol, Hidalgo

Localidad	Coordenadas (N, O)	Altitud (msnm)	Grado de perturbación	Altura aproximada del pastizal (cm)
1. San Miguel	21.034481, -98.657876	821	Baja	50
2. Moyotla	21.054085, -98.670102	1143	Media	20-30
3. La Quebradora	21.025511, -98.607885	1105	alta	10-20

Los sitios fueron elegidos con base en el grado de perturbación que presentaban. El primer sitio de muestreo (San Miguel) es el sitio más conservado y presenta pastizales altos (50 cm aprox.) (Fig. 3).



Figura 3. A) Imagen satelital de “San Miguel”, la flecha señala el sitio de muestreo, B) Panorámica del sitio de muestreo (Imagen satelital obtenida de Google Earth)

El segundo sitio de muestreo (Moyotla), presenta un grado de perturbación media con respecto a los otros dos sitios, con pasturas de talla media (20-30 cm aprox.) (Fig. 4).



Figura 4. A) Imagen satelital de “Moyotla”, la flecha señala el sitio de muestreo, B) Panorámica del sitio de muestreo (Imagen satelital obtenida de Google Earth)

El tercer sitio de muestreo (La Quebradora), tiene un grado de perturbación alta y presenta pasturas de talla pequeña (10-20 cm aprox.) (Fig. 5).



Figura 5. A) Imagen satelital de “La Quebradora”, la flecha señala el sitio de muestreo, B) panorámica del sitio de muestreo (Imagen satelital obtenida de Google Earth)

Se recolectaron 20 ortópteros por sitio de acuerdo con los criterios de Zuk (1987), Clopton *et al.*, (2004) y Cielocha *et al.*, (2011). Para la recolecta de los ortópteros

se usaron redes de golpeo entomológicas (Lipa *et al.*, 1996; Kula & Clopton, 1999; Johny *et al.*, 2000; Lange & Wittenstein, 2002; Modak *et al.*, 2008; Hussain *et al.*, 2013). Los organismos recolectados fueron colocados en recipientes de plástico de boca ancha de 2 L de capacidad en los cuales se colocaron hierbas del sitio de muestreo. Los recipientes se taparon con gasas y fueron transportados al Laboratorio de Protozoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM para la revisión de los organismos.

5.3. Trabajo de laboratorio

Los ortópteros recolectados se sacrificaron utilizando acetato de etilo en la primera recolecta y por decapitación en los subsecuentes muestreos. Se registró el estado de madurez (juvenil o adulto) y el sexo de cada individuo con base en la morfología externa de la genitalia. Se extrajo el tracto digestivo, desde el esófago y hasta el recto, y se transfirió a solución salina fisiológica (NaCl 0.9% comercial) en una caja de Petri (Canning, 1956; Zuk, 1987; Clopton *et al.*, 2004).

El tracto digestivo fue separado en tres regiones: anterior, media y posterior. Las tres secciones fueron revisadas con microscopios estereoscópico y óptico con el fin de localizar las eugregarinas, anotando las fases del ciclo de vida (gamontes, sicigias, gametoquistes) que se encontraron en cada una de las regiones del intestino examinadas para obtener datos de frecuencias.

La carga parasitaria con eugregarinas se registró de la siguiente manera: ausencia (0 células), infección baja (1-10 células), infección moderada (11-30 células) e infección alta (>30 células), utilizando el criterio de Zuk (1987).

Para la identificación del parásito se consideraron las fases del ciclo de vida de las eugregarinas (trofozoítos, gamontes, asociaciones, sicigias, gametoquistes y esporoquistes).

Los gametoquistes se aislaron del tracto digestivo de los ortópteros sacrificados o de las heces de los huéspedes que aún permanecían vivos, y se colocaron en cámaras húmedas para permitir su desarrollo y observar su tipo de dehiscencia. Se registraron los datos morfométricos como la longitud y ancho de los protomeritos y deuteromeritos en los trofozoítos, gamontes y sicigias y se realizó el registro microfotográfico con una cámara digital NIKON DIGITAL SIGHT DS2Mv adaptada a un microscopio NIKON LABOPHOT-2. Con el fin de destacar las estructuras y organelos de importancia taxonómica se realizaron las siguientes técnicas de tinción: hematoxilina de Harris, hematoxilina-Eosina, Giemsa y técnica de NMF (Lee *et al.*, 1985). Para la identificación y descripción de los parásitos se consultó a Clopton (2002, 2004, 2009), Desportes (2013) y Schrével & Desportes (2013c).

Se calcularon las prevalencias de los eugregarínidos, definidas como el número de huéspedes infectados con al menos una especie particular de un parásito (Margolis *et al.*, 1982; Bush *et al.*, 1997; Mlynarek *et al.*, 2012). Las prevalencias se calcularon para el número total de individuos recolectados durante el estudio, los tres puntos de muestreo, el sexo y los estados de madurez. Finalmente, se graficaron las prevalencias de los tres puntos de muestreo durante los seis meses. Todos los cálculos y gráficas se realizaron con el software GraphPad Prism Versión 6.01 para Windows.

6. Resultados

6.1. Posición taxonómica de *Leidyana* sp. parásita de *C. ictus*

Se registró una especie de eugregarina en el presente estudio, *Leidyana* sp. (Figs. 6-10). La estructura taxonómica basada en Clopton (2002, 2009), Desportes (2013) y Schrével & Desportes (2013c) es la siguiente:

Phylum Apicomplexa Levine, 1970

Clase Conoidasida Levine, 1980

Subclase Gregarinasina Dufour, 1828

Orden Eugregarinorida Léger, 1900

Suborden Septatorina Lankester, 1885

Superfamilia Gregarinoidea sensu Clopton, 2009

Familia Leidyaniidae Kudo, 1954

Genero *Leidyana* Watson, 1915

Leidyana sp.

El género *Leidyana* se caracteriza por presentar trofozoítos y gamontes “solitarios” divididos en protomerito y deuteromerito, por un septo. Presentan un epimerito simple y globular en su fase trófica y forman asociaciones presicigiales gamónticas caudofrontales tardías que dan lugar a la formación de la sicigia. Los gametoquistes presentan un epiquiste hialino, con dehiscencia a través de esporoductos que liberan esporas elongadas y simétricas generalmente de tipo doliforme en cadenas de tipo “monete” por extrusión.

Todos los miembros de la familia Leidyaniidae parasitan insectos, principalmente lepidópteros y ortópteros (Clopton, 2002; Desportes, 2013).

6.2. Descripción de *Leidyana* sp.

Los datos morfométricos se muestran en la Tabla 2.

6.3. Trofozoítos (Fig. 6, A-D)

Los trofozoítos inmaduros con deuteromerito esférico y núcleo central; septo visible y protomerito ovoide. Los trofozoítos maduros presentaron un deuteromerito elíptico con núcleo visible y gránulos dispersos, su longitud promedio fue de 32.08 μm y el ancho promedio fue de 19.94 μm . Su protomerito ovoide con una longitud promedio de 12.25 μm y un ancho promedio de 18 μm . El epimerito largo y estrecho, con forma deltoide y presentó una longitud promedio de 27.6 μm y un ancho máximo de 8.75 μm . Todos los trofozoítos solitarios sin asociarse se encontraron fijados al epitelio ventricular del huésped (Fig. 6, D).

