



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Estado del conocimiento de los hemintos de murciélagos
en el Neotrópico y búsqueda de señal filogenética en las
asociaciones parásito-huésped**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

KAREN UXUE MARTÍNEZ PÉREZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. ROSARIO MATA LÓPEZ

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX

2021





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 de la alumna

Martínez

Pérez

Karen Uxue

7621141589

Universidad Nacional Autónoma de México

Biología

416108677

2. Datos de la tutora

Dra

Rosario

Mata

López

3. Datos del sinodal 1

Dr

Juan José

Morrone

Lupi

4. Datos del sinodal 2

Dra

Livia Socorro

León

Paniagua

5. Datos del sinodal 3

M en C

Luis

García

Prieto

6. Datos del sinodal 4

Dr

Óscar

Rico

Chávez

7. Datos de la tesis

Estado del conocimiento de los helmintos de murciélagos en el Neotrópico y búsqueda de señal filogenética en las asociaciones parásito-huésped

113 p.

2021

A quienes me han cultivado con su amor:

Mis papás,

Mi abuela, Elia,

Mi novio, Memo.

Agradecimientos académicos

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por ser las instituciones que me brindaron la formación como bióloga.

Al proyecto PAPIIT IN220113 “Biodiversidad de metazoarios parásitos de mamíferos silvestres pequeños y medianos en regiones prioritarias terrestres del sur de la República Mexicana” e IN213118 “Diversidad de Strongylida (Nematoda: Secernentea), parásitos de vertebrados silvestres en México”.

A la Dra. Rosario Mata López por guiar y acompañar este trabajo de investigación. A la Dra. Livia León Paniagua por proporcionar su permiso de colecta para obtener el material utilizado en el presente trabajo, así como por participar en el jurado evaluador de esta tesis. Asimismo, agradezco al Dr. Juan José Morrone Lupi, Dr. Óscar Rico Chávez y al M. en C. Luis García Prieto por ser revisores de esta investigación.

Al Boletín de Lima (Perú) y a la revista Analecta Veterinaria (Argentina) por la proporción de artículos para esta investigación.

Al Institute of International Education, ExxonMobil y la UNAM por el apoyo brindado a través de la Beca ExxonMobil para la Investigación 2021.

Agradecimientos personales

En el momento en el que escribo este apartado, tengo la sensación de que no cuento con las palabras para expresar lo agradecida que estoy con todas las personas que me han acompañado durante este camino de aprendizaje y crecimiento.

Ante todo, quiero agradecer a mis papás, César y Rosalva, quienes además de darme la vida, me han criado, apoyado y acompañado con todo su amor y dedicación. Me han impulsado (y siguen haciéndolo) a que persiga con diligencia y disciplina las metas que me proponga. Gracias a ellos, aprendí a valorar y admirar la belleza e importancia de la naturaleza, que influyó fuertemente (aunque en ese momento lo desconocía) a que eligiera estudiar biología.

Agradezco también a Chayo. Primero, por ser mi asesora, que me orientó, enseñó y acompañó durante el desarrollo de este proyecto de tesis. Segundo, por apoyarme más allá del ámbito académico y por la confianza construida en estos años.

A Sarita, Hugo, Patsy, Itamar, Miriam, Pame, Uri y George por su compañerismo y apoyo en el laboratorio.

A Pedro, Mara, Tania y Carmen, por darme la oportunidad de colaborar y aprender mucho de ustedes en el arte de comunicar ciencia. Ha representado un gran crecimiento profesional y personal. Aquí también aprovecho para mencionar a Alex, Sofía, Mariana, Ingrid, Gus, Calderón, Toño, René y Quique, del antes depto. de Televisión (ahora UPA), de quienes he aprendido durante estos últimos dos años y medio.

Si bien culmino la licenciatura, los acontecimientos y personas que estuvieron conmigo durante ella y en las etapas previas de mi vida, me han permitido llegar hasta aquí. Maestros, amigos y compañeros de los que aprendí, no solo en el ámbito académico, sino de la vida en sí. De manera especial, agradezco a Norma, Osmar, Esther, Diana, Marlon y Valentina.

A mi familia, por su amor, cariño, preocupación (en el buen sentido) y ánimos. A mis tías Livia, Beta, Uba, Manue, Elvia y Zoila. A mis tíos Aniano y Luis. Al ser de una familia numerosa, no me es posible mencionarlos a todos, pero me siento muy agradecida con abuelos, tíos, primos y sobrinos.

A don Abelardo, doña Juanita, Teo y Ari-Zahell por el afecto.

A la danza, por rescatarme, liberarme y alegrarme.

A Memo, quien decide acompañarme en este viaje llamado vida, así como yo a él.

A Ale, por sus consejos, amistad y apoyo. A Hilda, por el apapacho y compañía. A Isa, Xil y Loló por el cariño.

A Elia, quien me quiso tanto y estuvo siempre orgullosa de mí.

A todos ustedes que, al compartirme su forma de ver la vida, nutren la mía y me enseñan nuevos panoramas y horizontes.

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Parasitismo	3
Helmintos	4
Phylum Platyhelminthes: generalidades	4
Clase Trematoda	4
Subclase Digenea	4
Phylum Nematoda: generalidades	7
Antecedentes	10
De mamíferos, murciélagos y sus parásitos	10
Estudios sobre helmintos en murciélagos	11
Zona de estudio: región biogeográfica del Neotrópico	12
Asociaciones huésped-parásito y evolución	13
Señal filogenética	14
Justificación	16
Objetivo general	17
Objetivos particulares	17
Materiales y métodos	18
Determinación taxonómica de material	18
Construcción de base de datos	19
Mapeo de registros	20
Búsqueda de señal filogenética	20
Estadístico D	21
Resultados	23
Identificación de ejemplares	23
Subclase Digenea, Clase Trematoda (Phylum Platyhelminthes)	23
Taxonomía	24
Aportes a la helmintofauna de murciélagos en el Neotrópico mexicano	30
Phylum Nematoda	31
Taxonomía	33
Aportes a la nematofauna de murciélagos en el Neotrópico mexicano.	45
Base de datos	46

Mapeo de registros	54
Análisis de señal filogenética	59
Discusión	62
Helmintos de murciélagos en el Neotrópico mexicano	62
Bases de datos y mapas	65
Estimación de la señal filogenética en las asociaciones parásito-huésped	68
Consideraciones para estudios futuros	71
Conclusiones	73
Anexo 1	74
Cuadros de resultados obtenidos a partir de la base de datos y análisis de señal filogenética	74
Anexo 2	87
Mapas de registros de helmintos en murciélagos neotropicales a nivel de género	87
Referencias	100

Resumen

Actualmente, uno de los temas fundamentales es la conservación de la biodiversidad, la cual es crucial para la vida humana. Una de las estrategias que se han desarrollado para su preservación son los listados de especies, donde se incluye a los parásitos, los cuales representan el 50 % de la biodiversidad y juegan un papel muy importante en la dinámica de los ecosistemas. Un grupo de parásitos que ha despertado interés desde varios puntos de vista es el de los helmintos, constituido por representantes por al menos cuatro phyla: Platyhelminthes (con las clases Monogenea, Trematoda y Cestoda), Nematoda, Acanthocephala y Annelida (clase Hirudinea). Estudios sobre la relación huésped-parásito han demostrado que los interactuantes tienen una relación ya sea ecológica o filogenética. Estudiar estas asociaciones tiene implicaciones importantes en el entendimiento de la dinámica de la biodiversidad en espacio y tiempo. De los vertebrados terrestres, los mamíferos son los que han sido mayormente estudiados desde el punto de vista helmintológico; sin embargo, aunque los murciélagos (orden Chiroptera) han sido uno de los grupos estudiados desde la perspectiva helmintológica a lo largo del continente americano, ningún análisis se ha realizado con el fin de evaluar de manera integral y comparativa la información que proveen estos registros en conjunto. En el actual trabajo se brinda un panorama general del estado del conocimiento de los helmintos digeneos y nematodos parásitos de murciélagos en el Neotrópico, usando la propuesta de regionalización de esta región biogeográfica y evaluando el grado de señal filogenética de las asociaciones, con el propósito de proveer información para futuros trabajos de investigación sobre estos organismos. Se proporcionan registros nuevos de helmintos en localidades de México, así como registros nuevos de huéspedes quirópteros. En el estudio general, se obtuvieron registros de 57 especies de digeneos y 75 de nematodos en 101 especies de murciélagos neotropicales (26.2 % de las especies reconocidas) en localidades de 38 provincias biogeográficas. La riqueza de especies de helmintos por cada especie de huésped varía ampliamente, desde 1 hasta 26 especies, dejando un promedio de 3.6 especies de helmintos por especie de murciélago analizada (siendo 3 para digeneos y 2.5 de nematodos). De los 86 taxones de helmintos estudiados, solo 9 (10.46 %) presentaron una señal filogenética significativa para las dos hipótesis filogenéticas de murciélagos utilizadas. Del presente trabajo se concluye que en el Neotrópico son pocos los estudios que incluyen un estudio integral de la fauna helmintológica en grupos diversos de murciélagos. La mayoría de los estudios han adoptado una aproximación local en sus investigaciones. El estudio de varias especies de murciélagos en una sola localidad es de gran valor, puesto que se incrementan las probabilidades de encontrar especies de parásitos raras, permite identificar patrones de especificidad hospedatoria y facilita la determinación de rangos de distribución para cada especie de parásito.

Introducción

En la actualidad, uno de los temas fundamentales es la conservación de la biodiversidad. El concepto de biodiversidad es extenso, pues abarca todos los tipos y niveles de variación biológica (Nuñez *et al.*, 2003). Por lo tanto, la biodiversidad incluye toda variación de la base hereditaria en todos los niveles de organización, desde los genes en una población local o especie, hasta las especies que componen toda o una parte de una comunidad, y en las mismas comunidades que componen los múltiples ecosistemas del mundo (Wilson, 1997, en Nuñez *et al.*, 2003).

En décadas recientes, ha habido un interés considerable en cuantificar la extensión de la biodiversidad en la Tierra. Existen diferentes aproximaciones al número de especies de eucariontes existentes, pero se estima que podrían ser de 3 a 5 millones, de las cuales 1.5 millones han sido reconocidas y nombradas por la ciencia (Costello, May & Stork 2013; Beveridge & Spratt, 2015).

La biodiversidad es crucial para la vida humana, pues brinda servicios ecosistémicos como la regulación del clima, soporte, belleza paisajística y beneficios económicos. Sin embargo, su valor es cada vez más percibido por los humanos desde que la pérdida de especies ha tenido impacto negativo en estos servicios (Nuñez *et al.*, 2003; Duarte-Rocha *et al.*, 2016).

En respuesta a la pérdida de biodiversidad resultante de las actividades humanas se han desarrollado diversas estrategias para la conservación de las especies y, por lo tanto, de los ecosistemas. Los listados de especies en riesgo son especialmente importantes para las estrategias de conservación de la biodiversidad; no obstante, estas listas pueden subestimar el verdadero número de especies en peligro de extinción. Existen tres razones principales para esto (Duarte-Rocha *et al.*, 2016):

1. Nuestro conocimiento limitado del número actual de especies en el planeta.
2. Nuestro conocimiento limitado de riesgo real de extinción de las especies.
3. Algunos grupos de especies son desapercibidos de manera sistemática.

Los organismos parásitos son claro ejemplo del tercer caso. Son un grupo de seres vivos difíciles de estudiar debido a su (en general) tamaño pequeño, ciclos de vida complejos y se encuentran de alguna manera ocultos dentro de sus huéspedes, además de que son estigmatizados por el efecto que tienen sobre los organismos que parasitan (Gómez & Nichols, 2013; Duarte-Rocha *et al.*, 2016).

Sin embargo, juegan un papel muy importante en la dinámica de los ecosistemas desde el nivel de individuo, de población y de comunidad, por lo que es importante estudiarlos y considerarlos como una parte esencial de la biodiversidad (Gómez & Nichols, 2013; Duarte-Rocha *et al.*, 2016; Carlson *et al.*, 2017).

Parasitismo

El término parasitismo hace referencia a una relación ecológica entre poblaciones de dos especies distintas en donde una participa como parásito usando los recursos que ofrece la especie huésped. Esta relación posee las siguientes características (Crofton, 1971a, 1971b):

- A. El proceso de parasitismo produce o tiende a producir una distribución sobredispersa de parásitos dentro de la población de huéspedes.
- B. Los huéspedes severamente afectados por el parásito mueren.
- C. La especie de parásito posee un potencial reproductivo más alto que la especie de huésped.
- D. El parásito es fisiológicamente dependiente del huésped.

El parasitismo, de alguna forma u otra, ha existido por cientos de millones de años (Brooks & McLennan, 1993). Es una parte del sistema ecológico de los animales. En vida silvestre, huéspedes y parásitos establecen una dinámica y coexisten (Chowdhury & Aguirre, 2001).

En casi todos los grandes grupos del árbol de la vida se presentan organismos con hábitos parasitarios. En el dominio Archaea aún no se conoce individuos parásitos, pero sucede lo contrario en los dominios Eubacteria y Eukarya. En este último, protozoarios, hongos, plantas y animales cuentan con representantes que han adoptado el estilo de vida parasitario. En cuanto al reino Animalia, en prácticamente todas las unidades taxonómicas es posible encontrar representantes parásitos, si bien su número es distinto en cada grupo. Por otra parte, muchos virus -partículas constituidas principalmente por ácidos nucleicos, proteínas y lípidos- también son considerados parásitos de diversos seres vivos (Bush *et al.*, 2001; Hiepe *et al.*, 2006; Schmidt-Hempel, 2011).

Se estima que los parásitos constituyen cerca del 50% de la biodiversidad. De hecho, el parasitismo es más común que la depredación tradicional dentro de los estilos de vida de consumidor (Poulin & Morand, 2000).

Los parásitos poseen diversos efectos dentro de los ecosistemas al modificar el comportamiento y adecuación de los huéspedes -por ejemplo, cuando afectan su inmunidad-, así como al regular sus poblaciones, teniendo, en ocasiones, efectos profundos en las interacciones tróficas, redes alimenticias, competencia, biodiversidad y especies clave, de manera directa o indirecta -pues, en última instancia son depredadores y también contribuyen a la circulación de nutrientes- (Preston & Johnson, 2010; Duarte-Rocha *et al.*, 2016; Frainer *et al.*, 2018).

Resulta imposible determinar con certeza cuándo fue que el parasitismo se convirtió en el estilo de vida para algunos organismos; sin embargo, se considera que los protozoarios fueron los primeros microorganismos parásitos. En cuanto a organismos de mayor tamaño, como son los helmintos, los indicios paleontológicos más antiguos de su presencia datan de aproximadamente 500 millones de años (en una etapa temprana del Paleozoico); sin embargo, el parasitismo en estos organismos tuvo que haber surgido después de la aparición de los vertebrados (Chowdhury & Aguirre, 2001).

Helmintos

El término “helminto” es utilizado para hacer alusión a un organismo con forma de gusano (vermiforme) con forma de vida parasitaria. Se trata de un grupo que no posee una validez taxonómica ni sistemática, ya es un grupo polifilético (Roberts & Janovy, 2005; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011; Schimid-Hempel, 2011).

Los helmintos son un grupo muy diverso de animales, constituido por al menos cuatro phyla: Platyhelminthes (con las clases Monogenea, Trematoda y Cestoda), Nematoda, Acanthocephala y Annelida (clase Hirudinea) (Chowdhury & Aguirre, 2001; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011; Roberts & Janovy, 2005). En este trabajo, nos centraremos en dos grupos de helmintos: los digeneos (pertenecientes a la subclase Digenea, clase Trematoda, phylum Platyhelminthes) y los nematodos (phylum Nematoda), de los cuales abordaremos sus generalidades.

Phylum Platyhelminthes: generalidades

El phylum Platyhelminthes se encuentra conformado por gusanos aplanados dorsoventralmente, no segmentados, tripoblásticos, acelomados y de simetría bilateral. Está constituido por aproximadamente 30,000 especies pertenecientes a cuatro clases: Turbellaria, Monogenea, Trematoda y Cestoda. Se trata de un grupo grande y diverso de organismos, la mayoría de los cuales son parásitos obligados, tanto de vertebrados como de invertebrados (Hiepe *et al.*, 2006; Goater *et al.*, 2014).

Los platelmintos exclusivamente parásitos son miembros de las clases Trematoda, Monogenea y Cestoda, mientras que la clase Turbellaria incluye a gusanos de vida libre que habitan ambientes marinos y dulceacuícolas. Los platelmintos parásitos muestran una extraordinaria diversidad en lo que respecta a morfología, hábitats, ciclos de vida y adaptaciones a la transmisión (Goater *et al.*, 2014).

Son hermafroditas, con un aparato reproductor complejo. Presentan un intestino complejo, pero incompleto, o pueden carecer de él, como es el caso de la clase Cestoda. Cefalizados, con un sistema nervioso central constituido por un ganglio cerebral anterior y cordones nerviosos conectados por comisuras transversales (sistema nervioso tipo escalonar). Presentan protonefridios como estructuras excretoras y osmoregulatorias (Hiepe *et al.*, 2006).

Clase Trematoda

Se trata de organismos con cuerpo cubierto con tegumento, además de presentar una o más ventosas. Conocidos comúnmente como “duelas”, este grupo está conformado por digeneos y aspidogastros. La mayoría son enteroparásitos y su ciclo de vida incluye de dos a tres huéspedes (Brusca & Brusca, 2003).

Subclase Digenea

Poseen una ventosa oral y una ventral, también llamada acetábulo (Fig. 1). La mayoría de los ciclos de vida de estos organismos se encuentran dentro de los más complejos de la naturaleza y, generalmente, se encuentran íntimamente relacionados con las estrategias de alimentación de sus huéspedes definitivos. Presentan de dos a tres huéspedes durante su ciclo biológico, un molusco como

primer huésped intermediario y un vertebrado como huésped definitivo (Bush *et al.*, 2001; Brusca & Brusca, 2003).

El ciclo típico de los digeneos consta de las siguientes fases (Hiepe *et al.*, 2006) (Fig. 2):

- Miracidio. Larva cubierta de cilios que abandona el huevo a través del opérculo y nada libremente hasta encontrar el primer huésped intermediario, generalmente un caracol.
- Esporocisto. Con forma de saco, en el que ocurren una serie de multiplicaciones asexuales del parásito. Es la primera fase de reproducción asexual en el molusco.
- Redias. Forma resultante de la multiplicación asexual dentro del esporocisto. Segunda fase asexual en el molusco.
- Cercarias. Fase que abandona el primer huésped intermediario -normalmente a través de los órganos respiratorios de éste- y nadan libremente propulsándose con una cauda. Esta fase es la que llega al segundo huésped intermediario.
- Metacercaria. Forma de resistencia que adoptan en el segundo huésped intermediario, es similar al adulto y es la forma infectante para el huésped definitivo.
- Adulto. Etapa que se desarrolla dentro del huésped definitivo.

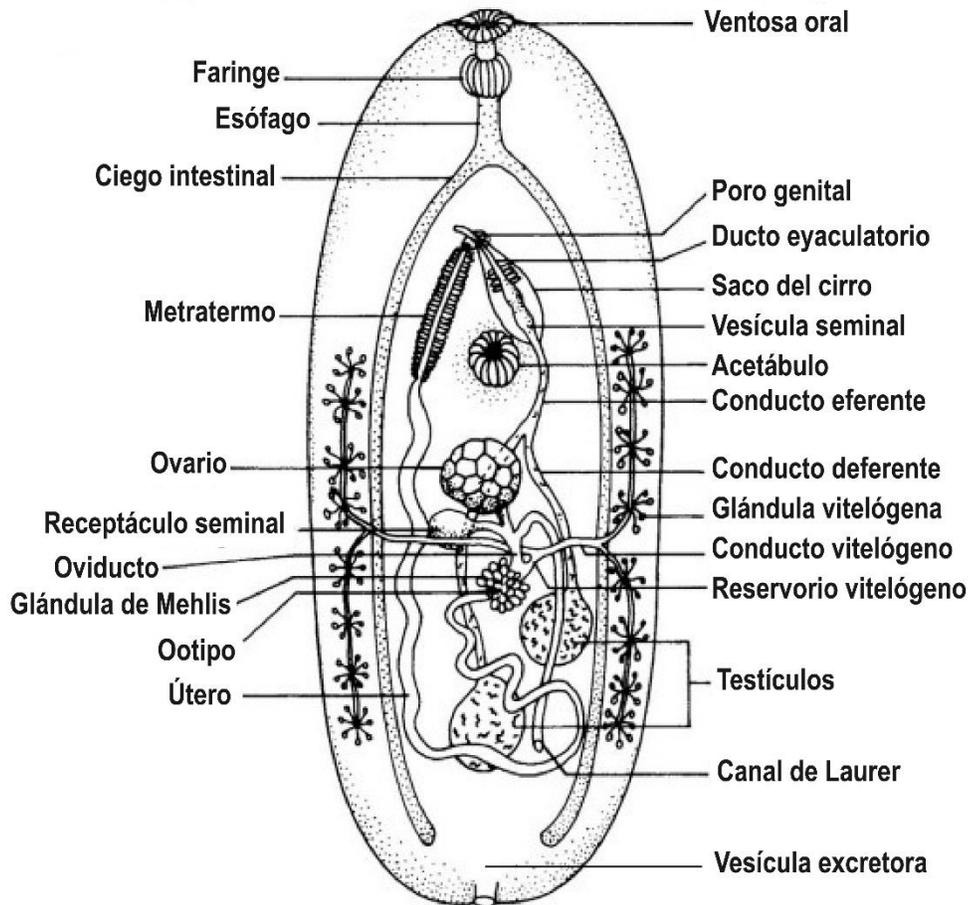


Figura 1. Morfología general de un digeneo (modificado de Bogitsh *et al.*, 2019).

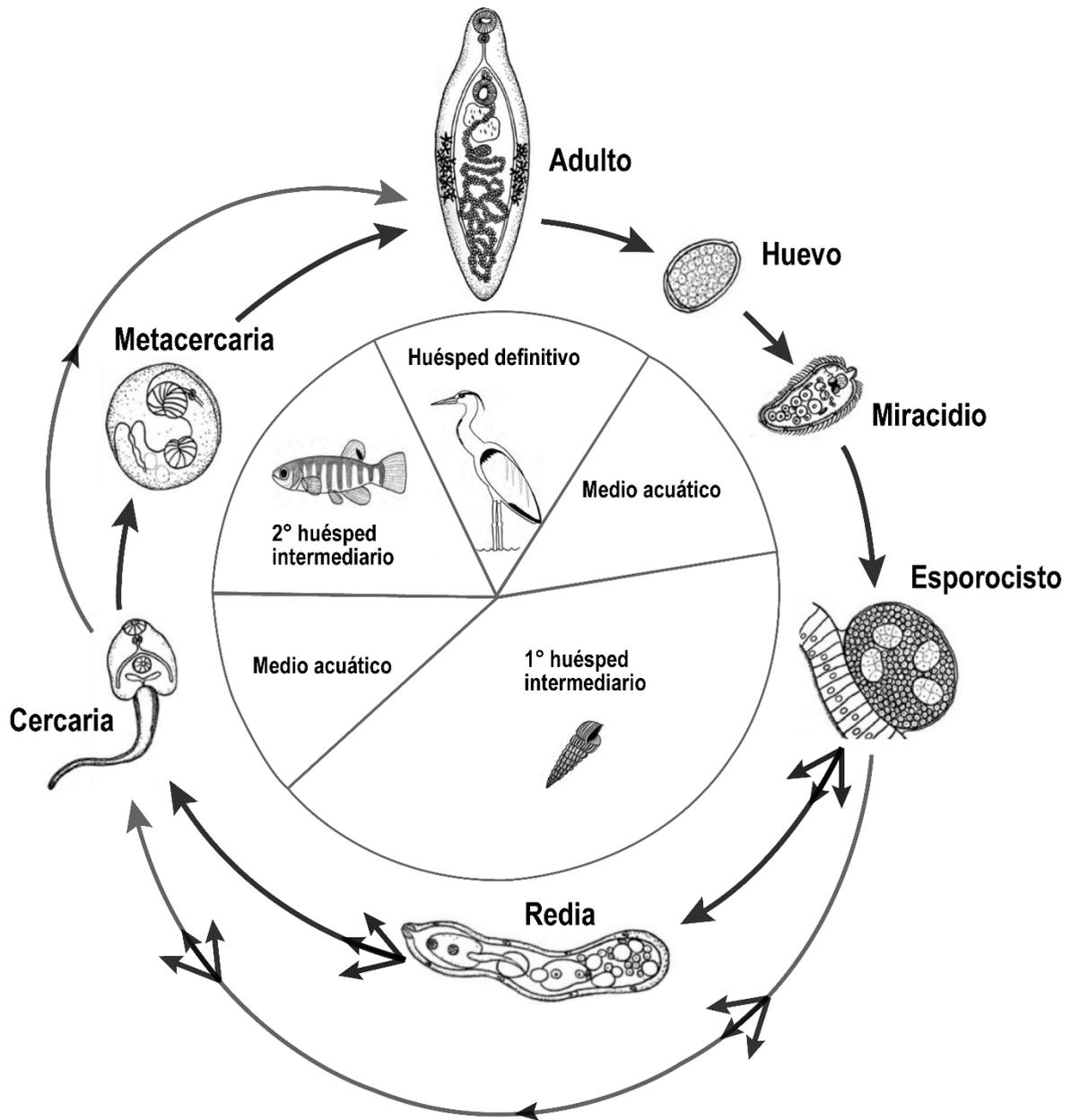


Figura 2. Ciclo biológico de los trematodos digeneos y sus posibles variantes. Los estadios que ocurren en el medio acuático son libres nadadoras (modificado de Hiepe *et al.*, 2006).

Phylum Nematoda: generalidades

Comúnmente conocidos como gusanos redondos, los nematodos (del griego *Nema* = hilo) constituyen el tercer phylum con mayor riqueza de especies del reino animal, después de los phyla Arthropoda y Mollusca, con alrededor de 16,000 a 20,000 especies descritas (Bush *et al.*, 2001).

Son organismos tripoblásticos, bilaterales, blastocelomados, no segmentados. Su cuerpo es redondo desde una perspectiva transversal y está cubierto por una cutícula, secretada por su epidermis. Habitan una gran variedad de ambientes, siendo la mayoría marinos y terrestres, particularmente del suelo. Se estima que existen aproximadamente un millón de especies, la mayoría de vida libre (50% marinas y 25% terrestres) y otras con hábito parasitario (25%) (Brusca & Brusca, 2003; Poinar, 2005; Hiepe *et al.*, 2006).

Los representantes del último grupo parasitan casi a todos los grupos de animales y plantas, algunos causan serios daños a cultivos y ganado, así como otros afectan a seres humanos, por lo que constituyen el mayor grupo de parásitos con relevancia médica, veterinaria y fitosanitaria (Brusca & Brusca, 2003; Hiepe *et al.*, 2006;).

Con sexos separados (dioicos), donde los machos comúnmente presentan un extremo posterior con estructuras de origen cuticular (queratina). Tienen un aparato digestivo completo con estructuras orales acomodadas en un patrón radialmente simétrico. La mayoría posee un sistema excretor único, comprendido por una o dos células renetes o un juego de túbulos colectores. Carecen de un sistema circulatorio y de intercambio gaseoso; absorben y liberan gases por simple difusión a través de su superficie corporal (Poinar Jr, 2005; Brusca & Brusca, 2003) (Fig. 3).

Su sistema nervioso consiste en un anillo nervioso central, el cual es un grupo de células ganglionares y fibras que rodean el esófago en la región anterior del nematodo. A partir de esta estructura, los cordones nerviosos recorren las regiones anterior y posterior, innervando los tejidos y órganos sensoriales. Además, estos animales presentan unos órganos sensoriales únicos conocidos como anfidios y algunos poseen otros en la región caudal, denominados fasmidios (Bush *et al.*, 2001; Brusca & Brusca, 2003; Poinar, 2005).

En su desarrollo, todos los nematodos pasan por seis etapas, incluyendo huevo, cuatro etapas larvianas (o juveniles) y una etapa adulta. Entre cada etapa larvaria hay un proceso de muda (o ecdisis) de la cutícula de la etapa precedente. En ocasiones, la cutícula anterior no se elimina, sino que permanece cubriendo a la larva a modo de protección, a la que se le conoce como larva envainada. La finalidad de esta característica es proteger la larva frente a posibles reacciones inmunes del huésped. En la mayoría de los nematodos parásitos de la clase Secernentea, el estado infectivo es el tercer estadio larvario (L3), mientras que en los parásitos de la clase Adenophorea es la larva 1 (L1) (Poinar, 2005).

Algunos nematodos sólo incluyen un huésped en su ciclo biológico (monoxenos), mientras que otros pasan por dos o tres huéspedes (heteroxenos) (Fig. 4) (Hiepe *et al.*, 2006).

Parece que todos los vertebrados estudiados, independientemente de su hábitat, presentan nematodos. A diferencia de otros grupos de parásitos, donde los adultos se encuentran restringidos al intestino delgado (cestodos y acantocéfalos), los nematodos pueden encontrarse en casi cualquier tejido del cuerpo del huésped (su ubicación depende de la familia). Además, sus huéspedes

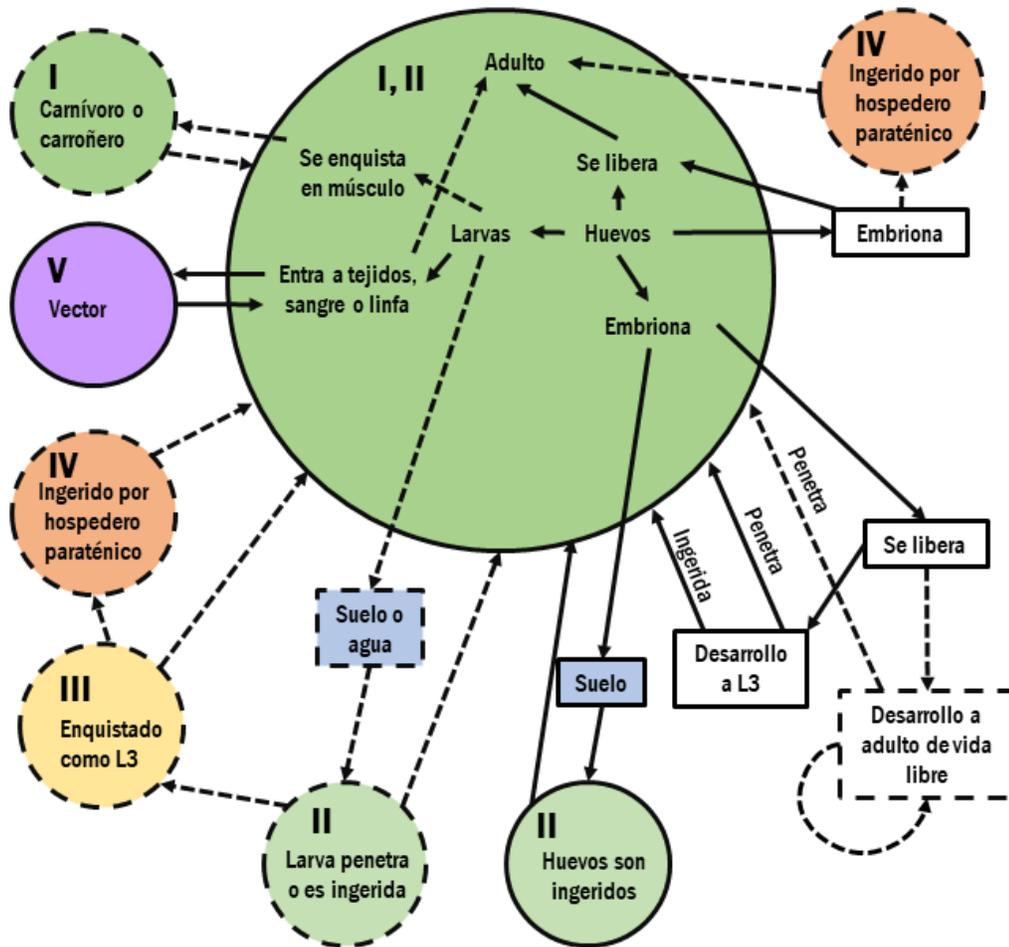


Figura 4. Ciclo biológico de los nematodos parásitos y sus múltiples alternativas. Los círculos indican los tipos de huéspedes (I, definitivo; II, primer huésped intermediario; III, segundo huésped intermediario; IV, paraténico; V, vector), mientras que los rectángulos muestran las etapas de desarrollo que pueden encontrarse en el ambiente. Las vías principales se indican con las líneas continuas y se relacionan con el camino que puede tomar el desarrollo de los huevos (Modificada de Bush *et al.*, 2001).

Antecedentes

De mamíferos, murciélagos y sus parásitos

El grupo de los mamíferos (Clase Mammalia; Phylum Chordata) presenta una gran diversidad de estilos de vida, mostrando una gran flexibilidad en su eco-morfología, fisiología, historias de vida y comportamiento a lo largo de su historia evolutiva, a pesar de poseer menos riqueza de especies que otros grupos de vertebrados (poco más de 5,000 especies reconocidas a nivel mundial) (Jones & Safi, 2011; Vaughan *et al.*, 2015).

En el ámbito ecológico, los mamíferos han colonizado todos los ambientes de la Tierra, tanto terrestres como acuáticos, contribuyendo de manera importante en los ecosistemas al desempeñar roles de dispersión de semillas, polinización y regulación de poblaciones resultando en la reducción de la transmisión de enfermedades, así como se ha demostrado que algunos grupos funcionan como indicadores de la salud de los ecosistemas (Jones & Safi, 2011; Kunz *et al.*, 2011).

Pertenecientes al orden Chiroptera, los murciélagos constituyen el segundo grupo de mamíferos más diverso, con cerca de 1,116 especies reconocidas a nivel mundial, después de los roedores, con 2,277 especies. De distribución cosmopolita, con excepción de regiones polares y algunas islas muy apartadas del continente, son el único grupo de mamíferos voladores y uno de los dos grupos que ha desarrollado ecolocalización (además de los cetáceos) (Wilson & Reeder, 2005; Vaughan *et al.*, 2015).

El vuelo les ha permitido tener una amplia distribución y presentar una amplia diversidad de hábitos alimenticios que caracteriza a los grupos, siendo frugívoros (si se alimentan de frutas), insectívoros (dieta a base de insectos), nectarívoros (alimentándose de néctar), hematófagos (dieta a base de sangre) o carnívoros (si se alimentan de otros vertebrados). De acuerdo con su dieta, estos mamíferos voladores poseen diversos papeles ecológicos (Feldhamer *et al.*, 1999; Kunz *et al.*, 2011; Vaughan *et al.*, 2015).

Algunos murciélagos nectarívoros participan como polinizadores de plantas cuyo éxito reproductivo depende de estos mamíferos en diversos hábitats. Se estima que cerca de 200 especies de plantas de importancia económica en los ámbitos de alimentación, madera, medicinas o fibra son polinizadas por murciélagos, incluyendo plátanos, duraznos, dátiles e higos (Tamsitt & Valdivieso, 1970; Feldhamer *et al.*, 1999; Medellín, 2003; Kunz *et al.*, 2011; Melaun, *et al.*, 2014).

Los insectívoros actúan como control biológico de plagas, además de ser los principales depredadores de una gran cantidad de insectos voladores nocturnos que, de otro modo, dañarían los cultivos. Por último, los frugívoros contribuyen considerablemente a la dispersión de semillas de muchas especies de plantas (comparable o mayor que aquella realizada por aves), que frecuentemente son especies pioneras (Tamsitt & Valdivieso, 1970; Feldhamer *et al.*, 1999; Medellín, 2003; Kunz *et al.*, 2011; Melaun, *et al.*, 2014).

La mayoría de los murciélagos son estrictamente nocturnos, aunque la actividad diurna es común en murciélagos frugívoros de la familia Pteropodidae del Viejo Mundo y algunas otras especies de otras familias (Vaughan *et al.*, 2015). Suelen habitar diferentes lugares: cuevas, troncos vacíos, debajo de ladrillos sueltos, edificios, vegetación de sotobosque, fisuras de roca y otros lugares protegidos. Algunas especies pasan la noche en solitario, mientras que otros forman agregaciones que

van de pocos individuos a muy numerosas. Sus diferentes hábitos reflejan las relaciones entre la estructura social, la dieta, el comportamiento de vuelo, riesgos de depredación y reproducción de cada especie (Feldhamer *et al.*, 1999).

A pesar de su amplia variabilidad, las poblaciones de murciélagos son afectadas negativamente por perturbaciones a su ambiente, ya sean naturales o inducidas por el ser humano. El declive de las poblaciones, así como la reducción del rango de distribución de muchas especies de murciélagos se debe a cierre de cuevas, pérdida de hábitats de forrajeo y de paso de noche, sedimentación o desagüe de áreas ribereñas, acumulación de pesticidas y explotación humana, entre otras (Feldhamer *et al.*, 1999).

Actualmente en la lista roja de la IUCN (2018) se incluyen 112 especies como vulnerables, 59 especies en peligro de extinción y otras 39 más como críticamente amenazadas, correspondiendo a aproximadamente 18% de las especies de murciélagos reconocidas.

Aunque son importantes biológicamente en la estructura de las comunidades y en la economía humana, estos mamíferos adquieren cada vez mayor importancia al ser reconocidos como reservorios de diversas zoonosis, aquellas enfermedades transmitidas de manera natural de vertebrados silvestres al ser humano (Tamsitt & Valdivieso, 1970; Melaun *et al.*, 2014).

Una gran diversidad de parásitos ha sido detectada en murciélagos, incluyendo virus, bacterias, hongos, protozoarios, artrópodos y helmintos (Tamsitt & Valdivieso, 1970; Melaun *et al.*, 2014). El estudio de estos organismos desde el punto de vista parasitológico puede llevar a realizar preguntas más amplias y profundas acerca de la ecología, sistemática, biogeografía y evolución de los murciélagos como huéspedes, las cuales de otra manera no podrían hacerse sin considerar a los parásitos como objeto de estudio. Además, aquellos endoparásitos con ciclos de vida complejos, como los helmintos, son excelentes fuentes de información de la biodiversidad local y regional, aparte de servir como indicadores biológicos para las poblaciones de murciélagos, de ahí su relevancia (Gardner & Jiménez-Ruiz, 2009; Santos & Gibson, 2015).