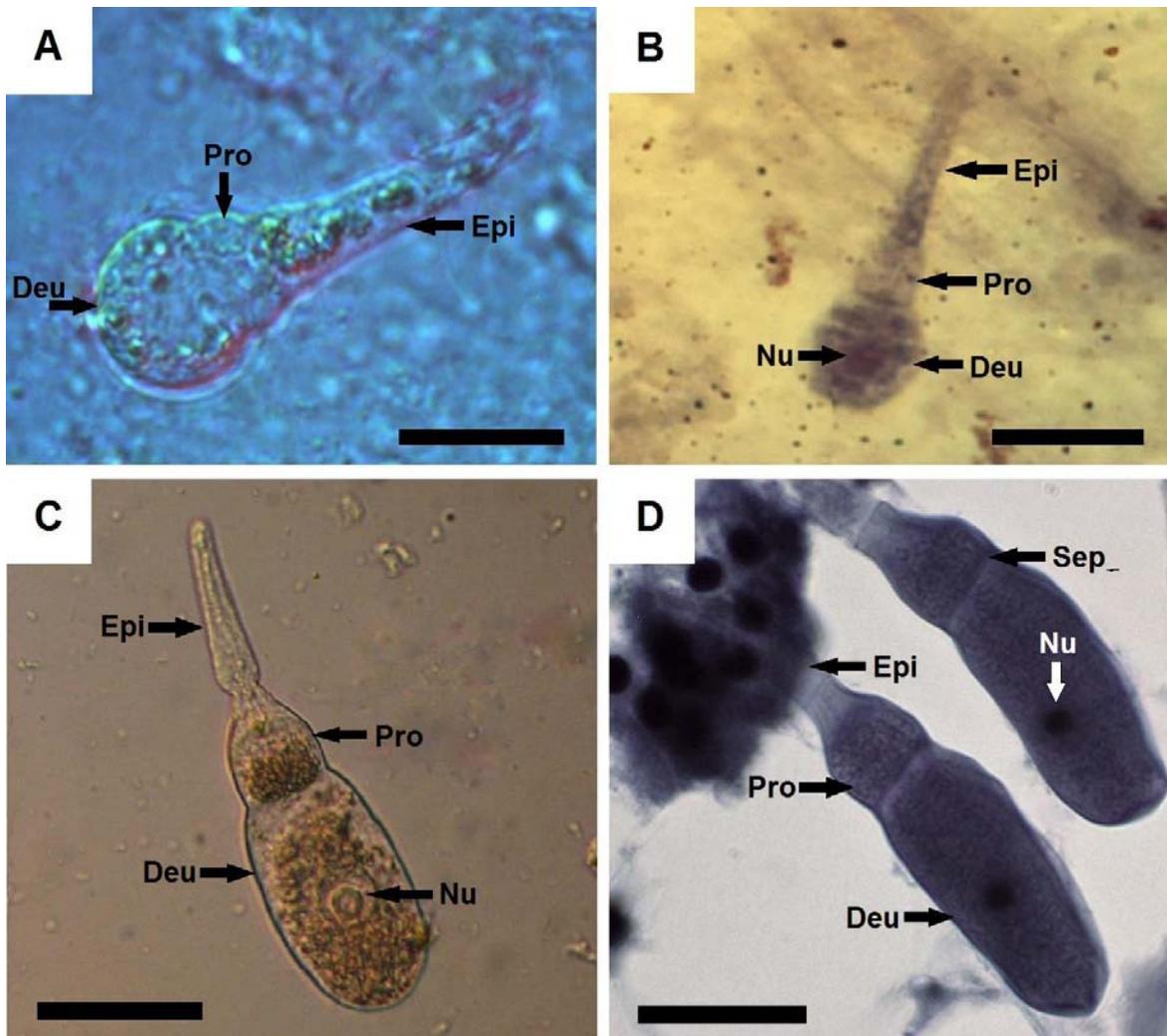


Figura 6. Trofozoítos de *Leidyana* sp. A) Trofozoíto inmaduro en vivo (barra=10 μ m), B) Trofozoíto inmaduro en técnica de hematoxilina de Harris (barra=10 μ m), C) Trofozoíto maduro en vivo (barra=25 μ m), D) Trofozoítos maduros unidos al epitelio de *C. ictus*, técnica NMF (nigrosina-cloruro de mercurio-formol) (barra=20 μ m). Epi – epimerito, Pro – protomerito, Deu – deuteromerito, Nu – núcleo, Sep – septo.

6.4. Gamontes (Fig. 7, A-C)

Se encontraron libres sin ningún tipo de asociación, localizados principalmente en el intestino medio. Epimerito ausente que se pierde cuando el trofozoito madura. Protomerito ancho de forma ovoide con margen transversal posterior, su longitud promedio fue 33.17 μ m y su ancho promedio fue de 51.55 μ m. El deuteromerito

presentó una forma elipsoide u obovoide que está densamente granulado; presentó una longitud promedio de 118.56 μm y un ancho promedio de 66.17 μm . El deuterozoito presentó un núcleo de posición variable con un diámetro promedio de 24.32 μm . El núcleo presentó un cariósoma que no siempre fue visible (Fig. 7, C).

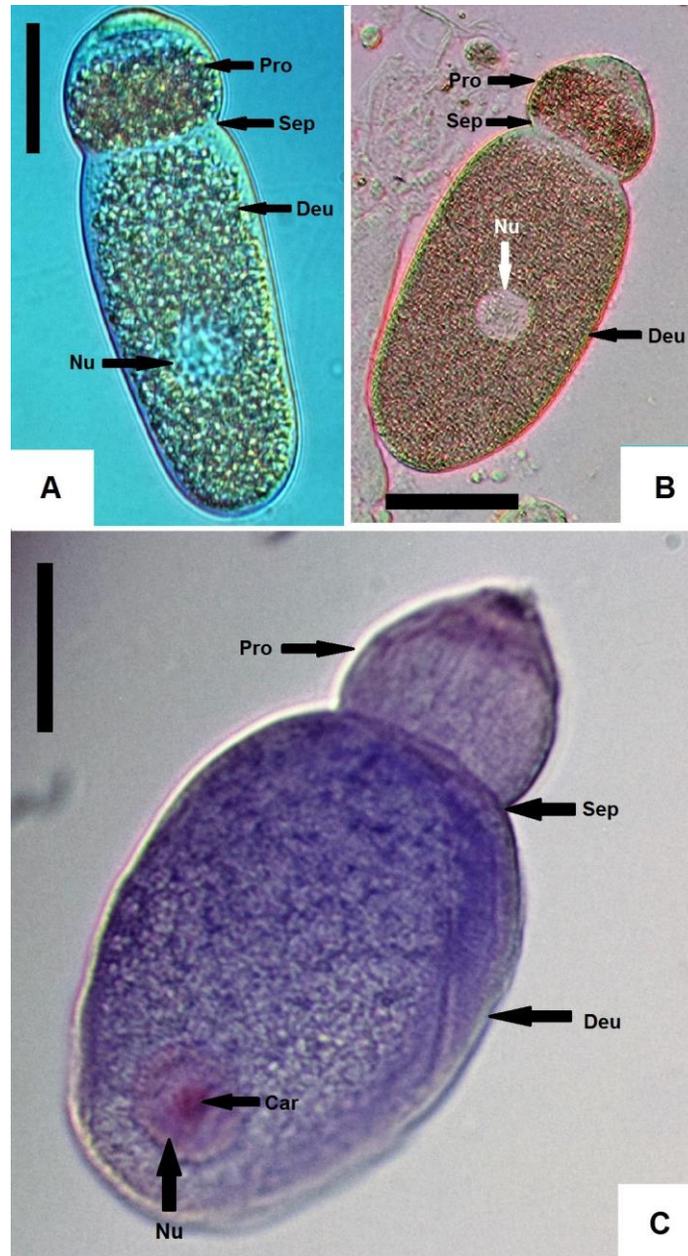


Figura 7. Gamontes de *Leidyana* sp. A) Gamonte joven en vivo (Barra=20 μ), B) gamonte maduro en vivo (Barra=70 μ), C) gamonte maduro en técnica de Giemsa (Barra=40 μ). Pro – protomerito, Deu – deuteromerito, Nu – núcleo, Sep – septo, Car – cariosoma.

6.5. Asociaciones (Fig. 8, A-D)

La asociación fue de tipo caudofrontal gamónica tardía, formada por un primito (en la región anterior) y un satélite (en la región posterior), que conduce a la

formación de la sicigia. Los primitos y satélites en asociación fueron morfológicamente similares a los gamontes libres, a excepción del ancho del deuteromero, el cual tuvo una talla promedio de 87.28 μm . El satélite presentó una talla ligeramente menor que el prímto. Tanto el prímto como el satélite se observaron densamente granulados. Las sicigias se formaron cuando ambas partes de la asociación se plegaron la una contra la otra, lo cual va a dar lugar a la formación del gametociste (Fig. 8, D).

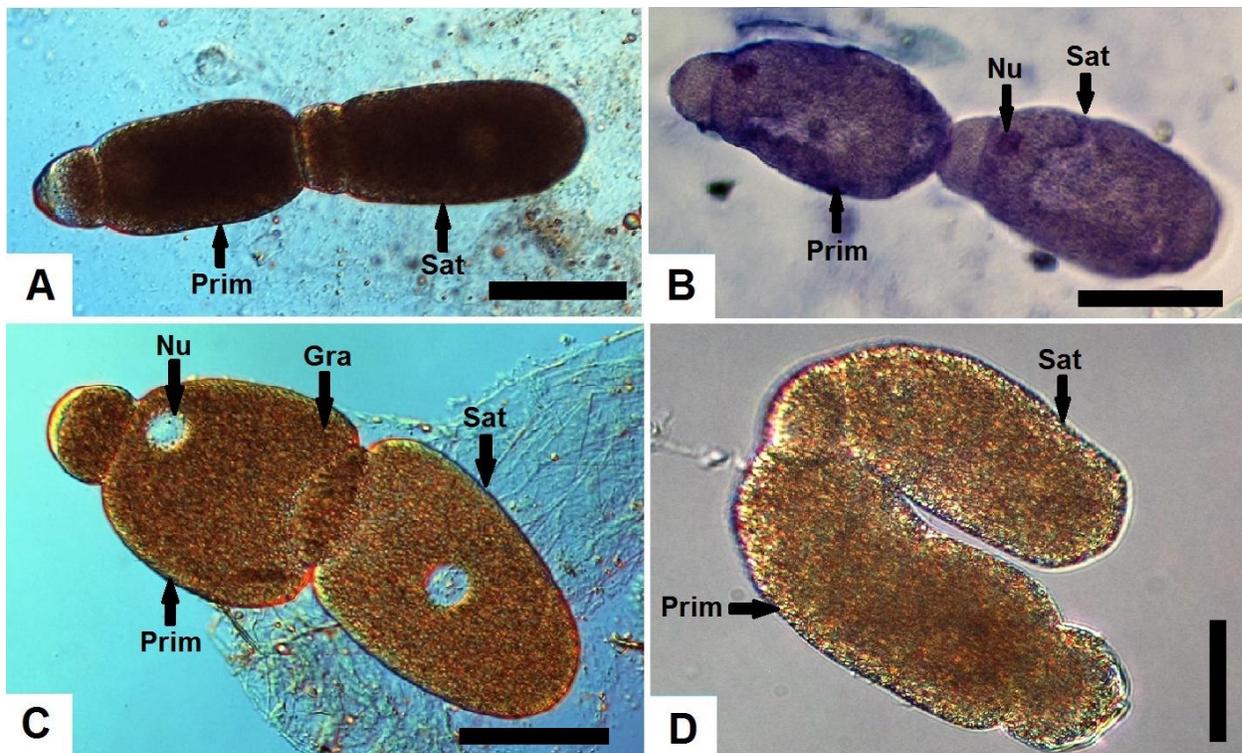


Figura 8. Asociaciones caudofrontales gamónicas y sicigia de *Leidyana* sp. A) Asociación en vivo (Barra=50 μm), B) Asociación en técnica de Giemsa (Barra=50 μm), C) Asociación en vivo (Barra=70 μm), D) Sicigia en vivo (Barra=40 μm). En todas las imágenes se muestra la variación fenotípica natural de las asociaciones. Prim – prímto, Sat – satélite, Nu – núcleo, Gra – gránulos.