Estudios sobre helmintos en murciélagos

Desde el siglo pasado, se han realizado varios estudios de helmintos parásitos de murciélagos a nivel mundial. La mayoría de ellos se han centrado en el ámbito de la taxonomía y ecología. Por otro lado, existen algunos trabajos de revisión que han recopilado los registros de estos organismos en listados de especies por países o regiones, por grupos de helmintos o por grupos de huéspedes (familias o géneros) (Foster & Mertins, 1996; Esteban *et al.*, 2001; Shimalov *et al.*, 2001; Guzmán-Cornejo *et al.*, 2003; Nahhas *et al.*, 2005; Junker *et al.*, 2008; Tinnin *et al.*, 2008; Lord *et al.*, 2011; Makarikova & Makarikov, 2012; Heddergott & Steinbach, 2015; Horvat *et al.*, 2017; Jiménez *et al.*, 2017; Sümer & Yildriham, 2018). Por otro lado, varios de los estudios se han enfocado en murciélagos insectívoros (Horvat *et al.*, 2017).

En el caso de la región Neotropical, recientemente se han publicado dos listados de especies que conforman la helmintofauna de murciélagos en esta región biogeográfica: una por Santos & Gibson (2015), que abarca todo México, Centroamérica y Sudamérica, y otra por Jiménez y colaboradores (2017), sobre la región de México y Centroamérica. No obstante, también se han desarrollado diversos estudios en una escala menor, otros que toman en cuenta aspectos ecológicos (Cuartas-Calle & Muñoz-Arango, 1999; Lunaschi, 2002; Nogueira *et al.*, 2004; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2013; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017; Clarke-Crespo *et al.*, 2017; Salinas-Ramos *et al.*, 2017;

Falconaro *et al.*, 2018) y otros que registran helmintos parásitos de murciélagos como parte de la helmintofauna de mamíferos de alguna región (Falcón-Ordaz *et al.*, 2015; Fugassa, 2015).

Por otra parte, se han realizado estudios que consideran la componente geográfica de los registros de helmintos de murciélagos, teniendo dos trabajos principales: el de Barus y Rysavy (1971), donde establecieron las áreas de distribución de una familia de nematodos (Trichostrongylidae) de microquirópteros a nivel global, y el de Jiménez y colaboradores (2017), de biogeografía histórica, en el cual se aborda la diversidad de nematodos asociados a mamíferos durante el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI por sus siglas en inglés).

En el caso particular de aproximaciones desde una perspectiva evolutiva, sólo se ha realizado un estudio que evalúa señales filogenéticas en las asociaciones huésped-parásito de murciélagos neotropicales; sin embargo, estas fueron analizadas para ectoparásitos (Presley *et al.*, 2015).

Zona de estudio: región biogeográfica del Neotrópico

La región biogeográfica Neotropical incluye la parte sureste de México, Centro y Sudamérica, además de las islas adyacentes.

Esta región es la segunda en diversidad de familias de mamíferos después de la región Afrotropical. El Neotrópico alberga 56 familias de mamíferos y cuenta con el mayor número de familias endémicas (26) (McDonald, 2003; Vaughan *et al.*, 2015). La diversidad alta de la fauna y flora, así como su relación con otras regiones biogeográficas reflejan la amplia variedad ambiental y la historia geológica del Neotrópico. En esta región se presentan ambientes que van desde tundras alpinas a bosques templados, selvas tropicales, selvas secas, sabanas, pastizales y desiertos. De este modo, el rango de nichos potenciales es más amplio que en las regiones Neártica y Paleártica (McDonald, 2003; Vaughan *et al.*, 2015).

Durante el Cretácico, Sudamérica estaba unida a Antártica y África. A inicios del Cretácico tardío, África comenzó a moverse hacia el noroeste para separarse de Antártica hace 95 millones de años. Posteriormente, en el Triásico temprano, hace aproximadamente 55 millones de años, Sudamérica se separó de Antártica; no obstante, se unió hasta América del Norte hasta hace 3 millones de años con la formación del Istmo de Panamá, por lo que la fauna y flora de origen Gondwánico evolucionó en aislamiento durante más de 40 millones de años (McDonald, 2003).

Los grupos distintivos de esta región incluyen marsupiales (con cerca de 84 especies, la mayor riqueza después de Australia), murciélagos (con tres familias endémicas), primates (cuatro familias endémicas), xenartros (pilosos y cingulados; con cuatro familias endémicas) y roedores histicognatos (con 12 familias endémicas o casi endémicas, una de ellas extinta durante el Holoceno). Algunos géneros endémicos incluyen ilamas (*Lama*), cerdos de Guinea (*Cavia*) y chinchillas (*Chinchilla*). En cuanto al grupo de los roedores, el Neotrópico cuenta con alta cantidad de endemismos, siendo 12 familias y cerca de 200 especies endémicas a esta región biogeográfica. Además, comparte con la región Neártica algunos grupos, dentro de los que se encuentran conejos, musarañas, ardillas, flinos, zorros, pumas y venados (McDonald, 2003; Vaughan *et al.*, 2015).

Para el caso de los quirópteros, las familias Phyllostomidae, Mormoopidae, Noctilionidae, Furipteridae y Thyropteridae se encuentran principalmente confinadas al Neotrópico (Teeling *et al.*, 2005). Por esta razón, la región biogeográfica del Neotrópico contiene la mayor riqueza de especies

de murciélagos, con 385 (IUCN, 2018), correspondientes a aproximadamente una tercera parte de la diversidad mundial de estos mamíferos.

Asociaciones huésped-parásito y evolución

La vida parasitaria requiere de numerosas adaptaciones por parte del parásito hacia el organismo huésped. Esto conlleva que toda especie parásita solo pueda relacionarse con un número limitado de especies hospedadoras (Hiepe *et al.*, 2006).

La especificidad hospedatoria (o de huésped) es la limitación filogenética a la que se ve sometido el parásito al requerir de una especie determinada o grupo de especies para cada uno de sus estadios evolutivos. Se trata de la manifestación tanto de la adaptación del parásito al huésped como de este último al parásito en cuanto a susceptibilidad o resistencia (Hiepe *et al.*, 2006).

Se ha demostrado que la distribución de parásitos entre las especies de huéspedes definitivos depende de la relación filogenética (parentesco) entre las especies de estos últimos. Las especies de huéspedes más emparentadas comparten una historia evolutiva común y, por ende, parásitos en común, al menos hasta su divergencia. Las especies de parásitos pueden ser heredadas de un ancestro -por coespeciación-, adquiridas -vía cambio de huésped (*host-switching*) o por especiación intra-huésped- o perdidas (durante eventos de divergencia y especiación o por extinción). Esto puede reflejarse en una falta de congruencia entre las filogenias de los huéspedes y de los parásitos (Bush *et al.* 2001; Davies & Pedersen, 2008; Poulin *et al.*, 2011; Presley *et al.*, 2015; Park *et al.*, 2018).

Los cambios en el número de especies de parásitos en los huéspedes ocurren en diferentes tasas en diferentes linajes de huéspedes, posiblemente influenciados por los caracteres ecológicos del huésped. Huéspedes cercanamente emparentados muestran una mayor similitud en su biología con respecto a aquellos menos emparentados, incluyendo características asociadas con respuestas inmunes y comportamientos relacionados con las probabilidades de encuentro con los parásitos (asociadas con su dieta, vectores o hábitos sociales). Esta similitud ecológica entre las especies de huéspedes contribuye a los cambios de huésped y a la modificación del rango de huéspedes de las especies de parásitos, medida de especificidad hospedatoria (Desdisevis *et al.*, 2002; Davies & Pedersen, 2008; Poulin *et al.*, 2011; Park *et al.*, 2018).

La especificidad hospedatoria es una propiedad clave de los parásitos: es determinante del riesgo de extinción local o de la probabilidad de establecimiento exitoso seguida de la introducción a una nueva región, con especies generalistas menos propensas a la extinción local y mejores invasores que los especialistas (Poulin *et al.*, 2011). Los patrones de especificidad hospedatoria y la susceptibilidad del huésped que están asociados con las relaciones filogenéticas de los huéspedes, documentan el potencial de las asociaciones parásito-huésped para demostrar señales filogenéticas, tendencia de que especies cercanamente emparentadas de huéspedes posean una parasitofauna más similar que con especies lejanamente emparentadas (Presley *et al.*, 2015).

Debido a que los parásitos representan una alta proporción de la biodiversidad en cualquier ecosistema, y debido a que los huéspedes proveen hábitat y recursos para sus parasitofaunas, evaluar

las señales filogenéticas de tales asociaciones podrían tener implicaciones importantes en el entendimiento de la dinámica de la biodiversidad en espacio y tiempo (Presley *et al.*, 2015).

Una señal filogenética para las asociaciones parásito-huésped podría ser indicativo de la idoneidad de un huésped para un parásito siendo proporcional a las distancias filogenéticas entre las especies de huéspedes (Presley *et al.*, 2015).

Señal filogenética

Este término representa la tendencia (patrón) de especies cercanamente emparentadas a asemejarse más entre sí que con aquellas especies con las que tienen una relación más distante, como resultado de una historia evolutiva compartida (Borges *et al.*, 2019).

Este concepto ha sido ampliamente utilizado para responder una amplia variedad de preguntas, entre las que se incluyen: la predicción de patrones de similitud ecológica, entender las dinámicas de nicho, medir el riesgo de extinción de mamíferos, evaluar la vulnerabilidad de las especies ante el cambio climático, así como evaluar asociaciones parásito-huésped (Borges *et al.*, 2019).

Debido a que los parásitos pueden ser considerados como una característica asociada a sus huéspedes, se han realizado varios estudios donde se mide la señal filogenética de los parásitos en diferentes sistemas, por ejemplo, el uso de huéspedes en parásitos de peces (Desdiseis *et al.*, 2002), susceptibilidad de árboles de Panamá a hongos patógenos (Gilbert & Webb, 2007) y uso de huéspedes por pulgas en mamíferos y helmintos en aves (Mouillot *et al.*, 2006). Algunas de estas investigaciones han demostrado que especies de huéspedes cercanamente relacionadas son vulnerables a comunidades similares de patógenos (Gilbert & Webb, 2007; Davies & Pedersen, 2008; Wiens *et al.*, 2010).

Al estudiar las asociaciones parásito-huésped entre ectoparásitos y murciélagos neotropicales, así como entre endoparásitos de roedores neárticos, Presley y colaboradores (2015), encontraron una correlación entre la especificidad hospedatoria y la señal filogenética en estas asociaciones parásito-huésped. Asimismo, en un estudio llevado a cabo por Pfenning-Butterworth *et al.* (2021), se encontró una fuerte señal filogenética, cuantificada con el método de lambda de Pagel, en las asociaciones parásito-huésped entre helmintos y mamíferos de seis órdenes (Cetartiodactyla, Carnivora, Euliphotyphla, Lagomorpha, Primates y Rodentia), al evaluar el carácter de distancia pareada promedio como medida de especificidad hospedatoria.

Debido a la importancia de la señal filogenética en el campo de la filogenética comparada, en las últimas dos décadas se han desarrollado varios métodos para estimarla. Estos métodos difieren en el tipo de aproximación (de autocorrelación o evolutiva), si se encuentran basados en algún modelo, el marco de inferencia y el tipo de datos con los que funcionan (Cuadro 1) (Morand *et al.*, 2015; Borges *et al.*, 2019).

La detección y estimación de la señal filogenética es importante para el análisis comparativo de datos, puesto que hace posible la predicción del valor de un rasgo o carácter dado para una especie que aún no haya sido estudiada, con base en su posición filogenética y los valores de esta característica en especies cercanamente emparentadas. Esto último es especialmente relevante para el estudio de los parásitos, ya que la estimación de ciertos parámetros es difícil debido a su tamaño pequeño y su historia natural “oculta”, en ocasiones compleja (Morand, Krasnov & Littleground, 2015).

Cuadro 1. Estadísticos desarrollados para evaluar señal filogenética (Borges *et al.*, 2019).

Estadístico	Aproximación	Basado en modelo	Marco estadístico	Datos	Referencia
I de Moran	Autocorrelación	No	Permutación	Continuos	Moran (1950)
C de Abouheif	Autocorrelación	No	Permutación	Continuos	Abouheif (1999)
λ de Pagel	Evolutiva	Sí	Máxima verosimilitud	Continuos	Pagel (1999)
K de Blomberg	Evolutiva	Sí	Permutación	Continuos	Blomberg <i>et al.</i> (2003)
Estadístico D	Evolutiva	Sí	Permutación	Catagóricos	Fritz & Purvis (2010)
Estadístico δ	Evolutiva	Sí	Inferencia Bayesiana	Catagóricos	Borges <i>et al.</i> (2019)

Justificación

Los parásitos no son habitantes pasivos de otros organismos, ya que forman parte de un sistema dinámico basado en la interacción de las presiones de selección ejercida por una especie sobre otra (Duarte-Rocha *et al.*, 2016). Generalmente, las asociaciones entre huéspedes y parásitos no son aleatorias y tienden a reflejar algún grado de estabilidad indicativa de la existencia de relaciones a largo plazo (evolutivas). Además, se ha vuelto cada vez más evidente que los parásitos constituyen pruebas para la elucidación de vínculos complejos entre los organismos a través de escalas genealógicas, ecológicas, espaciales y temporales, las cuales caracterizan a la biodiversidad (Hoberg, 1997).

Esto, aunado a su gran especificidad y la presencia de numerosos linajes independientes en los que el parasitismo ha surgido, permite poner a prueba diferentes hipótesis, por lo que puede considerarse a los taxa parásitos como un buen modelo para el estudio de procesos evolutivos que incrementan la biodiversidad (Poulin & Morand, 2000).

Aun cuando se tienen los registros, ningún análisis ha sido realizado con el fin de evaluar de manera integral y comparativa la información que proveen en conjunto, así como tampoco se han evaluado señales filogenéticas de las asociaciones parásito-huésped en el caso particular de los murciélagos neotropicales y sus helmintos parásitos, por lo que este trabajo será el primero en realizar una aproximación con la información disponible, la cual ha sido generada durante más de un siglo en esta región biogeográfica, considerada como una de las más biodiversas del planeta.

Objetivo general

Proporcionar un panorama general del estado del conocimiento de los helmintos parásitos de murciélagos en el Neotrópico.

Objetivos particulares

- 1) Determinar helmintos de murciélagos de colectas correspondientes a la parte neotropical de México.
- 2) Determinar la riqueza de helmintos asociados a diferentes taxones de murciélagos en diferentes provincias biogeográficas del Neotrópico.
- 3) Evaluar la especificidad hospedatoria a través de medir el grado de señal filogenética de las asociaciones parásito-huésped en la helmintofauna de murciélagos en el Neotrópico.

Materiales y métodos

Determinación taxonómica de material

Se realizó la determinación de material helmintológico de colectas anteriores en localidades de la porción neotropical de México. Se colectaron (con el permiso de colecta FAUT-0170, emitido por la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales de México) y revisaron 93 individuos de 15 taxones de murciélagos, en ocho localidades neotropicales en México (Cuadro 2 y Fig. 5).

Para ello, se realizaron exámenes parasitológicos con ayuda de microscopio óptico. El material helmintológico, fijado con formol caliente al 4 % y almacenado en viales con alcohol al 70 %, fue procesado de acuerdo al grupo de helmintos al que perteneciera. Los digeneos fueron deshidratados con etanol, teñidos con la técnica tricrómica de Gomori en su versión a base de alcohol, aclarados con salicilato de metilo y montados en porta y cubreobjetos con bálsamo de Canadá, con la finalidad de obtener preparaciones permanentes. Por otro lado, los nematodos fueron montados en portaobjetos con una solución glicerina-alcohol 1:1 y cubreobjetos, con el objetivo de tener preparaciones temporales que permitieran la transparentación de los ejemplares y su posterior observación al microscopio (Lamothe-Argumedo, 1997; Salgado-Maldonado, 2009).

La identificación taxonómica se realizó con base en claves taxonómicas especializadas (Yamaguti, 1971; Anderson *et al.*, 1974-1983; Anderson *et al.*, 2009; Gibbons, 2010) y con artículos que tratan las descripciones de las especies.

Cuadro 2. Datos de colecta de los organismos estudiados.

Localidad	Coordenadas	No. de huéspedes revisados	Taxones de helmintos determinados (D/N)*
Cerro Las Espejeras, Tetela de Ocampo, Puebla	19.784704° N -97.782649° W	1	0 / 1
Grutas de Coconá, Tabasco	17.5635° N -92.9279° W	39	1 / 1
La Carbonera, Nogales, Veracruz	18.833° N -97.189° W	6	0 / 1
Palo Verde, Nogales, Veracruz	18.8517° N -97.1960° W	2	0 / 2
Puente Presa Miguel Alemán, Cerro del Tepezcuintle, Oaxaca	18.1529° N -96.3888° W	28	3 / 5
Rincón de Martínez, Río Lerma, Abasolo, Guanajuato	20.326169° N -101.57704° W	4	0 / 1
Santa Cruz, Nogales, Veracruz	18.8702° N -97.2163° W	12	0 / 1
Uxmal, Yucatán	20.3616° N, -89.7707° W	1	0 / 3

*D: digeneos; N: nematodos

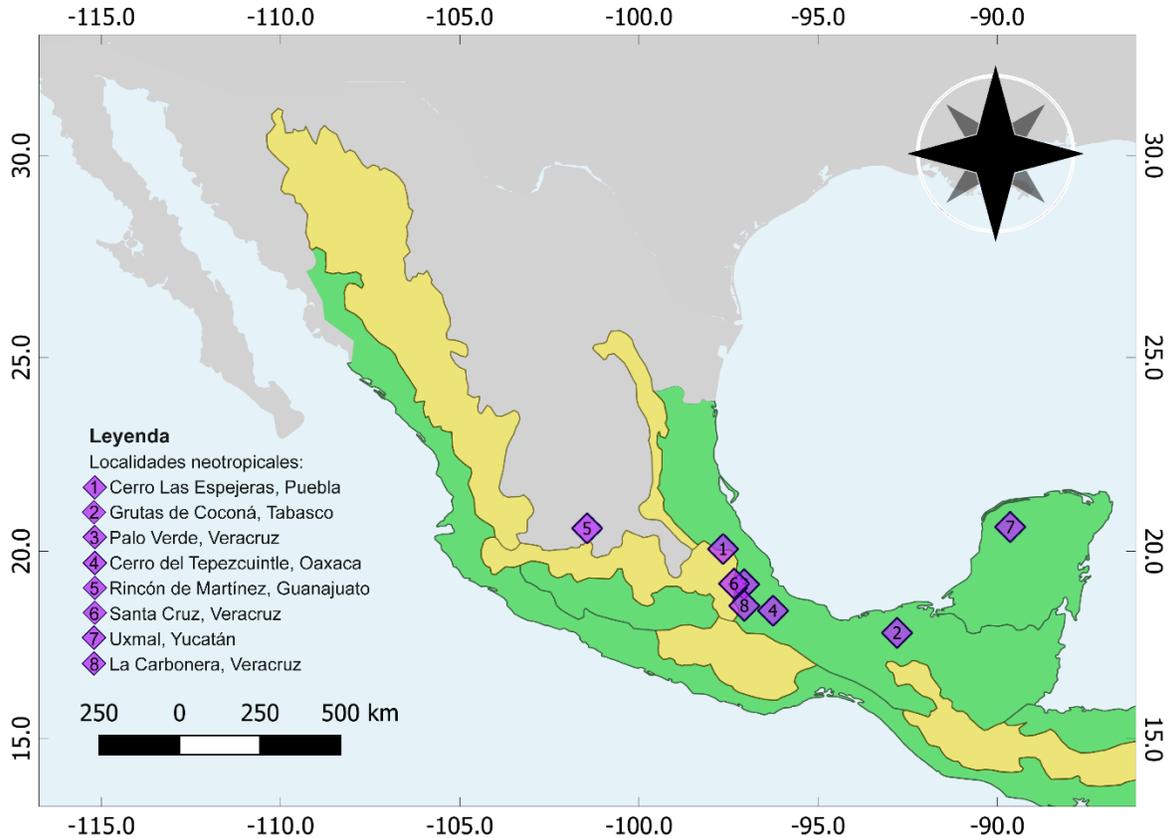


Figura 5. Mapa con las localidades neotropicales de las que se obtuvo el material helmintológico identificado en el presente estudio.

Construcción de base de datos

Paralelamente, se construyó una base de datos con los registros de helmintos en murciélagos neotropicales, diseñada para este estudio y enriquecida con los registros obtenidos de la determinación taxonómica de este estudio. En esta base de datos se incluyó: especie de helminto, grupo de helminto al que pertenece (Nematoda o Digenea), especie de huésped, familia de huésped, hábito alimenticio del huésped (frugívoro, insectívoro, piscívoro, nectarívoro, entre otros) localidad, coordenadas geográficas de la localidad (latitud y longitud), sitio de infección y referencia.

La información incluida en la base de datos se obtuvo a través de búsquedas bibliográficas y hemerográficas en las bases de datos digitales *The Web of Science*, *The Biodiversity Heritage Library*, PubMed del Centro Nacional para la Información Biotecnológica (NCBI por sus siglas en inglés), Google Académico y búsquedas directas a partir de las referencias citadas en los artículos de Santos y Gibson (2015) y Jiménez *et al.* (2017). Las búsquedas incluyeron las palabras clave: helmintos, murciélagos, Chiroptera, Neotrópico o Sudamérica (y sus correspondencias en el idioma inglés), debido a que muchas publicaciones no se encuentran en bases de datos electrónicas debido a su escasa difusión.

Se realizó una validación de los taxones, tanto de parásitos como de huéspedes, con base en la bibliografía consultada, para tener una base de datos con información homogénea.

A partir de la información recabada se determinó: riqueza de especies de helmintos, riqueza promedio por especie y por familia de huésped, rango de huéspedes (número de especies de huéspedes usadas por una especie de parásito dada) y promedio de especies de huésped por taxón de helminto, para digeneos y nematodos.

Mapeo de registros

Con el propósito de obtener un panorama general del muestreo de los helmintos de murciélagos en un contexto geográfico, así como para evaluar qué áreas han sido mayor o menormente estudiadas en términos de países y provincias biogeográficas neotropicales, se realizaron mapas por género de parásitos. Esto se realizó tomando como referencia la regionalización propuesta por Morrone (2014) (Fig. 5) y con ayuda del software QGIS 2.18. Aquellos registros provenientes de localidades sin coordenadas geográficas fueron georreferenciadas con el software Google Earth Pro. Los mapas se realizaron a nivel de género debido a los escasos registros que presentan algunas especies de helmintos y de acuerdo a una agrupación taxonómica superior, que puede ser indicativa de una afinidad filogenética.

Tanto el mapeo de los registros de los helmintos de murciélagos neotropicales, como recabar información para la base de datos, se realizaron con el fin de obtener información sobre las zonas en las que no se han estudiado estos organismos, así como de aspectos de la biología de los huéspedes, de modo que fuera de utilidad para la elaboración de estudios posteriores en diferentes áreas de la biología.

Búsqueda de señal filogenética

Para llevar a cabo las pruebas de señal filogenética mediante la estimación del estadístico D, se construyó una matriz de presencia-ausencia de las especies de helmintos contra especies de murciélagos neotropicales huéspedes. La codificación de los valores fue la siguiente: 0, para ausencia, y 1, para presencia. Asimismo, se consideraron tanto especies como géneros de helmintos.

Se tomaron dos hipótesis filogenéticas de huéspedes: una propuesta por Agnarsson y colaboradores (2011) para murciélagos, la cual tiene resolución a nivel de especie e incluye al 50 % de los taxones de este orden de mamíferos; y otra generada mediante consenso de mayoría a partir de 100 árboles obtenidos con la herramienta VertLife (<https://vertlife.org/phylosubsets/>) (Upham, Esselstyn & Jetz, 2019; NSF, s.f.). La primera con 648 taxones de murciélagos, con representantes de todas las familias de quirópteros del mundo, y la segunda con 202 terminales de quirópteros, constituida por los taxones de murciélagos huéspedes de helmintos, algunos taxones hermanos y representantes de familias que no se encuentran en el continente americano.

Los análisis fueron realizados solamente para aquellos taxones de helmintos que se encontraron registrados en al menos dos especies de murciélagos huéspedes. Debido a que varios de los taxones de helmintos han sido registrados en una sola especie de murciélago, la prueba del estadístico D fue realizada en una porción de los taxones presentes en la base de datos generada para el presente trabajo; esto es, en 87 taxones de helmintos parásitos de murciélagos: 40 taxones de digeneos (12 géneros y 28 especies) y 47 de nematodos (17 géneros y 30 especies) (Anexo A, Cuadros D y E). Se realizaron pruebas de estadístico D utilizando una u otra hipótesis filogenética, de modo que cada taxón de helminto estudiado tuviera dos estimaciones distintas para realizar comparaciones.

Las pruebas de señal filogenética para las asociaciones helminto-murciélago se realizaron con ayuda del software R y los paquetes *ape* (Paradis *et al.*, 2020) *caper* (Orme *et al.*, 2013) y *phytools* (Revell, 2014) como indica el trabajo realizado por Presley y colaboradores (2015), utilizando el estadístico D como medida y realizando 1000 permutaciones para obtener valores significativos.

Estadístico D

Aunque se han desarrollado pocos estadísticos de señal filogenética para datos categóricos, este tipo de variables son comunes en estudios evolutivos, puesto que varios aspectos de la ecología, fisiología, morfología y comportamiento de las especies sólo pueden ser caracterizados en categorías (Borges *et al.*, 2019).

El estadístico D provee un estimado de la fuerza de una señal filogenética en datos binarios, los cuales pueden ser comparados con un reordenamiento aleatorio de los valores en las terminales de una filogenia y bajo un límite de evolución Browniano (Fritz & Purvis, 2010; Presley *et al.*, 2015).

De acuerdo con el modelo de evolución Browniano -y sobre el cual está basado este estadístico- el estado de un carácter puede cambiar durante cada instante en el tiempo, con la magnitud y dirección de cambio siendo independiente del estado actual del carácter, con un cambio esperado neto de cero a través del tiempo. Cuando la evolución ocurre como resultado del movimiento Browniano (o de inercia filogenética), la diferencia entre los estados de carácter de las especies evaluadas es proporcional a las longitudes de rama en la filogenia que las separan. Esta relación representa una señal filogenética o efecto filogenético (Presley *et al.*, 2015; Morand *et al.*, 2015).

El estadístico D se calcula de la siguiente manera (Fritz & Purvis, 2010):

$$D = \left[\sum d_{obs} - media \left(\sum d_b \right) \right] / \left[media \left(\sum d_r \right) - media \left(\sum d_b \right) \right]$$

Donde $\sum d_{obs}$ corresponde a la suma de las diferencias de los estimados del carácter entre clados hermanos, $\sum d_b$ consiste en la distribución de las diferencias de los valores del carácter esperados bajo un modelo de evolución browniano y $\sum d_r$ está conformada por los valores del carácter esperados cuando se supone un patrón filogenético aleatorio (Fritz & Purvis, 2010; Orme, 2013).

Las pruebas de estadístico D arrojan tres medidas diferentes: D estimada; probabilidad de que la D estimada resulte de ninguna estructura filogenética (pVal = 1; es decir, que sea aleatorio, D = 1) y probabilidad de que la D estimada sea producto de una estructura filogenética browniana (pVal = 0; o D = 0). Si D = 1, los valores se encuentran distribuidos aleatoriamente en las terminales de la filogenia. En cambio, si D = 0 la distribución de los valores corresponde al modelo de evolución Browniano (Fritz & Purvis, 2010; Orme, 2013; Presley *et al.*, 2015).

El valor de D depende del tamaño de la filogenia, así como puede ser más pequeño que 0, implicando que el carácter es altamente conservado, y más grande que 1, implicando que el carácter se encuentra sobredisperso a lo largo de la filogenia (Fritz & Purvis, 2010; Orme, 2013).

Mecanismos como evolución convergente, selección estabilizadora o altas tasas de cambio en las presiones de selección o constricciones evolutivas, provocan desviaciones sistemáticas de los supuestos por un modelo Browniano que resultan en la pérdida de ocurrencia de una señal filogenética (Presley *et al.*, 2015).

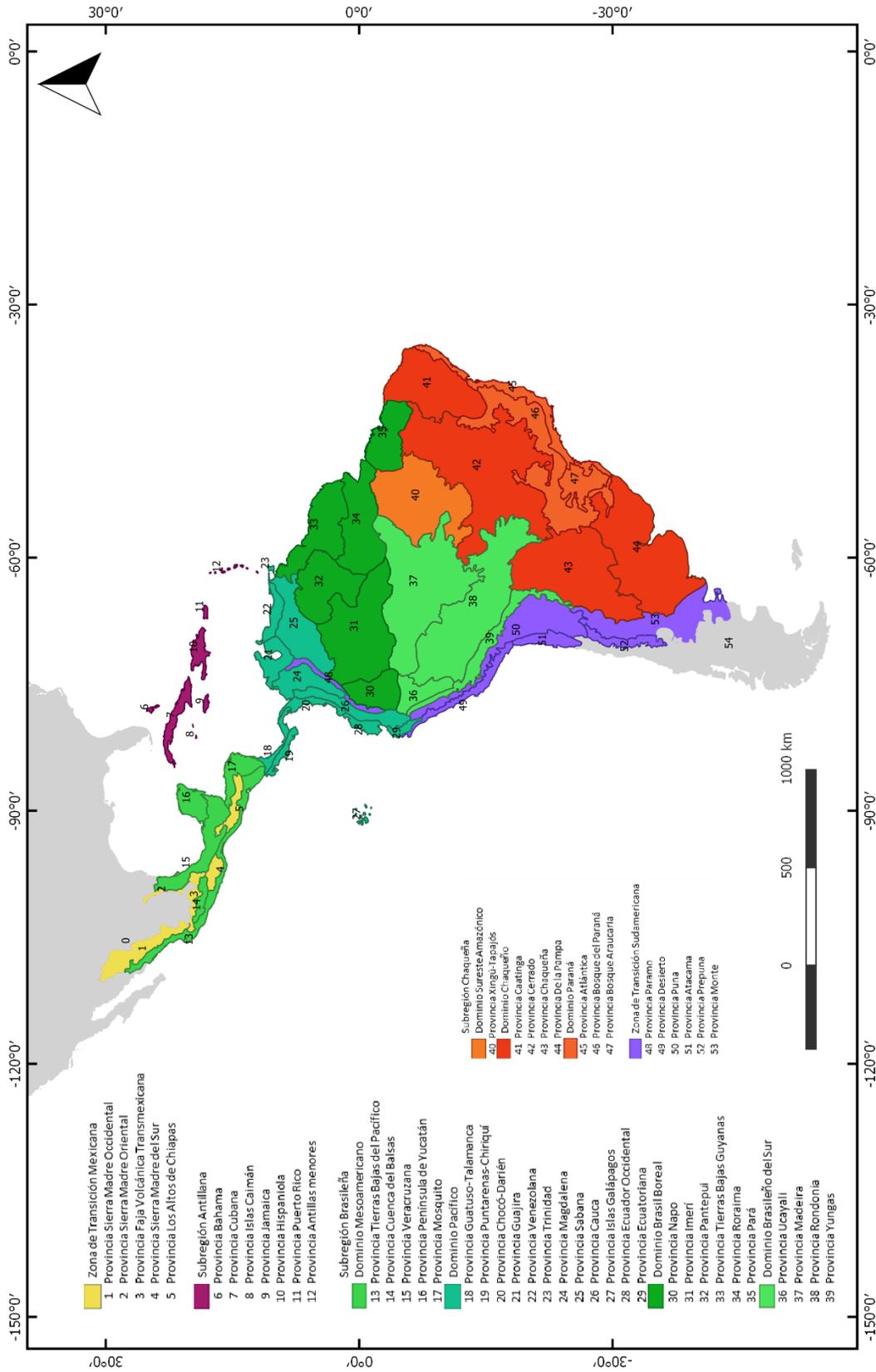


Figura 6. Regionalización del Neotrópico propuesta por Morrone (2014). Realizada a partir del archivo vectorial proporcionado por Lowenbeg-Neto (2014).

Resultados

Identificación de ejemplares

De los huéspedes revisados, se obtuvo material helmintológico (nematodos y digeneos) de 22 individuos de nueve taxones de quirópteros pertenecientes a seis familias (Emballonuridae, Mormoopidae, Phyllostomidae, Vespertilionidae y Molossidae).

A partir de este material, fueron determinados 13 taxones de helmintos, tres de digeneos y diez de nematodos. Estos registros proporcionan información nueva para la porción neotropical de México y representan localidades nuevas para la distribución de los taxones en el país.

A continuación, se presentan caracterizaciones basadas en rasgos cualitativos por grupo de helmintos estudiado.

Subclase Digenea, Clase Trematoda (Phylum Platyhelminthes)

Se determinaron tres taxones de helmintos de esta subclase (*Limatulum gastroides*, *Ochoterenatrema* sp., *Urotrema scabridum*) en cinco taxones de murciélagos en dos de las localidades estudiadas (Cuadro 3).

En el caso de los ejemplares de *Ochoterenatrema* sp. no fue posible observar los caracteres que permitieran diferenciar entre las especies del género, puesto que varios ejemplares se encontraban dañados.

Cuadro 3. Registros de digeneos obtenidos a partir del material estudiado en localidades neotropicales de México.

	Especie de huésped	Localidad
Clase Digenea		
Orden Plagiorchiformes		
Superfamilia Plagiorchioidea		
Familia Urotrematidae		
<i>Urotrema scabridum</i>	Chiroptera (CTO18 y CTO20)*	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca
	<i>Pteronotus parnelli</i>	
	<i>Peropteryx kappleri</i>	
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	
Superfamilia Microphalloidea		
Familia Lecithodendriidae		
<i>Ochoterenatrema</i> sp.	<i>Balantiopteryx plicata</i>	Grutas de Coconá, Tabasco
	<i>Pteronotus parnelli</i>	

Cuadro 3. *Continuación.* Registros de digeneos obtenidos a partir del material estudiado en localidades neotropicales de México.

	Especie de huésped	Localidad
<i>Ochoterenatrema</i> sp.	Chiroptera (CTO18 y CTO20)	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca
	<i>Pteronotus parnelli</i>	
	<i>Peropteryx kappleri</i>	
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	
Familia Phaneropsolidae		
<i>Limatulum gastroides</i>	Chiroptera (CTO18 y CTO20)	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca
	<i>Molossus</i> sp.	
	<i>Pteronotus parnelli</i>	
	<i>Balantiopteryx plicata</i>	
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	

*No fue posible determinar estos ejemplares.

Taxonomía

Phylum Platyhelminthes Gegenbaur, 1859
 Clase Trematoda Rudolphi, 1808
 Subclase Digenea (Van Beneden, 1858) Carus, 1863
 Orden Plagiorchiformes Caballero y Díaz, 1958
 Superfamilia Plagiorchioidea Lühe, 1901
 Familia Urotrematidae Poche, 1926
 Género *Urotrema* Braun, 1900
 Especie *Urotrema scabridum* Braun, 1900

Huésped: *Pteronotus parnelli*, *Peropteryx kappleri*, *Nyctinomops laticaudatus* y Chiroptera (CTO18 y CTO20).

Hábitat: Intestino.

Localidad: Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, México.

Fecha de colecta: 26 de marzo y 25-26 de julio de 2013.

Número de individuos estudiados: 10.

Comentarios:

De los géneros que se encuentran en la familia Urotrematidae (*Urotrema* Braun, 1900; *Urotrematulum* Macy, 1933; *Sinineobucephalopsis* Zhang, Pan & Li, 1987; y *Sinogastromyzontrema* Li, Zhang & Li, 1988), *Urotrema* es el que posee más especies y el que se encuentra geográficamente más disperso (Font & Lotz, 2008).

El género *Urotrema* se caracteriza por poseer un cuerpo elongado, tegumento espinoso, ventosa oral pequeña, con prefaringe, esófago elongado, acetábulo de tamaño similar a la ventosa oral, ovario redondeado justo posterior al acetábulo, testículos redondos en tándem situados en la parte posterior del cuerpo, glándulas vitelógenas laterales extendidas desde el nivel del acetábulo

hasta el nivel de los testículos, útero extensamente enrollado entre el ovario y los testículos -así como entre los testículos-, y vesícula excretora con forma de V (Font & Lotz, 2008).

Se considera que existen tres especies de este género: *U. scabridum* Braun, 1900, *U. wardii* Pérez-Vigueras, 1940, y *U. macrotestis* Mañe-Garzón & Telias, 1965. *Urotrema scabridum* ha sido registrada en una amplia variedad de murciélagos en América y África, *U. wardii* fue descrita en un reptil de la especie *Anolis porcatius* en Cuba, y *U. macrotestis* fue originalmente descrita en el roedor *Holochilus brasiliensis* en Uruguay, aunque también ha sido encontrada en murciélagos de la especie *Eumops glaucinus* en Brasil (Sutton & Lunaschi, 1990).

Los ejemplares que hemos determinado como *U. scabridum* cumplen con las características diagnósticas de esta especie, dentro de las que se encuentran: cuerpo foliáceo más largo que ancho; tegumento con espinas finas; acetábulo redondo de tamaño similar a la ventosa oral, situado en el primer tercio del cuerpo; así como ovario y testículos redondeados, con bordes suaves, de tamaño similar (Sutton & Lunaschi, 1990; Mello & Da Silva, 2015).

Aunque *U. scabridum* es considerado parásito de una amplia variedad de murciélagos insectívoros habitantes de América y África, también ha sido registrado en roedores -*Holochilus brasiliensis* Desmarest, 1819, en Argentina, *Oryzomys flavescens* Waterhouse, 1837, y *Ondatra zibethicus* Linnaeus, 1766 en Estados Unidos- y lagartijas del género *Anolis*. No obstante, se considera que tanto ratones como reptiles registrados participan como huéspedes accidentales (Sutton & Lunaschi, 1990; Font & Lotz, 2008; Mello & da Silva, 2015).