6.6. Gametocistes (Fig. 9, A-F)

Con coloración blanquecina al microscopio estereoscópico. Con forma esférica o elipsoide, con un diámetro promedio de 131.7 μm . Presentaron un epiquiste hialino

(Fig. 9, A, C) con un grosor promedio de $36.84 \mu\text{m}$. La dehiscencia fue a través de esporoductos (de tres a cinco) en un lapso aproximado de 48 horas.

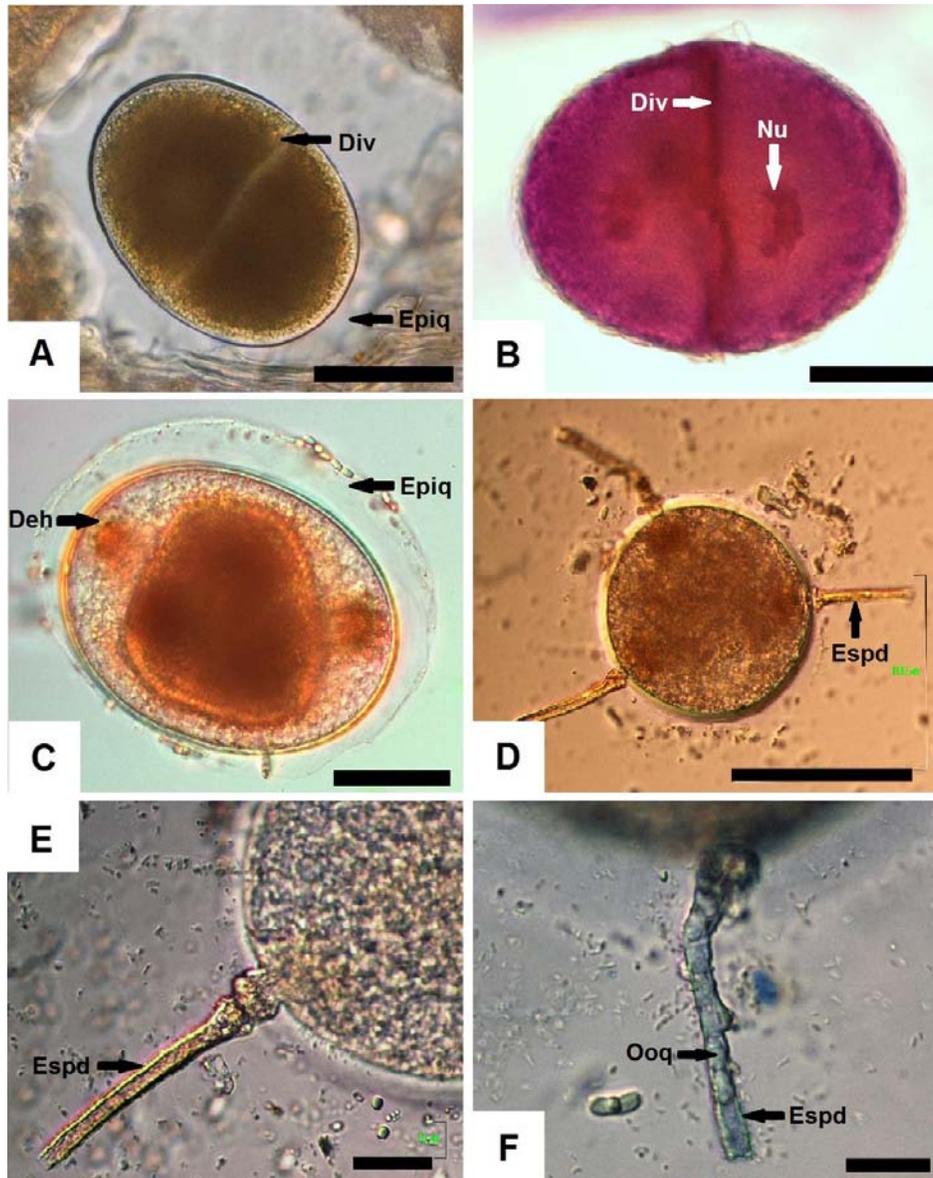


Figura 9. Gametoquistes de *Leidyana* sp. A) Gametoquiste inmaduro en vivo (Barra= $90 \mu\text{m}$), B) Gametoquiste inmaduro con técnica de hematoxilina-eosina (Barra= $70 \mu\text{m}$), C) Gametoquiste maduro pre-dehiscente en vivo (Barra= $50 \mu\text{m}$), D) Gametoquiste en dehiscencia en vivo (Barra= $100 \mu\text{m}$), E) Detalle del esporoducto en gametoquiste dehiscente (Barra= $20 \mu\text{m}$), F) Esporoducto expulsando ooquistes (Barra= $20 \mu\text{m}$). Epiq – epiquiste, Div – división, Nu – núcleo, Deh – dehiscencia, Espd – esporoducto, Ooq – ooquiste.

6.7. Ooquistes (Fig. 10, A-D)

Ooquistes extruidos a través de cadenas muy largas de tipo monete. Esporas axial y longitudinalmente simétricas de tipo doliforme. Tamaño y estructura uniforme. Presentaron una longitud promedio de $7.07 \mu\text{m}$, y el ancho máximo promedio fue de $3.76 \mu\text{m}$ y su ancho mínimo promedio fue de $2.35 \mu\text{m}$.