Las historias de vida de los urotremátidos aún se desconocen; sin embargo, la ecología trófica de los huéspedes definitivos registrados indica que los insectos probablemente participan como segundos huéspedes intermediarios (Font & Lotz, 2008).

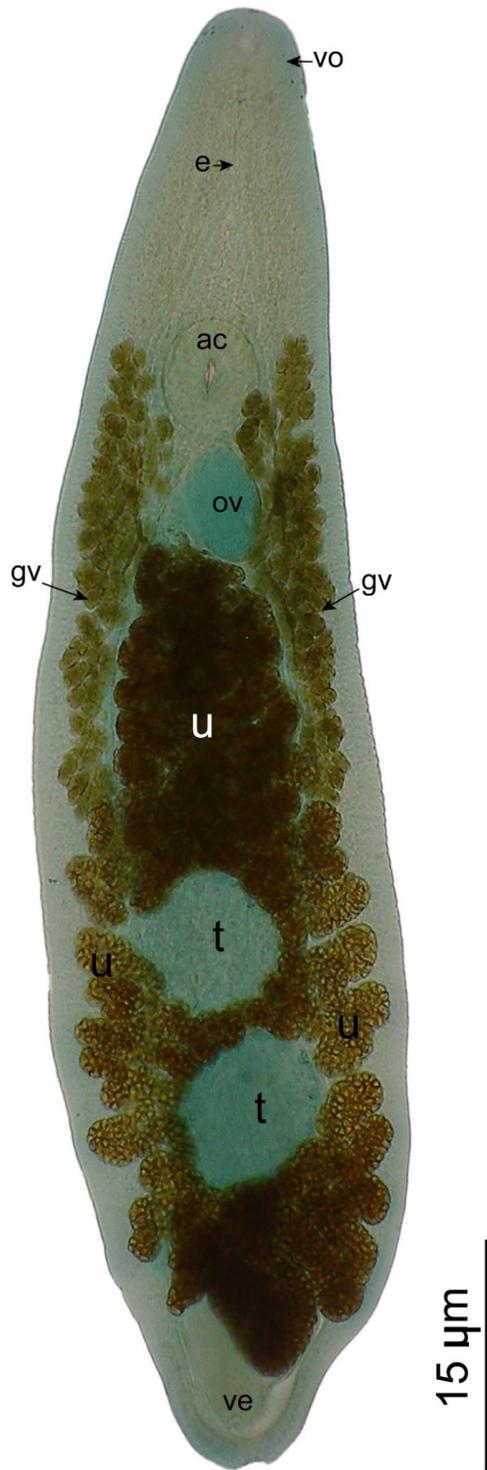


Figura 7. *Urotrema scabridum*. **vo**: ventosa oral; **e**: esófago; **ac**: acetábulo; **ov**: ovario; **gv**: glándulas vitelógenas; **u**: útero; **t**: testículo; **ve**: vesícula excretora.

Superfamilia Microphalloidea Ward, 1901
Familia Lecithodendriidae (Lühe, 1901) Odhner, 1910
Subfamilia Lecithodendriinae Looss, 1902
Género *Ochoterenatrema* Caballero, 1943
Especie *Ochoterenatrema* sp.

Huésped: *Balantiopteryx plicata*, *Pteronotus parnelli*, *Peropteryx kappleri* y Chiroptera (CTO18 y CTO20).

Hábitat: Intestino.

Localidad: Grutas de Coconá, Tabasco, y Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, México.

Fecha de colecta: 26 de marzo; 1, 3 y 24-27 de julio de 2013.

Número de individuos estudiados: 15.

Comentarios:

El género *Ochoterenatrema* fue propuesto por Caballero en 1943. Perteneciente a la subfamilia Lecithodendriinae Looss, 1902, este género se caracteriza por tener cuerpo piriforme o esférico; tegumento desprovisto de espinas; ventosa oral subterminal; acetábulo ecuatorial más grande que la ventosa oral; ciegos intestinales cortos; testículos laterales, ecuatoriales y esféricos u ovoides; una pseudobolsa del cirro que contiene a la vesícula seminal y la pars prostática; atrio genital que forma un conducto hermafrodita; poro genital con forma de ranura semi-lunar, situado al lado del acetábulo; ovario lobulado, ubicado del lado derecho del acetábulo, entre el testículo y el acetábulo; útero postacetabular, abarca la mitad posterior del cuerpo del organismo; ootipo, glándula de Mehlis y canal de Laurer presentes y postacetabulares; glándulas vitelógenas en folículos, confinadas a los espacios triangulares anteriores comprendidos entre el aparato digestivo, testículos y borde antero-lateral del cuerpo; y aparato excretor en forma de V con poro terminal. Este género es considerado parásito de murciélagos del hemisferio occidental (Caballero, 1943; Freitas, 1957; Lotz & Font, 2008).

Actualmente, el género *Ochoterenatrema* cuenta con las especies: *Ochoterenatrema labda* Caballero, 1943, *O. diminutum* (Chandler, 1938) Dubois, 1960, *O. fraternum* Freitas & Ibañez, 1963, *O. breckenridgei* (Macy, 1936) Lotz & Font, 1983, y *O. travassosi* (Macy, 1938) Lotz & Font, 1983 (Caballero, 1943; Cain, 1966; Lotz & Font, 1983; Lunaschi, 2002).

Nuestros ejemplares cumplen con las características del género descritas por Caballero (1943); sin embargo, no se lograron observar los caracteres específicos para determinación a nivel de especie.

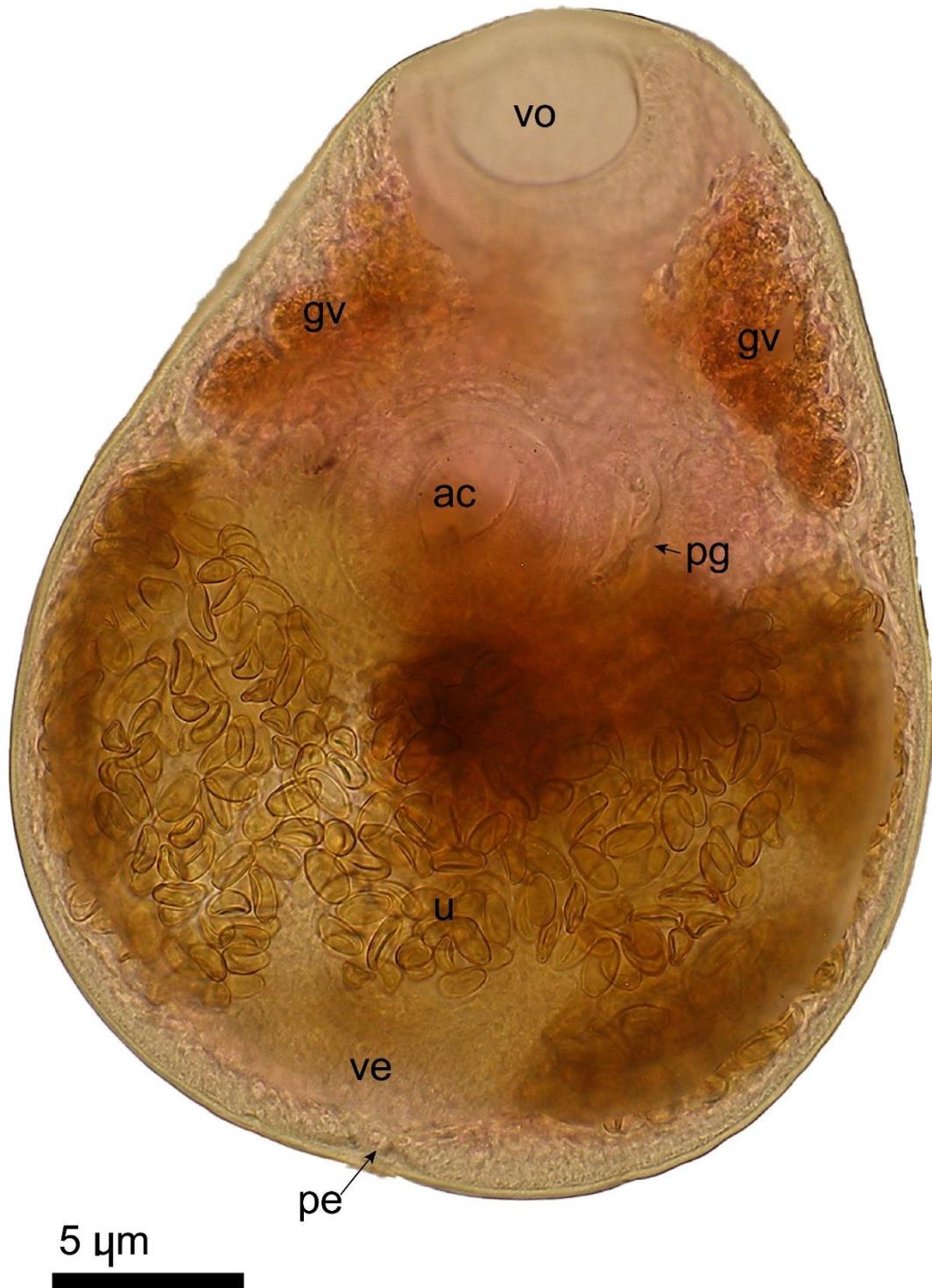


Figura 8. *Ochoterentrema* sp. **vo:** ventosa oral; **gv:** glándulas vitelógenas; **ac:** acetábulo; **pg:** poro genital; **u:** útero; **ve:** vesícula excretora; **pe:** poro excretor.

Familia Phaneropsolidae Mehra, 1935
Género *Limatulum* Travassos, 1921
Especie *Limatulum gastroides* Macy, 1935

Huésped: *Pteronotus parnelli*, *Balantiopteryx plicata*, *Nyctinomops laticaudatus*, *Molossus* sp. y Chiroptera (CTO18 y CTO20).

Hábitat: Intestino.

Localidad: Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, México.

Fecha de colecta: 26 de marzo; 24 y 26 de julio de 2013.

Número de individuos estudiados: 10.

Comentarios:

El género *Limatulum* fue descrito por Travassos en 1921. Se caracteriza por presentar un cuerpo fusiforme a oval, tegumento espinoso, ventosa oral subterminal, con pre-faringe corta o ausente, faringe bien desarrollada, así como esófago corto o ausente. Sus ciegos intestinales son cortos, terminan a nivel del acetábulo, el cual es ecuatorial. Con testículos pareados, opuestos y simétricos, ubicados al nivel del acetábulo. Saco del cirro bien desarrollado, con orientación posterior, a la izquierda del acetábulo. Este saco contiene una vesícula seminal bien desarrollada, la pars prostática y el conducto eyaculador. El poro genital masculino es postero-lateral al acetábulo y cercano al poro genital femenino. El ovario se encuentra anterior o a nivel del acetábulo. Las glándulas vitelógenas se ubican en la parte anterior del cuerpo, laterales a los ciegos intestinales. El útero ocupa la mayor parte de la segunda mitad del cuerpo, con numerosos huevos. La vesícula excretora posee forma de "V". Se considera que este género es típico de murciélagos de América, aunque se ha reportado en países del sureste asiático (Japón y Malasia) (Lunaschi *et al.*, 2003; Lotz & Font, 2008).

El género *Limatulum* se encuentra constituido por las especies *Limatulum oklahomense* Macy, 1931, *L. gastroides* Macy, 1935, *L. aberrans* Caballero y Caballero & Bravo-Hollis, 1950, *L. isthmicus* Caballero y Caballero, 1964 y *L. umbilicatum* (Vélez & Thatcher, 1990) Lunaschi, Urriza & Merlo, 2003 (Macy, 1935; Caballero y Caballero & Bravo-Hollis, 1950; Ubelaker, 1979; Lunaschi, Urriza y Merlo, 2003; García-Prieto *et al.*, 2012).

Nuestros ejemplares cumplen con las características de la especie *Limatulum gastroides* Macy, 1935, la cual posee la ventosa oral de mayor tamaño que el acetábulo, el saco del cirro recurvado y con una vesícula seminal muy enrollada, poro genital situado entre el testículo y el acetábulo, así como glándulas vitelógenas foliculares pre-testiculares, laterales al esófago y faringe (Macy, 1935; Vélez & Thatcher, 1992).

Estos registros incrementan el número de localidades para esta especie de helminto, siendo considerados registros nuevos, así como una especie nueva de murciélago huésped, *Nyctinomops laticaudatus*.

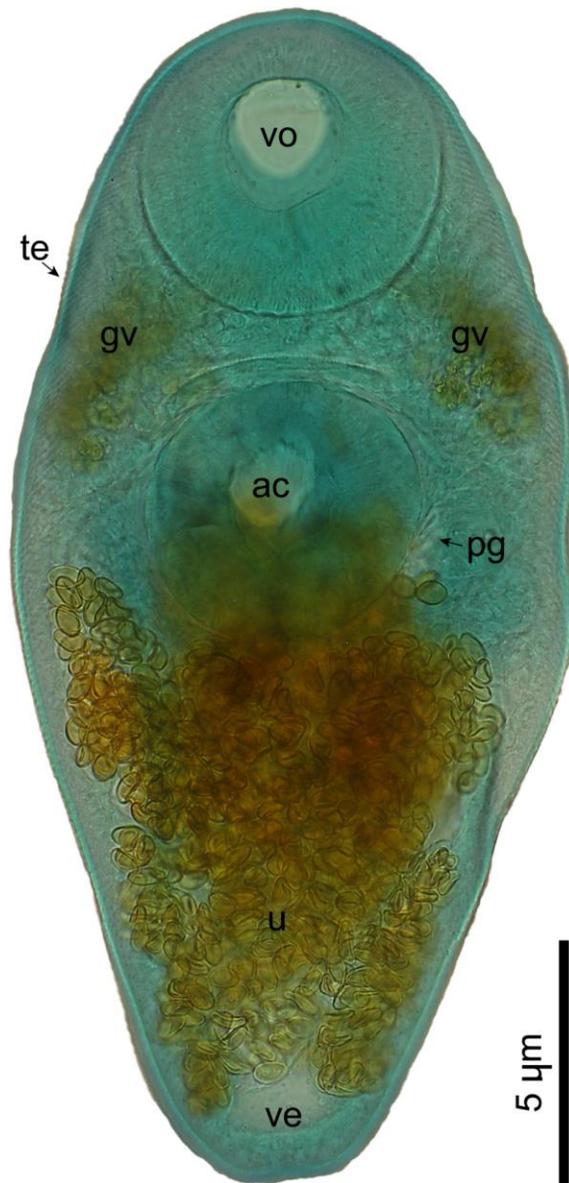


Figura 9. *Limatulum gastroides*. vo: ventosa oral; te: tegumento espinoso; gv: glándulas vitelógenas; ac: acetábulo; pg: poro genital; u: útero; ve: vesícula excretora.

Aportes a la helmintofauna de murciélagos en el Neotrópico mexicano

Todos los registros generados en el presente estudio incrementan el número de localidades registradas para los taxones determinados.

El presente estudio aporta el reconocimiento de asociaciones parásito-huésped no registradas previamente. En este caso, se registran géneros y especies de murciélagos como nuevos huéspedes para estos helmintos: *Nyctinomops laticaudatus* para los tres taxones de digeneos determinados en el presente trabajo (*Urotrema scabridum*, *Ochoterenatrema* sp y *Limatulum gastroides*) y *Peropteryx kappleri* para *Urotrema scabridum* y *Ochoterenatrema* sp.

Phylum Nematoda

Se determinaron diez taxones de helmintos pertenecientes a este phylum en siete taxones de huéspedes en la totalidad de las localidades estudiadas (Cuadro 4).

En algunos casos no fue posible la determinación a nivel de especie, debido al número escaso de individuos (*Histiostrongylus* sp., *Allintoshius* sp. y *Anoplostrongylus* sp.), carencia de ejemplares en buen estado (*Litomosoides* sp.), ausencia de machos (Capillarinae gen. sp.) o por contar únicamente con etapas larvarias (larvas Acuariidae).

Cuadro 4. Registros de nematodos obtenidos a partir del material estudiado en localidades neotropicales de México.

	Especie de huésped	Localidad
Clase Chromadorea		
Orden Chromadoria		
Superfamilia Trichinelloidea		
Familia Trichuridae		
Capillariinae gen sp.	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Uxmal, Yucatán
	<i>Sturnira hondurensis</i>	Palo Verde, Nogales, Veracruz
Clase Enoplea		
Orden Strongylida		
Superfamilia Trichostrongyloidea		
Familia Ornithostrongylidae		
<i>Allintoshius tadaridae</i>	<i>Myotis nigricans</i>	Santa Cruz, Nogales, Veracruz
	Chiroptera (CTO18)*	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca
<i>Allintoshius</i> sp.	<i>Pteronotus parnelli</i>	Grutas de Coconá, Tabasco
Familia Molineidae		
<i>Anoplostrongylus paradoxus</i>	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Uxmal, Yucatán
<i>Anoplostrongylus</i> sp.	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca
<i>Histiostrongylus</i> sp.	<i>Sturnira hondurensis</i>	La Carbonera, Nogales, Veracruz
<i>Molostrongylus acanthocolpos</i>	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca
Orden Rhabditida		
Superfamilia Filarioidea		
Familia Onchocercidae		
<i>Litomosoides</i> sp.	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	Uxmal, Yucatán
	<i>Sturnira hondurensis</i>	Palo Verde, Nogales, Veracruz

Cuadro 4. Continuación. Registros de nematodos obtenidos a partir del material estudiado en localidades neotropicales de México.

	Especie de huésped	Localidad
Superfamilia Spiruroidea		
Familia Spiruridae		
<i>Spirura mexicana</i>	<i>Antrozous pallidus</i>	Cerro Las Espejeras, Tetela de Ocampo, Puebla
	<i>Molossus</i> sp.	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca
Superfamilia Acuarioidea		
Acuariidae (larvas)	<i>Molossus molossus</i>	Rincón de Martínez, Río Lerma, Abasolo, Guanajuato
	<i>Molossus</i> sp.	Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca

*No fue posible determinar este ejemplar.

Taxonomía

Phylum Nematoda Rudolphi, 1808
Clase Chromadorea Inglis, 1983
Orden Chromadoria Pearse, 1942
Superfamilia Trichinelloidea Ward, 1907 (Hall, 1916)
Familia Trichuridae Ransom, 1911 (Railliet, 1915)
Subfamilia Capillariinae (Railliet, 1915)
Capillariinae gen. sp.

Huésped: *Nyctinomops laticaudatus* y *Sturnira hondurensis*.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Uxmal, Yucatán, y Palo Verde, Nogales, Veracruz, México.

Fecha de colecta: 20 de julio y 25 de junio de 2019.

Número de individuos estudiados: Cuatro hembras. Ejemplares maltratados.

Comentarios:

Las especies pertenecientes a esta subfamilia son parásitas de varios grupos de vertebrados (pero especialmente en aves y mamíferos); se localizan en diferentes sitios dentro de los huéspedes - pudiendo estar en: piel, conductos urogenitales, sistema digestivo o respiratorio- y presentan una amplia diversidad morfológica. Estos nematodos son fundamentalmente ovíparos; con cuerpo filiforme; presentan esticocitos, de tamaño similar, usualmente alineados a lo largo del esófago; región esofágica más corta que el resto del cuerpo; presencia de cirro en machos y cauda curva o derecha en individuos de este sexo (Moravec, 1982; Anderson & Bain, 1982; Anderson, 2000).

Los ejemplares determinados como Capillariinae gen. sp., cuentan con características distintivas de la subfamilia, tales como la presencia de esticosoma, huevos operculados en ambos polos y región esofágica de menor longitud que el resto; sin embargo, estos ejemplares no pudieron ser determinados a nivel genérico y específico debido a su mal estado.

De acuerdo con Anderson (2000) y Moravec (1982) la clasificación de la subfamilia Capillariinae es de las más complicadas dentro del phylum Nematoda. Existen más de 300 especies de *Capillaria* (género en el que tradicionalmente se ha agrupado a los capiláridos) parásitas de un amplio grupo de vertebrados, desde peces, hasta aves y mamíferos. Se han realizado varios intentos de ordenar el grupo; sin embargo, se considera que se necesita un mayor estudio sistemático y reordenamiento de este taxón. Una de las clasificaciones más utilizadas para el grupo es la de Moravec (1982), quien reconoció 16 géneros (Moravec, 1982; Anderson, 2000).

Figura 10. Capillariinae gen sp. Útero con huevos, hembra.



Clase Enoplea Inglis, 1983
Orden Strongylida Molin, 1961
Superfamilia Trichostrongyloidea Looss, 1905
Familia Ornithostrongylidae (Travassos, 1937) Durette-Desset & Chabaud, 1981
Subfamilia Ornithostrongylinae Travassos, 1914
Género *Allintoshius* Chitwood, 1937
Especie *Allintoshius tadaridae* (Caballero y Caballero, 1942)

Huésped: Chiroptera CTO18 y *Myotis nigricans*.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, y Santa Cruz, Nogales, Veracruz, México.

Fecha de colecta: 26 de marzo de 2013 y 25 de agosto de 2019.

Número de individuos estudiados: Dos hembras.

Comentarios:

El género *Allintoshius* Chitwood, 1937, se caracteriza por poseer una cutícula fina y transversalmente estriada, sin líneas longitudinales; con una dilatación cuticular en el extremo cefálico también estriado; esófago claviforme alargado; abertura oral redondeada. Machos con bursa trilobulada, espículas cortas conoides sin estrías, gubernáculo presente. Hembras anfidelfas, con vagina corta, ovejador bien desarrollado, vulva con dos labios prominentes y cauda terminada en punta fina (Chitwood, 1937; Araujo, 1940; Durette-Desset & Chabaud, 1975; Durette-Desset, 1983).

Actualmente, el género *Allintoshius* se encuentra constituido por diez especies, todas parásitas de murciélagos: *Allintoshius nycticeius* Chitwood, 1937, *Allintoshius travassosi* Chandler, 1938, *Allintoshius parallinthosius* Araujo, 1940, *Allintoshius tadaridae* Caballero, 1942, *Allintoshius urumiac* Freitas & Mendoca, 1960, *Allintoshius nudicaudatus* Freitas & Mendoca, 1963, *Allintoshius cubaensis* Barus & del Valle, 1967, *Allintoshius dunni* Durette-Desset & Chabaud, 1975, *Allintoshius baudi* Vaucher & Durette-Desset, 1980 y *Allintoshius bioccai* Rosi & Vaucher, 2002. Todas ellas, a excepción de *A. dunni*, son especies registradas en el continente americano (Chitwood, 1937; Araujo, 1940; Caballero, 1942; Freitas & Mendoca, 1963; Barus & del Valle, 1967; Durette-Desset & Chabaud, 1975; Vaucher & Durette-Desset, 1980; Rosi & Vaucher, 2002).

Nuestros ejemplares fueron determinados como *A. tadaridae* por presentar algunas de las características descritas por Caballero (1942) y Vaucher & Durette-Desset (1980), dentro de las cuales destacan la presencia de una cutícula estriada y una dilatación cuticular cefálica también estriada transversalmente, la cual es distintiva del género, así como un sínlofe con 19 aretes cuticulares y hembras con cauda alargada que finaliza en punta aguzada (Caballero, 1942; Vaucher & Durette-Desset, 1980).

Esta especie fue descrita por Caballero (1942) como *Parallintoshius tadaridae* en murciélagos de las especies *Tadarida brasiliensis* y *Natalus stramineus* en localidades mexicanas: Bosque de Chapultepec y Tlalpan; Ciudad de México, así como en Acolman, Estado de México, México. Posteriormente, Durette-Desset y Chabaud (1975) propusieron al género *Parallintoshius* como sinónimo de *Allintoshius* y Vaucher & Durette-Desset (1980) realizaron una redescrición de esta especie (Caballero, 1942; García-Prieto *et al.*, 2012; Jiménez *et al.*, 2017).

Registros más recientes de esta especie fueron realizados en las especies de murciélagos *Myotis velifer* y *Mormoops megalophylla* en las localidades Cueva El Salitre, Xochitepec; Estación

Biológica el Limón, Tepalcingo; Cueva Agua Fría y Cueva Mina América, Tlaquiltenango, todas en el estado de Morelos, México (Jiménez *et al.*, 2017). Asimismo, *A. tadaridae* también fue registrada en Tapachula, Chiapas, México en *Myotis keaysi* (Velasco-Peña, 2015).

Género *Allintoshius* Chitwood, 1937

Especie *Allintoshius* sp.

Huésped: *Pteronotus parnelli*.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Grutas de Coconá, Tabasco.

Fecha de colecta: 2 de julio de 2013.

Número de individuos estudiados: Una hembra.

Comentarios:

Nuestro ejemplar determinado como *Allintoshius* sp. posee una cutícula y dilatación cefálica estriada, esófago claviforme y hembras anfidelfas, características diagnósticas del género; sin embargo, no fue posible observar otros rasgos (como el sínlofe) para realizar una determinación a nivel específico por ser el único individuo de este taxón obtenido para esta localidad (Chitwood, 1937; Araujo, 1940; Durette-Desset & Chabaud, 1975; Durette-Desset, 1983).

El género *Allintoshius* ha sido registrado en 20 especies de murciélagos de diferentes localidades de Argentina, Brasil, Colombia, Cuba, Estados Unidos, Malasia, México, Paraguay y Perú. Es considerado típico de murciélagos de América, raramente de murciélagos del Viejo Mundo y también ha sido registrado en ejemplares pertenecientes a otro orden de mamíferos, como *Tupaia*, en Borneo (Durette-Desset, 1983).

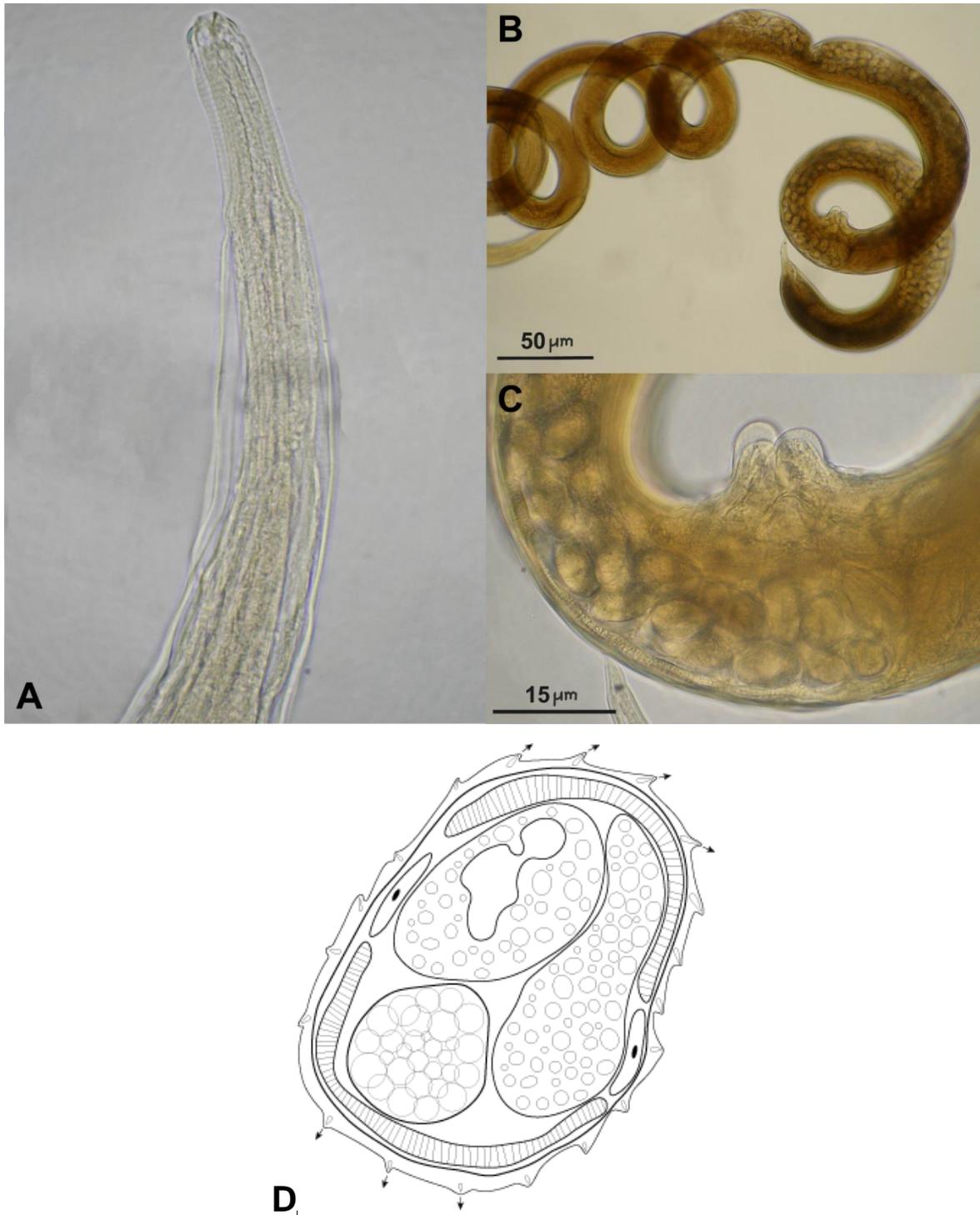


Figura 11. *Allintoshius tadaridae*. **A.** Parte anterior; dilatación cuticular cefálica estriada. **B.** Parte posterior de hembra; se observa útero, oviyector y cauda terminada en punta. **C.** Acercamiento a oviyector. **D.** Sínlofe; las flechas indican la orientación de los aretes cuticulares.

Familia Molineidae (Skrjabin & Schulz, 1937) Durette-Desset & Chabaud, 1977
Subfamilia Anoplostrongylinae Chandler, 1938
Género *Anoplostrongylus* Boulenger, 1926
Especie *Anoplostrongylus paradoxus* (Travassos, 1918) Boulenger, 1926

Huésped: *Nyctinomops laticaudatus*.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Uxmal, Yucatán, México.

Fecha de colecta: 20 de julio de 2019.

Número de individuos estudiados: Dos hembras y un macho.

Comentarios:

El género *Anoplostrongylus* fue propuesto por Boulenger en 1926 para incluir a la especie *Histiostrongylus paradoxus* descrita por Travassos en 1921, la cual fue encontrada en murciélagos de la familia Molossidae de Brasil. Debido a que esta especie carece de las espinas cuticulares distintivas del género *Histiostrongylus* Molin, 1861, Boulenger propuso la creación de un nuevo género, con *A. paradoxus* como su única especie (Boulenger, 1926; Falcón-Ordaz *et al.*, 2006).

Nuestros ejemplares coinciden con las características descritas para *Anoplostrongylus paradoxus*, dentro de las que se incluyen: la presencia de una dilatación cuticular cefálica más ancha que larga, sin espinas, dividida en tres porciones transversales en hembras y dos en machos. En hembras, la cauda se encuentra terminada en una punta lanceolada, rodeada de tres procesos cuticulares en forma de espina, presenta un sínlofe con 19 aretes cuticulares y vulva sin espina. En machos, la bursa es bilobulada, con un rayo dorsal bifurcado y espículas simples, no divididas en su extremo distal; además de presentar un sínlofe con dos crestas cuticulares más desarrolladas que el resto (Lent, Freitas & Proenca, 1946; Oviedo, 2007).

Esta especie ha sido registrada anteriormente en las especies de murciélagos *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae), *Eumops perotis*, *Nyctinomops laticaudatus* y *Tadarida brasiliensis* (Molossidae) en localidades de Colombia, Brasil y Chile (Lent *et al.*, 1946; Vicente *et al.*, 1997; Cuartas-Calle & Muñoz-Arango, 1999). El presente representa su primer registro en México y extiende la distribución de la especie a Norteamérica.

Género *Anoplostrongylus* Boulenger, 1926

Especie *Anoplostrongylus* sp.

Huésped: *Nyctinomops laticaudatus*.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, México.

Fecha de colecta: 25 y 26 de julio de 2013.

Número de individuos estudiados: Una hembra.

Comentarios:

En nuestro ejemplar determinado como *Anoplostrongylus* sp. se observó la vesícula cefálica dividida en tres porciones transversales; sin embargo, no fue posible observar los caracteres -tales como el sínlofe- debido a su estado de preservación, para poder asignarlo como *A. paradoxus*.



Figura 12. *Anoplostrongylus paradoxus*. **A.** Hembra; individuo completo. **B.** Capuchón cefálico. **C.** Sínlofe; las flechas indican la orientación de los aretes cuticulares. **D.** Cauda de la hembra. **E.** Bursa, macho.

Género *Histiostrongylus* Molin, 1861
Especie *Histiostrongylus* sp.

Huésped: *Sturnira hondurensis*.

Hábitat: Intestino.

Localidad: La Carbonera, Nogales, Veracruz, México.

Fecha de colecta: 28 de junio de 2019.

Número de individuos estudiados: Dos machos y una hembra.

Comentarios:

El género *Histiostrongylus* Molin, 1861, se caracteriza por poseer una extremidad cefálica con ocho espinas dispuestas de manera simétrica alrededor de ella, hembras con oviyector asimétrico y machos con gubernáculo presente y espículas largas, estas últimas estructuras divididas en tres ramas en su extremo distal (Durette-Desset, 1983; Vaucher & Durette-Desset, 1999; Munhoz de Mello & da Silva, 2017).

Este género está constituido por dos especies: *Histiostrongylus coronatus* Molin, 1861, e *H. spineus* Vaucher & Durette-Desset, 1999, ambas parásitas de murciélagos del continente americano (Durette-Desset, 1983; Vaucher & Durette-Desset, 1999; Munhoz de Mello & da Silva, 2017).

Nuestros ejemplares determinados como *Histiostrongylus* sp. presentan las características descritas para este género; no obstante, debido al estado de los ejemplares no fue posible observar rasgos de importancia taxonómica, como la longitud de las ramas uterinas, para realizar una determinación a nivel de especie.



Figura 13. *Histiostrogylus* sp. **A.** Macho; individuo completo. **B.** Hembra; individuo completo. **C.** Extremo cefálico. **D.** Bursa, macho.

Género *Molostrongylus* Durette-Desset & Vaucher, 1996

Especie *Molostrongylus acanthocolpos* Durette-Desset & Vaucher, 1996

Huésped: *Nyctinomops laticaudatus*.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, México.

Fecha de colecta: 25 de julio de 2013.

Número de individuos estudiados: Un individuo en mal estado. No fue posible determinar su sexo por la pérdida de la parte posterior del cuerpo.

Comentarios:

El género *Molostrongylus* Durette-Desset & Vaucher, 1996, se caracteriza por poseer un capuchón cefálico diferenciado en una parte anterior globosa y una posterior más alargada, un sínlofe con crestas orientadas dorso-ventralmente y alas laterales bien desarrolladas, así como un poro excretor que abre a nivel de la segunda mitad del esófago. Machos con bursa alargada transversalmente, espículas simples y gubernáculo presente. Las hembras poseen espinas en la región de la vulva (Durette-Desset & Vaucher, 1996; Gibbons, 2010).

Este género está integrado por las especies *Molostrongylus acanthocolpos* Durette-Desset & Vaucher, 1996, y *M. mbopi* Durette-Dessete & Vaucher, 1999. Estos nematodos se han registrado en murciélagos de la familia Molossidae de Argentina y Paraguay (Durette-Desset & Vaucher, 1996; Durette-Dessete & Vaucher, 1999; Oviedo, 2007).

Nuestro ejemplar macho, determinado como *Molostrongylus acanthocolpos* presenta el capuchón cefálico y las características del sínlofe descritas por Durette-Desset & Vaucher (1996): dos crestas laterales de mayor tamaño y seis crestas adicionales (tres dorsales y tres ventrales) en la región anterior del cuerpo. Este registro es el primero de la especie en México y Norteamérica.

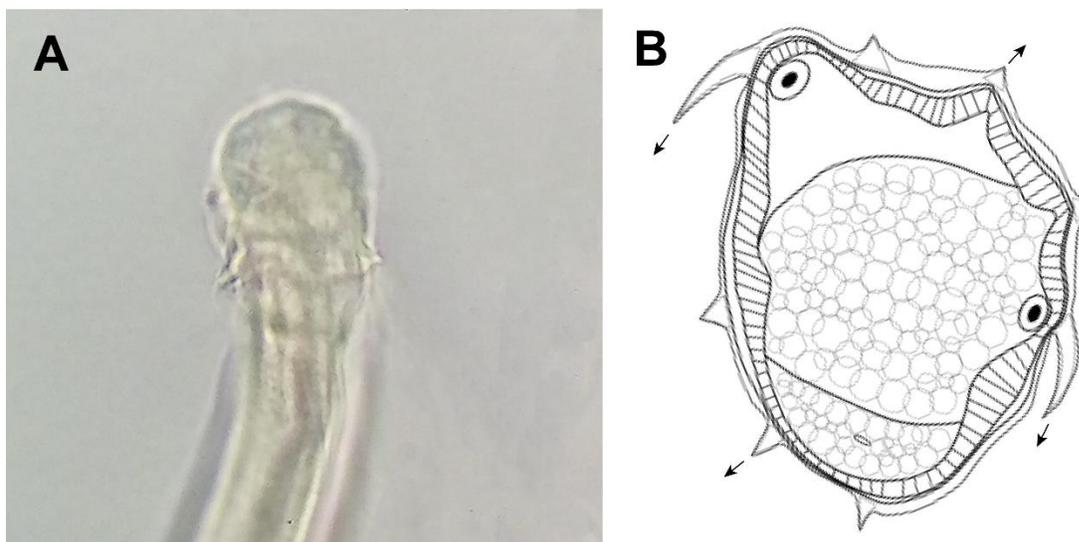


Figura 14. *Molostrongylus acanthocolpos*. **A.** Capuchón cefálico **B.** Sínlofe; las flechas indican la orientación de los aretes cuticulares. Observaciones realizadas a 100x.

Orden Rhabditida Chitwood, 1933
Suborden Spirurina Raillet & Henry, 1915
Superfamilia Filarioidea Chabaud & Anderson, 1959
Familia Onchocercidae (Leiper, 1911)
Subfamilia Onchocercinae Leiper, 1911
Género *Litomosoides* Chandler, 1931
Especie *Litomosoides* sp.

Huésped: *Sturnira hondurensis* y *Nyctinomops laticaudatus*.

Hábitat: Cavidad abdominal.

Localidad: Palo Verde, Nogales, Veracruz, y Uxmal, Yucatán, México.

Fecha de colecta: 25 de junio y 20 de julio de 2019.

Número de individuos estudiados: Cuatro. No fue posible determinar su sexo debido a su tamaño pequeño.

Comentarios:

El género *Litomosoides* Chandler, 1931 se caracteriza por poseer una cavidad bucal alargada y tubular, con paredes gruesas y de forma compleja; esófago largo, sin dividir, dilatado en la porción anterior y rodeando parte de la cápsula bucal; hembras con vulva post-esofágica o a nivel del esófago, y machos con una cauda larga (Anderson & Bain, 1974).

Se trata de un género de nematodos parásitos de cavidad corporal, principalmente torácica y abdominal, de una amplia variedad de mamíferos pequeños. Dentro de los huéspedes reconocidos se encuentran especies representativas de cuatro familias de murciélagos, cinco familias de roedores y una de marsupiales (Anderson & Bain, 1974; Brant & Gardner, 2000; Notarnicola, Jiménez-Ruiz & Gardner, 2010).

Actualmente, se conocen alrededor de 30 especies de este género, de las cuales 16 han sido reportadas en murciélagos: *Litomosoides artibeii* Esslinger, 1973, *L. brasiliensis* Lins de Almeida, 1936, *L. caliensis* Esslinger, 1973, *L. chandleri* Esslinger, 1973, *L. chitwoodi* Bain, Guerrero & Rodríguez, 2003, *L. colombiensis* Esslinger, 1973, *L. fosteri* Caballero y Caballero, 1947, *L. guiterasi* (Vigueras, 1934), *L. hamletti* Sandground, 1934, *L. leonilavazquezae* Caballero y Caballero, 1939, *L. molossi* Esslinger, 1973, *L. salazari* Notarnicola, Jiménez-Ruiz & Gardner, 2010, *L. serpicula* (Molin, 1858) Guerrero, Martin, Gardner & Bain, 2002, *L. solarii* Guerrero, Martin, Gardner & Bain, 2002, *L. teshi* Esslinger, 1973, *L. yutajensis* Guerrero, Martin & Bain, 2003 (Marinkelle & García, 1999; Brant & Gardner, 2000; Guerrero *et al.*, 2002; Guerrero *et al.*, 2003; Notarnicola *et al.*, 2010; Guerrero & Bain, 2011; García-Prieto *et al.*, 2012).

Nuestros ejemplares determinados como *Litomosoides* sp. poseen las características descritas para el género; sin embargo, no se logró la determinación a nivel de especie, debido al pequeño tamaño de los ejemplares, por lo que no fue posible realizar observaciones de mayor detalle de características de importancia taxonómica a nivel de especie, tales como la forma de la cápsula bucal, de la cauda, así como aparato reproductor. Además, algunas especies del género han sido descritas solamente con ejemplares hembras y algunas con microfilarias (Brant & Gardner, 2000; Notarnicola *et al.*, 2010).

Estos nematodos están reportados exclusivamente en mamíferos de las regiones Neártica y Neotropical, con la mayoría de las especies en mamíferos de Sudamérica. Se considera que cada

especie de *Litomosoides* parece ser específica de 1 a 3 órdenes de mamíferos, de manera que las especies presentes en murciélagos, no ocurren en roedores o en marsupiales (Marinkelle & García, 1999; Brant & Gardner, 2000; Guerrero & Bain, 2011).

Los individuos adultos se encuentran en cavidad corporal, mientras que las microfilarias se localizan en sangre de los huéspedes. Estos nematodos presentan ciclos de transmisión indirectos entre huéspedes mamíferos, en los cuales se requiere un artrópodo como vector o huésped intermediario para la transferencia de microfilarias entre huéspedes definitivos. Se considera que ácaros de la familia Dermanysiidae participan como vectores de estas filarias, las cuales se alojan en el hemocele de estos artrópodos (Anderson, 2000; Notarnicola *et al.*, 2010).

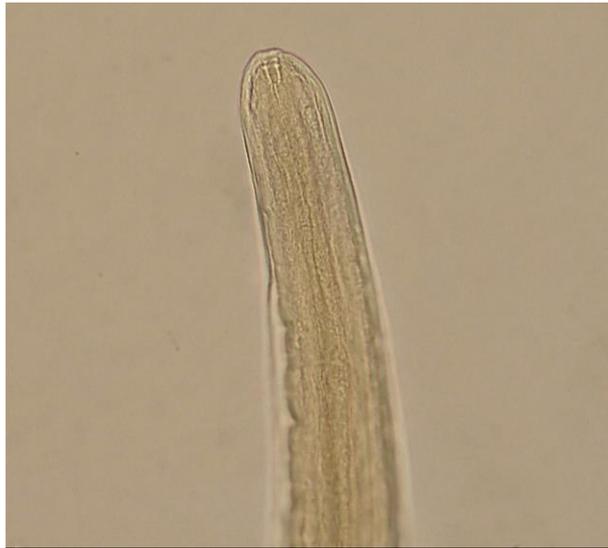


Figura 15. *Litomosoides* sp. Parte anterior; se observa la cavidad bucal con paredes gruesas. Observación a 100x.

Superfamilia Spiruroidea Oérley, 1885
Familia Spiruridae Oerléy, 1885
Género *Spirura* Blanchard, 1849
Especie *Spirura mexicana* Peralta-Rodríguez, Caspeta-Mandujano & Guerrero,
2012

Huésped: *Antrozous pallidus* y *Molossus* sp.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Cerro Las Espejeras, Tetela de Ocampo, Puebla, y Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, México.

Fecha de colecta: 19 de diciembre de 2012 y 26 de marzo de 2013.

Número de individuos estudiados: Dos hembras.

Comentarios:

El género *Spirura* Blanchard, 1849 se caracteriza por la presencia de una o dos protuberancias cuticulares ventrales en la región esofágica, con las que el nematodo puede adherirse al tejido del huésped. El género tiene distribución mundial e incluye cerca de treinta especies parásitas de mamíferos. Hasta ahora, cuatro especies han sido reportadas en murciélagos: *Spirura hipposiderosi* Khalil, 1975 y *Spirura nycterisi* Khalil, 1975 en Tanzania; *Spirura aurangabadensis* (Ali & Lovekar, 1966) en India; y *Spirura mexicana* Peralta-Rodríguez, Caspeta-Mandujano & Guerrero, 2012, en México (Chabaud, 1975; Peralta-Rodríguez, Caspeta-Mandujano & Guerrero, 2012).

Nuestros ejemplares coinciden con las características descritas para *Spirura mexicana* dentro de las que se encuentran: cutícula delgada con anulaciones transversales finas y con la protuberancia ventral en el primer tercio del cuerpo; tres pares de proyecciones, parecidas a dientes, así como papilas cuticulares parecidas a poros en el extremo cefálico; prostoma corto; poro excretor localizado cerca de la intersección del esófago muscular con el esófago glandular; protuberancias cuticulares alrededor de la vulva; así como cauda con una terminación distal suave (Peralta-Rodríguez, Caspeta-Mandujano & Guerrero, 2012).

Siete especies de *Spirura* han sido registradas en el continente americano, cuatro de ellas en roedores de Norteamérica, dos en primates de Sudamérica y una en murciélagos en México. Estudios del ciclo de vida sobre algunas especies de este género indican que las larvas salidas de los huevos, invaden y se desarrollan en el hemocele de insectos. Asimismo, el tercer estadio larvario se encapsula dentro de este huésped hasta que es consumido por el huésped definitivo (Anderson, 2000; Peralta-Rodríguez, Caspeta-Mandujano & Guerrero, 2012).

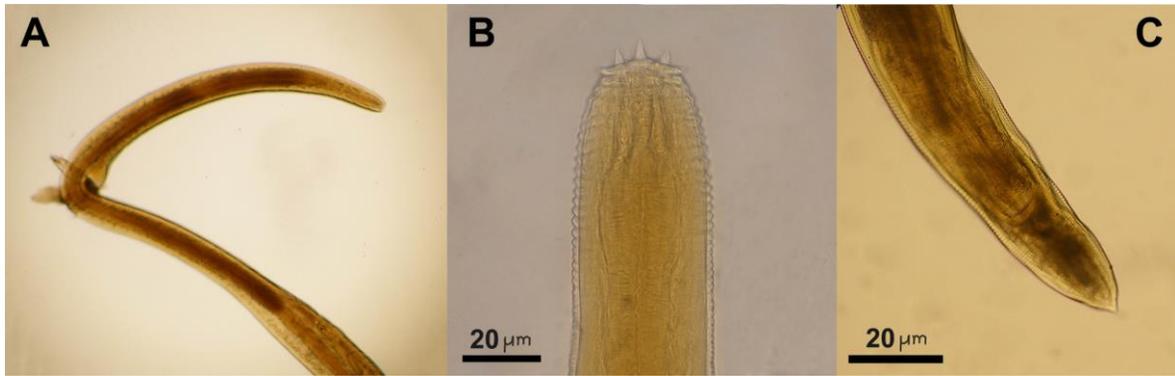


Figura 16. *Spirura mexicana*. **A.** Parte anterior; se observa la protuberancia cuticular (observación a 4x). **B.** Extremo cefálico con tres pares de proyecciones; también se observa la cutícula con anulaciones transversales. **C.** Cauda.

Superfamilia Acuarioidea Railliet, Henry & Sisoff, 1912

Familia Acuariidae Railliet, Henry & Sisoff, 1912

Acuariidae gen. sp.

Huésped: *Molossus molossus* y *Molossus* sp.

Hábitat: Intestino.

Localidad: Rincón de Martínez, Río Lerma, Abasolo, Guanajuato, y Puente Presa Miguel Alemán, Oaxaca, México.

Fecha de colecta: 01 de febrero y 26 de marzo de 2013.

Comentarios:

Los miembros de la superfamilia Acuarioidea se distinguen por la presencia de pseudolabios largos, involucrando a toda la superficie cefálica; papilas externas fusionadas con las papilas cefálicas; cavidad bucal generalmente alargada o cilíndrica; así como contar con ornamentación cefálica cuticular (Chabaud, 1974; Chabaud, 1975).

Esta superfamilia sólo está constituida por la familia Acuariidae, la cual comprende un grupo homogéneo morfológicamente, en donde los géneros y las especies son distinguidas por la presencia de ciertas características en las estructuras cefálicas (Chabaud, 1975; Anderson, 2000).

Se trata de nematodos de tamaño pequeño o mediano, que parasitan principalmente aves, en su mayoría acuáticas, aunque también se encuentran en aves terrestres. Sin embargo, también han sido encontrados mamíferos insectívoros. Las especies de ambientes terrestres, utilizan insectos y crustáceos como huéspedes intermediarios. En México, larvas de esta familia de nematodos han sido encontradas en murciélagos del estado Morelos (Chabaud, 1974; Anderson, 2000; Jiménez *et al.*, 2017; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017).

Nuestros ejemplares determinados como Acuariidae gen. sp. presentan las características cefálicas distintivas de la familia y de la superfamilia; sin embargo, se tratan de individuos en estado larvario, pues no cuentan con un sistema reproductor desarrollado.



Figura 17. Larva Acuariidae. **A.** Individuo completo. **B.** Extremo cefálico. **C.** Cauda.

Aportes a la nematofauna de murciélagos en el Neotrópico mexicano.

Los registros generados en el presente estudio aportan localidades nuevas para todos los taxones determinados. Se registra por segunda vez en México al nematodo tricostrongílido del género *Histiostrongylus* sp. después de la especie registrada por Ubelaker (1979) en *Phyllostomum discolor*: *Histiostrongylus coronatus* Molin, 1861. Desafortunadamente, no existen ejemplares de este taxón en colecciones nacionales (Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017). Los nematodos tricostrongílidos *Anoplostrongylus paradoxus* y *Molostrongylus acanthocolpos* son registrados por primera vez en México, contribuyendo con registros nuevos y extendiendo su distribución geográfica de Sudamérica a Norteamérica (Lent *et al.*, 1946; Vicente *et al.*, 1997; Durette-Desset & Vaucher, 1996; Cuartas-Calle & Muñoz-Arango, 1999; Oviedo, 2007).

El presente estudio aporta el reconocimiento de asociaciones parásito-huésped no registradas previamente. En este caso, se registran nuevos géneros y especies de murciélagos huéspedes para estos helmintos: *Myotis nigricans* para *Allintoshius tadaridae*, *Pteronotus parnelli* para *Allintoshius* sp., *Nyctinomops laticaudatus* para *Molostrongylus acanthocolpos*, *Antrozous pallidus* para *Spirura mexicana*, así como *Molossus* sp. y *Molossus molossus* para larvas de la familia Acuariidae. Asimismo, se registra por primera vez al murciélago *Sturnira hondurensis* como huésped de helmintos, en este caso, nematodos de los taxones Capillarinae gen. sp., *Histiostrongylus* sp. y *Litomosoides* sp.

Base de datos

Los datos fueron obtenidos a través de la revisión de 120 publicaciones; la identidad taxonómica tanto de parásitos como de huéspedes se validó a partir de estas publicaciones (descripciones y redescripciones) y mediante consultas a diferentes bases de datos, entre las que se incluyen: *Integrated Taxonomic Information System* (ITIS, 2020), *International Union for Conservation of Nature* (IUCN, 2018) y *the Mammal Diversity Database of the American Society of Mammalogists* (ASM, 2020).

Cabe mencionar que hay registros que no fueron incluidos en esta base de datos, ya que no se obtuvo acceso a algunos trabajos, principalmente aquellos llevados a cabo en Brasil y Venezuela por los doctores Lauro Travassos, J. F. Teixeira de Freitas y Ricardo Guerrero (Santos & Gibson, 2015).

Se recabó un total de 890 registros parásito-huésped-localidad de helmintos parásitos de murciélagos en el Neotrópico, 309 de digeneos -de 27 géneros y 57 especies- y 581 de nematodos -de 30 géneros y 75 especies-, en 101 especies de huéspedes de siete familias (Emballonuridae, Molossidae, Mormoopidae, Natalidae, Noctilionidae, Phyllostomidae y Vespertilionidae) (Fig. 18).

De las 101 especies de murciélagos registradas en la base de datos, 61 (60.4 %) cuentan con al menos un registro de digeneos, 82 (81.18 %) con uno o más registros de nematodos a nivel taxonómico de género o especie; mientras que 42 especies de murciélagos neotropicales (41.58 % de las especies estudiadas) cuentan con registros de ambos grupos de helmintos. En 59 especies de huéspedes solamente se han registrado helmintos de un grupo, ya sea digeneos o nematodos (58.41%). De las 385 especies consideradas como neotropicales, cerca del 15.8 % de ellas han sido registradas como huéspedes de helmintos digeneos, mientras que 21.3 % han sido reconocidas como huéspedes de al menos un taxón de nematodo parásito (Cuadro 4).

De acuerdo con la proporción entre las especies reconocidas como huéspedes y el número de especies que existen a nivel de familia, las familias de quirópteros Noctilionidae, Mormoopidae (con 50 % o más de las especies) y Natalidae (con aproximadamente 30 % de sus especies) son las que se encuentran mejor estudiadas para digeneos y nematodos. Por otra parte, murciélagos de las familias Thyropteridae y Furipteridae no tienen registrado ningún taxón de estos grupos de helmintos (Cuadro 5).

Las especies de murciélagos con mayor número de asociaciones con digeneos son *Tadarida brasiliensis* (11 géneros y 16 especies), *Molossus molossus* (10 géneros y 16 especies) y *Mormoops megalophylla* (8 géneros y 10 especies). En el caso de asociaciones con helmintos nematodos, las especies de huéspedes con mayor número de asociaciones registradas son: *Tadarida brasiliensis* (8 géneros y 10 especies) y *Artibeus jamaicensis* (7 géneros y 10 especies) (Anexo Cuadro A) (Fig. 18).

Cuadro 5. Comparación, a nivel de familia, entre el número de especies de murciélagos neotropicales reconocidas y el número de especies registradas como huéspedes de algún taxón de helmintos digeneos o nematodos. Las familias mejor estudiadas para helmintos están indicadas con negritas.

Familia	No. de especies total (ASM / IUCN)	No. de especies neotropicales (IUCN)	No. de especies evaluadas para digeneos (%)	No. de especies evaluadas para nematodos (%)
Vespertilionidae	505 / 438	84	12 (14.3)	13 (15.5)
Phyllostomidae	217 / 205	203	26 (12.8)	41 (20.2)
Molossidae	125 / 118	45	9 (20)	12 (26.7)
Emballonuridae	54 / 54	22	4 (18.2)	3 (13.63)
Mormoopidae	17 / 11	11	6 (54.5)	7 (63.6)
Natalidae	13 / 11	11	3 (27.3)	4 (36.4)
Thyropteridae	5 / 5	5	0 (0)	0 (0)
Noctilionidae	2 / 2	2	1 (50)	2 (100)
Furipteridae	2 / 2	2	0 (0)	0 (0)
Total	940 / 846	385	61 (15.8)	82 (21.3)

Se encontraron registros en localidades que se encuentran fuera de la región biogeográfica del Neotrópico, de acuerdo con la regionalización propuesta por Morrone (2014). Estos registros corresponden a helmintos de las especies *Tadarida brasiliensis*, *Natalus mexicanus*, *Myotis aelleni* y *Myotis chiloensis* registrados en la región Neártica y la región Andina. Sin embargo, los registros se conservaron para el presente estudio, debido a las especies de huéspedes a las que pertenecen dichos registros pertenecen a taxones considerados con distribución neotropical. Cabe mencionar que cuatro especies de murciélagos registradas presentan hábitos migratorios (*Lasiurus cinereus*, *Leptonycteris yerbabuena*, *Nyctinomops macrotis* y *Tadarida brasiliensis*).

Taxones de helmintos registrados para murciélagos neotropicales

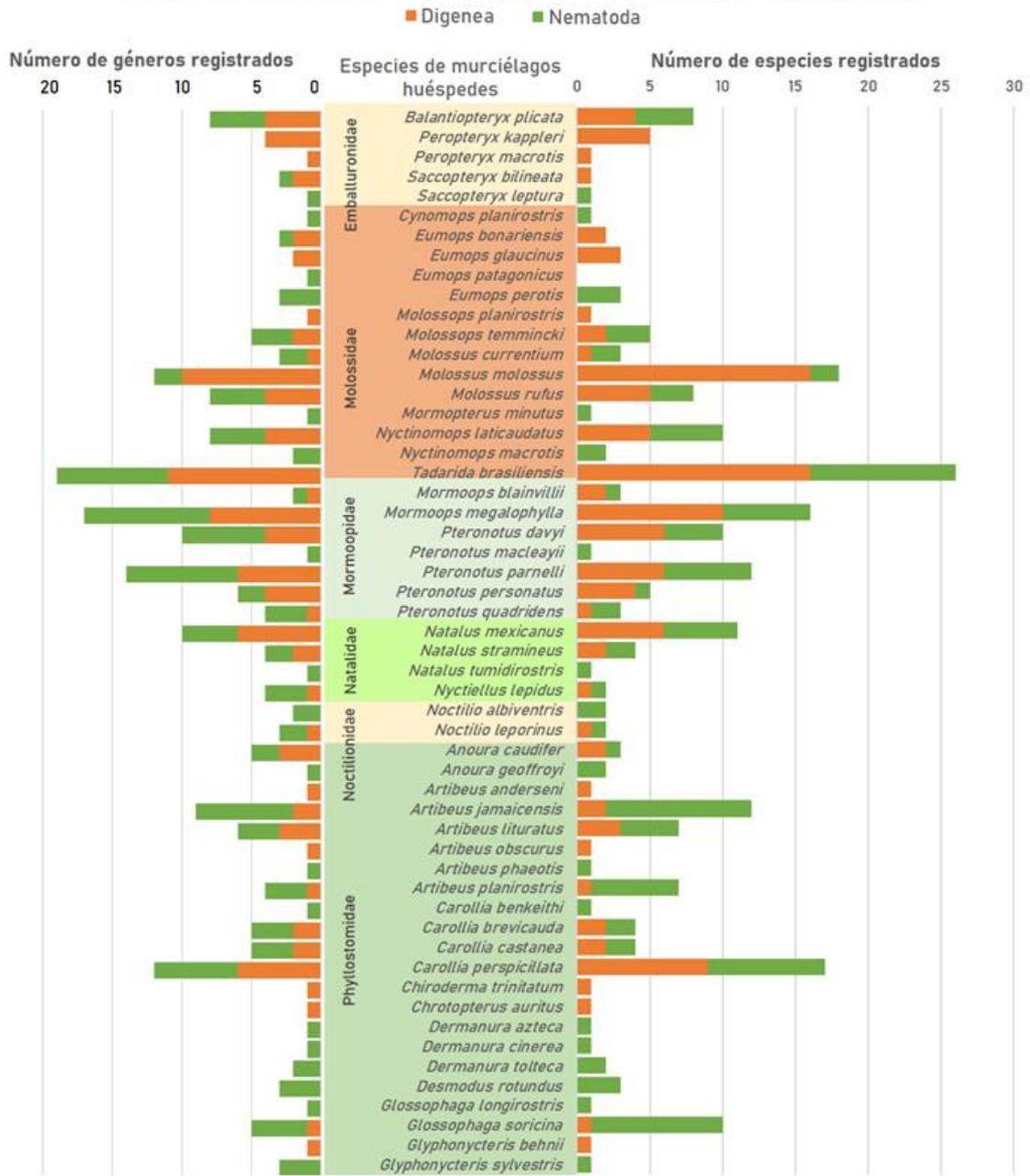


Figura 18. Distribución de los registros de taxones de helmintos digeneos y nematodos en las especies de murciélagos neotropicales estudiadas en el presente trabajo.

Taxones de helmintos registrados para murciélagos neotropicales

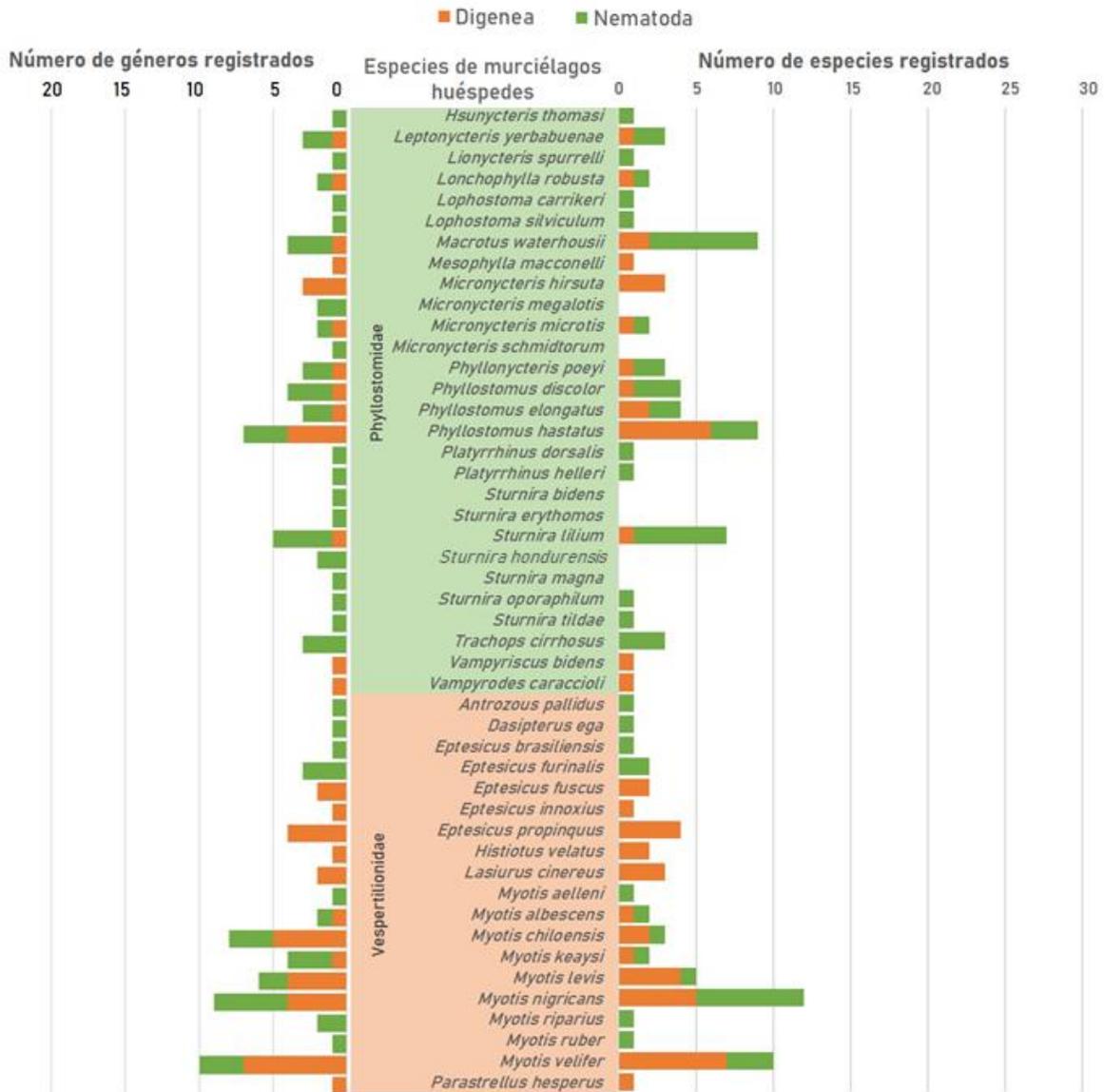


Figura 18. Continuación. Distribución de los registros de taxones de helmintos digeneos y nematodos en las especies de murciélagos neotropicales estudiadas en el presente trabajo.

La información recabada da cuenta de 158 asociaciones parásito-huésped a nivel de género y 183 a nivel de especie de helminto entre digeneos y murciélagos neotropicales. Por otra parte, se obtuvieron 194 asociaciones parásito-huésped a nivel de género y 185 a nivel específico de helminto entre nematodos y murciélagos neotropicales. La riqueza de especies de helmintos por cada especie de huésped varía ampliamente, desde 1 hasta 26 especies, dejando un promedio de 3.6 especies de helmintos por especie de murciélago analizada. Para el caso de helmintos digeneos, la riqueza promedio obtenida es de 3 especies por especie de huésped, siendo 16 especies la riqueza máxima registrada (*Tadarida brasiliensis* y *Molossus molossus*); mientras que, en el caso de los nematodos, la riqueza promedio es de 2.53 especies por huésped, habiendo una riqueza máxima registrada de 10 especies (en *Tadarida brasiliensis* y *Artibeus jamaicensis*). Las familias de huéspedes con mayor riqueza promedio de helmintos son Molossidae y Mormoopidae (Cuadro 6).

Cuadro 6. Riqueza de especies de helmintos promedio por familia de huéspedes.

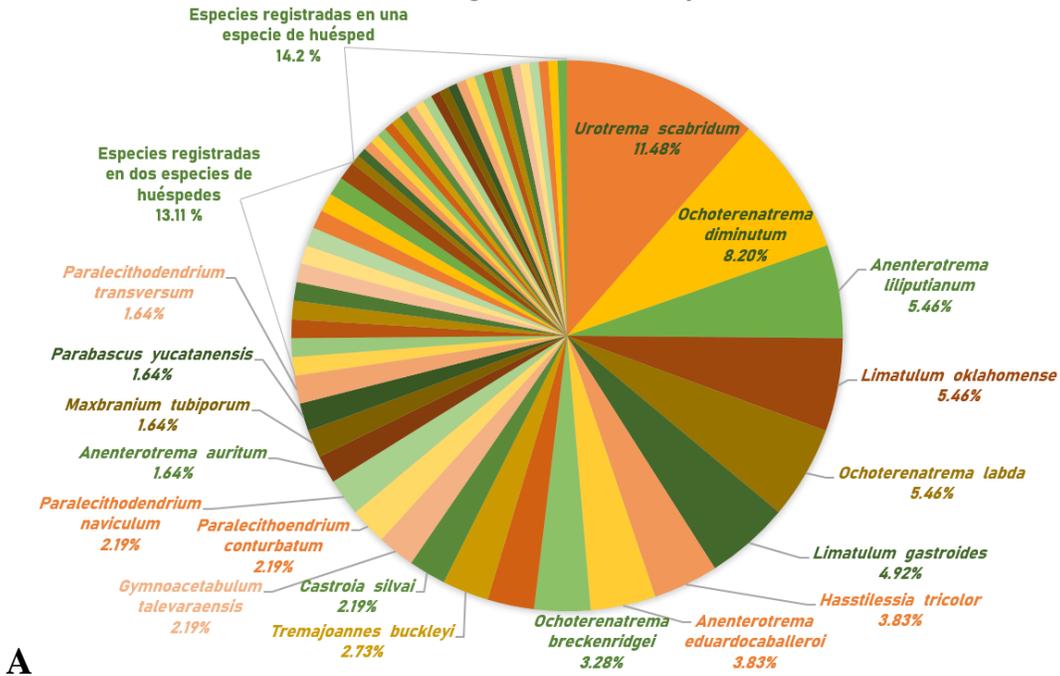
<i>Familia de huésped</i>	Digenea		Nematoda	
	N*	Riqueza promedio	N*	Riqueza promedio
Emballonuridae	4	2.75	2	2.5
Molossidae	9	5.67	10	3.2
Mormoopidae	6	4.83	7	3
Natalidae	3	3	4	2.25
Noctilionidae	1	1	2	1.5
Phyllostomidae	26	1.88	35	2.66
Vespertilionidae	12	2.75	13	1.69
Total	61	3	73**	2.53

*N: Número de especies de murciélagos neotropicales registradas como huéspedes de especies de helmintos.

**En 9 especies de murciélagos se registraron helmintos a nivel de género, pero no de especie.

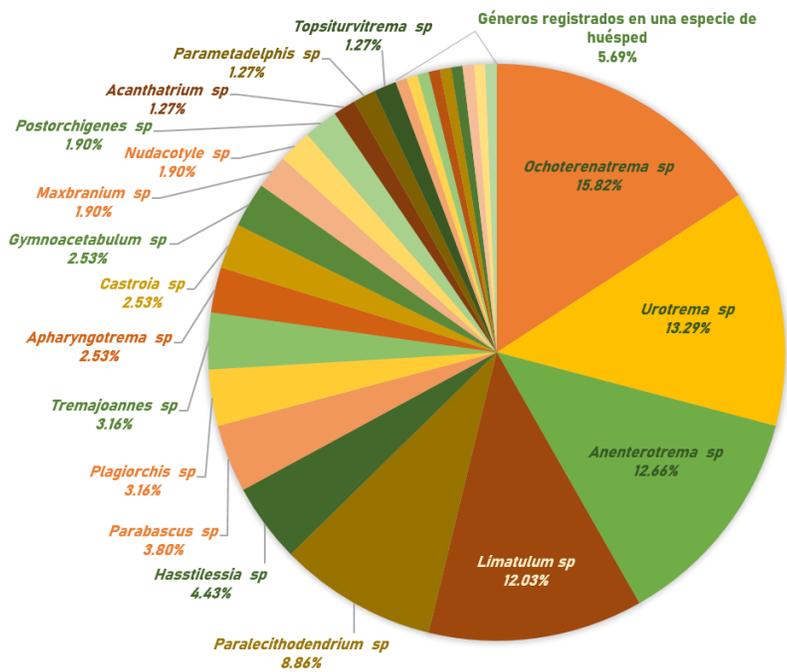
En el caso de los digeneos, se obtuvo que los géneros de estos helmintos se encuentran en un rango de 1 a 25 especies de murciélagos, teniendo un promedio de 5.8 especies de huéspedes por género. Los digeneos con mayor número de asociaciones a nivel genérico corresponde a los géneros *Ochoterentrema* (25; 15.82 %), *Urotrema* (21; 13.29 %), *Anenterotrema* (20; 12.66 %) y *Limatulum* (19; 12.03 %). A nivel específico, se obtuvo que las especies de digeneos se encuentran en un rango de 1 a 21 especies de murciélagos, presentando un promedio de 3.2 especies de huéspedes por especie de digeneo, siendo las especies de digeneos con mayor número de asociaciones *Urotrema scabridum* (21; 11.48 %) y *Ochoterentrema diminutum* (15; 8.20 %). Para este grupo de helmintos, el 30 % de los géneros (9 de 27) y el 45.61 % de las especies (26 de 57) han sido registrados para una sola especie de murciélago como huésped (Fig. 19) (Anexo Cuadro B).

Asociaciones parásito-huésped de los helmintos de la subclase Digenea (nivel de especie)



A

Asociaciones parásito-huésped de los helmintos de la subclase Digenea (nivel de género)



B

Figura 19. Distribución porcentual de las asociaciones parásito-huésped registradas para los helmintos digeneos, a nivel genérico (A) y específico (B), en las especies de murciélagos neotropicales.

En el caso de los nematodos, se obtuvo que los géneros se encuentran en un rango de 1 a 37 especies de murciélagos, teniendo un promedio de 6.5 especies de huéspedes por género. *Litomosoides* (37; 19.07%), *Aonchotheca* (18; 9.28 %), *Allintoshius* (17; 8.76 %) y *Capillaria* (15; 7.73 %) son los que obtuvieron un mayor número de asociaciones a nivel genérico. A nivel específico, las especies de nematodos se encuentran en un rango de 1 a 17 especies de murciélagos, presentando un promedio de 2.5 especies de huéspedes por especie de nematodo, siendo *Litomosoides brasiliensis* (17; 9.19 %), *Litomosoides guiterasi* (10; 5.41 %) y *Aonchotheca speciosa* (8; 4.32 %) las especies con mayor número de asociaciones.

Para este grupo de helmintos, el 13.33 % de los géneros (4 de 30) y el 54.66 % de las especies (41 de 75) han sido registrados para una sola especie de murciélago como huésped. Cabe mencionar que dos taxones sólo fueron identificados a nivel de género: *Contacaecum* sp. y *Physaloptera* sp. Por otro lado, aunque *Aonchotheca pereirai* y *Aonchotheca pintoii* fueron registradas en este trabajo, sus registros originales y únicos corresponden a murciélagos de la familia Molossidae (Figs. 20 y 21) (Anexo Cuadro C).

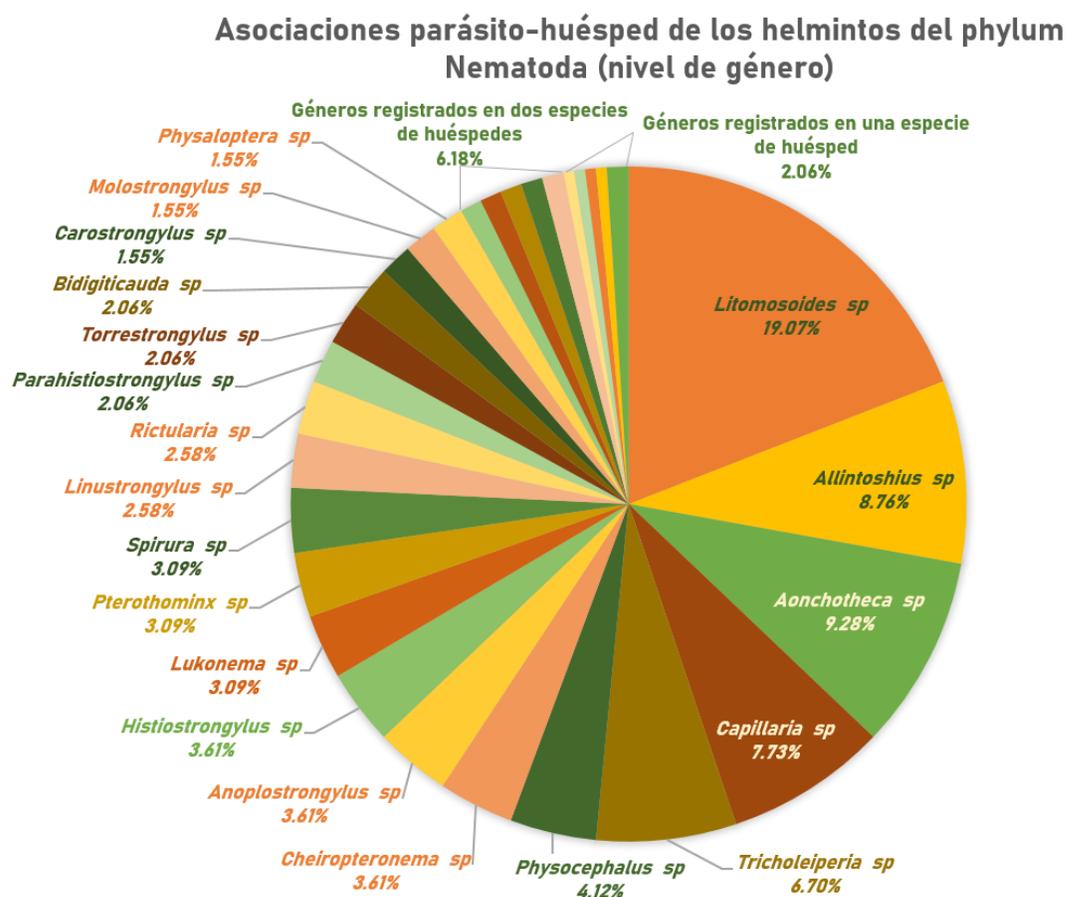


Figura 20. Distribución porcentual de las asociaciones parásito-huésped registradas para los helmintos digéneos, a nivel genérico, en las especies de murciélagos neotropicales.