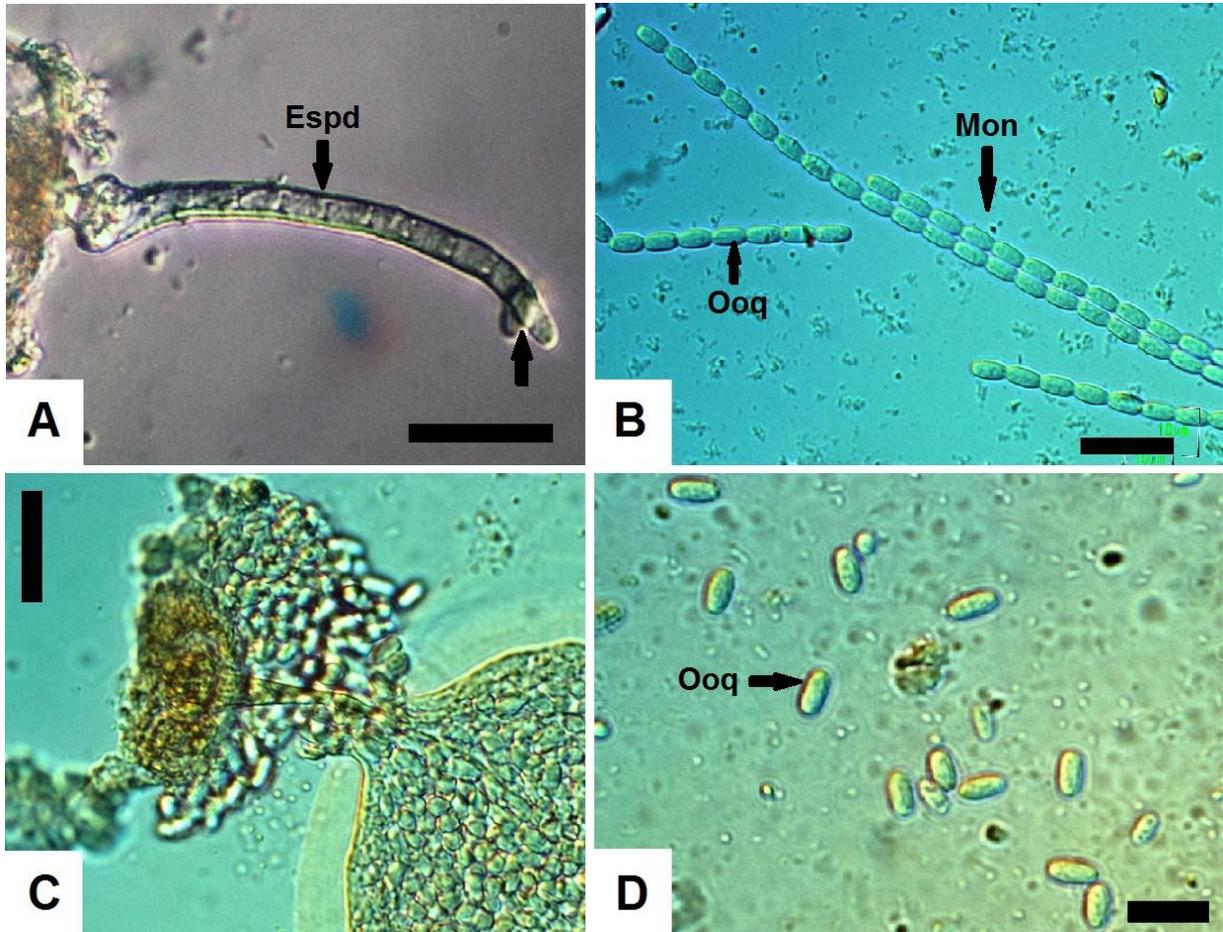


Figura 10. Ooquistes de *Leidyana* sp. A) Ooquistes siendo expulsados a través del esporoducto (Barra= $25 \mu\text{m}$), B) Cadenas de ooquistes de tipo “monete” (Barra= $20 \mu\text{m}$), C) Detalle de los ooquistes en el interior del gametoquiste (Bar= $30 \mu\text{m}$), D) Ooquistes individuales (Bar= $15 \mu\text{m}$). Espd – esporoducto, Ooq – ooquistes, Mon – cadena de tipo “monete”.

Tabla 2. Datos morfométricos de los estadios de *Leidyana* sp.

	Caracter	Mín	Máx	Prom	DE	n
Trofozoítos	Largo epimerito	21.7	35	27.6	4.9	11
	Ancho máximo epimerito	7	10.5	8.7	2.4	11
	Largo protomerito	10.5	17.5	12.25	2.9	11
	Ancho protomerito	13.5	24.5	18	3.7	11
	Largo deuteromerito	21	52.5	32	10.7	11
	Ancho deuteromerito	14	29.6	19.9	5.3	11
	Diámetro núcleo	3.5	14	8.7	3.6	11
Gamontes	Largo protomerito	14.3	51.1	33.1	8.2	38
	Ancho protomerito	20	105.7	51.8	22.6	38
	Largo deuteromerito	42.9	300.3	118.5	52.3	38
	Ancho deuteromerito	21	185.9	66.1	41.6	38
	Longitud del septo	28.6	100.1	60.2	28.7	38
	Diámetro núcleo	14.3	42.9	24.3	10.3	22
Sicigias (Primitos)	Largo protomerito	14.3	57.2	30.5	13.7	28
	Ancho protomerito	28.6	100.5	55.9	16	28
	Largo deuteromerito	57.2	214.5	116	32.4	28
	Ancho deuteromerito	28.6	178.7	87.2	31.1	28
	Diámetro núcleo	14.3	42.9	24.9	8.7	13
Sicigias (satélites)	Largo protomerito	21.4	50	32.5	6.7	28
	Ancho protomerito	28.6	88	55.4	13.8	28
	Largo deuteromerito	71.5	178.7	102.5	30.1	28
	Ancho deuteromerito	40	128.7	87.7	27.3	28
	Diámetro núcleo	14.3	35.7	23.8	7	12
Gametoquistes	Largo	64.7	185.9	131.7	38.1	12
	Ancho	43.7	157.3	109.4	32.8	12
	Ancho máximo epiquiste	10.3	71.5	36.8	25.1	7
	Ancho mínimo epiquiste	14	57.2	29.5	17.7	7
	Largo esporoducto	60.5	85	72.3	8.3	7
	Ancho máximo esporoducto	10.5	14	12.5	1.5	7
	Ancho mínimo esporoducto	5.25	7	6.1	0.8	7
Ooquistes	Largo	7	7.8	7.07	0.2	20
	Ancho medio	3.3	5.2	3.7	0.5	20
	Ancho terminal	2	3.3	2.3	0.3	20

Prom=promedio, DE=desviación estándar, n=número de individuos

6.8. Posición taxonómica de *Conocephalus ictus*

Conocephalus ictus (Scudder, 1875) (Fig. 11) es un ortóptero que se ubica en la siguiente clasificación (Eades *et al.*, 2016: <http://orthoptera.speciesfile.org/>):

Phylum Arthropoda Latreille, 1829

Superclase Hexapoda Latreille, 1825

Clase Insecta Linnaeus, 1758

Cohorte Polyneoptera Martynov, 1930

Orden Orthoptera Olivier, 1789

Suborden Ensifera Chopard, 1920

Superfamilia Tettigonioidea Krauss, 1902

Familia Tettigoniidae Krauss, 1902

Subfamilia Conocephalinae Burmeister, 1838

Tribu Conocephalini Burmeister, 1838

Género *Conocephalus* Thunberg, 1815

Especie *Conocephalus ictus* (Scudder, 1875)

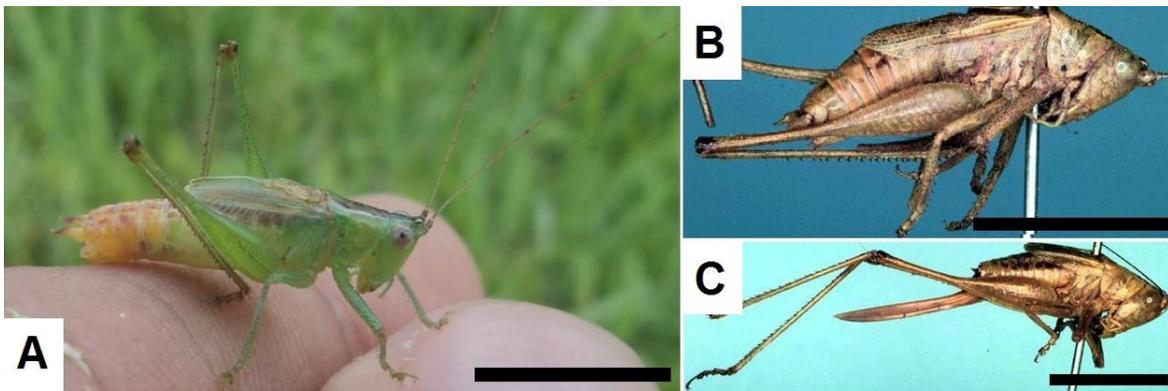


Figura 11. *Conocephalus ictus*. A) Macho en vivo (barra=1 cm), B) Macho en vista lateral (barra=1 cm), C) Hembra en vista lateral (barra=1 cm) (A y B tomadas de Orthoptera Species File V.5.0)

6.9. Registros previos para México

El único registro previo para México de especies del género *Leidyana*, corresponde al de Zurita-Ramón (1969), en el grillo *Achata assimilis*. Las eugregarinas identificadas fueron *L. gryllorum* (Cuénot, 1901) y *L. erratica* Watson, 1916, las cuales fueron encontradas en los estados de Veracruz y Coahuila. Sin embargo, los esquemas de clasificación utilizados en dicho trabajo se basaron

solamente en la morfología del gamonte, el cual suele tener gran variabilidad fenotípica, y no se consideraron el resto de las fases del ciclo de vida del parásito.

6.10. Distribución de *Leidyana* sp. en el tracto digestivo de *C. ictus*.

La distribución de *Leidyana* sp. en el tracto digestivo de *C. ictus* se muestra en la Fig. 12. En la región anterior del intestino no se observó ninguna fase del ciclo de vida de *Leidyana* sp. En la región media del intestino se encontró la mayor frecuencia de gamontes y sicigias. Los gametoquistes fueron escasos en el tracto digestivo del huésped, y fueron observados con mayor frecuencia en la región posterior del intestino.

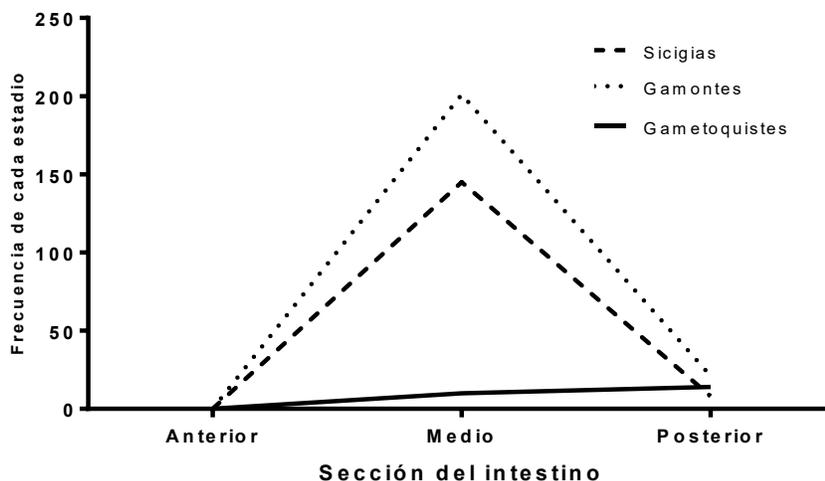


Figura 12. Distribución de los gamontes, sicigias y gametoquistes de *Leidyana* sp. en el tracto digestivo de *C. ictus*

6.11. Prevalencia

La prevalencia total de los eugregarínidos fue de 58.9% (n=351). Los tres sitios de muestreo presentaron prevalencias similares de los parásitos (Tabla 3), sin embargo, en Moyotla, se encontró una prevalencia ligeramente mayor (=63%, n=119). Respecto a la prevalencia total por sexo, las hembras presentaron el

mayor valor (63.1%). En relación al estado de madurez de los huéspedes, se obtuvo una prevalencia en adultos mayor que en los estadios juveniles (Tabla 3).