Asociaciones parásito-huésped de los helmintos del phylum Nematoda (nivel de especie)

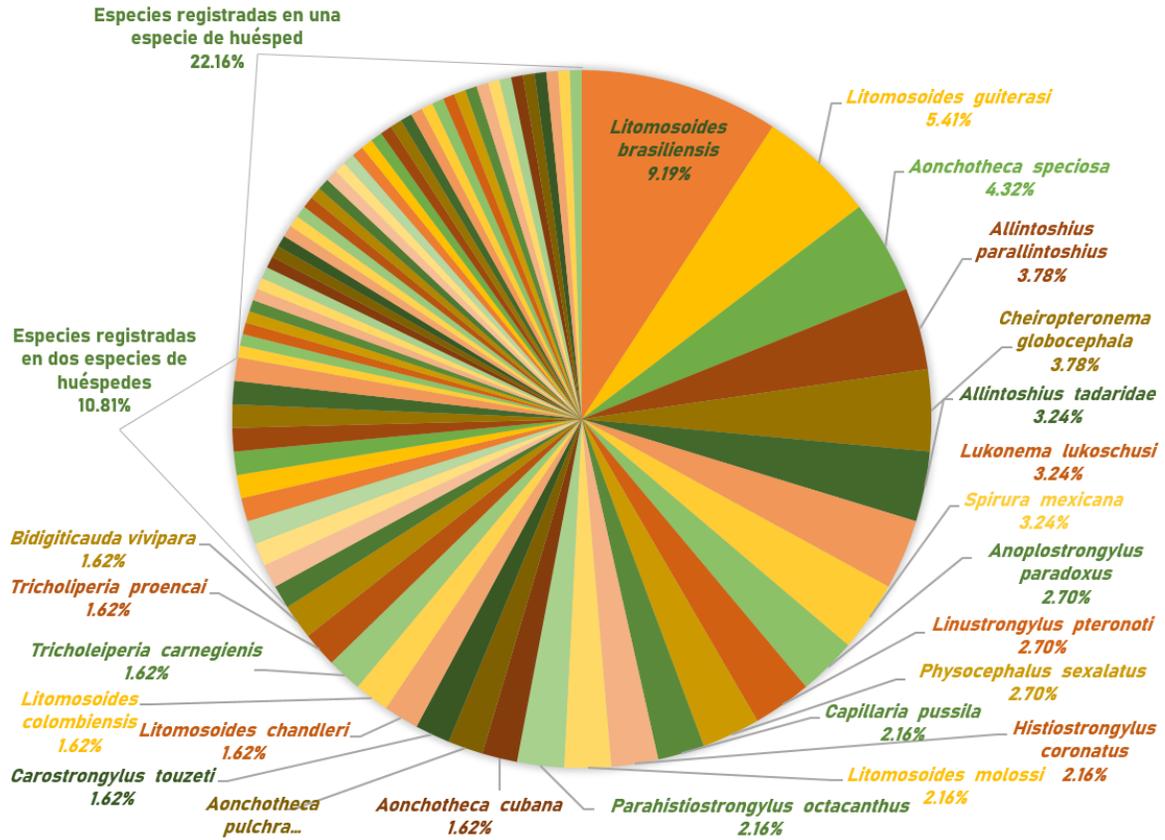


Figura 21. Distribución porcentual de las asociaciones parásito-huésped registradas para los helmintos nematodos, a nivel específico, en las especies de murciélagos neotropicales.

Mapeo de registros

Se obtuvieron dos mapas generales para los registros de helmintos digeneos y nematodos (Figs. 22 y 23), 45 mapas por género de helmintos (19 de digeneos y 26 de nematodos) y dos mapas adicionales para aquellos taxones que sólo se han registrado en una sola localidad, uno por cada grupo de helminto estudiado (Anexo 2).

La provincia con mayor registro de asociaciones parásito-huésped (digeneos y nematodos) corresponde a la Cuenca del Balsas, que se encuentra dentro de los límites político-administrativos de México (Fig. 24). Para los digeneos, las provincias biogeográficas con mayor número de asociaciones parásito-huésped son la Cuenca del Balsas (28.96 %), de las Pampas (9.09 %), Atlántica (7.07 %) y Veracruzana (6.73 %) (Fig. 25); mientras que para los nematodos, las provincias con mayor número de asociaciones parásito-huésped son la Cuenca del Balsas (18.96 %), Rondonia (9.74 %) y las Tierras Bajas del Pacífico (9.04 %) (Fig. 26).

En 15 de las 53 provincias biogeográficas reconocidas por Morrone (2014) -correspondientes al 28.30 %- no se han registrado digeneos ni nematodos parásitos de murciélagos. Por otra parte, 30 provincias (56.6 %) carecen de registros de asociaciones digeneo-murciélago y 19 no cuentan con registros de nematodos parásitos de murciélagos (35.85 %) (Fig. 24).

Dentro de las regiones con menor número de registros se encuentran la subregión Antillana (que incluye a las islas del Caribe) y las zonas de transición Sudamericana (en la que se encuentra la cordillera de los Andes) y Mexicana (que incluye las cadenas montañosas principales de México). Asimismo, a pesar de contar con varios registros, en una gran extensión de Brasil no se cuenta con registros de estos parásitos.

En cuanto a las regiones neotropicales y de transición en el territorio mexicano, las regiones en las que hay menos información acerca de los helmintos parásitos de murciélagos corresponden a cuatro cadenas montañosas del país: la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre del Sur y Los Altos de Chiapas. El desarrollo de proyectos que tengan como objetivo el estudio de la helmintofauna de quirópteros aportará información valiosa sobre la parasitofauna en el país y el mundo.

A partir del mapeo de los registros, es posible identificar algunos patrones de distribución de los taxones de digeneos y nematodos parásitos de murciélagos neotropicales.

Algunos de estos taxones de helmintos se encuentran sobredispersos a lo largo del Neotrópico; tales como los géneros de digeneos *Anenterotrema*, *Limatum*, *Ochoterentrema*, *Parabascus*, *Paralecithodendrium* y *Urotrema*, así como los géneros de nematodos *Allintoshius*, *Aonchotheca*, *Capillaria*, *Histiostromylus*, *Litomosoides* y *Tricholeiperia*. Otros se encuentran solamente en México; tal es el caso de los géneros de digeneos *Dicrocoelium*, *Maxbraunium*, *Plagiorchis*, y los géneros de nematodos *Trichuroides* y *Spirura*. Algunos más solo en Sudamérica; como los digeneos *Gymnoacetabulum*, *Nudacotyle*, *Postorchigenes*, y los nematodos *Carostromylus* y *Lukonema*. En el caso de los nematodos, se observó otro patrón que incluye a México y Centroamérica para los géneros *Linustromylus* y *Websternema*. Por otra parte, solamente tres géneros de digeneos han sido registrados en islas (*Athesmia*, *Ochoterentrema* y *Paralecithodendrium*), así como 11 géneros de helmintos nematodos (*Allintoshius*, *Anoplostomylus*, *Aonchotheca*, *Biacantha*, *Capillaria*, *Contraecum*, *Histiostromylus*, *Litomosoides*, *Physocephalus*, *Torrestrongylus* y *Tricholeiperia*).



Figura 22. Mapa de los registros de helmintos digeneos en murciélagos neotropicales sobre la regionalización del Neotrópico propuesta por Morrone (2014).



Figura 23. Mapa de los registros de helmintos nematodos en murciélagos neotropicales sobre la regionalización del Neotrópico propuesta por Morrone (2014).

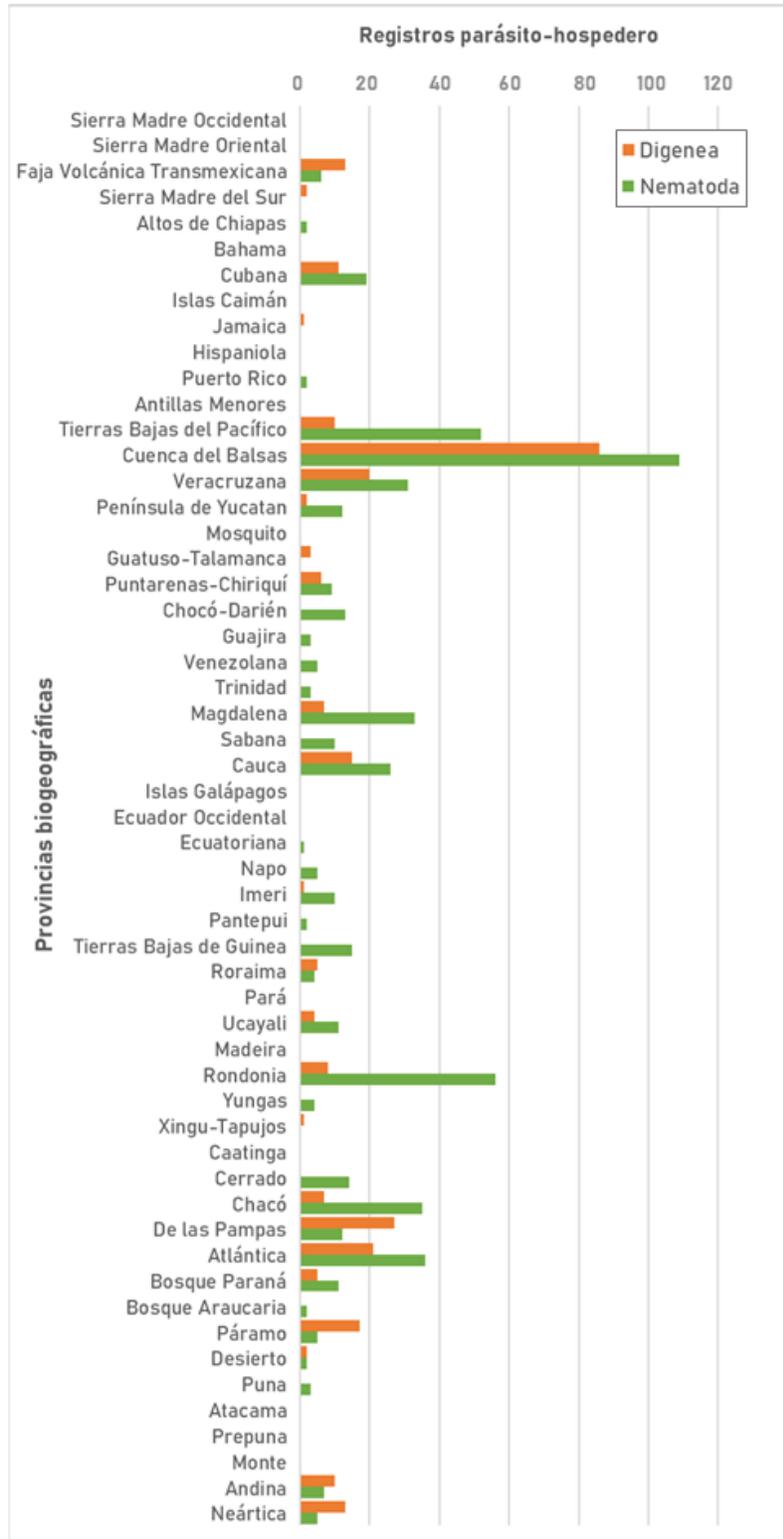


Figura 24. Registros de las asociaciones parásito-huésped para helmintos digeneos y nematodos en murciélagos por provincias biogeográficas del Neotrópico.

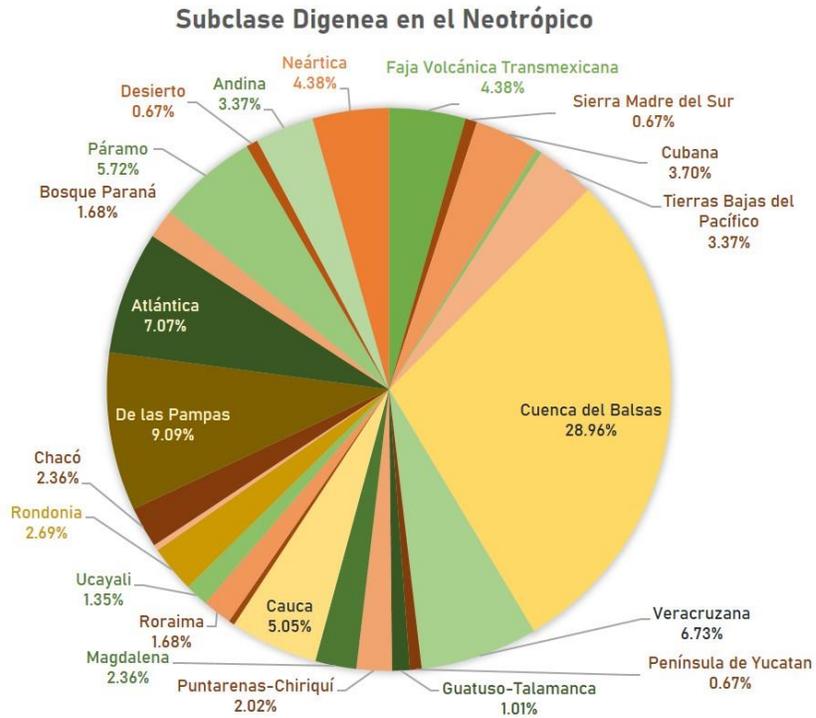


Figura 25. Distribución porcentual de los registros de las asociaciones parásito-huésped de los helmintos digeneos de murciélagos en las provincias biogeográficas del Neotrópico.

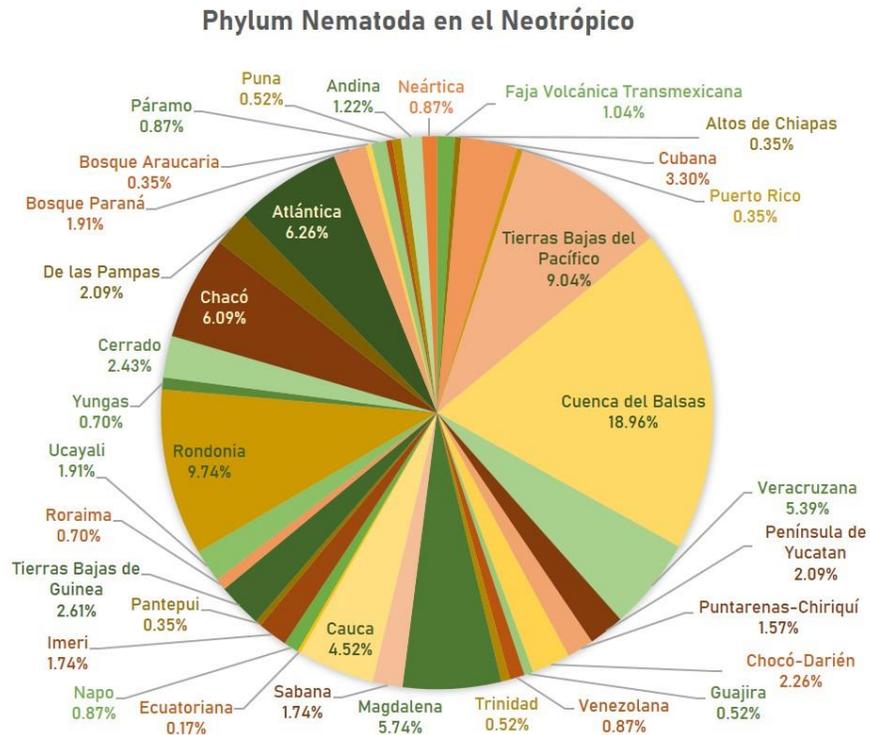


Figura 26. Distribución porcentual de los registros de las asociaciones parásito-huésped de los helmintos nematoda de murciélagos en las provincias biogeográficas del Neotrópico.

Análisis de señal filogenética

De las 101 especies de murciélagos registradas como huéspedes de algún taxón de helminto digeneo o nematodo, 77 se encontraban en la filogenia de Agnarsson *et al.* (2011) y 96 en la generada con el proyecto VertLife (correspondientes a un 76.24 % y a un 95.05 %, respectivamente).

En la Figura 27 se presentan de manera gráfica los resultados obtenidos de la estimación del estadístico D, de acuerdo con el grupo de helmintos estudiados y la hipótesis filogenética de huéspedes utilizada. Se observa que la proporción de taxones con una D estimada con valores menores o iguales a 0.1 es similar independientemente de la hipótesis filogenética de huéspedes utilizada, pero no así en lo que respecta a la proporción de taxones con una D estimada con valores entre 0.1 y 0.9, así como en aquellos con valores mayores o iguales a 0.9. En este caso, independientemente del grupo de helminto, en las pruebas realizadas con la hipótesis filogenética generada con el proyecto VertLife se obtuvo una mayor proporción de taxones con una D estimada con valores entre 0.1 y 0.9, y una menor proporción de taxones con una D con valores mayores o iguales a 0.9; mientras que las pruebas con la filogenia de Agnarsson y colaboradores (2011) poseen una proporción inversa.

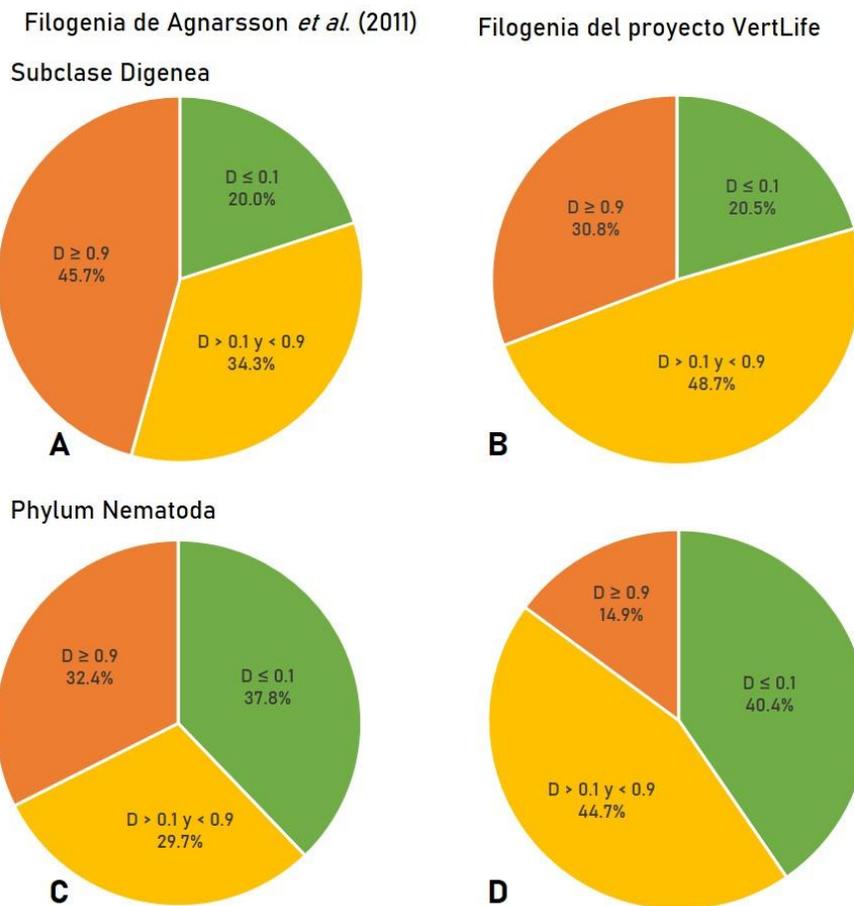


Figura 27. Resultados de las pruebas de estadístico D para la presencia de digeneos (A y B) y nematodos (C y D) en murciélagos neotropicales, realizadas con dos hipótesis filogenéticas para los huéspedes: la de Agnarsson *et al.*, (2011) (A y C) y la generada a partir del proyecto VertLife (B y D).

Aunque 21 taxones (7 de digeneos y 14 de nematodos) mostraron señal filogenética significativa (con valores $pVal=1 < 0.05$ y $pVal=0 > 0.70$) para alguna de las hipótesis filogenéticas de huéspedes utilizadas en el presente estudio (equivalentes a un 24.13 %), solo 9 de los 87 taxones de helmintos estudiados presentaron una señal filogenética significativa para ambas hipótesis filogenéticas, correspondientes a un 10.34 % de los taxones estudiados.

De los digeneos, solamente la especie *Hasstilesia tricolor* fue la que mostró señal filogenética significativa. En cuanto a los nematodos, los taxones con señal filogenética significativa fueron los géneros *Allintoshius* y *Anoplostrongylus*, así como las especies *Allintoshius parallintoshius*, *Anoplostrongylus paradoxus*, *Carostrongylus touzeti*, *Cheiropteranema globocephala*, *Litomosoides colombiensis* y *Tricholeiperia proencai* (Fig. 28; Anexo 1, Tablas D y E).

Por otro lado, mientras que 12 taxones (8 de digeneos y 4 de nematodos) mostraron valores significativos de ausencia de estructura filogenética (patrón aleatorio) (con valores de $pVal=0 < 0.05$ y $pVal=1 > 0.70$) para alguna de las hipótesis filogenéticas de huéspedes analizadas, la especie de digeneo *Tremajoannes buckleyi* fue la única que mostró valores significativos para ambas hipótesis filogenéticas (Anexo 1, Tabla D).

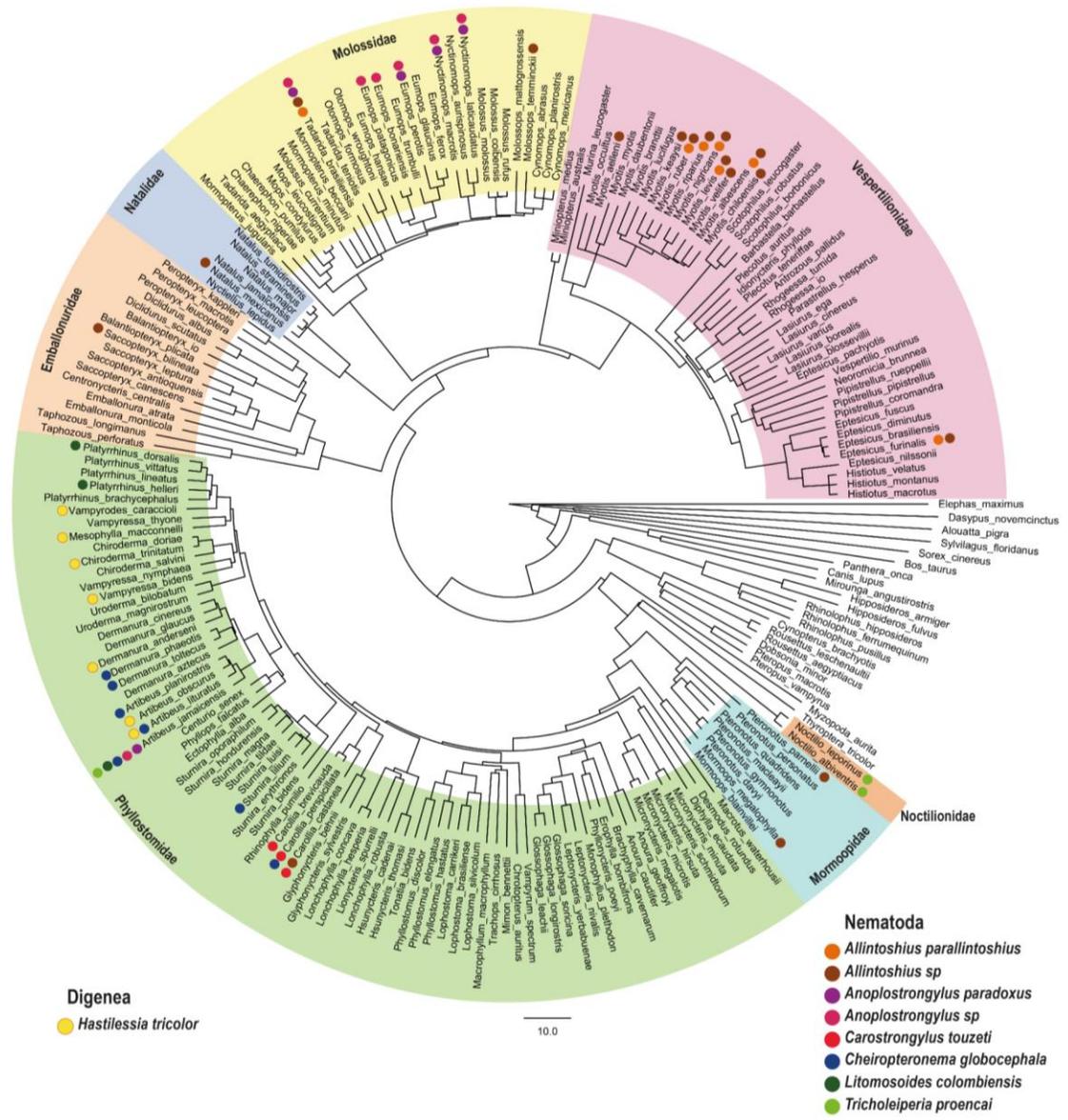


Figura 28. Distribución de los taxones de helmintos que presentaron señal filogenética significativa en la filogenia de huéspedes (hipótesis filogenética del proyecto VertLife).

Discusión

Existen muchas razones por las cuales estudiar la helmintofauna de animales silvestres. Quizá la más importante es que los parásitos -considerando virus y algunas bacterias- representan al menos el 50% de la biodiversidad global. Muchas de estas especies parásitas son agentes infecciosos y ocasionan enfermedades que afectan a humanos, ganado, cultivos y la vida silvestre (Brooks & Hoberg, 2006). Además, algunas de las especies de helmintos que se encuentran en animales silvestres pueden convertirse en patógenos de los seres humanos (zoonosis). Mientras más conozcamos sobre la diversidad de parásitos en la vida silvestre, más comprenderemos sus ciclos de vida y su potencial para convertirse en enfermedades infecciosas emergentes (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011).

Helmintos de murciélagos en el Neotrópico mexicano

México es un país con una considerable tradición helmintológica, con poco más de nueve décadas de respaldo. De forma interesante, un gran número de especies de helmintos fueron descritas por primera vez en una especie de vertebrado mexicano (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011).

En el caso particular de los mamíferos, se han identificado 339 taxones de helmintos (53 trematodos, 46 cestodos, 12 acantocéfalos, 227 nematodos y 1 hirudineo) en 135 taxones de mamíferos silvestres (123 especies y 12 taxones no determinados) (Cuadro 7). En cuanto a diferencias entre las helmintofaunas de estos huéspedes de acuerdo a su gremio trófico, los omnívoros presentan una riqueza mayor de especies de helmintos, los insectívoros poseen una helmintofauna filogenéticamente menos relacionada y los herbívoros cuentan con los ensambles de parásitos más heterogéneos. Las tres especies de mamíferos con mayor riqueza de helmintos en México son el tlacuache de Virginia (*Didelphis virginiana*), el caballo silvestre (*Equus caballus*) y el tlacuache cuatro ojos gris (*Philander oposum*) (Cuadro 8) (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011; García Prieto *et al.*, 2012; Segura-Villalobos *et al.*, 2020).

Cuadro 7. Especies de huéspedes estudiadas para helmintos en México, con respecto al número total de especies de cada grupo de vertebrados. También se muestra el número de especies de helmintos registradas por grupo de huéspedes, con el número de especies promedio por cada especie de vertebrado analizada (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011).

	Huéspedes			Helmintos	
	Especies	Especies estudiadas	%	Número de especies	Promedio
Peces	2692	674	25.0	1039	1.5
Anfibios	361	63	17.5	162	2.4
Reptiles	804	153	19.0	241	1.6
Aves	1096	134	12.2	268	2
Mamíferos	535	121	22.6	308	2.5

Cuadro 8. Especies de mamíferos con mayor riqueza de helmintos en México. D = Digeneos, C = Céstodos, Ac = Acantocéfalos, Ne = Nemátodos (modificada de Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011).

Especie	D	C	Ac	Ne	Total
<i>Didelphis virginiana</i>	6	2	4	16	28
<i>Equus caballus</i>	0	1	0	27	28
<i>Philander opossum</i>	7	1	2	6	16

De las especies de helmintos registradas en mamíferos mexicanos, 54 han sido descritas como nuevas en este grupo de huéspedes: 16 trematodos, 3 cestodos, 1 acantocéfalo y 1 hirudineo. Estos helmintos han sido colectados principalmente en roedores (21 especies) y en murciélagos (21). La especie de murciélagos *Natalus stramineus*, es la especie de huésped de la cual se han descrito el mayor número de especies de helmintos nuevas, con 6 especies (García-Prieto *et al.*, 2012; Peralta-Rodríguez *et al.*, 2012; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2013; Jiménez *et al.*, 2013; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2015).

En México, los estudios helmintológicos en murciélagos se realizaron a finales de la década de 1930, con el reporte y la descripción de parásitos de cuatro especies de murciélagos de cuevas en la Península de Yucatán (Chitwood, 1938; Stunkard, 1938; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017; Jiménez *et al.*, 2017).

Actualmente, se considera que cerca de 50 taxones de helmintos parasitan a los murciélagos mexicanos, 49 según Jiménez y colaboradores (2017) y 56 (20 trematodos, 4 cestodos y 32 nemátodos) de acuerdo con Caspeta-Mandujano y colaboradores (2017), en 29 especies de murciélagos, pertenecientes a seis familias, de las 138 registradas para el país (representando apenas el 21%) (Ramírez-Pulido *et al.*, 2014).

El presente trabajo añade tres taxones de helmintos nematodos a la lista de helmintos parásitos de murciélagos en México: *Histiostrongylus* sp., *Anoplostrongylus paradoxus* y *Molostrongylus acanthocolpos*. El taxón *Histiostrongylus* sp. había sido registrado por Ubelaker (1979); sin embargo, no existen ejemplares en colecciones nacionales, ni había sido registrado en ocasiones subsecuentes. *Anoplostrongylus paradoxus* ha sido registrado en Colombia, Brasil y Chile (Lent *et al.*, 1946; Vicente *et al.*, 1997; Cuartas-Calle & Muñoz-Arango, 1999); mientras que *Molostrongylus acanthocolpos* se ha registrado en murciélagos de la familia Molossidae de Argentina y Paraguay (Durette-Desset & Vaucher, 1996; Durette-Dessete & Vaucher, 1999; Oviedo, 2007).

De la misma manera, este trabajo aporta el reconocimiento de nuevas localidades y asociaciones parásito-huésped que no habían sido registradas previamente. De los nueve taxones de murciélagos neotropicales mexicanos que fueron analizados para helmintos en el presente trabajo, cuatro son registrados por primera vez como huéspedes para helmintos en el territorio mexicano: *Peropteryx kappleri*, *Sturnira hondurensis*, *Molossus molossus* y *Antrozous pallidus*. Para la especie *Myotis nigricans*, había un registro previo de helmintos digeneos (*Limatulum oklahomense*), pero no de nematodos, hasta el presente estudio. Con la excepción de la especie *Sturnira hondurensis*, la cual

es frugívora, los demás taxones son principalmente insectívoros de hábito insectívoro (García-Prieto *et al.*, 2012; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017; Jiménez *et al.*, 2017; IUCN, 2020).

Los registros helmintológicos de murciélagos en México están constituidos mayormente por taxones del phylum Nematoda (59 %), seguido por taxones del phylum Platyhelminthes (41%). De este último, 85 % pertenece a la clase Trematoda y el 15 % a la clase Cestoda. Este patrón también fue observado en los registros aportados en este trabajo, pues se registró una mayor riqueza de nematodos que de digeneos. Estas proporciones son similares a aquellas en los helmintos considerados parásitos de mamíferos de México y del mundo, en las que existe una mayor riqueza de nematodos, seguida por los platelmintos, como digenos y cestodos, respectivamente (García-Prieto *et al.*, 2012; Jimenez *et al.*, 2017; Carlson *et al.*, 2020).

La proporción de especies de quirópteros estudiadas como huéspedes de helmintos corresponde al 19.44 % de la riqueza de murciélagos que habita el país (Martínez-Salazar *et al.*, 2020).

Sin embargo, el conocimiento acumulado acerca de la fauna de helmintos en el país es asimétrico en términos de distribución geográfica, puesto que, a pesar de que todas las entidades han sido muestreadas, algunas zonas lo han sido con mayor intensidad, mientras que otros sitios permanecen inexplorados. Por otra parte, el esfuerzo por muestrear cierto número de individuos huéspedes, así como de especies huéspedes se ha dado de manera desigual (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011; Segura-Villalobos *et al.*, 2020). Este patrón también es observado en el conocimiento sobre la helmintofauna de quirópteros en el país.

Desde un punto de vista biogeográfico, la región neotropical de México posee una mayor riqueza, casi del doble, de especies de helmintos de vertebrados silvestres en comparación con la región neártica. Esto corresponde con patrones generales de diversidad a lo largo de un gradiente latitudinal; no obstante, también puede ser producto de sesgos de muestreo, ya que se han estudiado más localidades mexicanas neotropicales que neárticas (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011).

Este sesgo también se ha observado y analizado en los registros de murciélagos en el territorio mexicano, ya que se ha encontrado que las especies más registradas son de amplio rango geográfico y fácil captura, en localidades neotropicales, principalmente dentro de Áreas Naturales Protegidas, con mayor seguridad, accesibilidad, heterogeneidad topográfica y riqueza de especies. Sin embargo, México es el país con mayor número de registros de estos mamíferos en Latinoamérica (Noguera-Urbano & Escalante, 2014; Zamora-Gutiérrez *et al.*, 2019).

En el caso de los helmintos de murciélagos en México, solamente seis taxones de helmintos han sido registrados en localidades neárticas: cuatro digeneos (*Dicrocoelium rileyi*, *Platynosum beltrani*, *Ochoterenatrema labda* y *Urotrema scabridum*), uno de cestodos (*Vampirolepis* sp.) y uno de nematodo (*Tadaridanema delicatus*). De ellos, el digeneo *Platynosum beltrani* solamente ha sido registrado en esta región biogeográfica, aunque también solo ha sido registrado en una sola ocasión (Lamothe-Argumedo *et al.*, 1997; García-Prieto *et al.*, 2012; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017; Martínez-Salas *et al.*, 2020).

Las cuatro especies de murciélagos con más riqueza de helmintos en el Neotrópico mexicano son *Mormoops megalophylla* (23 especies), *Tadarida brasiliensis* (11 especies), *Pteronotus davyi* (15 especies) y *Natalus mexicanus* (15 especies) (García-Prieto *et al.*, 2012; Jiménez *et al.*, 2017; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017; Martínez-Salazar *et al.*, 2020). Estas especies se distribuyen en México, Centroamérica y norte de Sudamérica. Son especies insectívoras, gregarias, consideradas abundantes, que pueden conformar grandes colonias (de hasta miles de individuos), incluso compartiendo refugio

con otras especies de murciélagos, y han sido encontradas en una gran diversidad de hábitats en el país (Russell *et al.*, 2005; Kunz *et al.*, 2011; Barquez *et al.*, 2015; Davalos *et al.*, 2019; Solari, 2019; Ceballos & Oliva, 2005).

Es evidente que aún hace falta conocimiento acerca de la helmintofauna de murciélagos en la región Neártica de México, aunque también en la porción Neotropical del país hacen falta estudios en las provincias de los Altos de Chiapas, así como en la Sierra Madre del Sur (Anexo 2). Por otro lado, el hecho de que la provincia de la Cuenca del Balsas cuenta con el mayor número de registros se debe al trabajo de investigación realizado en esta región, principalmente en el estado de Morelos (Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017; Jiménez *et al.*, 2017).

En conjunto, los resultados de este trabajo indican que aún se requiere un mayor esfuerzo en el estudio de helmintos en murciélagos neotropicales mexicanos, comenzando a nivel faunístico, pero también a nivel de la biología de parásitos y huéspedes, así como de aspectos de distribución y endemidad.

Bases de datos y mapas

En un estudio reciente realizado por Carlson y colaboradores (2020), reconocen que se tiene registro de 20,016 especies de helmintos en 13,162 especies de huéspedes, con un total de 73,273 interacciones únicas, a partir de los registros contenidos por dos de las colecciones zoológicas con mayor cantidad de ejemplares de parásitos del mundo: la Colección del Museo de Historia Natural de Londres y la Colección Nacional de Parásitos de Estados Unidos de América.

Durante una década, se consideraba que la riqueza estimada de helmintos en el mundo oscilaba entre los 75,000 y las 300,000 especies de helmintos. Carlson y colaboradores (2020), estiman que existen 103,078 especies de helmintos endoparásitos de vertebrados, representados principalmente por tremátodos (44,262 especies), seguida por nematodos (28,844), céstodos (23,749) y acantocéfalos (6,223). Los monogeneos, al ser principalmente ectoparásitos, no fueron considerados en este estudio, pero se estima que existen alrededor de 6,000 especies (Sayyaf-Dezfuli *et al.*, 2021). En cuanto a los grupos de huéspedes, se considera que peces óseos y aves albergan una mayor riqueza de helmintos; mientras que reptiles y anfibios poseen las proporciones más elevadas de diversidad no descubierta y no descrita (Dobson *et al.*, 2008; Poulin, 2014; Carlson *et al.*, 2020).

Los grupos de helmintos mejor descritos son los nematodos parásitos de mamíferos, posiblemente por su importancia como causantes de enfermedades en ganado y zoonóticas, así como los cestodos parásitos de peces cartilaginosos, probablemente debida a la fuerte colaboración entre los investigadores que se dedican a la sistemática de estos parásitos. En casi cinco décadas, de 1970 a 2017, los nematodos fueron el grupo de parásitos más registrados en vertebrados, con excepción de aves y peces marinos, en los cuales los tremátodos fueron el grupo de parásitos más común (Jorge & Poulin, 2018; Carlson *et al.*, 2020).

En general, una especie de mamífero podría albergar dos cestodos, dos trematodos y cuatro nematodos en promedio, así como un acantocéfalo es encontrado en uno de cada cuatro especies de huésped analizada (Dobson *et al.*, 2008). En este estudio, la riqueza promedio de digeneos y nematodos en murciélagos neotropicales es mayor (3) y menor (2.53), respectivamente, que los estimados de Dobson y colaboradores (2008).

En este estudio se recabaron registros de 132 especies de helmintos, 57 de digeneos y 75 de nematodos en 101 especies de huéspedes quirópteros en localidades del Neotrópico. Esto corresponde

al 0.65 % de la riqueza de helmintos registrada a nivel mundial, 1.25 % de la riqueza de helmintos digeneos estimada en mamíferos y 0.95 % de la riqueza de helmintos nematodos estimada este grupo de vertebrados, de acuerdo con los datos presentados por Carlson *et al.* (2020).

Aun cuando no se tuvo acceso a varias publicaciones, estos datos suman 18 especies de digeneos, 22 de nematodos y 9 especies de murciélagos a la información recabada y publicada por Santos & Gibson (2015), en la cual se reconocieron 40 especies de digeneos y 53 de nematodos (además de 18 cestodos y tres acantocéfalos) en 92 especies de murciélagos neotropicales. Esta diferencia puede deberse al aumento de registros de helmintos de murciélagos neotropicales realizados en publicaciones posteriores (Caspeta-Mandujano *et al.*, 2015; Albuquerque *et al.*, 2016; Caspeta-Mandujano *et al.*, 2017; Clarke-Crespo *et al.*, 2017; Jiménez *et al.*, 2017; Mello & Da Silva, 2017; Salinas-Ramos *et al.*, 2017; Achatz *et al.*, 2018; Falconaro *et al.*, 2018; Mello & Da Silva, 2019; Martínez-Salazar *et al.*, 2020); así como por los registros aportados en el presente trabajo.

Aunque los géneros de digeneos *Ochoterenatrema*, *Limatulum*, *Urotrema* y *Anenterotrema* se registraron con mayor frecuencia, se encuentran en diversas localidades dentro de un rango geográfico muy amplio, e incluso en otros grupos de vertebrados -como es el caso de *Urotrema* que también se ha registrado en roedores y reptiles (Zamparo *et al.*, 2005)- se desconocen sus ciclos de vida. Sin embargo, al ser digeneos de las familias Lecithodendriidae, Phaneropsolidae, Urotrematidae y Anenterotrematidae, respectivamente, que se encuentran en huéspedes de hábitos insectívoros, se puede inferir que se trata de helmintos con ciclo de vida indirecto con insectos como huéspedes intermediarios, aunque la identidad de estos huéspedes permanece desconocida (Sutton & Lunaschi, 1990; Bray *et al.*, 1999; Font & Lotz, 2008; Martínez-Salazar *et al.*, 2020; Cheuiche-Pesenti *et al.*, 2015; Mello & da Silva, 2015).

Por otra parte, en el caso de los nematodos, aquellos del género *Litomosoides* (*L. brasiliensis* y *L. guiterasi*) que fueron los que se registraron en un mayor número de huéspedes, presentan ciclos de transmisión indirectos, en los cuales se requiere un artrópodo como vector o huésped intermediario, en este caso ácaros de la familia Dermansyiidae, para la transferencia de microfilarias entre huéspedes definitivos (roedores, murciélagos o marsupiales). Están registrados en mamíferos de las regiones Neártica y Neotropical, con la mayoría de las especies en mamíferos de Sudamérica y se considera que las especies son específicas de los órdenes de mamíferos en los que ocurren (Marinkelle & García, 1999; Anderson, 2000; Brant & Gardner, 2000; Notarnicola *et al.*, 2010; Guerrero & Bain, 2011).

En cuanto a los otros géneros de nematodos con mayor número de asociaciones parásito-huésped -*Allintoshius*, *Capillaria* y *Aonchotheca*-, también se desconocen sus ciclos de vida. No obstante, se considera que la mayoría de los estrongílidos, grupo al que pertenece *Allintoshius*, y de los capiláridos, en donde se encuentran *Capillaria* y *Aonchotheca*, tienen ciclos de vida directos, en donde estos nematodos se transmiten por la ingestión de huevos por alimento contaminado (Anderson, 2000; Goater *et al.*, 2013).

Cabe mencionar que las especies *Urotrema scabridum* y *Litomosoides brasiliensis* han sido consideradas como complejo de especies por diversos autores; sin embargo, faltan estudios que prueben estas hipótesis (Bray *et al.*, 1999; Guerrero & Bain, 2002; Zamparo *et al.*, 2005; Guerrero & Bain, 2011).

La parasitofauna de cualquier especie de huésped refleja, en última instancia, su interacción con el medio y otras especies, sus hábitos alimenticios, rango latitudinal y sistema social. Por otra parte, se considera que la variación en la riqueza de especies de parásitos en los huéspedes puede explicarse de manera universal por tres indicadores principales: el tamaño corporal, el rango de

distribución y la densidad poblacional del huésped. Aunque otros factores extrínsecos, como las condiciones climáticas, e intrínsecos, como la filogenia y factores ligados a la ecología y fisiología de los huéspedes (incluyendo actividad alimenticia, preferencia de hábitat, distribución geográfica, conducta social o solitaria) también podrían explicar por qué algunas especies de huéspedes son más propensas a encontrar y acumular una mayor diversidad de parásitos en comparación con otras especies de huéspedes; sin embargo, resulta complicado analizar su participación en este proceso (Bordes & Morand, 2008; Dobson *et al.*, 2008; Kamiya *et al.*, 2013; Poulin, 2014).

La especie de murciélago con mayor número de asociaciones con helmintos digeneos y nematodos registradas, *Tadarida brasiliensis*, es una de las especies de quirópteros más abundantes del hemisferio occidental, encontrándose a lo largo del continente americano. La alta riqueza de especies de helmintos hallada en esta especie de murciélago puede ser explicada por su amplia distribución, hábitos alimenticios, alta densidad poblacional y comportamiento gregario. Estos murciélagos habitan en colonias grandes que alcanzan las decenas de millones de individuos. Al ser miembros de colonias numerosas, su dieta puede variar. Se alimentan de una gran variedad de artrópodos, de 12 órdenes y 35 familias, siendo lepidópteros y coleópteros los grupos principales. En cantidad, se estima que cada noche las hembras en su pico de lactancia pueden consumir hasta el 70 % de su peso corporal en insectos, lo que aumenta las probabilidades de contacto con especies de helmintos que tengan a insectos como huéspedes intermediarios. Algunas colonias de la subespecie *Tadarida brasiliensis mexicana*, ubicadas en el suroeste de Estados Unidos y el norte de México, poseen hábitos migratorios, principalmente por parte de las hembras. Los individuos de estas colonias invernan en estados del centro de México, se reproducen y viajan durante la primavera a Estados Unidos donde forman colonias de maternidad. Este proceso de migración podría influir también en la distribución de sus especies parásitas, incluyendo a los helmintos (Whitaker Jr. *et al.* 1996; Russell *et al.*, 2005; Kunz *et al.*, 2011; Kamiya *et al.*, 2013).

Las especies *Mormoops megalophylla* y *Molossus molossus* también poseen una amplia distribución que abarca desde México hasta Sudamérica, viven en colonias numerosas, comparten refugio con otras especies de quirópteros y son de hábito insectívoro, factores que también pueden influir en que estas especies presenten un alto número de asociaciones parásito-huésped, después de *T. brasiliensis*. Además, *M. megalophylla* parece tener amplios movimientos migratorios. Los factores de distribución, alimentación y dieta también podrían explicar el alto número de asociaciones helminto-huésped en la especie *Artibeus jamaicensis*, pues se encuentra desde México hasta Argentina, se considera abundante en el Neotrópico, pero, a diferencia de las especies anteriores, es de hábito principalmente frugívoro, con consumo de insectos, polen, néctar y hojas como alimentos complementarios a su dieta (Ceballos & Oliva, 2005; Barquez *et al.*, 2015; Davalos *et al.*, 2019; Miller *et al.*, 2019).

De acuerdo con los datos recopilados en el presente trabajo, existen registros de digeneos y nematodos en cerca del 25 % de las especies de murciélagos consideradas como neotropicales (380 - 385 especies) (Solari & Martínez-Arias, 2014; IUCN, 2018). Además, 15 % de las provincias biogeográficas concentran la mayor cantidad de registros de las asociaciones parásito-huésped estudiadas aquí, mientras que el 57 % cuentan con menos de 40 registros y 28 % no tienen registros, lo cual indica que aún faltan muchas especies de murciélagos por estudiar, helmintos por descubrir y que existe un sesgo de muestreo espacial y taxonómico importante en el estudio de estos parásitos en estos huéspedes.

En el estudio de los helmintos, la investigación en ecología y sistemática es conocida por encontrarse espacialmente sesgada. Se estima que cerca del 90 % de la diversidad de helmintos no ha

sido descrita, aunque en muchos lugares del mundo este estimado llega al 100 %. Se considera que el principal motivo de esto es que los investigadores ejercen esfuerzos desproporcionados hacia el estudio de la biota regional cerca de su institución base y que la concentración de instituciones e investigadores activos es más baja en los trópicos, áreas geográficas de alta biodiversidad, que en áreas de latitudes altas. En un contexto geográfico, el predictor más fuerte de la riqueza de especies de parásitos por área es la riqueza de especies de huéspedes, de manera que una concentración desigual de helmintólogos en áreas biodiversas, resulta en que el descubrimiento y descripción de nuevas especies de parásitos sea desproporcional a la riqueza de especies de huéspedes en esas regiones. Aun cuando existen varios grupos de investigación que estudian helmintos de murciélagos neotropicales en Estados Unidos, México, Brasil y Argentina, hay carencia de investigadores en esta área en varios países de Sudamérica, incluyendo en sus islas. Este sesgo geográfico es un impedimento mayor para completar el inventario global de las especies de parásitos e identificar patrones de distribución que permitan comprender los procesos que generan dichos patrones, así como utilizar esta información en la biología de la conservación y el manejo de enfermedades (Dobson *et al.*, 2008; Poulin, 2014; Jorge & Poulin, 2018; Carlson *et al.*, 2020).

Este sesgo también se ha encontrado en los registros de murciélagos en países neotropicales, habiendo huecos de información en áreas consideradas biodiversas, como los Andes de Colombia, el sur de Venezuela y la Amazonia brasileña; así como en zonas con condiciones climáticas extremas como la Puna de Chile y la Patagonia Argentina; patrón similar al de los registros de helmintos de murciélagos neotropicales obtenido en este trabajo (Noguera-Urbano & Escalante, 2014).

En el Neotrópico siguen siendo pocos los estudios que incluyan un estudio integral de la fauna helmintológica en grupos diversos de murciélagos. La mayoría de los estudios, en este grupo de huéspedes y en otros, han adoptado una aproximación local en sus investigaciones y, por ende, se han enfocado al estudio de infracomunidades de parásitos -aquellos parásitos encontrados en un individuo- o el componente de comunidad parasitario -todos los parásitos encontrados en una población de huéspedes- (Bordes & Morand, 2008; Jiménez *et al.*, 2017; Han & Ostfeld, 2019).

El estudio de varias especies de murciélagos en una sola localidad es de gran valor, puesto que se incrementan las probabilidades de encontrar especies de parásitos raras, permite identificar patrones de especificidad hospedatoria y facilita la determinación de rangos de distribución para cada especie de parásito (Jiménez *et al.*, 2017).

La información obtenida a través de este trabajo corrobora la necesidad, ya identificada previamente, de seguir estudiando este grupo de parásitos en los quirópteros, desde un enfoque faunístico hasta enfoques más integrales que incluyan aspectos de la historia natural y evolutiva, ecología, biogeografía y epidemiología de estos organismos.

Estimación de la señal filogenética en las asociaciones parásito-huésped

Es ampliamente reconocido que las interacciones ecológicas (parásito-huésped, depredador-presa, mutualismo) son filogenéticamente conservadas, con especies cercanamente emparentadas interactuando con especies similares. Interacciones especialistas se conservan cuando existe una dependencia en el uso de huéspedes entre especies dentro de un clado debido a su parentesco filogenético. Esto puede ser probado con una estimación del grado de señal filogenética (Gómez *et al.*, 2010; Wiens *et al.*, 2010).

Se considera que muchas especies de helmintos tienden a exhibir rangos de huéspedes taxonómicamente restringidos (Park *et al.*, 2018). El patrón de especificidad y sus determinantes potenciales puede tener una capa de complejidad añadida al considerar que varios huéspedes pueden estar involucrados en el ciclo de vida de un parásito (Desdevises *et al.*, 2002).

La transmisión por contacto cercano es generalmente asociada a especialismo extremo en estos grupos y la transmisión por vectores se encuentra generalmente asociada con el generalismo (Park *et al.*, 2018). De este modo, se esperaría que los digeneos, al presentar ciclos de vida complejos con la participación de dos o más huéspedes, y nematodos con ciclos de vida indirectos (con participación de vectores u otros huéspedes intermediarios), mostraran menor grado de especialismo, en comparación con los nematodos de ciclo de vida directo.

Los análisis de señal filogenética para las asociaciones parásito-huésped llevados a cabo en este estudio arrojaron resultados interesantes, que concuerdan con esta hipótesis. Solo una especie de digeneo mostró señal filogenética significativa (2.5 % de los taxones de digeneos analizados), en contraste con siete especies de nematodos (17 % de los taxones de nematodos analizados). Sin embargo, con este análisis no es posible conocer aspectos relacionados con los ciclos de vida, ecología y biología de estos parásitos, por lo que se sugiere mayor investigación al respecto.

Esta proporción entre grupos de helmintos también concuerda con las interacciones parásito-huésped únicas, es decir, aquellas que solamente se han encontrado entre una especie de helminto y una de huésped, las cuales no pudieron ser evaluadas para la señal filogenética debido a su naturaleza. Estas interacciones únicas se encontraron en menor proporción para los digeneos (47.37 % de las especies registradas en el Neotrópico) que para los nematodos (52.63 % de las especies registradas en el Neotrópico).

Los resultados aquí obtenidos concuerdan con lo observado por Pfenning-Butterworth *et al.* (2021), que indican que los nematodos son el phylum de helmintos más especialista, mientras que los platelmintos son más generalistas. Sin embargo, se necesita más investigación para conocer los factores que expliquen esta diferencia, y es necesario contemplar la diversidad de ciclos de vida, hábitats y huéspedes que presentan estos grupos de parásitos (Pfenning-Butterworth *et al.*, 2021).

Las especies de helmintos que mostraron una señal filogenética significativa, para ambas hipótesis filogenéticas de huéspedes utilizadas, son especies que se encuentran en un rango de entre 3 y 7 especies de murciélagos.

La especie *Hastilessia tricolor*, única del grupo de los digeneos en mostrar señal filogenética significativa, ha sido registrada en siete especies de murciélagos, de cinco géneros, todas pertenecientes a la familia Phyllostomidae y con dieta principalmente frugívora.

Esta especificidad a nivel de familia también es observada en las especies de nematodos *Carostrongylus touzeti* y *Cheiropteronea globocephala*, que también mostraron señal filogenética significativa. *C. touzeti* se ha registrado solamente en murciélagos del género *Carollia*, mientras que *C. globocephala* se ha encontrado principalmente en murciélagos del género *Artibeus*, pero también en las especies *Dermanura tolteca*, *Carollia perspicillata* y *Sturnira lilium*.

En cuanto al resto de las especies de nematodos que mostraron señal filogenética significativa, se han registrado mayormente en huéspedes de una sola familia de murciélagos con algunas especies de otra familia, pero con hábitos alimenticios similares. *Allintoshius parallintoshius* se ha encontrado principalmente en vespertilionidos, *Anoplostrongylus* sp. y *Anoplostrongylus*

paradoxus en molósidos, *Litomosoides colombiensis* en mormópidos y *Tricholeiperia proencai* en noctiliónidos.

El hecho de que la mayoría de los taxones de helmintos registradas en diez o más especies de murciélagos (a las que podemos considerar como generalistas) presentaron valores de probabilidad de estructura filogenética ($pVal = 0$ y $pVal = 1$) menores a 0.3 puede ser ejemplo de lo que mencionan Gómez y colaboradores (2010), con respecto a que el uso de la señal filogenética como aproximación al estudio de las interacciones ecológicas puede volverse cada vez más complicado a medida que la diversidad de organismos interactuando incrementa, como es el caso de considerar taxones generalistas. De este modo, es necesario utilizar otro tipo de herramienta de investigación, como los análisis de redes.

Los resultados aquí obtenidos son similares a los de Park y colaboradores (2018), en donde también se observaron varios ejemplos de helmintos de alta agregación y gran amplitud filogenética, lo cual puede ser evidencia de que estos parásitos pueden cambiar de huéspedes y mantenerse a través de la filogenia de huéspedes.

Se ha considerado que el grado de señal filogenética dentro de una comunidad es una función de la escala filogenética (es decir, qué tan filogenéticamente inclusivo es el estudio). En muchos casos, mientras más grande sea la escala filogenética de un estudio, más fuerte es la señal filogenética (Cavender-Bares *et al.*, 2006; Losos, 2008; Munkemuller *et al.*, 2012).

En este caso, se observaron diferencias en la estimación de las señales filogenéticas al utilizar diferentes hipótesis filogenéticas de huéspedes. A pesar de ser de mayor tamaño (con un mayor número de terminales), la filogenia de Agnarsson *et al.*, (2011) contaba con menor representación de las especies reconocidas como huéspedes de helmintos digeneos y nematodos en el Neotrópico, en comparación con la filogenia generada con el proyecto VertLife. Sin embargo, se obtuvo que la proporción de taxones de helmintos con una D estimada con valores menores o iguales a 0.1 fue similar independientemente a la hipótesis filogenética de huéspedes utilizada.

Diversos autores han planteado que las aproximaciones de señal filogenética con una suposición explícita de modelo evolutivo -siendo en este caso el modelo de movimiento browniano- ofrecen la ventaja de tener una interpretación evolutiva directa. Sin embargo, la señal filogenética puede ser resultado de una variedad de procesos evolutivos y no evolutivos. De esta manera, aunque la señal filogenética es una medida de patrón (dependencia estadística) es retador usar estimaciones de señal filogenética para hacer inferencias sobre los procesos subyacentes, los cuales moldearon esos patrones observados. Además, hay que considerar que existen otros modelos evolutivos que también pueden ponerse a prueba (Munkemuller *et al.*, 2012; Revell *et al.*, 2014).

Es posible que los resultados del presente estudio varíen al considerar una mayor cantidad especies de huéspedes de otras familias presentes en otros continentes o incluso de otros órdenes de mamíferos. En una escala filogenética más grande, es posible que se obtengan señales filogenéticas significativas para los clados que concentren a las especies de murciélagos neotropicales.

De este modo, los resultados aquí obtenidos deben manejarse con precaución. Este análisis es un ejercicio exploratorio cuyos resultados pueden verse modificados al incorporar nuevas asociaciones parásito-huésped, usar otra medida de señal filogenética con otro tipo de datos (tal es el

caso de valores cuantitativos, como la prevalencia) o realizar estimaciones bajo otro modelo evolutivo.

Consideraciones para estudios futuros

Los helmintos son considerados una fuente importante de enfermedad en un tercio de la población humana mundial, ocasionando padecimientos también en especies de importancia económica. Juegan un papel muy importante en regular algunas poblaciones de huéspedes y afectan comunidades ecológicas más amplias. A pesar de esto, encontramos que los estudios sobre ecología de helmintos de mamíferos son pocos, sugiriendo que las helmintiasis son un tema de investigación descuidado en humanos y en otros mamíferos (Dobson and Hudson 1986; Cleaveland *et al.* 2001; Hotez *et al.* 2008; Hotez *et al.* 2009; Han & Ostfeld, 2019).

Desde 1897, cada año se han descrito, en promedio, 163 especies de helmintos, mientras que, en promedio, 120 especies son añadidas cada año a las colecciones desde 1899. Al no haber un declive en estas tendencias, es un indicador fuerte de que nos falta un largo camino para tener un catálogo completo de la diversidad de helmintos (Carlson *et al.*, 2020).

Con la finalidad de obtener una mejor descripción y entendimiento de la diversidad de parásitos, se ha reconocido que es necesario seguir una aproximación taxonómica integrativa, siguiendo procedimientos modernos, como lo es el uso de marcadores moleculares. Las herramientas moleculares permiten incluir nuevos elementos a la descripción y descubrimiento de la biodiversidad parásita, por ejemplo, a través de la caracterización de la variabilidad genética, la estructura genética de las poblaciones, la diferenciación genética y las relaciones filogenéticas (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011).

Una de las ventajas de realizar estudios con este enfoque y herramientas es el reconocimiento de especies crípticas, aquellas morfológicamente similares, pero genéticamente distintas. El detectar y reconocer estas especies, con ayuda de los datos moleculares, permite un mejor entendimiento de la biodiversidad, sistemática, epidemiología, historia evolutiva y biogeografía de los parásitos. Además, para los organismos parásitos que infectan humanos o que tienen potencial zoonótico, el estudio de esta información es crucial para una correcta identificación, mejor entendimiento de su epidemiología, el diseño de medidas preventivas y de control, tratamiento efectivo, así como predecir y monitorear el flujo de genes de resistencia entre las poblaciones de patógenos (Pérez-Ponce de León *et al.*, 2011).

Uno de los grandes problemas es la disponibilidad de buenos datos, de manera que los datos sobre la diversidad de parásitos en cualquier área dada generalmente se encuentran varios años detrás de los datos para especies de vida libre (Poulin *et al.*, 2011). Esto no solo se ve reflejado en registros de presencia y datos ecológicos de los helmintos digeneos y nematodos de murciélagos neotropicales, sino que también se observa en la cantidad de información genética de estos helmintos. Hasta el primer trimestre del año 2021, la base de datos de Genbank alberga secuencias de ocho géneros y ocho especies de digeneos registradas en murciélagos neotropicales, así como de cinco géneros y siete especies de nematodos presentes en este grupo de huéspedes (NCBI, 2021).

De manera general, las áreas con mayor riqueza de especies de huéspedes han producido pocas especies nuevas de parásitos de manera desproporcionada. No obstante, se mantienen como las regiones más prometedoras para buscar nuevas especies de parásitos (Jorge & Poulin, 2018).

Debido a que se ha reconocido que existe un sesgo geográfico en el muestreo y conocimiento en diversos grupos de parásitos, incluyendo los helmintos de murciélagos neotropicales, han surgido diferentes aproximaciones para determinar áreas nulas y escasamente muestreadas, así como áreas prioritarias para el muestreo, tales como los análisis de gaps. Este tipo de estudios contribuyen enormemente al conocimiento de la riqueza y diversidad de parásitos, no solo a nivel faunístico, sino que también a nivel geográfico (Morand & Krasnov, 2010).

Considerar la escala espacial es importante en términos de una mejor comprensión de la dinámica de las interacciones parásito-huésped. Una biogeografía de parásitos robusta también es esencial para apuntalar iniciativas de salud pública y de conservación globales. Para su estudio, existen diversas aproximaciones, como el modelado de nicho ecológico, la filogeografía y la ecología molecular de la respuesta inmune; siendo algunas de ellas de reciente implementación en el estudio de las interacciones parásito-huésped (Morand & Krasnov, 2010; Jorge & Poulin, 2018).

La aproximación del modelado de nicho ecológico, el cual combina datos sobre el nicho abiótico de una especie focal con las interacciones biológicas que afectan a esta especie y su capacidad de dispersión, puede ser utilizada para determinar la distribución potencial de especies de parásitos individuales. Este debe ser un buen punto de partida para identificar *hotspots* de diversidad de parásitos, donde las condiciones para el cambio de huésped (*host-switching*) pueden ser ideales y a partir de los cuales es más probable que se originen enfermedades zoonóticas emergentes (Poulin, 2014; Jorge & Poulin, 2018). Para helmintos existen muy pocos estudios de modelado de nicho ecológico para especies individuales (Haverkost *et al.*, 2010; Botero-Cañola *et al.*, 2019) y a la fecha, no existe alguno para helmintos de murciélagos neotropicales.

Debido a su alta diversidad relativa a la diversidad de huéspedes y a que algunos de ellos están asociados a vertebrados de mayor nivel trófico y más propensos a la extinción, es posible que parásitos como los helmintos, se encuentren particularmente susceptibles a la misma situación, ya sea a escala local o mundial (Colwell *et al.* 2012; Okamura *et al.*, 2018).

Dobson y colaboradores (2008) estimaron que alrededor del 3 % de las especies de helmintos podrían estar amenazadas, esto a partir del porcentaje de especies de vertebrados listadas como amenazadas en la Lista Roja de la IUCN y la especificidad hospedatoria de estos parásitos. Otros estudios, examinaron cómo el cambio ambiental puede ocasionar que los parásitos disminuyan y se pierdan a través de modelado de nicho ecológico y proyecciones a futuro. Al considerar proyecciones de pérdida de hábitat derivada del cambio climático, se estimó que de 5 al 10% de las especies de ocho clados de parásitos podrían estar condenados a la extinción para 2070. Yendo más lejos, el modelo predijo que cerca del 30% de los helmintos parásitos podría extinguirse para 2070 debido a la extinción de huéspedes. Tales inferencias recaen en la disponibilidad de los datos sobre distribuciones de parásitos, las cuales son escasas y sesgadas (Gómez & Nichols, 2013; Carlson *et al.*, 2017; Okamura, 2018).

Es posible que muchas especies de helmintos, y de otros parásitos, se extingan antes de colectarlas y describirlas. Sin embargo, existe una gran área de oportunidad para tener un mejor conocimiento de esta porción de la biodiversidad y las interacciones con sus huéspedes. No solo a través de las aproximaciones ya mencionadas, sino que también realizando estudios que comprendan una amplia variedad de huéspedes (no solo definitivos, también vectores y posibles huéspedes intermediarios) y grupos de parásitos. A medida que los datos se vuelvan disponibles, hacer que tengan sentido será un gran reto (Poulin *et al.*, 2011).

Conclusiones

- Se determinaron 13 taxones de helmintos, tres digeneos y diez nematodos, en las localidades neotropicales mexicanas estudiadas.
- Los registros aportan localidades nuevas para la distribución de taxones de helmintos determinados y aportan 14 nuevas asociaciones parásito-huésped entre helmintos digeneos y nematodos con murciélagos neotropicales.
- Se registra por primera vez en México a los nematodos tricostrongílidos *Histiostrongylus* sp., *Anoplostrongylus paradoxus* y *Molostrongylus acanthocolpos*.
- Se reconoce por primera vez al murciélago *Sturnira hondurensis* como huésped de helmintos.
- En el Neotrópico se tiene registro de 27 géneros y 57 especies de digeneos, así como 30 géneros y 75 especies de nematodos parásitos de 101 especies de murciélagos, correspondientes al 25 % de las especies de murciélagos neotropicales.
- La riqueza de especies de helmintos por cada especie de huésped va de 1 a 26 especies con promedio de 3.6. Para los digeneos, la riqueza promedio es de 3 y para los nematodos de 2.53.
- Las familias de huéspedes con mayor riqueza promedio de especies de digeneos y nematodos son Molossidae y Mormoopidae.
- Las especies de digeneos se encuentran en un rango de 1 a 21 especies de murciélagos, con un promedio de 3.2; mientras que las especies de nematodos se encuentran en un rango de 1 a 17 especies de murciélagos, con un promedio de 2.5.
- 45.61 % de las especies de digeneos y 55 % de las especies de nematodos han sido registradas en solo una especie de murciélago.
- En 15 de las 53 provincias biogeográficas (28.30 %) de la región Neotropical no se han registrado digeneos ni nematodos parásitos de murciélagos.
- La provincia con mayor registro de asociaciones parásito-huésped de digeneos y nematodos parásitos de murciélagos corresponde a la Cuenca del Balsas, situada en México.
- Las regiones con menor número de registros son la subregión Antillana y las zonas de transición Sudamericana y Mexicana. Asimismo, a pesar de contar con varios registros, en una gran extensión de Brasil no se cuenta con registros de estos parásitos.
- Nueve taxones de helmintos (10.34 % de los taxones estudiados) presentaron una señal filogenética significativa para ambas hipótesis filogenéticas, uno de digeneos y ocho de nematodos, mostrando agregación a nivel de familia de huéspedes. Siete de estos taxones presentan ciclo de vida directo.
- El desarrollo de proyectos que tengan como objetivo el estudio de la helmintofauna de quirópteros aportará información valiosa sobre la parasitofauna en el país y el mundo.

Anexo 1

Cuadros de resultados obtenidos a partir de la base de datos y análisis de señal filogenética

Índice

Cuadro A	76
Asociaciones parásito-huésped con base en las especies de murciélagos estudiados.	
Cuadro B	79
Asociaciones parásito-huésped con base en los taxones de digeneos registrados y especies de huéspedes murciélagos.	
Cuadro C	81
Asociaciones parásito-huésped con base en los taxones de nematodos registrados y especies huéspedes de murciélagos.	
Cuadro D	84
Resultados de pruebas de estadístico D para la presencia de helmintos digeneos parásitos de murciélagos neotropicales.	
Cuadro E	86
Resultados de pruebas de estadístico D para la presencia de helmintos nematodos parásitos de murciélagos neotropicales.	

Cuadro A. Número de asociaciones parásito-huésped con base en las especies de murciélagos neotropicales registradas.

<i>Fam. huésped</i>	<i>Especie de huésped</i>	<i>Digeneos</i>		<i>Nematodos</i>	
		<i>Género</i>	<i>Especie</i>	<i>Género</i>	<i>Especie</i>
Emballonuridae	<i>Balantiopteryx plicata</i>	4	4	4	4
	<i>Peropteryx kappleri</i>	4	5	0	0
	<i>Peropteryx macrotis</i>	1	1	0	0
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	2	1	1	0
	<i>Saccopteryx leptura</i>	0	0	1	1
Molossidae	<i>Cynomops planirostris</i>	0	0	1	1
	<i>Eumops bonariensis</i>	2	2	1	0
	<i>Eumops glaucinus</i>	2	3	0	0
	<i>Eumops patagonicus</i>	0	0	1	0
	<i>Eumops perotis</i>	0	0	3	3
	<i>Molossops planirostris</i>	1	1	0	0
	<i>Molossops temmincki</i>	2	2	3	3
	<i>Molossus currentium</i>	1	1	2	2
	<i>Molossus molossus</i>	10	16	2	2
	<i>Molossus rufus</i>	4	5	4	3
	<i>Mormopterus minutus</i>	0	0	1	1
	<i>Nyctinomops laticaudatus</i>	4	5	4	5
	<i>Nyctinomops macrotis</i>	0	0	2	2
	<i>Tadarida brasiliensis</i>	11	16	8	10
Mormoopidae	<i>Mormoops blainvillii</i>	1	2	1	1
	<i>Mormoops megalophylla</i>	8	10	9	6
	<i>Pteronotus davyi</i>	4	6	6	4
	<i>Pteronotus macleayii</i>	0	0	1	1
	<i>Pteronotus parnelli</i>	6	6	8	6
	<i>Pteronotus personatus</i>	4	4	2	1
	<i>Pteronotus quadridens</i>	1	1	3	2
Natalidae	<i>Natalus mexicanus</i>	6	6	4	5
	<i>Natalus stramineus</i>	2	2	2	2
	<i>Natalus tumidirostris</i>	0	0	1	1
	<i>Nyctiellus lepidus</i>	1	1	3	1
Noctilionidae	<i>Noctilio albiventris</i>	0	0	2	2
	<i>Noctilio leporinus</i>	1	1	2	1
Phyllostomidae	<i>Anoura caudifer</i>	3	2	2	1
	<i>Anoura geoffroyi</i>	0	0	1	2
	<i>Artibeus anderseni</i>	1	1	0	0

Cuadro A. Continuación. Número de asociaciones parásito-huésped con base en las especies de murciélagos neotropicales registradas.

Fam. huésped	Especie de huésped	Digeneos		Nematodos	
		Género	Especie	Género	Especie
Phyllostomidae	<i>Artibeus jamaicensis</i>	2	2	7	10
	<i>Artibeus lituratus</i>	3	3	3	4
	<i>Artibeus obscurus</i>	1	1	0	0
	<i>Artibeus phaeotis</i>	0	0	1	1
	<i>Artibeus planirostris</i>	1	1	3	6
	<i>Carollia benkeithi</i>	0	0	1	1
	<i>Carollia brevicauda</i>	2	2	3	2
	<i>Carollia castanea</i>	2	2	3	2
	<i>Carollia perspicillata</i>	6	9	6	8
	<i>Chiroderma trinitatum</i>	1	1	0	0
	<i>Chrotopterus auritus</i>	1	1	0	0
	<i>Dermanura azteca</i>	0	0	1	1
	<i>Dermanura cinerea</i>	0	0	1	1
	<i>Dermanura tolteca</i>	0	0	2	2
	<i>Desmodus rotundus</i>	0	0	3	3
	<i>Glossophaga longirostris</i>	0	0	1	1
	<i>Glossophaga soricina</i>	1	1	4	9
	<i>Glyphonycteris behnii</i>	1	1	0	0
	<i>Glyphonycteris sylvestris</i>	0	0	3	1
	<i>Hsunnycteris thomasi</i>	0	0	1	1
	<i>Leptonycteris yerbabuenae</i>	1	1	2	2
	<i>Lionycteris spurrelli</i>	0	0	1	1
	<i>Lonchophylla robusta</i>	1	1	1	1
	<i>Lophostoma carrikeri</i>	0	0	1	1
	<i>Lophostoma silviculum</i>	0	0	1	1
	<i>Macrotus waterhousii</i>	1	2	3	7
	<i>Mesophylla macconelli</i>	1	1	0	0
	<i>Micronycteris hirsuta</i>	3	3	0	0
	<i>Micronycteris megalotis</i>	0	0	2	0
	<i>Micronycteris microtis</i>	1	1	1	1
	<i>Micronycteris schmidtorum</i>	0	0	1	0
	<i>Phyllonycteris poeyi</i>	1	1	2	2
	<i>Phyllostomus discolor</i>	1	1	3	3
	<i>Phyllostomus elongatus</i>	1	2	2	2
	<i>Phyllostomus hastatus</i>	4	6	3	3
	<i>Platyrrhinus dorsalis</i>	0	0	1	1
	<i>Platyrrhinus helleri</i>	0	0	1	1

Cuadro A. Continuación. Número de asociaciones parásito-huésped con base en las especies de murciélagos neotropicales registradas.

Fam. huésped	Especie de huésped	Digeneos		Nematodos	
		Género	Especie	Género	Especie
Phyllostomidae	<i>Sturnira bidens</i>	0	0	1	0
	<i>Sturnira erythomos</i>	0	0	1	0
	<i>Sturnira lilium</i>	1	1	4	6
	<i>Sturnira hondurensis</i>	0	0	2	0
	<i>Sturnira magna</i>	0	0	1	0
	<i>Sturnira oporaphilum</i>	0	0	1	1
	<i>Sturnira tildae</i>	0	0	1	1
	<i>Trachops cirrhosus</i>	0	0	3	3
	<i>Vampyriscus bidens</i>	1	1	0	0
	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	1	1	0	0
Vespertilionidae	<i>Antrozous pallidus</i>	0	0	1	1
	<i>Dasipterus ega</i>	0	0	1	1
	<i>Eptesicus brasiliensis</i>	0	0	1	1
	<i>Eptesicus furinalis</i>	0	0	3	2
	<i>Eptesicus fuscus</i>	2	2	0	0
	<i>Eptesicus innoxius</i>	1	1	0	0
	<i>Eptesicus propinquus</i>	4	4	0	0
	<i>Histiotus velatus</i>	1	2	0	0
	<i>Lasiurus cinereus</i>	2	3	0	0
	<i>Myotis aelleni</i>	0	0	1	1
	<i>Myotis albescens</i>	1	1	1	1
	<i>Myotis chiloensis</i>	5	2	3	1
	<i>Myotis keaysi</i>	1	1	3	1
	<i>Myotis levis</i>	4	4	2	1
	<i>Myotis nigricans</i>	4	5	5	7
	<i>Myotis riparius</i>	0	0	2	1
	<i>Myotis ruber</i>	0	0	1	1
	<i>Myotis velifer</i>	7	7	3	3
<i>Parastrellus hesperus</i>	1	1	0	0	
	Total	158	183	194	185
En	101 especies de murciélagos	27 gén.	57 esp.	30 gén.	75 esp.

Cuadro B. Asociaciones parásito-huésped (P-H) con base en los taxones de digeneos registrados y especies de murciélagos registrados como sus huéspedes.

<i>Género de digeneo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>	<i>Especie de digeneo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>
<i>Acanthatrium</i> sp.	2	<i>Acanthatrium fugleri</i>	1
		<i>Acanthatrium pipistrelli</i>	1
<i>Anchitrema</i> sp.	1	<i>Anchitrema sanguineum</i>	1
<i>Anenterotrema</i> sp.	20	<i>Anenterotrema auritum</i>	3
		<i>Anenterotrema eduardocaballeroi</i>	7
		<i>Anenterotrema freitasi</i>	1
		<i>Anenterotrema iannaconeii</i>	5
		<i>Anenterotrema liliputianum</i>	10
		<i>Anenterotrema mesolecitha</i>	1
		<i>Anenterotrema stunkardi</i>	1
<i>Apharyngotrema</i> sp.	4	<i>Apharyngotrema apharyngotrema</i>	2
		<i>Apharyngotrema lenti</i>	2
<i>Athesmia</i> sp.	1	<i>Athesmia parkeri</i>	1
<i>Castroia</i> sp.	4	<i>Castroia amplicava</i>	1
		<i>Castroia silvai</i>	4
<i>Chiropterotrema</i> sp.	1	<i>Chiropterotrema antioquiense</i>	1
<i>Dicrocoelium</i> sp.	1	<i>Dicrocoelium rileyi</i>	1
<i>Gymnoacetabulum</i> sp.	4	<i>Gymnoacetabulum talaveraensis</i>	4
<i>Hasstilessia</i> sp.	7	<i>Hasstilessia tricolor</i>	7
<i>Limatuloides</i> sp.	1	<i>Limatuloides limatulum</i>	1
<i>Limatulum</i> sp.	19	<i>Limatulum aberrans</i>	2
		<i>Limatulum gastroides</i>	9
		<i>Limatulum isthmicus</i>	1
		<i>Limatulum oklahomense</i>	10
		<i>Limatulum umbilicatum</i>	1
<i>Maxbranium</i> sp.	3	<i>Maxbranium tubiporum</i>	3
<i>Neodiplostomum</i> sp.	1	<i>Neodiplostomum vaucheri</i>	1
<i>Nudacotyle</i> sp.	3	<i>Nudacotyle carollia</i>	1
		<i>Nudacotyle novicia</i>	2
<i>Ochoterenatrema</i> sp.	25	<i>Ochoterenatrema breckenridgei</i>	6
		<i>Ochoterenatrema diminutum</i>	15
		<i>Ochoterenatrema fraternum</i>	1
		<i>Ochoterenatrema labda</i>	10
<i>Parabascus</i> sp.	6	<i>Parabascus cephalolecithus</i>	1
		<i>Parabascus limatulus</i>	2
		<i>Parabascus yucatanensis</i>	3

Cuadro B. *Continuación.* Asociaciones parásito-huésped (P-H) con base en los taxones de digeneos registrados y especies de murciélagos registrados como sus huéspedes.