Tabla 3. Prevalencia de *Leidyana* sp. por sitio, sexo y estados de madurez

Sitio	Categoría	Prevalencia	
		(%)	n
San Miguel	machos	58.6	58
	hembras	60.3	58
	juveniles	43.2	37
	adultos	67	79
	Total	58.6	116
Moyotla	machos	64.5	62
	hembras	61.4	57
	juveniles	50.9	53
	adultos	72.7	66
	Total	63	119
La Quebradora	machos	44	59
	hembras	67.8	56
	juveniles	43.5	78
	adultos	81	37
	Total	55.1	116
Prevalencia total		58.9	351
Prevalencia total por sexo	machos	55.8	179
	hembras	63.1	171
Prevalencia total por estado de madurez	juveniles	44.8	168
	adultos	71.9	182

6.12. Variación temporal de la prevalencia

La prevalencia de infección en los tres sitios se muestra en la Fig. 13. La prevalencia más alta ocurrió en el mes de junio para los tres sitios. Sin embargo, la prevalencia más baja para cada sitio se registró en diferentes meses; en La Quebradora fue en el mes de septiembre (10%), en Moyotla en abril (30%) y en San Miguel se registró para julio y agosto (30%).

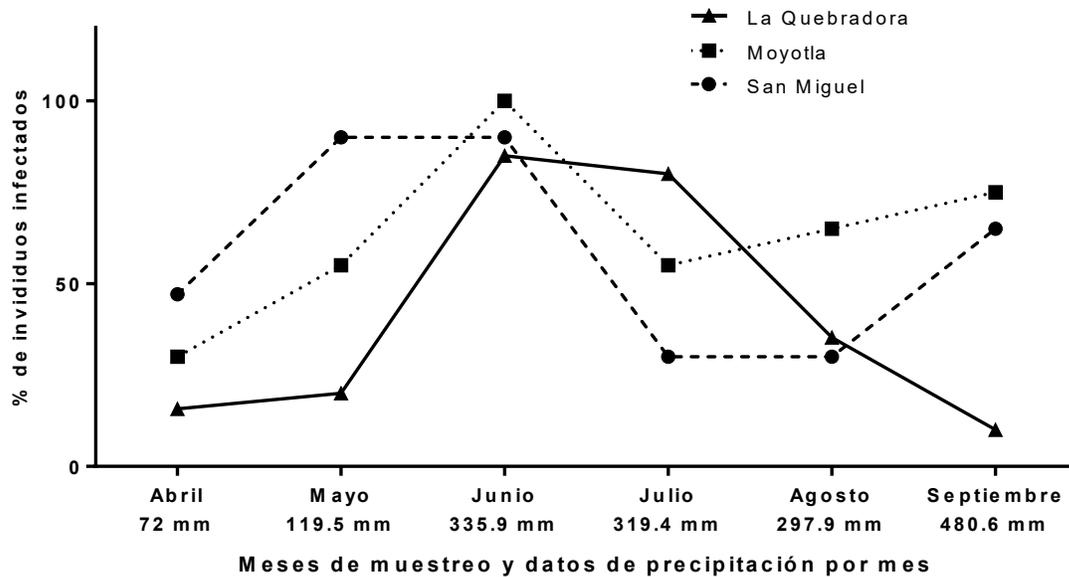


Figura 13. Variación temporal de la prevalencia de *Leidyana* sp. durante el periodo de muestreo

6.13. Carga parasitaria

Los meses de abril y agosto fueron los que presentaron el mayor número de huéspedes sanos, mientras que el mes de junio fue el que presentó el valor más bajo de ortópteros sanos. Los meses que presentaron el mayor número de ortópteros con cargas parasitarias altas fueron junio y septiembre. Los ortópteros que presentaron carga parasitaria baja y moderada fueron escasos durante el tiempo de muestreo (Fig. 14).

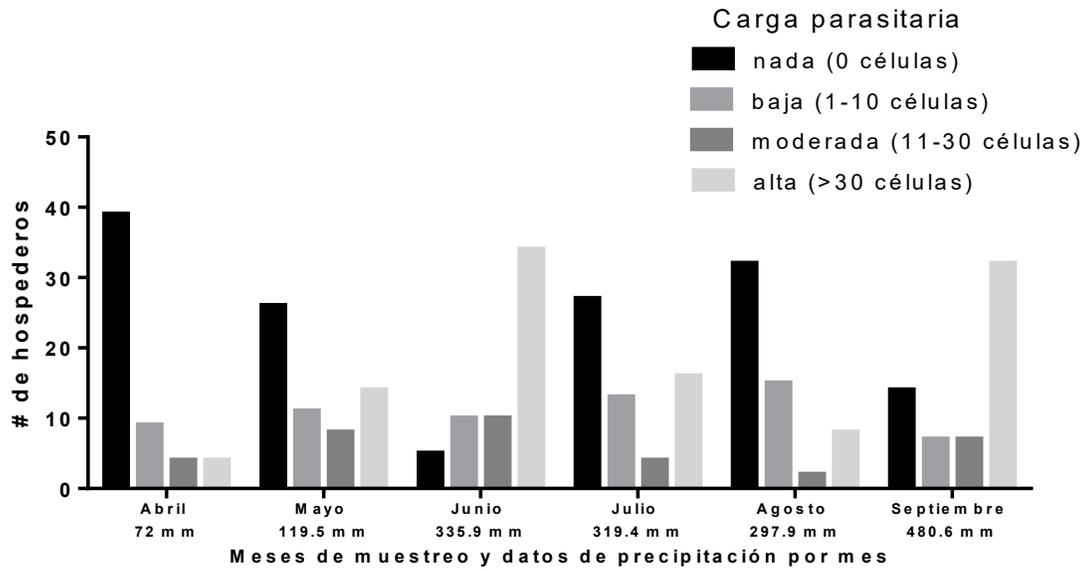


Figura 14. Variación de la carga parasitaria en *C. ictus*

7. Discusión

Conocephalus ictus es un ortóptero que está ampliamente distribuido en México y América Central (Rehn, 1903; Hebard, 1925; Fontana *et al.*, 2008; Ortiz-Jiménez & Cueva del Castillo, 2014). Este ortóptero se encuentra predominantemente en pastizales, tanto naturales como inducidos (Pitkin, 1980; Eades *et al.*, 2016). En el municipio de Tlanchinol, Hidalgo, *C. ictus* está distribuido ampliamente debido a la presencia de varias zonas con pastizales inducidos para la cría de ganado. En los tres sitios de muestreo, se encontraron ortópteros infectados por eugregarinas.

La eugregarina parásita de *C. ictus* corresponde a la especie *Leidyana* sp., la cual pertenece a la familia Leidyanaidae. Dicha familia se ha descrito parasitando solamente a insectos, principalmente ortópteros y lepidópteros (Clopton, 2002, 2009; Desportes, 2013). La familia Leidyanaidae se ha reportado en ortópteros de los subórdenes Caelifera y Ensifera, con la mayoría de las especies en el suborden Ensifera, parasitando solo a miembros de la superfamilia Grylloidea. Sin embargo, también se ha reportado a la especie *Leidyana oblongata*, parasitando a la familia Acrididae, del suborden Caelifera.

En este trabajo el registro de *Leidyana* sp. en *C. ictus*, corresponde al primer reporte de una especie de la familia Leidyanaidae parasitando a un ortóptero del suborden Ensifera de la superfamilia Tettigoniidea.

Existen dos estudios previos en los que se describieron eugregarinas en especies del género *Conocephalus*. Théodoridès *et al.*, (1958), reportaron las especies *Coronoepimeritus bodenheimeri* y *Gregarina africana* de las familias Actinocephalidae y Gregarinidae respectivamente, parasitando a las especies

Conocephalus maculatus y *C. iris* en la República del Congo. Théodoridès *et al.*, (1972), reportaron a *Gregarina delmasi* y *Gregarina gorokae* parasitando a *C. maculatus* y *C. modestus* en Nueva Guinea. Las especies *G. africana* y *G. gorokae*, presentan epimeritos con cierta semejanza al epimerito de *Leidyana* sp., sin embargo, estos difieren en sus tallas y detalles citológicos. Las eugregarinas previamente descritas para especies del género *Conocephalus* no corresponden a la especie encontrada en *C. ictus* por diferencias en los tiempos de asociación de los gamontes y, en el caso de *C. bodenheimeri*, por el tipo de dehiscencia de sus gametozoítos. Además, las especies de *Conocephalus* previamente estudiadas se encuentran distribuidas en la República del Congo y Nueva Guinea. La diversidad de eugregarinas descritas dentro del género *Conocephalus* puede explicarse por procesos de coevolución vicariante y también por ensamblajes ecotípicos (Clopton, 2009).