<i>Género de digeneo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>	<i>Especie de digeneo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>
<i>Paralecithodendrium</i> sp.	14	<i>Paralecithodendrium buongermini</i>	2
		<i>Paralecithodendrium carlsbadensis</i>	1
		<i>Paralecithodendrium conturbatum</i>	4
		<i>Paralecithodendrium cordiforme</i>	2
		<i>Paralecithodendrium emollidum</i>	1
		<i>Paralecithodendrium macnabi</i>	1
		<i>Paralecithodendrium megaovarium</i>	2
		<i>Paralecithodendrium naviculum</i>	4
		<i>Paralecithodendrium swansoni</i>	1
		<i>Paralecithodendrium transversum</i>	3
		<i>Parametadelphis</i> sp.	2
<i>Plagiorchis</i> sp.	5	<i>Plagiorchis micracanthos</i>	1
		<i>Plagiorchis muris</i>	2
		<i>Plagiorchis vespertilionis</i>	2
<i>Platynosum</i> sp.	1	<i>Platynosum beltrani</i>	1
<i>Postorchigenes</i> sp.	3	<i>Postorchigenes paraguayensis</i>	2
<i>Rhopalias</i> sp.	1	<i>Rhopalias coronatus</i>	1
<i>Stomylotrema</i> sp.	1	---	--
<i>Topsiturvitrema</i> sp.	2	<i>Topsiturvitrema verticalia</i>	2
<i>Tremajoannes</i> sp.	5	<i>Tremajoannes buckleyi</i>	5
<i>Urotrema</i> sp.	20	<i>Urotrema macrotestis</i>	1
		<i>Urotrema scabridum</i>	20
Total: 27 géneros	158	57 especies	183

Cuadro C. Asociaciones parásito-huésped (P-H) con base en los taxones de nematodos registrados y especies de murciélagos registrados como sus huéspedes.

<i>Género de nematodo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>	<i>Especie de nematodo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>
<i>Allintoshius</i> sp.	17	<i>Allintoshius baudi</i>	2
		<i>Allintoshius bioccai</i>	1
		<i>Allintoshius cubaensis</i>	1
		<i>Allintoshius nudicaudus</i>	1
		<i>Allintoshius parallintoshius</i>	7
		<i>Allintoshius tadaridae</i>	6
		<i>Allintoshius urumiac</i>	1
<i>Anoplostrongylus</i> sp.	7	<i>Anoplostrongylus paradoxus</i>	5
<i>Aonchotheca</i> sp.	18	<i>Aonchotheca cubana</i>	3
		<i>Aonchotheca magnifica</i>	1
		<i>Aonchotheca martinezi</i>	1
		<i>Aonchotheca palmata</i>	1
		<i>Aonchotheca parca</i>	1
		<i>Aonchotheca pereirai</i>	0
		<i>Aonchotheca phyllonycteris</i>	1
		<i>Aonchotheca pintoii</i>	0
		<i>Aonchotheca pulchra</i>	3
		<i>Aonchotheca rivarolai</i>	1
		<i>Aonchotheca speciosa</i>	8
<i>Biacantha</i> sp.	2	<i>Biacantha desmoda</i>	1
		<i>Biacantha normaliae</i>	1
		<i>Biacantha silvai</i>	1
<i>Bidigiticauda</i> sp.	4	<i>Bidigiticauda embryophilum</i>	1
		<i>Bidigiticauda serraifreirei</i>	1
		<i>Bidigiticauda vivipara</i>	3
<i>Capillaria</i> sp.	15	<i>Capillaria pussila</i>	4
<i>Carostrongylus</i> sp.	3	<i>Carostrongylus touzeti</i>	3
<i>Cheiropterionema</i> sp.	7	<i>Cheiropterionema globocephala</i>	7
		<i>Cheiropterionema striatum</i>	1
<i>Contraceacum</i> sp.	1	---	--
<i>Histiostrongylus</i> sp.	7	<i>Histiostrongylus coronatus</i>	4
		<i>Histiostrongylus spineus</i>	1
<i>Linustrongylus</i> sp.	5	<i>Linustrongylus pteronoti</i>	5
<i>Litomosoides</i> sp.	37	<i>Litomosoides artibei</i>	2
		<i>Litomosoides brasiliensis</i>	17
		<i>Litomosoides caliensis</i>	2

Cuadro C. *Continuación.* Asociaciones parásito-huésped (P-H) con base en los taxones de nematodos registrados y especies de murciélagos registrados como sus huéspedes.

<i>Género de nematodo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>	<i>Especie de nematodo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>
<i>Litomosoides</i> sp.		<i>Litomosoides carolliae</i>	1
		<i>Litomosoides chandleri</i>	3
		<i>Litomosoides chitwoodi</i>	1
		<i>Litomosoides colombiensis</i>	3
		<i>Litomosoides fosteri</i>	1
		<i>Litomosoides guiterasi</i>	10
		<i>Litomosoides hamletti</i>	2
		<i>Litomosoides leonilavazquezae</i>	1
		<i>Litomosoides molossi</i>	4
		<i>Litomosoides salazari</i>	1
		<i>Litomosoides serpicula</i>	1
		<i>Litomosoides solarii</i>	1
		<i>Litomosoides teshi</i>	1
		<i>Litomosoides yutajensis</i>	1
<i>Lukonema</i> sp.	6	<i>Lukonema lukoschusi</i>	6
<i>Macuahuitloides</i> sp.	1	<i>Macuahuitloides inexpectans</i>	1
<i>Migonella</i> sp.	1	<i>Migonella fracchiai</i>	1
<i>Molostrongylus</i> sp.	3	<i>Molostrongylus acanthocolpos</i>	2
		<i>Molostrongylus mbopi</i>	2
<i>Nochtia</i> sp.	1	<i>Nochtia pilosus</i>	1
<i>Parahistiostrongylus</i> sp.	4	<i>Parahistiostrongylus octacanthus</i>	4
<i>Physaloptera</i> sp.	3	---	--
<i>Physocephalus</i> sp.	8	<i>Physocephalus sexalatus</i>	5
<i>Pterothominx</i> sp.	6	<i>Pterothominx angrense</i>	1
		<i>Pterothominx brevielphis</i>	1
<i>Pterygodermatites</i> sp.	2	<i>Pterygodermatites elegans</i>	1
		<i>Pterygodermatites mexicana</i>	1
<i>Rictularia</i> sp.	5	<i>Rictularia nana</i>	2
<i>Seuratum</i> sp.	2	<i>Seuratum cancellatum</i>	1
<i>Spirura</i> sp.	6	<i>Spirura mexicana</i>	6
<i>Tadaridanema</i> sp.	2	<i>Tadaridanema delicatus</i>	2
<i>Torrestrongylus</i> sp.	4	<i>Torrestrongylus tetradorsalis</i>	1
		<i>Torrestrongylus torrei</i>	2
<i>Tricholeiperia</i> sp.	13	<i>Tricholeiperia carnegienis</i>	3
		<i>Tricholeiperia leiperi</i>	1
		<i>Tricholeiperia pearsei</i>	1
		<i>Tricholeiperia peruensis</i>	1
		<i>Tricholeiperia poeyi</i>	1

Cuadro C. *Continuación.* Asociaciones parásito-huésped (P-H) con base en los taxones de nematodos registrados y especies de murciélagos registrados como sus huéspedes.

<i>Género de nematodo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>	<i>Especie de nematodo</i>	<i>No. Asoc. P-H</i>
<i>Tricholeiperia</i> sp.		<i>Tricholeiperia proencai</i>	3
		<i>Tricholeiperia trinidadensis</i>	1
<i>Trichuroides</i> sp.	2	<i>Trichuroides myoti</i>	2
<i>Websternema</i> sp.	2	<i>Websternema parnelli</i>	2
Total: 30 géneros	194	75 especies	185

Cuadro D. Resultados de pruebas de estadístico D para la presencia de helmintos digeneos parásitos de murciélagos neotropicales. Los taxones considerados con señal filogenética significativa en este trabajo fueron aquellos que presentaron valores de $pVal = 1 < 0.05$ y $pVal = 0 > 0.7$ (en negritas).

Taxón digeneo	Análisis filogenia Agnarsson et al., 2011				Análisis con filogenia VertLife			
	N	Dest	pVal=1	pVal=0	N	Dest	pVal=1	pVal=0
<i>Acanthatrium</i> sp.	2	-0.5273	0.056	0.725	2	0.3203	0.24	0.431
<i>Anenterotrema auritum</i>	2	0.9704	0.465	0.263	--	---	---	---
<i>Anenterotrema eduardocaballeroi</i>	2	1.514	0.691	0.142	7	0.6696	0.142	0.136
<i>Anenterotrema iannaconeii</i>	3	1.3053	0.648	0.075	5	0.6178	0.18	0.187
<i>Anenterotrema liliputianum</i>	4	1.92	0.973	0.001	9	0.9266	0.372	0.032
<i>Anenterotrema</i> sp.	11	0.7262	0.211	0.084	17	0.8986	0.31	0.018
<i>Apharyngotrema apharyngotrema</i>	2	1.8719	0.823	0.067	2	2.7494	0.974	0.001
<i>Apharyngotrema lenti</i>	2	0.9966	0.462	0.261	2	-0.6829	0.045	0.733
<i>Apharyngotrema</i> sp.	4	1.1596	0.565	0.078	4	1.2528	0.693	0.032
<i>Castroia silvai</i>	4	0.4114	0.158	0.374	4	-0.1404	0.023	0.619
<i>Castroia</i> sp.	4	0.3765	0.148	0.383	4	-0.1281	0.013	0.602
<i>Gymnoacetabulum talaveraensis</i>	3	0.5201	0.207	0.402	4	0.4823	0.152	0.324
<i>Hasstilesia tricolor</i>	5	-2.0744	0	0.995	6	-0.9085	0	0.91
<i>Limatulum aberrans</i>	--	---	---	---	2	-0.3187	0.079	0.644
<i>Limatulum gastroides</i>	7	0.1259	0.046	0.455	7	0.4759	0.072	0.255
<i>Limatulum oklahomense</i>	6	1.033	0.474	0.064	7	0.2137	0.017	0.403
<i>Limatulum</i> sp.	13	0.7875	0.236	0.051	16	0.8396	0.229	0.015
<i>Nudacotyle novicia</i>	2	1.63	0.759	0.09	2	2.3329	0.903	0.019
<i>Nudacotyle</i> sp.	2	1.7354	0.794	0.084	3	2.2567	0.982	0
<i>Ochoterema breckenridgei</i>	3	-1.4396	0.003	0.892	6	1.0233	0.478	0.037
<i>Ochoterematrema diminutum</i>	9	0.0493	0.011	0.472	11	0.5897	0.082	0.124
<i>Ochoterematrema labda</i>	7	0.5714	0.148	0.215	9	0.3147	0.018	0.315
<i>Ochoterematrema</i> sp.	15	-0.2757	0.001	0.732	21	0.5969	0.042	0.065
<i>Parabascus limatulus</i>	2	2.2595	0.878	0.055	2	0.9305	0.443	0.239
<i>Parabascus yucatanensis</i>	--	---	---	---	2	-2.9892	0.003	0.989
<i>Parabascus</i> sp.	4	1.2066	0.601	0.077	5	0.4151	0.087	0.308
<i>Paralecithodendrium buongermini</i>	--	---	---	---	2	-0.944	0.023	0.81
<i>Paralecithodendrium conturbatum</i>	4	1.1562	0.563	0.074	4	1.5	0.858	0.012
<i>Paralecithodendrium megaovarium</i>	2	-0.5891	0.054	0.754	2	0.3301	0.226	0.428
<i>Paralecithodendrium naviculum</i>	3	0.2537	0.116	0.5	3	1.0419	0.495	0.099
<i>Paralecithodendrium transversum</i>	3	-0.9236	0.025	0.782	3	0.4419	0.176	0.358

Cuadro D. Continuación. Resultados de pruebas de estadístico D para la presencia de helmintos digeneos parásitos de murciélagos neotropicales. Los taxones considerados con señal filogenética significativa en este trabajo fueron aquellos que presentaron valores de $pVal=1 < 0.05$ y $pVal=0 > 0.7$ (en negritas).

<i>Taxón digeneo</i>	<i>Análisis filogenia Agnarsson et al., 2011</i>				<i>Análisis con filogenia VertLife</i>			
	<i>N</i>	<i>Dest</i>	<i>pVal=1</i>	<i>pVal=0</i>	<i>N</i>	<i>Dest</i>	<i>pVal=1</i>	<i>pVal=0</i>
<i>Paralecithodendrium</i> sp.	10	-0.1212	0.003	0.619	12	0.1443	0.001	0.417
<i>Plagiorchis vespertilionis</i>	2	1.5627	0.704	0.133	2	0.0109	0.17	0.515
<i>Plagiorchis</i> sp.	2	1.5447	0.715	0.128	4	0.5153	0.165	0.266
<i>Postorchigenes paraguayensis</i>	--	---	---	---	2	0.7139	0.383	0.294
<i>Postorchigenes</i> sp.	2	0.7079	0.34	0.354	3	1.3731	0.716	0.043
<i>Topsiturvitrema verticalia</i>	--	---	---	---	2	1.9294	0.854	0.035
<i>Tremajoannes buckleyi</i>	4	1.4343	0.775	0.026	4	1.54	0.852	0.008
<i>Urotrema scabridum</i>	13	0.4151	0.053	0.21	16	0.562	0.042	0.086
<i>Urotrema</i> sp.	13	0.417	0.048	0.214	16	0.5479	0.037	0.091

N: Número de especies de murciélagos registradas como huéspedes para el taxón.

Dest: D estimado para el carácter, en este caso, presencia del taxón de helminto.

Pval=1: probabilidad de que no exista una estructura filogenética para el carácter (patrón aleatorio).

PVal=0: Probabilidad de que exista una estructura filogenética para el carácter (modelo de evolución browniano).

Cuadro E. Resultados de pruebas de estadístico D para la presencia de helmintos nematodos parásitos de murciélagos neotropicales. Los taxones considerados con señal filogenética significativa en este trabajo fueron aquellos que presentaron valores de $pVal = 1 < 0.05$ y $pVal = 0 > 0.7$ (en negritas).

Taxón nematodo	Análisis filogenia Agnarsson et al., 2011				Análisis con filogenia VertLife			
	N	Dest	PVal= 1	PVal=0	N	D est	PVal=1	pVal=0
<i>Allintoshius baudii</i>	--	---	---	---	2	1.1772	0.584	0.133
<i>Allintoshius parallintoshius</i>	6	-0.6636	0.001	0.859	7	-0.2785	0.001	0.7
<i>Allintoshius tadaridae</i>	5	0.7488	0.219	0.145	6	0.3256	0.026	0.301
<i>Allintoshius</i> sp.	12	-0.5035	0	0.86	15	-0.3224	0	0.8
<i>Anoplostrongylus paradoxus</i>	3	-1.2446	0.001	0.906	5	-0.3614	0.002	0.717
<i>Anoplostrongylus</i> sp.	3	-1.237	0	0.89	7	-0.7843	0	0.927
<i>Aonchotheca cubana</i>	--	---	---	---	3	0.8619	0.359	0.155
<i>Aonchotheca pulchra</i>	2	0.6418	0.278	0.416	3	-1.2106	0.001	0.901
<i>Aonchotheca speciosa</i>	8	1.0145	0.495	0.012	8	0.8703	0.296	0.032
<i>Aonchotheca</i> sp.	11	0.7927	0.208	0.029	18	0.6238	0.025	0.032
<i>Biacantha</i> sp.	2	-0.307	0.041	0.702	2	-0.0033	0.067	0.612
<i>Bidigiticauda vivipara</i>	--	---	---	---	3	-2.2303	0	0.973
<i>Bidigiticauda</i> sp.	2	0.9142	0.407	0.264	4	-0.8208	0	0.865
<i>Capillaria pussila</i>	3	1.2803	0.66	0.067	3	1.2461	0.701	0.041
<i>Capillaria</i> sp.	12	0.4856	0.038	0.131	12	0.5852	0.032	0.075
<i>Carostrongylus touzeti</i>	2	-1.6197	0.008	0.813	3	-1.4427	0	0.939
<i>Cheiropteronea globocephala</i>	3	-0.907	0.004	0.828	7	-0.4093	0	0.78
<i>Histiostrongylus coronatus</i>	2	1.8311	0.885	0.029	4	0.8497	0.33	0.117
<i>Histiostrongylus</i> sp.	4	1.5553	0.934	0.006	6	0.6979	0.149	0.101
<i>Linustrongylus pteronoti</i>	4	1.1891	0.638	0.046	4	0.6735	0.184	0.189
<i>Litomosoides artibeii</i>	2	-0.2814	0.03	0.7	2	0.2072	0.122	0.549
<i>Litomosoides brasiliensis</i>	12	0.0786	0	0.476	15	-0.078	0	0.589
<i>Litomosoides caliensis</i>	--	---	---	---	2	0.4662	0.24	0.428
<i>Litomosoides chandleri</i>	--	---	---	---	3	0.0214	0.035	0.542
<i>Litomosoides colombiensis</i>	2	-2.1444	0.003	0.889	3	-0.4799	0.012	0.712
<i>Litomosoides guiterasi</i>	7	0.0515	0.013	0.502	9	0.328	0.006	0.264
<i>Litomosoides hamletti</i>	--	---	---	---	2	2.3214	0.97	0.005
<i>Litomosoides molossi</i>	3	0.4621	0.129	0.385	4	0.611	0.145	0.23
<i>Litomosoides</i> sp.	28	0.315	0.002	0.187	34	0.3883	0	0.121
<i>Lukonema lukoschusi</i>	3	0.0214	0.046	0.55	6	1.0373	0.508	0.012
<i>Molostrongylus</i> sp.	--	---	---	---	2	0.2624	0.148	0.51
<i>Parahistiostrongylus octacanthus</i>	--	---	---	---	4	0.0768	0.027	0.449

Cuadro E. Continuación. Resultados de pruebas de estadístico D para la presencia de helmintos nematodos parásitos de murciélagos neotropicales. Los taxones considerados con señal filogenética significativa en este trabajo fueron aquellos que presentaron valores de $pVal=1 < 0.05$ y $pVal = 0 > 0.7$ (en negritas).

Taxón nematodo	Análisis filogenia Agnarsson et al., 2011				Análisis con filogenia VertLife			
	N	Dest	PVal= 1	PVal=0	N	D est	PVal=1	pVal=0
<i>Physaloptera</i> sp.	2	0.9805	0.456	0.249	3	1.0096	0.488	0.097
<i>Physocephalus sexalatus</i>	4	1.1364	0.621	0.062	4	0.9528	0.415	0.08
<i>Physocephalus</i> sp.	7	1.1	0.583	0.009	7	1.0022	0.465	0.018
<i>Pterothominx</i> sp.	4	1.129	0.579	0.065	5	0.7401	0.218	0.113
<i>Pterygodermatites</i> sp.	2	0.4432	0.185	0.463	2	-0.0046	0.054	0.619
<i>Rictularia</i> sp.	4	0.8816	0.334	0.133	4	0.7125	0.205	0.156
<i>Seuratium</i> sp.	--	---	---	---	2	0.7936	0.392	0.298
<i>Spirura mexicana</i>	5	0.2918	0.052	0.351	5	-0.0688	0.005	0.56
<i>Tadaridanema delicatus</i>	--	---	---	---	2	0.7494	0.351	0.286
<i>Torrestrongylus torrei</i>	2	0.3849	0.202	0.507	2	0.2697	0.148	0.511
<i>Torrestrongylus</i> sp.	3	1.0309	0.494	0.124	4	0.5012	0.1	0.282
<i>Tricholeiperia carnegienis</i>	2	1.2307	0.602	0.165	3	-0.0881	0.022	0.6
<i>Tricholeiperia proencai</i>	2	-3.5311	0	1	3	-1.1334	0	0.9
<i>Tricholeiperia</i> sp.	9	-0.2893	0	0.729	13	0.0711	0	0.474
<i>Trichuroides myoti</i>	2	0.4098	0.17	0.498	2	0.3491	0.157	0.471

N: Número de especies de murciélagos registradas como huéspedes para el taxón.

Dest: D estimado para el carácter, en este caso, presencia del taxón de helminto.

pVal=1: probabilidad de que no exista una estructura filogenética para el carácter (patrón aleatorio).

pVal=0: Probabilidad de que exista una estructura filogenética para el carácter (modelo de evolución browniano).

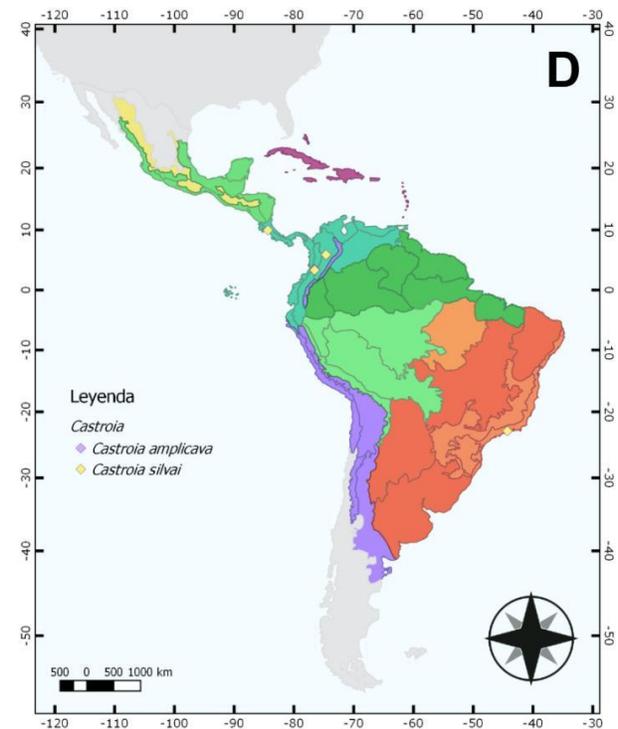
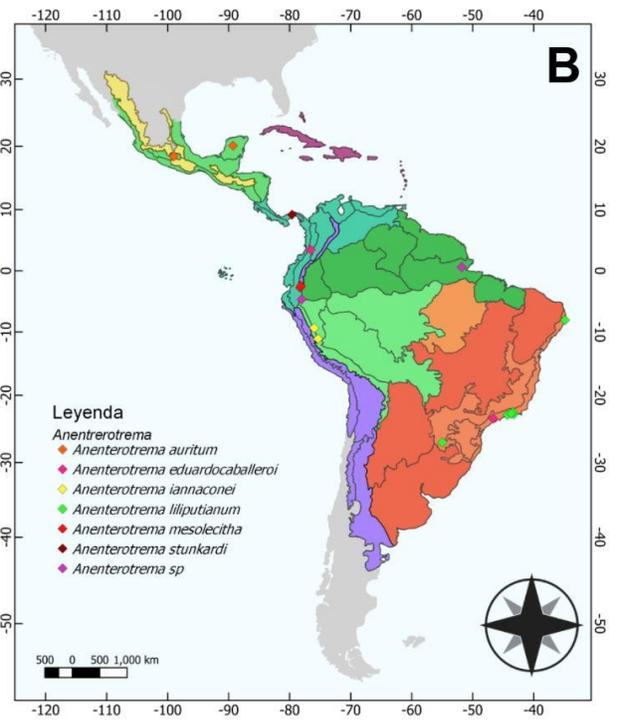
Anexo 2

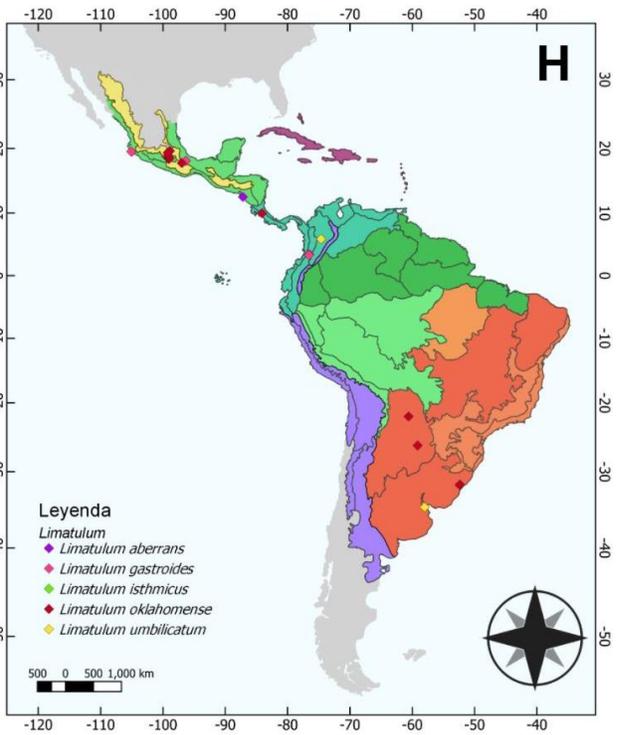
Mapas de registros de helmintos en murciélagos neotropicales a nivel de género

Índice de figuras

Subclase Digenea	89	Phylum Nematoda	94
<i>Acanthatrium</i>	89A	<i>Allintoshius</i>	94A
<i>Anenterotrema</i>	89B	<i>Anoplostrongylus</i>	94B
<i>Apharyngotrema</i>	89C	<i>Aonchotheca</i>	94C
<i>Castroia</i>	89D	<i>Biacantha</i>	94D
<i>Dicrocoelium</i>	90E	<i>Bidigiticauda</i>	95E
<i>Gymnoacetabulum</i>	90F	<i>Capillaria</i>	95F
<i>Hasstilleisia</i>	90G	<i>Carostrongylus</i>	95G
<i>Limatulum</i>	90H	<i>Cheiropterinema</i>	95H
<i>Maxbraunium</i>	91I	<i>Histiostrongylus</i>	96I
<i>Nudacotyle</i>	91J	<i>Linustrongylus</i>	96J
<i>Ochoterenatrema</i>	91K	<i>Litomosoides</i>	96K
<i>Parabascus</i>	91L	<i>Lukonema</i>	96L
<i>Paralecithodendrium</i>	92M	<i>Molostrongylus</i>	97M
<i>Parametadelphis</i>	92N	<i>Parahistiostrongylus</i>	97N
<i>Plagiorchis</i>	92O	<i>Physaloptera</i>	97O
<i>Postorchigenes</i>	92P	<i>Physocephalus</i>	97P
<i>Topsiturvitrema</i>	93Q	<i>Pterothominx</i>	98Q
<i>Tremajoannes</i>	93R	<i>Pterygodermatites</i>	98R
<i>Urotrema</i>	93S	<i>Rictularia</i>	98S
Taxones con un registro	93T	<i>Seuratum</i>	98T
		<i>Spirura</i>	99U
		<i>Tadaridanema</i>	99V
		<i>Torrestrongylus</i>	99W
		<i>Tricholeiperia</i>	99X
		<i>Trichuroides</i>	100Y
		<i>Websternema</i>	100Z
		Taxones con un registro	100AA

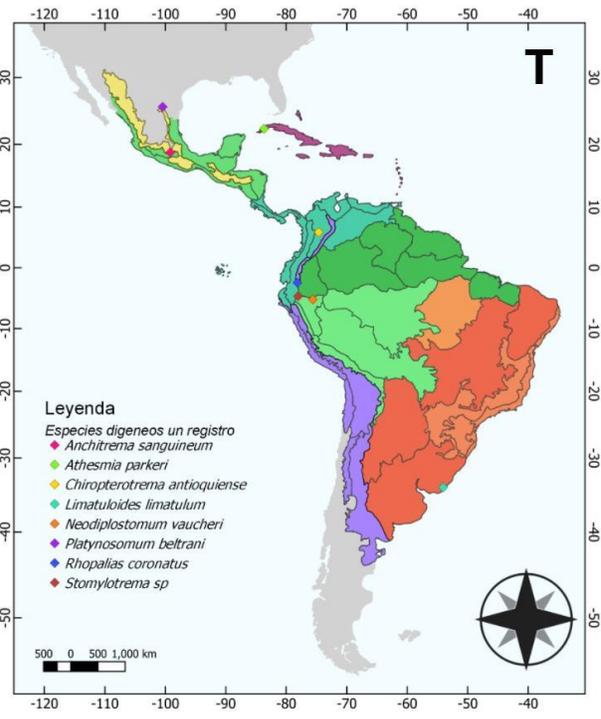
Subclase Digenea



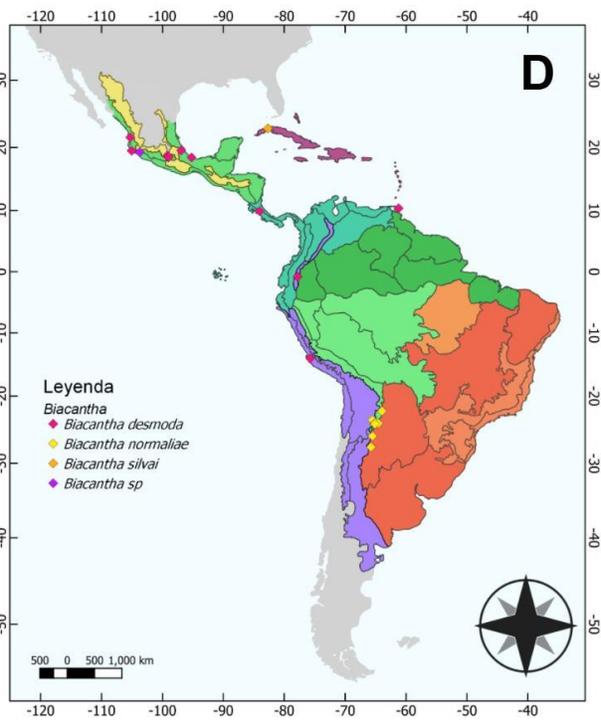
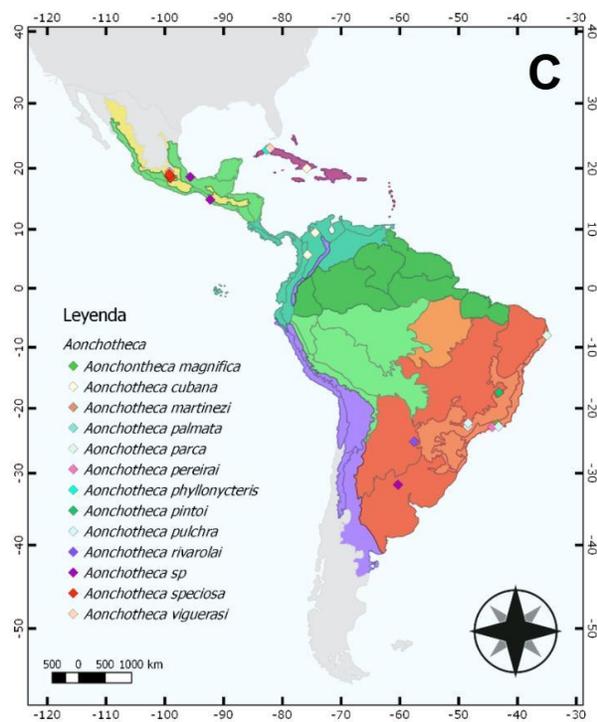
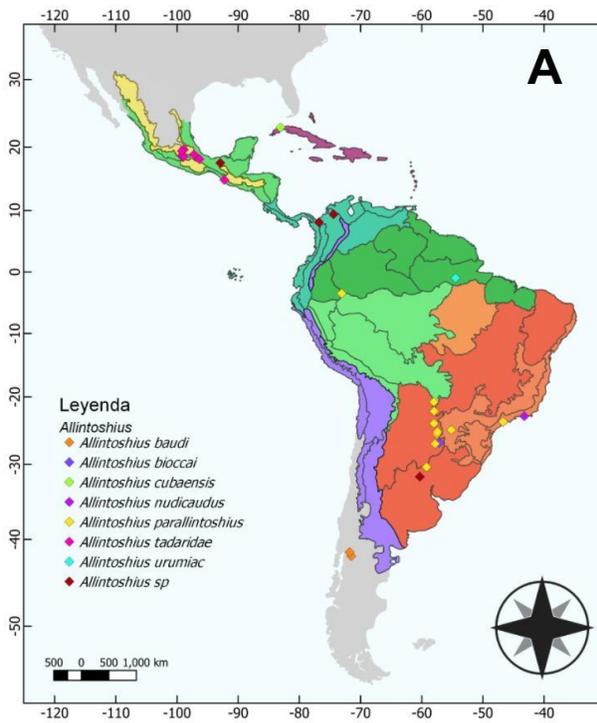




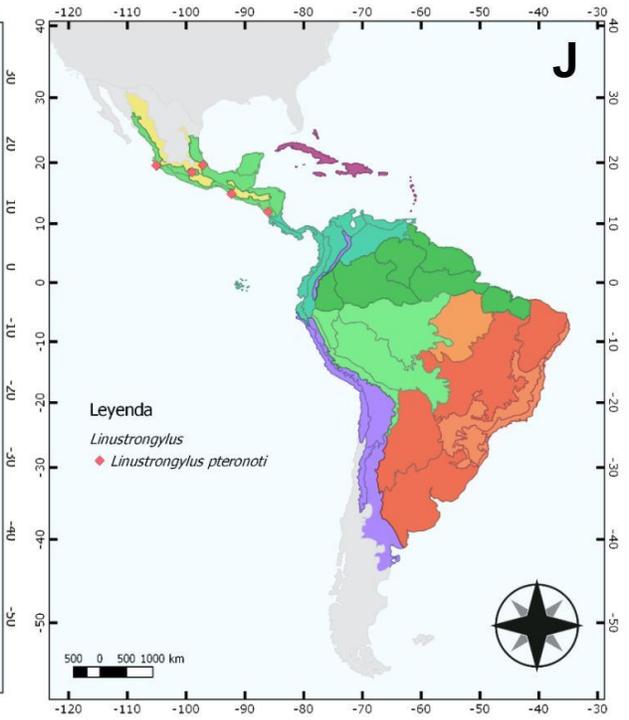


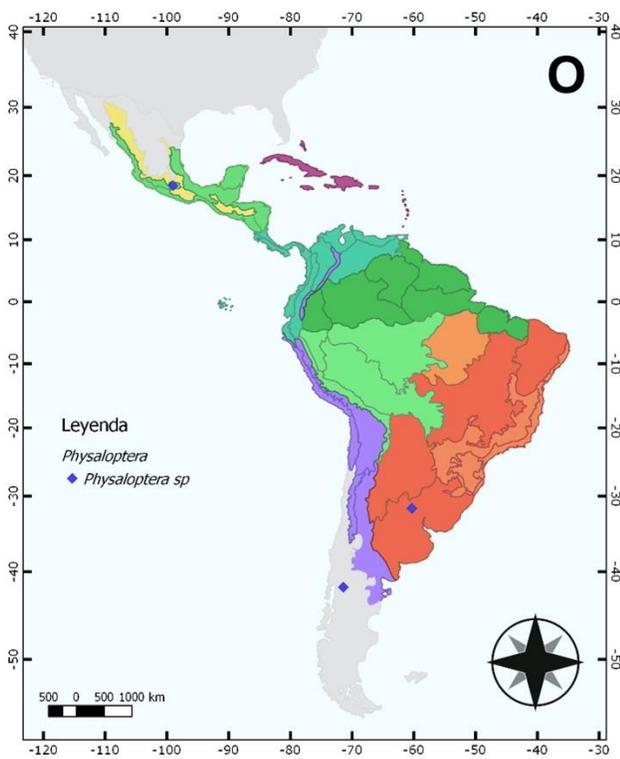


Phylum Nematoda

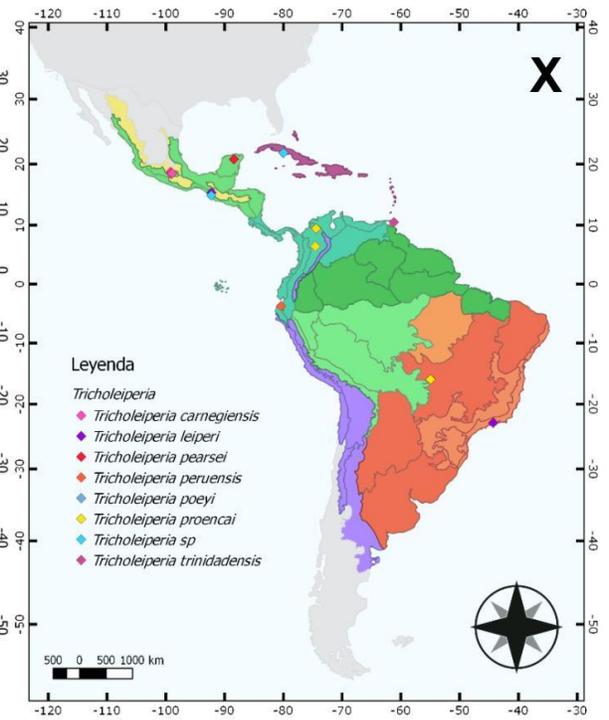


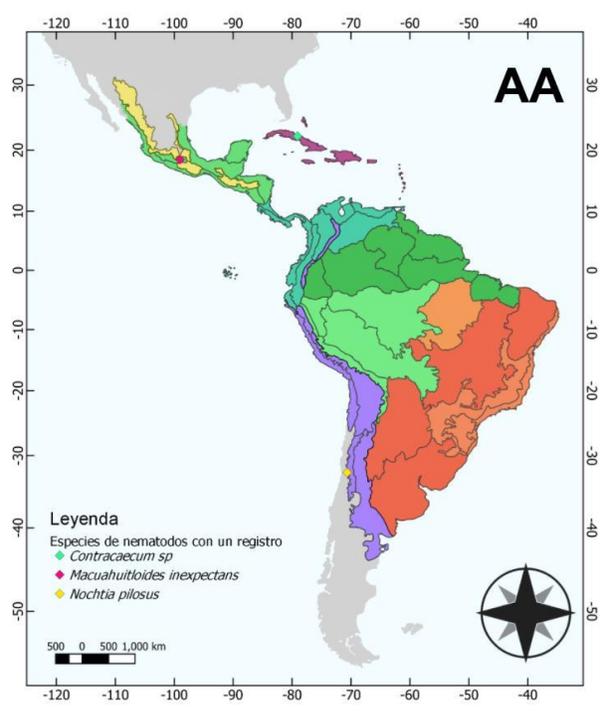












Referencias

1. Abouheif, E. (1999). A method for testing the assumption of phylogenetic independence in comparative data. *Evolutionary Ecology Research*, 1, 895–909.
2. Achatz, T. J., Cárdenas-Callirgos, J. M. & Tkach, V. V. (2018). New *Anenterotrema* Stunkard, 1938 (Digenea: Anenterotrematidae) from Silky Short-Tailed Bat, *Carollia brevicauda* Schinz, 1821, in Peru. *Comparative Parasitology*, 85(1): 78-82.
3. Agnarsson, I., Zambrana-Torrel, C.M., Flores-Saldana, N. P. & May-Collado, L. J. (2011). A time-calibrated species-level phylogeny of bats (Chiroptera, Mammalia). *PLOS Currents Tree of Life*. Edition 1. doi:10.1371/currents.RRN1212.
4. Anderson, R. C. (2000). *Nematode Parasites of Vertebrates. Their development and transmission* (2nd. ed.). CAB International. UK. 670 pp.
5. Anderson, R. C. & Bain, O. (1974). No. 3. Keys to genera of the order Spirurida. Part 3. Diplostriaenoidea, Aprocotoidea and Filarioidea. *CIH Keys of Nematode Parasites of vertebrates* N° 1-10 (eds. R. C., Anderson, A. G. Chabaud & S. Willmott) Commonwealth Agricultural Bureaux, Farham Royal, UK.
6. Anderson, R. C. & Bain, O. (1982). No. 9 Keys to genera of the Superfamilies Rhabditoidea, Dioctophytomatoidea, Trichinelloidea and Muspiceoidea. *CIH Keys of Nematode Parasites of vertebrates* N° 1-10 (eds. R. C., Anderson, A. G. Chabaud & S. Willmott) Commonwealth Agricultural Bureaux, Farham Royal, UK.
7. Anderson, R. C., Chabaud, A. G. & Willmott, S. (eds.) (1974-1983). *CIH Keys of Nematode Parasites of vertebrates* N° 1-10 Commonwealth Agricultural Bureaux, Farham Royal, UK.
8. Anderson, R. C., Chabaud, A. G. & Willmott, S. 2009. Keys to the Nematode Parasites of vertebrates: Archival volume. CAB International, Wallingford (UK) Publishing. Wallingford.
9. Arandas-Rego, A. (1961). Sobre algunas espécies do género *Litomosoides* Chandler, 1931 (Nematoda, Filarioidea). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 59(1).
10. Araujo, T. L., (1940). *Parallintoshius parallintoshius* n. g., n. sp., (Nematoda Trichostrongylidae) parasita de Chiroptera. *Revista de Faculdade de Medicina Veterinária de Sao Paulo*, 1: 205-210.
11. Bain, O., Guerrero, R., Rodriguez, B., Babayan, S. & Jouvenet, N. (2003). Examination of type material of two species of *Litomosoides* (Filarioidea: Onchocercidae), parasites from bats; taxonomic consequences. *Parasite*, 10: 211-218.
12. Barquez, R., Rodriguez, B., Miller, B. & Diaz, M. (2015). *Molossus molossus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2015*: e.T13648A22106602. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T13648A22106602.en>.
13. Barus V. & Rysavy B. (1971). An analysis of the biogeography of nematodes of the family Trichostrongylidae parasitizing bats of the suborder Microchiroptera. *Folia Parasitologica*, 18: 1-14.
14. Barus, V. & del Valle, M. T. (1967). Systematic Survey of Nematodes Parasitizing Bats (Chiroptera) in Cuba. *Folia Parasitologica*, 14: 121-140.
15. Bengis, R. G., Leighton, F. A., Fischer, J. R., Artois, M., Mörner, T. & Tate, C. M. (2004) The role of wildlife in emerging and re-emerging zoonoses. *Scientific and Technical Review of the Office International des Epizooties*, 23 (2): 497-511.
16. Beveridge, I. & Spratt, D. M. (2015). Biodiversity and parasites of wildlife: Helminths of Australasian marsupials. *Trends in Parasitology*, 31(4): 142-148.