Respecto a la distribución de los estadios de *Leidyana* sp. dentro del tracto digestivo de *C. ictus*, se encontró que la región anterior del intestino no presentó ningún estadio. El intestino medio fue la sección en donde los gamontes y sicigias fueron más comunes (Fig. 12). Los resultados obtenidos concuerdan con los descritos por Semans (1941), quien mostró que el sitio de infección predominante fue el extremo anterior del intestino medio y la base de los ciegos gástricos y que los sitios previamente mencionados son los más susceptibles a la infección debido a la acción de las enzimas digestivas sobre las esporas, que provocan la liberación de los esporozoítos y la penetración inmediata de estos hacia el epitelio del huésped. Zuk (1987) encontró un patrón de distribución similar para la especie *Leidyana gryllorum* parasitando a *Gryllus veletis* y *G. pennsylvanicus*,

mencionando que los trofozoítos se encontraron a lo largo del tubo digestivo pero se concentraron principalmente en los ciegos gástricos.

Los gametoquistes de *Leidyana* sp. fueron más comunes en la parte posterior del intestino, sin embargo, también se presentaron en la parte media (Fig. 12). Lo anterior concuerda con la distribución de gametoquistes mostrada por Zuk (1987), quien mencionó que dicho estadio se encontró predominantemente en el intestino posterior pero también se observaron en el intestino medio y los ciegos. La distribución mostrada en el presente estudio también es congruente con los resultados obtenidos por Semans (1941), quien refirió que los gametoquistes estuvieron presentes a lo largo del intestino medio y posterior. Las observaciones de Semans (1941), incluyeron a varias familias de ortópteros, sin embargo, en las especies de la familia Tettigoniidae no se observaron eugregarinas.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo muestran que la distribución de las eugregarinas en el tracto digestivo *C. ictus* presentó un patrón similar al de las eugregarinas en otros grupos de ortópteros. Además de las observaciones de Semans (1941) y Zuk (1987), no existen otros estudios en donde se muestren los patrones de distribución de eugregarinas en el tracto digestivo de ortópteros.

La prevalencia total registrada fue de 58.9 %. El sitio que presentó la mayor prevalencia de eugregarinas fue Moyotla, con un valor de 63 %, mientras que el sitio que presentó la menor prevalencia fue La Quebradora, con el 55.1 %. A pesar de que en los tres sitios la variación de la prevalencia fue mínima, las diferencias pueden deberse a los factores abióticos intrínsecos de cada sitio como la humedad, insolación y temperaturas. Moyotla presentó un grado de perturbación media, con el bosque primario ubicado a una distancia aproximada de 200 m y con

la longitud de las pasturas de entre 20 y 30 cm; La Quebradora presentó mayor grado de perturbación con los parches de bosque primario a una distancia aproximada de 50 m y con longitudes de pasturas de aproximadamente 10 cm, lo cual propicia una mayor insolación del suelo. Semans (1941), concluyó que la mayor prevalencia de eugregarinas ocurrió en los sitios que presentaron la vegetación más abundante.

En otros estudios hechos con escarabajos se encontró que la prevalencia de las eugregarinas estuvo principalmente influenciada por la presencia de vegetación en el hábitat (Sienkiewicz & Lipa, 2009). El sitio que presentó la vegetación más abundante y pasturas más altas fue San Miguel, sin embargo, dicho sitio no mostró la mayor prevalencia de eugregarinas, lo cual pudo ocurrir debido a otros factores como el exceso de humedad, la cual juega un papel importante en contra del proceso de dehiscencia de los gametoquistes (Sienkiewicz & Lipa, 2009; Schrével & Desportes, 2013b).

La prevalencia de las eugregarinas en *C. ictus* aumentó conforme existió mayor distancia del bosque respecto al sitio de recolecta, lo cual indica que probablemente los sitios de pastura más uniformes y extendidas sean más propicios para la diseminación de los ooquistes (Semans, 1941; Taylor & Merriam, 1996). En La Quebradora, además de la insolación ocasionada por la talla baja de las pasturas, el grado de perturbación ocasionado por la carretera puede ser un factor que promueve la perturbación del sitio y por tanto limita la dispersión de los ooquistes, por lo cual, este sitio de muestreo fue el que tuvo la menor prevalencia de los parásitos.

Semans (1941) mencionó que los ortópteros terrestres de hábitos carroñeros y caníbales presentan una mayor prevalencia de parásitos en comparación a aquellos que presentan otros hábitos. Se ha fundamentado que el hábito alimenticio del huésped es importante en la infección y diseminación de las eugregarinas en las poblaciones (Sienkiewicz & Lipa, 2009). Debido a que *C. ictus* es un ortóptero con hábitos caníbales, la prevalencia alta de eugregarinas puede ser común en estos organismos. La tasa de prevalencia está influenciada por la historia de vida de las gregarinas, la cual está subordinada al ambiente en donde se desarrolla el huésped (Hussain *et al.*, 2013), por tal motivo, la variación de los valores obtenidos en las prevalencias en los distintos sitios se ajustan con lo reportado en la literatura.

Al comparar las prevalencias entre machos y hembras se obtuvo que las hembras presentaron una mayor presencia de parásitos (63.1 %) que los machos (55.8 %). Semans (1941) encontró un patrón similar de infección, siendo las hembras quienes presentaron una mayor prevalencia de eugregarinas. Zuk (1987) encontró un patrón inverso en la especie *Gryllus veletis*, donde los machos presentaron una mayor prevalencia de las eugregarinas que las hembras y en *G. pennsylvanicus* hembras y machos presentaron prevalencias similares. Zuk (1987), argumentó que las diferencias en las prevalencias entre machos y hembras varían respecto al grado de movilidad de cada sexo. En el presente estudio, la prevalencia en machos y hembras fue similar y debido a que no se tuvo como objetivo evaluar el grado de movilidad de cada sexo en relación a su prevalencia, no se puede determinar si las diferencias encontradas se deben a lo propuesto por Zuk (1987).

Las diferencias de la prevalencia de adultos y juveniles fueron más marcadas. Los juveniles presentaron una prevalencia de 44.8% y los adultos una prevalencia de 71.9%, lo que coincide con los datos de Semans (1941), quien mostró que los adultos estuvieron infectados casi el doble comparado con las ninfas. Zuk (1987) sugirió que los adultos son el estadio que presentan las prevalencias más altas debido a que han tenido un mayor tiempo de exposición a la infección.

La variación obtenida en la prevalencia de eugregarinas mostró que el mes que presentó la mayor prevalencia para los tres sitios fue junio. En Moyotla y San Miguel la presencia de eugregarinas comenzó a disminuir a partir del mes de julio y agosto, aumentando durante el mes de septiembre; la prevalencia en La Quebradora, mostró una tendencia a disminuir a partir del mes de julio. Esta variación coincide con que el mes de junio fue uno de los cuatro más lluviosos del año (CONAGUA, 2015), el cual corresponde al pico en la prevalencia de eugregarinas. En el año 2015, los meses de julio y agosto presentaron un fenómeno conocido como canícula, en la cual disminuyeron las precipitaciones en gran parte del país (CONAGUA, 2015). Se observó asociación entre la disminución de la lluvia y el decremento en la prevalencia de eugregarinas en dichos meses (Fig. 13). De la misma manera que las precipitaciones aumentaron durante el mes de septiembre, la prevalencia de los parásitos aumentó en Moyotla y San Miguel. Sin embargo, se encontró que en La Quebradora el decremento continuó, lo que puede atribuirse a otros factores no asociados a la humedad, como son la perturbación generada por el paso de la carretera federal o la escasa longitud de la pastura que incidió en el grado de insolación del suelo y por lo tanto el aumento de la evaporación y desecación de los gametoquistes y ooquistes. Los

resultados obtenidos confirmaron que la humedad es un factor principal en la diseminación y tasa de infección con eugregarinas (Sienkiewicz & Lipa, 2009).

Bush (1928) mostró que la variación de la prevalencia de las eugregarinas disminuyó en las épocas más secas de muestreo en varias especies de ortópteros. De la misma manera, Zuk (1987) encontró que la tasa de la prevalencia de la especie *Leidyana gryllorum* disminuyó durante los meses que fueron más fríos y secos.

Respecto a la carga parasitaria de los huéspedes, los datos obtenidos mostraron fluctuaciones durante los seis meses de muestreo. Como se puede observar en la Fig. 14, los ortópteros sanos fueron más frecuentes en los meses en donde la precipitación fue menor. De forma contraria, los organismos con la mayor carga parasitaria (>30 eugregarinas) fueron más frecuentes durante los meses con mayores precipitaciones (CONAGUA, 2015). Los ortópteros con cargas parasitarias bajas y moderadas presentaron frecuencias similares durante los seis meses. Sin embargo, se puede observar que la frecuencia de ortópteros con carga parasitaria baja es ligeramente mayor en comparación a los individuos con carga moderada. Zuk (1987) encontró que la carga parasitaria fue significativamente distinta en dos años de muestreo, los cuales presentaron diferencias importantes acorde a las precipitaciones, y los niveles parasitarios encontrados en su estudio no fueron constantes, mostrando aumentos y decrementos a lo largo del tiempo de muestreo. Con el fin de determinar si las fluctuaciones en las cargas parasitarias son constantes, es necesario realizar muestreos de mayor tiempo, incluyendo datos ecológicos como la humedad y temperatura. Respecto al efecto de la carga parasitaria, Zuk (1988), encontró que en las especies *Gryllus veletis* y *G.*

pennsylvanicus ocurrió un impacto negativo en el éxito reproductivo y crecimiento de los individuos que presentaron un mayor número de parásitos, lo anterior muestra que la carga parasitaria de eugregarinas puede resultar útil para determinar su impacto sobre la reproducción, desarrollo y comportamiento de los ortópteros y otros insectos.

8. Conclusiones

- El registro de *Leidyana* sp. en *C. ictus* corresponde al primer reporte de una especie de la familia Leidyaniidae parasitando a un ortóptero del suborden Ensifera de la Superfamilia Tettigoniidea.
- La parasitosis por eugregarinas en el tracto digestivo de *C. ictus* estuvo presente, encontrándose una especie perteneciente al género *Leidyana*.
- El principal sitio de infección de los gamontes y sicigias de *Leidyana* sp., en el tracto digestivo de *C. ictus* fue el intestino medio; los gametoquistes fueron más frecuentes en el intestino posterior.
- El sitio con la mayor prevalencia fue Moyotla cuyos pastizales fueron más extendidas y con longitudes medianas. Lo que sugiere que dicho sitio fue el que presentó mejores condiciones para el desarrollo de los gametoquistes y la diseminación de las esporas.
- La Quebradora, fue el sitio que presentó la menor prevalencia y que se caracteriza por pasturas cortas, influencia alta de vías carreteras principales y paso constante del ganado. Lo anterior puede asociarse a que la diseminación de las eugregarinas se vea afectada por factores como la insolación, humedad y grado de perturbación del sitio.
- La prevalencia entre sexos de los ortópteros mostró poca variación, con las hembras con mayor grado de infección por las eugregarinas.

- Los juveniles presentaron prevalencias considerablemente menores que los adultos, lo que puede atribuirse a que los adultos han pasado un mayor tiempo expuestos a la infección.
- La variación de las prevalencias a lo largo del tiempo de muestreo fue similar en los tres sitios, sin embargo, La Quebradora mostró una disminución constante de su prevalencia a partir de julio. Se encontró que los valores de prevalencia para los tres sitios están asociados con el nivel de precipitación que ocurrió en cada mes, siendo junio uno de los meses que presentó mayores precipitaciones y también los mayores valores en la prevalencia. Lo anterior muestra que la humedad es un factor importante para la dispersión de los ooquistes y la infección de los huéspedes.
- La carga parasitaria mostró variación a lo largo del tiempo. Se encontró una asociación entre los niveles de precipitación en cada mes y el aumento o disminución de los ortópteros sanos y los ortópteros con carga parasitaria alta.

9. Literatura citada

Adl, S. M., Simpson, A. G. B., Lane, C. E., Lukes, J., Bass, D., Bowser, S. S., Brown, M. W., Burki, F., Dunthorn, M., Hampl, V., Heiss, A., Hoppenrath, M., Lara, E., Gall, L. L., Lynn, D. H., McManus, H., Mitchell, E. A. D., Mozley-Stanridge, S. E., Parfrey, L. W., Pawlowski, J., Rueckert, S., Shadwick, L., Schoch, C. L., Smirnov, A. & Spiegel, F. W. 2012. The revised classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 59(5): 429-493.

Aguilar-López, M., Rojas-Martínez, A. E., Cornejo-Latorre, C., Vite-Silva, V. D. & Ruano-Escalante, Y. R. 2013. Lista taxonómica y estructura del ensamblaje de los mamíferos terrestres del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Mastozoología Neotropical*. 20(2): 229-242.

Bush, S. F. 1928. A study on the gregarines of the grasshoppers of Pietermaritzburg, Natal. *Annals of the Natal Museum*. 6: 97-165.

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

Canning, E. U. 1956. A new eugregarine of locust, *Gregarina garnhami* n. sp., parasitic in *Schistocerca gregaria* Forsk. *Journal of Protozoology*. 3: 50-62.

Carreno, R. A., Martin, D. S. & Barta, J. R. 1999. *Cryptosporidium* is more closely related to the gregarines than to coccidia as shown by phylogenetic analysis of apicomplexan parasites inferred using small subunit ribosomal RNA gene sequences. *Parasitology Research*. 85: 899-904.

Cervantes, F. A., Ramírez-Vite, S. & Ramírez-Vite, J. H. 2002. Mamíferos pequeños de los alrededores del poblado de Tlanchinol, Hidalgo. *Anales del instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*. 73(2): 225-237.

Cielocha, J. J., Cook, T. J. & Clopton, R. E. 2011. Host utilization and distribution of Nubenocephalid gregarines (Eugregarinorida: Atinocephalidae) parasitizing *Argia* spp. (Odonata: Zygoptera) in the Central United States. *Comparative Parasitology*. 78(1): 152-160.

Clopton, R. E. 2002. Phylum Apicomplexa Levine, 1970: Order Eugregarinorida Léger, 1900. En: Lee, J. J., Leedale, G., Patterson, D. & Bradbury, P. C. (Eds.). *Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologists. Lawrence, Kansas. pp. 205-288.

Clopton, R. E. 2009. Phylogenetic relationships, evolution, and systematic revision of the septate gregarines (Apicomplexa: Eugregarinorida: Septatorina). *Comparative Parasitology*. 76(2): 167-190.

Clopton, R. E., Cook, T. J. & Cook, J. L. 2004. *Naiadocystis phykoterion* n. gen., n. sp. (Apicomplexa: Eugregarinorida: Hirmocystidae), from the Mexican pygmy grasshopper, *Paratettix mexicanus* (Orthoptera: Tetrigidae), in the Texas big thicket with recognition of three previously described species of *Naiadocystis*. *Journal of Parasitology*. 90(2): 301-307.

CONAGUA. 2015. Canícula en México, Caracterización, resumen 2014 y perspectiva de precipitación y temperatura en agosto y septiembre 2015. Gerencia de Meteorología y Climatología, Subgerencia de Pronóstico a Mediano y Largo Plazo. <http://smn.cna.gob.mx/climatologia/canicula/canicula.pdf>.

Desportes, I. 2013. Systematics of terrestrial and fresh water gregarines. *En: Desportes, I. & Schrével, J. (Eds.). Treatise on Zoology – Anatomy, taxonomy, biology: The gregarines, the early branching Apicomplexa. 2. Brill. Leiden, Holanda. pp. 377-671.*

Eades, D. C., Otte, D., Cigliano, M. M. & Braun, H. 2016. Orthoptera Species File (Version 5.0/5.0). <http://orthoptera.speciesfile.org/>. Consultada en marzo de 2016.

Fontana, P., Buzzetti, F. M. & Mariño-Pérez, R. 2008. Chapulines, langostas, grillos y esperanzas de México. Guía fotográfica – Grasshoppers, locusts, crickets & katydids of Mexico. Photographic guide. WBA Handbooks, 1, Verona, Italia. 272 pp.

García, J. J., Fukuda, T. & Becnel, J. J. 1994. Seasonality, prevalence and pathogenicity of the gregarine *Asogregarina taiwanensis* (Apicomplexa: Lecudinidae) in mosquitoes from Florida. *Journal of the American Mosquito Control Association*. 10(3): 413-418.

Hebard, M. 1925. Dermaptera and Orthoptera from the State of Sinaloa, Mexico. Part II: Saltatorial Orthoptera. *Transactions of the American Entomological Society*. 51(4): 265-310.

Hunt, T., Bergsten, J., Levkanicova, Z., Papadopoulou, A., St John, O., Wild, R., Hammond, P. M., Ahrens, D., Balke, M., Caterino, M. S., Gómez-Zurita, J., Ribera, I., Barraclough, T. G., Bocakova, M., Bocak, L. & Vogler, A. P. 2007. A comprehensible phylogeny of beetles reveals the evolutionary origins of a superradiation. *Science*. 318: 1913-1916.

Hussain, K. J., Krishnan, S. M., Johny, S. & Whitman, D. W. 2013. Phenotypic plasticity in a gregarine parasite (Apicomplexa: Eugregarinorida) infecting grasshoppers. *Comparative Parasitology*. 80(2): 233-239.

INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Tlanchinol, Hidalgo. www3.inegi.org.mx/sistemas/Mexicocifras/datos-geograficos/13/13073.pdf. Consultada en enero de 2016.

Johny, S., Muralirangan, M. C. & Sanjayan, K. P. 2000. Parasitization potential of two cephaline gregarines, *Leidyana subramanii* Pushkala and Muralirangan and *Retractocephalus dhawanii* sp. n. on the tobacco grasshopper, *Atractomorpha crenulata* (Fab.). *Journal of Orthoptera Research*. 9: 67-70.

Kula, R. R. & Clopton, R. E. 1999. *Amoebogregarina nigra* n. gen., n. comb. (Apicomplexa: Gregarinidae) from Adult *Melanoplus differentialis* (Orthoptera: Acrididae) in Southeastern Nebraska. *Journal of Parasitology*. 85(2): 321-325.

Lange, C. E. & Lord, J. C. 2012. Protistan Entomopathogens. *En: Vega, F. E. & Kaya, H. K. (Eds.). Insect Pathology*. Academic Press, Elsevier. London, UK. pp. 367-394.

Lange, C. E. & Wittenstein, E. 2002. The life cycle of *Gregarina ronderosi* n. sp. (Apicomplexa: Gregarinidae) in the Argentine grasshopper *Dichroplus elongates* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Invertebrate Pathology*. 79: 27-36.

Leander, B. S., Clopton, R. E. & Keeling, P. J. 2003. Phylogeny of gregarines (Apicomplexa) as inferred from small-subunit rDNA and β -tubulin. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*. 53: 345-354..

Lee, J. J., Small, E. B., Lynn, D. H. & Bovee, E. C. 1985. Some techniques for collecting, cultivating and observing protozoa. *En: Lee, J. J., Hutner, S. H. &*

Bovee, E. C. (Eds.). A Guide to the Protozoa. Society of Protozoologist. Lawrence, Kansas. pp. 1-7.

Letsch, H. O., Meusemann, K., Wipfler, B., Schütte, K., Beutel, R. & Misof, B. 2012. Insect phylogenomics: results, problems and the impact of matrix composition. *Proceedings of the Royal Society, B*. 279: 3282-3290.

Levine, N. D. 1971. Uniform terminology for the protozoan subphylum Apicomplexa. *Journal of Protozoology*. 18: 352-355.

Levine, N. D. 1984. Nomenclature Corrections and New Taxa in the Apicomplexan Protozoa. *Transactions of the American Microscopical Society*. 103(2): 195-204.

Levine, N. D. 1988. The protozoan phylum Apicomplexa. I. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 203 pp.

Lipa, J. J., Hernández-Crespo, P. & Santiago-Álvarez, C. 1996. Gregarines (Eugregarinorida: Apicomplexa) in Natural Populations of *Dociostaurus maroccanus*, *Calliptamus italicus* and other Orthoptera. *Acta Protozoologica*. 35: 49-59.

Luna-Vega, I., Ocegueda-Cruz, S. & Alcántara-Ayala, O. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica*. 65(1): 31-62.

Margolis, L., Esch, G. W., Holmes, J. C., Kuris, A. M. & Schad, G. A. 1982. The use of ecological terms in parasitology (Report of an Ad Hoc Committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology*. 68(1): 131-133.

Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P. B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R. G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., Aberer, A. J., Aspöck, U., Aspöck, H., Bartel, D., Blanke, A., Berger, S., Böhm, A., Buckley, T. R., Calcott, B., Chen, J., Friedrich, F., Fukui, M., Fujita, M., Greve, C., Grobe, P., Gu, S., Huang, Y., Jermini, L. S., Kawahara, A. Y., Krogmann, L., Kubiak, M., Lanfear, R., Letsch, H., Li, Y., Li, Z., Li, J., Lu, H., Machida, R., Mashimo, Y., Kapli, P., McKenna, D. D., Meng, G., Nakagaki, Y., Navarrete-Heredia, J. J., Ott, M., Ou, Y., Pass, G., Podsiadlowski, L., Pohl, H., von Reumont, B. M., Schütte, K., Sekiya, K., Shimizu, S., Slipinski, A., Stamatakis, A., Song, W., Su, X., Szucsich, U., Tan, M., Tan, X., Tang, M., Tang, J., Timelthaler, G., Tomizuka, S., Trautwein, M., Tong, X., Uchifune, T., Walz, M. G., Wiegmann, B. M., Wilbrandt, J., Wipfler, B., Wong, T. K. F., Wu, Q., Wu, G., Xie, Y., Yang, S., Yang, Q., Yeates, D. K., Yoshizawa, K., Zhang, Q., Zhang, R., Zhang, W., Zhang, Y., Zhao, J., Zhou, C., Zhou, H., Yang, H., Wang, J., Wang, J., Kjer, K. M. & Zhou, X. 2014. Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*. 364(6210): 763-767.

Mlynarek, J. J., Hassall, C. & Forbes, M. R. 2012. Higher gregarine parasitism often in sibling species of host damselflies with smaller geographical distributions. *Ecological Entomology*. 37(5): 419-425.

Modak, B. K., Basu, S. & Haldar, D. P. 2008. Two new species of the genus *Quadruspinospora* Sarkar et Chakravarty, 1969 (Apicomplexa, Conoidasida) from grasshoppers (Insecta, Orthoptera). *Acta Parasitologica*. 53(4): 321-329.

Morrison, D. A. 2009. Evolution of the Apicomplexa: where are we now?. *Trends in Parasitology*. 25(8): 375-382.

Ortíz-Jiménez, I. & Cueva del Castillo, R. 2014. Nuptial gifts and female fecundity in the neotropical katydid *Conocephalus ictus* (Orthoptera: Tettigonidae). *Insect Science*. 22(1): 1- 5.

Perkins, F. O., Barta, J. A., Clopton, R. E., Pierce, M. A. & Upton, S. J. 2002. Phylum Apicomplexa Levine, 1970. *En*: Lee, J. J., Leedale, G., Patterson, D. & Bradbury, P. C. (Eds.). *Illustrated Guide to the Protozoa*. Society of Protozoologist. Lawrence, Kansas, U. S. A. pp. 190-369.

Pedraza, M. C., Márquez, J. & Gómez-Anaya, J. A. 2010. Estructura y composición de los ensamblajes estacionales de coleópteros (Insecta: Coleoptera) del bosque mesófilo de montaña de Tlanchinol, Hidalgo, México, recolectados con trampas de intercepción de vuelo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81(2): 437-456.

Pitkin, L. M. 1980. A revision of the pacific species of *Conocephalus* Thunberg (Orthoptera: Tettigoniidae). *Bulletin of the British Museum (Entomology)*. 41(5): 315-355.

Rehn, J. A. G. 1903. A contribution to the knowledge of the Orthoptera of Mexico and Central America. *Transactions of the American Entomological Society*. 29(1): 1-34.

Reyes-Villanueva, F., Garza-Hernández, J. A., García-Munguía, A. M., Howard, A. F. V., Ortega-Morales, A. I., Adeleke, M. A. & Rodríguez-Pérez, M.A. 2013. *Aedes albopictus* in northeast Mexico: An update on adult distribution and first report of parasitism by *Ascogregarina taiwanensis*. *Journal of Vector Borne Diseases*. 50: 202-205.

Sam-Yellowe, T. Y. 1996. Rhoptry organelles of the apicomplexan: Their role in host cell invasion and intracellular survival. *Parasitology Today*. 12(8): 308-316.

Semans, F. M. 1941. Protozoan parasites reported from the Orthoptera, with special reference to those of Ohio. III. Protozoan parasites in relation to the host and the host ecology. *Ohio Journal of Science*. 41: 457-464.

Sienkiewicz, P. & Lipa, J. J. 2009. Prevalence of eugregarines (Apicomplexa: Eugregarinida) parasitizing in ground beetles (Coleoptera, Carabidae) in various habitats. *Polish Journal of Entomology*. 78: 351-368.

Schrével, J. & Desportes, I. 2013a. Introduction: gregarines among Apicomplexa. *En: Desportes, I. & Schrével, J. (Eds.). Treatise on Zoology – Anatomy, taxonomy, biology: The gregarines, the early branching Apicomplexa. Volume 1. Brill. Leiden, Holanda. pp. 7-21.*

Schrével, J. & Desportes, I. 2013b. Biology of gregarines and their host parasite interactions. *En: Desportes, I. & Schrével, J. (Eds.). Treatise on Zoology – Anatomy, taxonomy, biology: The gregarines, the early branching Apicomplexa. Volume 1. Brill. Leiden, Holanda. pp. 25-196.*

Schrével, J. & Desportes, I. 2013c. Marine gregarines. *En: Desportes, I. & Schrével, J. (Eds.). Treatise on zoology – Anatomy, Taxonomy, Biology. The gregarines, the early branching Apicomplexa. Volume 1. Brill. Leiden, Holanda. pp. 197-375.*

Taylor, P. D. & Merriam, G. 1996. Habitat fragmentatiton and parasitism of a forest damselfly. *Landscape Ecology*. 11: 181-189.

Tenter, A. M., Barta, J. R., Beveridge, I., Duszynski, D. W., Mehlhorn, H., Morrison, D. A., Thompson, R. C. A. & Conard, P. A. 2002. The conceptual basis for a new classification of the coccidian. *International Journal for Parasitology*. 32: 595-616.

Théodoridès, J., Ormières, R. & Jolivet, P. 1958. Eugrégarines parasites d'Orthoptéroïdes. Exploration du Parc National Albert, Bruxelles (2e Série 7). 44 pp.

Théodoridès, J., Desportes, I. & Jolivet, P. 1972. Grégarines de la Nouvelle-Guinée et des îles voisines. *Cahiers du Pacifique*. 16: 110-168.

Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. 2005. Borror and DeLong's Introduction to the Study of Insects. Brooks/Cole. USA. 864 pp.

Zuk, M. 1987. Seasonal and individual variation in gregarine parasite levels in the field crickets *Gryllus veletis* and *G. pennsylvanicus*. *Ecological Entomology*. 12: 341-348.

Zuk, M. 1988. Load, body size and age of wild-caught male field crickets (Orthoptera: Gryllidae): Effects on sexual selection. *Evolution*. 42(5): 969-976.

Zurita-Ramón, L. 1969. Contribución al conocimiento de algunas gregarinas (Protozoa, Teloporea) parasíticas del ortóptero *Acheta assimilis* (Fabricius). Tesis de licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 31 pp.