17. Blomberg, S. P., Garland, T., & Ives, A. R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57(4), 717–745. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00285.x>
18. Blomberg, S. P., & Garland, T. (2002). Tempo and mode in evolution: Phylogenetic inertia, adaptation and comparative methods. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(6), 899–910. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00472.x>
19. Boeger, W. A., Thatcher, V. E. & de Marques, S. (1985). A validade de *Czosnowia* Zdzitowiecki, 1967, a redescricao de *C. paraguayensis* (Frischthal e Martin, 1978), n. comb. (Trematoda: Lecithodendriidae) e aspectos de sua patologia no fígado do morcego, *Molossus ater* (Geoffrey), no Brasil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 20(3): 147-155.
20. Boero, J. J. & Led, J. E. (1971). El Parasitismo de la Fauna Autóctona. V) Los parásitos de las aves argentinas. VI) Los parásitos de los ofidios argentinos. VII) Los parásitos de los murciélagos argentinos. *Analecta Veterinaria*, 3(1,2,3): 91-103.
21. Bogitsh, B. J., Carter, C. E. & Oeltmann, T. N. (2019). General characteristics of the Trematoda. *Human Parasitology*, 149-174. doi:10.1016/b978-0-12-813712-3.00009-6
22. Bordes, F. & Morand, S. (2008). Helminth diversity species of mammals: parasite species richness is a host species attribute. *Parasitology*, 135, 1701-1705. doi:10.1017/S0031182008005040
23. Borges, R., Machado, J. P., Gomes, C., Rocha, A. P. & Antunes, A. (2019). Measuring phylogenetic signal between categorical traits and phylogenies. *Bioinformatics*, 35(11): 1862-1869.
24. Botero-Cañola, S., Dursahinhan, A. T., Rácz, S. E., Lowe, P. V., Ubelaker, J. E., & Gardner, S. L. (2019). The ecological niche of echinococcus multilocularis in North America: Understanding biotic and abiotic determinants of parasite distribution with new records in New Mexico and Maryland, United States. *Therya*, 10(2), 91–102. <https://doi.org/10.12933/therya-19-749>
25. Boulenger, C. L. (1926). Report on a collection of parasitic nematodes, mainly from Egypt. Part IV. Trichostrongylidae and Strongylidae. *Parasitology*, 18: 86–100.
26. Brandt & Gardner. (2000). Phylogeny of species of the genus *Litomosoides* (Nematoda: Onchocercidae): Evidence of rampant host-switching. *Journal of Parasitology*, 86, 545-554.
27. Braun, M. G. C. C. (1900). Trematoden der Chiroptera. *Annalen des K. K. Naturhistorischen Hofmuseums*, Wien, 15, 217-236.
28. Bray, R. A., Gibson, D. I. & Jianying, Z. (1999). Urotrematidae Poche, 1926 (Platyhelminthes: Digenea) in Chinese freshwater fishes. *Systematic Parasitology*, 44: 193-200.
29. Bray, R. A., Gibson, D. I. & Jones, A. (2008). *Keys to the Trematoda, Volume 3*. CAB International and Natural History Museum, London. 799 pp.
30. Brook, C. E. & A. P. Dobson. (2015). Bats as ‘special’ reservoirs for emerging zoonotic pathogens. *Trends in Microbiology*, 23(3):172-180.
31. Brusca, R.C. & G.J. Brusca. (2003). *Invertebrates*. 2^a ed. Sinauer Associates, Massachussets, 936 pp.
32. Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W. & Seed, J. R. (2001). *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press. UK. 566 pp.
33. Caballero y C., E. (1942). Descripción de la segunda especie de *Capillaria* encontrada en los murciélagos de América del Norte. III. *Anales del Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*.
34. Caballero y C., E. (1943). Trematodos de los murciélagos de México. IV. Descripción de un nuevo género de la subfamilia Lecithodendriinae Looss, 1902, y una nueva especie de *Prosthodendrium* Dollfus, 1931. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 14(1): 173-193.

35. Cain, G. D. (1966). Helminth parasites of bats from Carlsbad Caverns, New Mexico. *Journal of Parasitology*, 52(2): 351-357.
36. Carlson, C. J., Burgio, K. R., Dougherty, E. R., Phillips, A. J., Bueno, V. M., Clements, C. F., Castaldo, G., Dallas, T. A., Cizauskas, C. A., Cumming, G. S., Doña, J., Harris, N. C., Jovani, R., Mironov, S., Muellerklein, O. C., Proctor, H. C., & Getz, W. M. (2017). Parasite biodiversity faces extinction and redistribution in changing climate. *Science Advances*, 3(9): e1602422 DOI: 10.1126/sciadv.1602422
37. Carlson, C. J., Phillips, A. J., Dallas, T. A., Alexander, L. W. & Bansal, S. 2020. What would it take to describe the global diversity of parasites? *Proceedings of The Royal Society of Washington B*, 287, (1939).
38. Caro, F., Carvajal, H., Bonelo, A. & Vélez, I. (2003). Tremátodos de murciélagos de la ciudad de Cali y áreas vecinas (Colombia). *Actual Biology*, 25(78): 79-88.
39. Caspeta-Mandujano, J. M., Peralta-Rodríguez, J. L., Ramírez-Chávez, S. B., Ramírez-Díaz, S., Tapia-Osorio, M., Juárez-Urbina, M. G., Guerrero-Enríquez, J. A., Galindo-García, M. G., Martínez-Rodríguez, G., Patricia-Ojeda, M. C. & Juárez-González, V. (2017). *Helminths de parásitos de murciélagos en México*. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. México. 280 pp.
40. Caspeta-Mandujano, J. M., Jiménez, F. A., Peralta-Rodríguez, J. L. & Guerrero, J. A. (2013). *Pterygofermatites* (Pterydofermatites) *mexicana* n. sp. (Nematoda: Rictaluriidae), a parasite of *Balantiopteryx plicata* (Chiroptera) in Mexico. *Parasite*, 20, 47.
41. Ceballos, G. & Oliva, G. 2005. *Los mamíferos silvestres de México*. CONABIO y Fondo de Cultura Económica. 987 pp.
42. Chabaud, A. G. (1974). Class Nematoda. Key to Subclasses, Orders and Superfamilies. *CIH Keys of Nematode Parasites of vertebrates* N° 1-10 (eds. R. C., Anderson, A. G. Chabaud & S. Willmott) Commonwealth Agricultural Bureaux, Farham Royal, UK.
43. Chabaud, A. G. (1975). No. 3. Keys to genera of the Order Spirurida. Part 2. Spiruroidea, Habronematoidea and Acuarioidea. *CIH Keys of Nematode Parasites of vertebrates* N° 1-10 (eds. R. C., Anderson, A. G. Chabaud & S. Willmott). Commonwealth Agricultural Bureaux. UK.
44. Chabaud, A. G. & Bain, O. (1974). Données nouvelles sur la biologie des Nématodes Muspiciés, fournies par l'étude d'un parasite des Chiroptères: *Lukonema lukoschusi* n. gen., n. sp. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 48(6): 819-834.
45. Cheuiche-Pesenti, T., Nunez-Gomes, S. Rui, A. M. & Muller, G. (2015). Helminths in *Tadarida brasiliensis* (Chiroptera: Molossidae) from Southern Brazil. *Neotropical Helminthology*, 9(1): 13-20.
46. Chitwood, B. G. (1937). A new trichostrongyle, *A. nycticeus*, n. g., n. sp., (Nematoda) from a bat. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 4(1):19-20.
47. Chowdhury, N. & Aguirre, A. A. 2001. *Helminths of the Wildlife*. Science Publishers Inc. Plymouth, UK. 514 pp.
48. Clarke-Crespo, E., Pérez-Ponce de León, G., Montiel-Ortega, S. & Rubio-Godoy, M. (2017). Helminth Fauna Associated with Three Neotropical Bat Species (Chiroptera: Mormoopidae) in Veracruz, México. *Journal of Parasitology*, 103 (4): 338-342.
49. Costello, M. J., May, R. M. & Stork, N. E. (2013). Can we name Earth's species before they go extinct? *Science*, 339(6118): 413-416.
50. Crofton, H. D. (1971a). A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62: 179-193.
51. Crofton, H. D. (1971b). A model of host-parasite relationships. *Parasitology*, 63: 343-364.
52. Cuartas-Calle, C. & Muñoz-Arango, J. (1999). Nematodos de la Cavidad Abdominal y el Tracto Digestivo de Algunos Murciélagos Colombianos. *Caldasia*, 21 (1): 10-25
53. Davies, T. J., & Pedersen, A. B. (2008). Phylogeny and geography predict pathogen community similarity in wild primates and humans. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1643), 1695–1701. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0284>

54. De Albuquerque, A. C. A., Figueiredo-Duarte-Moraes, M., Silva, A. C., Moura-Lapera I., Jairton-Tebaldi, J. & Lux-Hoppe, E. J. (2016). Helminth fauna of chiropterans in Amazonia: biological interactions between parasite and host. *Parasitology Research*, 115(8): 3229-3237.
55. De Oliveira Simões, R., Fraga-Neto, S., Vilar, E. M., Maldonado, A., & do Val Vilela, R. (2019). A New Species of *Bidigiticauda* (Nematoda: Strongylida) from the Bat *Artibeus planirostris* (Chiroptera: Phyllostomidae) in the Atlantic Forest and a Molecular Phylogeny of the Molineid Bat Parasites. *Journal of Parasitology*, 105(5), 783–792. <https://doi.org/10.1645/18-191>
56. De Souza Ferreira, V. & Brasil-Sato, M. d. C. (1998). Digenéticos (Cercomeria, Lecithodendriidae) de morcegos (Chiroptera) dos municípios de Seropédica e Rio de Janeiro, do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *BIOS. Cuaderno do Departamento de Ciências Biológicas da PUC Minas*, 6(6): 83-88.
57. De Mello, E. M., Rabelo, E. M. L. & Da Silva, R. J. (2019). *Urotrema macrotestis* and *Urotrema scabridum* (Digenea: Urotrematidae) parasitizing bats (Mammalia: Chiroptera) in Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91(1): e20180648.
58. Desdevises, Y., Morand, S., & Legendre, P. (2002). Evolution and determinants of host specificity in the genus *Lamellodiscus* (Monogenea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 77(4), 431–443. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8312.2002.00114.x>
59. Díaz-Ungría, C. (1963). Nématodes parasites, nouveaux ou intéressants du Vénézuéla. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 38: 893-914.
60. Dobson, A., Lafferty, K. D., Kuris, A. M., Hechinger, R. F., & Jetz, W. (2008). Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(1): 11482 - 11489.
61. Drago, F. B., Lunaschi, L. I., Delgado, L. & Robles, R. (2007). Helminthofauna de Quirópteros de la Reserva Natural Punta Lara, Provincia Buenos Aires. *XXI Jornadas Argentinas de Mastozoología*, 236- 255.
62. Duarte-Rocha, C. F., Godoy-Bergallo, H., & Brum-Bittencourt, E. (2016). More than just invisible inhabitants: parasites are important but neglected components of biodiversity. *Zoologia*, 33(3): e20150198
63. Dubois, G. (1983). Un Néodiplostome péruvien, *Neodiplostomum* (N.) *vaucheri* n. sp. (Trematoda: Strigeoidea: Diplostomidae), parasite d'une Chauve-souris. *Revue Suisse de Zoologie*, 90(1): 179-182.
64. Durette-Desset, M-C. (1983). No. 10. Keys to genera of the suprfamily Trichostrongyloidea. *CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates* (eds. R. C. Anderson & A. G. Chabaud). Commonwealth Agricultural Bureaux. England.
65. Durette-Desset, M-C. & Chabaud, A-G. (1975). Nemátodes Trichostrongyloidea Parasites de Microchiroptères. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 50(3): 303-307.
66. Durette-Desset, M-C. & Vaucher, C. (1988). Trichostrongyloidea (Nematoda) parasites de Chiròpteres néotropicaux. II. Nouvelles données sur le genre *Cheiropteronema* Sandgroud, 1929. *Revue Suisse de Zoologie*, 95(3): 889-899.
67. Durette-Desset, M-C. & Vaucher, C. (1989). Trichostrongyloidea (Nematoda) parasites de chiropteres neotropicaux. III. *Carostrongylus touzeti* gen. n., sp. n. chez *Carollia* spp. (Phyllostomatidae). *Revue Suisse De Zoologie*, 96(3): 697-706.
68. Durette-Desset, M-C. & Vaucher, C. (1996). *Molostrongylus acanthocolpos* gen. n., sp. n., (Nematoda, Trichostrongylina, Molineoidea) parasite of *Molossops temmincki* (Chiroptera, Molossidae) au Paraguay. *Revue Suisse de Zoologie*, 103(4): 905-913.

69. Durette-Desset, M-C. & Vaucher, C. (1999). *Molostrongylus mbopi* sp. n. (Nematoda, Trychostrongylina, Molineoidea), parasites de *Molossops* spp. (Chiroptera, Molossidae) au Paraguay. *Revue Suisse de Zoologie*, 106(2):407-418.
70. Esslinger, J. H. (1973). The Genus *Litomosoides* Chandler, 1931 (Filaroidea: Onchocercidae) in Colombian Bats and Rats. *Journal of Parasitology*, 59(2): 225-246.
71. Esteban, J. G., Amengual, B. & Serra-Cobo, J. (2001). Composition and structure of helminth communities in two populations of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Spain. *Folia Parasitologica*, 48: 143-148.
72. Falcón-Ordaz, J., Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L. & Gardner, S. L. (2007). *Tadaridanema delicatus* () n. gen., n. comb. (Trichostrongylina: Molineidae) parasite of Molossidae bats. *Journal of Parasitology*, 92(5): 1035-1042.
73. Falcón-Ordaz, J., Monks, S., Pulido-Flores, G., García-Prieto, L. & Lira-Guerrero, G. (2015). Riqueza de helmintos parásitos de vertebrados silvestres del estado de Hidalgo, México. *Estudios en Biodiversidad* 3.
74. Falconaro, A. C., Vega, R. M. & Viozzi, G. P. (2018). Helminth communities of two populations of *Myotis chiloensis* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Argentinean Patagonia. *IJP: Parasites and Wildlife*, 7: 27-33.
75. Feldhamer, G. A., Drickamer, L. C., Vessey, S. H. & Meritt, J. F. (1999). *Mammalogy*. WCB McGraw-Hill. USA, 563 pp.
76. Ferreira-Cardia, D. F., Lux-Hoppe, E. G., Hairton-Tebaldi, J., Fornazari, F., Donizete-Menozi, B., Langoni, H., do Nascimento, A. A. & Saraiva-Bresciani, K. D. (2014). Redescription and taxonomical considerations about *Aonchotheca* (*Aonchotheca*) *pulchra* n. comb. (Enoplida: Trichuridae), a nematode of *Nyctinomops* spp. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 23(3): 399-402.
77. Fischthal & Martin, (1978). *Postorchigenes paraguayensis*. *Smithsonian National Museum of Natural History database* https://www.si.edu/object/nmnhinvertebratezoology_12024215
78. Font, W. F. & Lotz, J. M. (2008). Family Urotrematidae Poche, 1926. *Keys to the Trematoda, Vol. 3* (eds. R. A. Bray, D. I. Gibson & A. Jones). CAB International and National History Museum, London, 2008.
79. Foster, G. W. & Mertins, J. W. (2001). Parasitic Helminths and Arthropods from Brazilian Free Tailed Bats (*Tadarida brasiliensis cynocephala*) in Florida. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 63 (2): 240-245.
80. Frainer, A., McKie, B. G., Amundsen, P-A., Knudsen, R. & Lafferty, K. D. (2018). Parasitism and the Biodiversity-Functioning Relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(4): 260-268.
81. Freitas, J.F.T. (1957). “*Ochoterenatrema caballeroi*” sp. n. (Trematoda, Lecithodendriidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 17(3): 285-289.
82. Freitas, J.F.T. (1961). Sobre o *Paralecithodendrium liliputianum* Travassos, 1928 (Trematoda). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 59(1): 45-57.
83. Freitas, J. F. T. (1960). Sobre uma nova espécie do género “*Prosthodendrium*” Dollfus, 1931 (Trematoda, Lecithodendriidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 20(3): 265-268.
84. Freitas, J. F. T. & Ibáñez, N. (1963). Fauna helmintológica do Peru —“*Ochoterenatrema fraternum*” sp. n. (Trematoda, Lecithodendriidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 23(3): 255-258.
85. Freitas, J. F. T. & Lent, H. (1936). Estudo sobre os Capillariinae parasitos de mamíferos (Nematoda: Trichuroidea). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 31(1): 85-160.
86. Freitas, J. F. T., & Mendoca, J. M. (1960). Novo nematódeo do género “*Pterothominx*” Freitas, 1959 (Trichuroidea, Capillariidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 20(3): 269-272.
87. Freitas, J. F. T., & Mendoca, J. M. (1961). Novo capilariíneo do genero *Aonchotheca* López-Neyra, 1947 (Nematoda, Trichuroidea). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 59(1): 59-63.

88. Freitas, J. F. T. & Mendoca, J. M. (1963). Cuarta especie do género “*Parallintoshius*” Araujo, 1940 (Nematoda, Trichostrongylidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 23(3): 223-226.
89. Fritz, S. A. & Purvis, A. (2010). Selectivity in mammalian extinction risk and threat types: new measure of phylogenetic signal strength in binary traits. *Conservation Biology*, 24(4): 1042-1051.
90. Fugassa, M. H. (2015). Checklist of helminths found in Patagonian wild Mammals. *Zootaxa*, 4012 (2): 271-328.
91. García-Vargas, F., Osorio-S., D. & Pérez-Ponce de León, G. (1996). Helminth Parasites of Bats (Mormoopidae and Phyllostomidae) from the Estación Biológica Chamela, Jalisco State, Mexico. *Bat Research News*, 27(1): 7-8.
92. Gardner, S. L. & Jiménez-Ruiz, F. A. (2009). Methods for the Study of Bat Endoparasites. *Ecological and behavioral methods for the study of bats* (T. Kunz & S. Parsons, eds.) Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
93. Gibbons, L. M. (2010). Keys to the nematode parasites of vertebrates supplementary volume. CAB International. Wallingford. 1-416 pp.
94. Gibbons, L. M. & Omah-Maharaj, I. (1991). *Tricholeiperia trinidadensis* n. sp. (Nematoda: Molineidae) from *Natalus tumidirostris haymani* (Microchiroptera, Natalidae) in Trinidad. *Systematic Parasitology*, 20: 149-154.
95. Goater, T. M., Goater, C. P. & Esch, G. W. (2014). *Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites* (2nd ed.). Cambridge University Press. 497 pp.
96. Gómez, J. M., Verdú, M., & Perfectti, F. (2010). Ecological interactions are evolutionarily conserved across the entire tree of life. *Nature*, 465(7300), 918–921. <https://doi.org/10.1038/nature09113>
97. Gómez, A., & Nichols, E. (2013). Neglected wild life: parasitic biodiversity as a conservation target. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 2: 222-227.
98. Grotzsch, J. & del Valle, M. T. (1969). Trematodos de los murciélagos de Cuba. *Torreia (Havana)*, 18: 1-20.
99. Guerrero, R., Martin, C., Gardner, S. L. & Bain, O. (2002). New and Known Species of *Litomosoides* (Nematoda: Filarioidea): Important Adult and Larval Characters and Taxonomic Changes. *Comparative Parasitology*, 69(2): 177-195.
100. Guerrero, R., Martin, C. & Bain, O. (2003). *Litomosoides yutajensis* n. sp., first record of this filarial genus in a mormoopid bat. *Parasite*, 10: 219-225.
101. Guerrero, R., Bain, O., Attout, T. & Martin, C. (2006). The infective larva of *Litomosoides yutajensis* Guerrero *et al.*, 2003 (Nematoda: Onchocercidae), a Wolbachia-free filaria from bat. *Parasite*, 13: 127-130.
102. Guerrero, R. & Bain, O. (2011). Study types of some species of “*Filaria*” (Nematoda) parasites of small mammals described by von Linstow and Molin. *Parasite*, 18: 151-161.
103. Guzmán-Cornejo, C., García-Prieto, L., Pérez-Ponce de León, G. & Morales-Malacara, J. B. (2003). Parasites of *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae) from Arid Regions of Mexico. *Comparative Parasitology*, 70(1): 11-25
104. Han, B. A. & Ostfeld, R. S. (2019). Topic modelling of major research themes in disease ecology in mammals. *Journal of Mammalogy*, 100(3): 1008-1018. DOI:10.1093/jmammal/gyy174
105. Haverkost, T. R., Gardner, S. L. & Townsend Peterson, A. (2010). Predicting the distribution of a parasite using the ecological niche model, GARP. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81(3), 895–902.
106. Heddergott, M. & Steinbach, P. (2015). Three new species of *Plagiorchis micracanthos* (Macy, 1931) (Trematodes: Plagiorchiidae) among North American Bats (Chiroptera: Vespertilionidae). *Helminthologia*, 52 (2): 155-158.
107. Hiepe, T., Lucius, R. & Gottstein, B. (2006). *Parasitología general. Con principios de inmunología, diagnóstico y lucha antiparasitaria*. Editorial Acribia S.A. Zaragoza, España. 600 pp.

108. Hoberg, E. P. (1997). Phylogeny and Historical Reconstruction: Host-Parasite Systems as keystones in Biogeography and Ecology. *Biodiversity II: Understanding and Protecting Our Biological Resources* (ed. by M. L. Reaka-Kudla, D. E. Wilson & E. O. Wilson), pp. 243-261. Joseph Henry Press. 549 pp. Washington, D.C.
109. Horvat, Z., Cabrilo, B., Paunović, M., Karapandza, B., Jovanović, J., Budinski, I. & Cabrilo, O. B. (2017). Gastrointestinal digeneans (Platyhelminthes: Trematoda) of horseshoe and vesper bats (Chiroptera: Rhinolophidae and Vespertilionidae) in Serbia. *Helminthologia*, 54 (1): 17-25.
110. Ibáñez, N.H., C.C. Jara & A.M. Guerra. 2005. Helminths parasites of mammals silvestres de Condorcanqui, Amazonas-Perú. *Rebiol*, 25: 43-48.
111. ITIS (2020). *Integrated Taxonomic Information System on-line database*. 2020. <http://www.itis.gov>.
112. IUCN (2018). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2018-1. <<http://www.iucnredlist.org>>
113. Jiménez, F. A., Caspeta-Mandujano, J. M., Ramírez-Chávez, S. B., Ramírez-Díaz, S. E. & Juárez-Urbina, M. G. (2017). Checklist of Helminths of Bats from Mexico and Central America. *Manter: Journal of Parasite Bioiversity*, (7).
114. Jiménez, F. A., Notarnicola, J. & Gardner, S. 2017. Nematodes associated with mammals in the great american biotic interchange (GABI). *Oecologia Australis*, 21; 1-16.
115. Jones, K. E., & Safi, K. (2011). Ecology and evolution of mammalian biodiversity. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 366(1577), 2451-61.
116. Jorge, F. & Poulin, R. (2018). Poor geographical match between the distributions of host diversity and parasite discovery effort. *Proceedings of the Royal Society B*, 285: 20180072. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.0072>
117. Junker, K., Bain, O. & Boomker, J. (2008). Helminth parasites of Natal-long fingered bats, *Miniopterus natalensis* (Chiroptera: Miniopteridae), in South Africa. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 75: 261-265.
118. Kamiya, T., O'Dwyer, K. Nakagawa, S. & Poulin, R. (2013). What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews*, 89 (2014): 123-134. doi: 10.1111/brv.12046
119. Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., & Poulin, R. (2004). Relationships between parasite abundance and the taxonomic distance among a parasite's host species: An example with fleas parasitic on small mammals. *International Journal for Parasitology*, 34(11), 1289-1297. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2004.08.003>
120. Krischbaum, K., Perkins, S. & Gannon, M. R. (2009). Host-Parasite Interactions of Tropical Bats in Puerto Rico. *Acta Chiropterologica*, 11(1): 157-162.
121. Kunz, T. H., Braun de Torrez, E., Bauer, D., Lobova, T. & Fleming, T. H. (2011). Ecosystem services provided by bats. *Annals of the New York Academy of Sciences*.
122. Lamothe-Argumedo, R. (1997). *Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres*. AGT Editor, S. A. México, D. F. 43 pp.
123. Lamothe-Argumedo, R., García-Prieto, L., Osorio-Sarabia, D. & Pérez-Ponce de León, G. (1997). *Catálogo de la Colección Nacional de Helminths*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. 212 pp.
124. Lent, H., de Freitas, J. F. T. & Proenca, M. C. (1945). Trematodeos de morcegos coleccionados no Paraguay. *Revista Brasileira do Biologia*, 5: 449-507.
125. Lent, H., de Freitas, J. F. T. & Proenca, M. C. (1946). Algunos nematodos de murciélagos coleccionados en el Paraguay. *Revista Brasileira de Biologia*, 6(4): 485-497.
126. Lord, J. S., Parker, S., Parker, F. & Brooks, D. R. (2011). Gastrointestinal helminths of pipistrelle bats (*Pipistrellus pipistrellus*/*Pipistrellus pygmaeus*) (Chiroptera: Vespertilionidae) of England. *Parasitology*, 139: 366-374.

127. Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11(10), 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
128. Lotz, J. M. & Font, W. F. (1983). Review of the Lecithodendriidae (Trematoda) form *Eptesicus fuscus* in Wisconsin and Minnesota. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 50 (1): 83-102.
129. Löwenberg-Neto, P. (2014). Neotropical region: a shapefile of Morrone's (2014) biogeographical regionalisation. *Zootaxa*, 3802 (2): 300.
130. Lunaschi, L. (2002). Tremátodos Lecithodendriidae y Anenterotrematidae de Argentina, México y Brasil. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México, *Serie Zoología* 73 (1): 1-10.
131. Lunaschi, L. (2002). Redescipción y comentarios taxonómicos sobre *Ochoterenatrema labda* (Digenea: Lecithodendriidae), parásito de quirópteros de México. *Anales del Instituto de Biología*, Universidad Nacional Autónoma de México, *Serie Zoología* 73(1): 11-18.
132. Lunaschi, L. (2004). Redescription of *Limatuloides limatulus* (Braun) Dubois, 1964 (Trematoda: Lecithodendriidae), parasite of *Tadarida brasiliensis* (Geof.) (Chiroptera, Molossidae) from Argentina. *Guyana*, 68(1): 102-107.
133. Lunaschi, L. I. (2006). Redescipción y reubicación sistemática del trematodo *Topsiturvitrema verticalia* (Trematoda: Digenea) en una familia nueva. *Revista de Biología Tropical*, 54(3): 1041-1045.
134. Lunaschi, L. I. & Notarnicola, J. (2010). New Host Records for Anenterotrematidae, Lecithodendriidae and Urotrematidae trematodes in bats from Argentina, with redescription of *Anenterotrema liliputianum*. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81: 281-287.
135. Lunaschi, L. I., Urriza, M. & Merlo-Alvarez, V. H. (2003). *Limatum oklahomense* Macy, 1932 in *Myotis nigricans* (Chiroptera) from Argentina and a redescription of *L. umbilicatum* (Velez et Thatcher, 1990) comb. nov. (Digenea, Lecithodendriidae). *Acta Parasitologica*, 48(3): 172-175.
136. Luviano-Hernández, J., Tafolla-Venegas, D., Meléndez-Herrera, E., & Fuentes-Farías, A. L. (2018). Helminths of the murciélago *Macrotus waterhousii* (Chiroptera: Phyllostomidae) in two refuges of low deciduous forest in the municipality of Huetamo, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89, 1315–1321.
137. Macy, R. W. & Rausch, R. L. (1946). Morphology of a new species of bat cestode, *Hymenolepis roudabushi*, and a note on *Hymenolepis christensoni* Macy. *Transactions of the American Microscopical Society*, 65(2): 173-175.
138. Makarikova, T. A. & Makarikov, A. A. (2012). First report of *Potorolepis* Spassky, 1994 (Eucestoda: Hymenolepididae) from China, with description of a new species in bats (Chiroptera: Rhinolophidae). *Folia Parasitologica*, 59(4): 272-278.
139. *Mammal Diversity Database*. (2020). www.mammaldiversity.org. American Society of Mammalogists. Accessed 2020-05-05.
140. Mañe-Garzón, F. & Telias, D. (1965). Un nuevo trematodo del género *Urotrema* de la rata de agua y redescipción de *Urotrema scabridum* Braun, 1900. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 8, 1-9.
141. Marinkelle, C. J. & García-Castañeda, M. R. (1999). A key to the microfilariae of the genus *Litomosoides* (Phylum Nematoda), endoparasites from colombian bats. *Caldasia*, 21(2): 167-173.
142. Marshall, M. E. & Miller, G. C. (1979). Some Digenetic Trematodes from Ecuadorian bats including Five New Species and One New Genus. *Journal of Parasitology*, 65(6): 909-917.
143. Martin, D. R. (1969). Lecithodendriid trematodes from the bat, *Peropteryx kappleri*, in Colombia, including discussions of allometric growth and significance of ecological isolation. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 36, 250-260.

144. Martínez-Salazar, E. A., Medina-Rodríguez, A. J., Rosas-Valdez, R., Del Real-Monroy, M. & Falcón-Ordaz, J. (2020). First record of *Urotrema scabridum* (Platyhelminthes), and new records of helminths of *Tadarida brasiliensis* from Mexican Plateau. *Therya*, 11(2): 181-192.
145. McDonald, G. (2003). *Biogeography*. John Wiley & Sons, Inc. USA 518 pp.
146. Melaun, C., Werblow, A., Busch, M. W., Liston, A. & Klimpel, S. (2014). Bats as Potential Reservoir Hosts for Vector-Borne Diseases. *Bats (Chiroptera) as Vectors of Diseases and Parasites. Facts and Myths*. Springer. 195 pp.
147. Miller, B., Reid, F., Arroyo-Cabrales, J., Cuarón, A.D. & de Grammont, P.C. (2016). *Artibeus jamaicensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2016*: e.T88109731A21995883. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T88109731A21995883.en>.
148. Minaya Angoma, D., Saez Flores, G. M., Chero De La Cruz, J., Cruces Chanchhuaña, C., & Iannacone, J. (2020). Helminth parasites of bats (Chiroptera, Phyllostomidae) in the department of Junin, Peru and check list of records made in Peru. *Revista Del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie*, 22(1), 57–73. <https://doi.org/10.22179/revmacn.22.675>
149. Molin, R. (1861). Il sottordine degli acrofalli ordinato scientificamente secundo e risutamenti delle indagini anatomiche et embriogeniche. *Memorie del Real Istituto di Scienze Lettre ed Arti*, Venezia, 9, 427-633.
150. Moran, P.A.P. (1950) Notes in continuous stochastic phenomena. *Biometrika*, 37, 17–23.
151. Morand, S. & Krasnov, B. R. (2010). *The Biogeography of Host–Parasite Interactions*. Oxford University Press (Vol. 61, Issue 11). <http://www.parasitesandvectors.com/content/4/1/34%5Cnhttp://bioscience.oxfordjournals.org/cgi/doi/10.1525/bio.2011.61.11.12>
152. Morand, S., Krasnov, B. R. & Littlewood, D. T. J. (2015). *Parasite Diversity and Diversification: Evolutionary Ecology Meets Phylogenetics*. Cambridge University Press. UK. 488 pp.
153. Moravec, F. (1982). Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. *Folia Parasitologica*, 29: 119-132.
154. Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, 3782(1): 01-110.
155. Mouillot, D., Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Gaston, K. J., & Poulin, R. (2006). Conservatism of host specificity in parasites. *Ecography*, 29(4), 596–602. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04507.x>
156. Mourao, E. D., Avila, L. dos S. & Lent, H. (2002). Redescricao de *Litomosoides brasiliensis* Almeida, 1936 (Nematoda: Filariidae) Parasito de *Anoura caudifera* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 97(4): 495-499.
157. Munhoz de Mello, E. & da Silva, R. (2017). New record of *Histiostrongylus coronatus* (Nematoda, Molineidae) parasiting bats (Mammalia, Chiroptera) in Brasil. *Neotropical Helminthology*, 11(2): 513-517.
158. Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schifffers, K., & Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
159. Muñoz, P., Fredes, F., Raffo, E., González-Acuña, D., Muñoz, L. & Cid, C. (2011). New Report of parasite-fauna of the fee-tailed bat (*Tadarida brasiliensis*, Geoffroy, 1824) in Chile. *Veterinary Research Communications*, 35: 61-66.
160. Nahhas, F. M., Yang, P. & Uch, S. (2005). Digenetic Trematodes of *Tadarida brasiliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae) and *Myotis californicus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Northern California, U.S.A. *Comparative Parasitology*, 72 (2): 196-199.

161. Nogueira, M. R., de Fabio, S. P. & Peracchi, A. L. (2004). Gastrointestinal helminth parasitism in fruit-eating bats (Chiroptera, Stenodermatidae) from Western Amazonian Brazil. *Revista de Biología Tropical*, 52 (2): 387-392.
162. Noguera-Urbano, E. A & Escalante, T. (2014). Datos geográficos de los murciélagos (Chiroptera) en el Neotrópico. *Revista de Biología Tropical*, 62(1): 201-215.
163. Noronha, D., Vicente J. J. & Printo, R. M. (2002). A survey of new host records for nematodes from mammals deposited in the Helminthological Collection of the Oswaldo Cruz Collection (CHIOC). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(3): 945-949.
164. Notarnicola, J., Jiménez-Ruiz, F. A. & Gardner, S. L. (2010). *Litomosoides* (Nemata: Filarioidea) of Bats from Bolivia with Records for Three Known Species and the Description of a New Species. *Journal of Parasitology*, 96(5): 775-782.
165. NSF. s.f. VertLife Terrestrial. Disponible en: <https://vertlife.org/phylosubsets/>
166. *Nucleotide* [Internet]. Bethesda (MD): National Library of Medicine (US), National Center for Biotechnology Information; 2004 – [cited 2021 April 26]. Available from: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene/>
167. Núñez, I., González-Gaudiano, E. & Barahona, A. (2003). La biodiversidad: historia y contexto de un concepto. *Interciencia*, 28(7): 387-393.
168. Odening, K. (1973). Trematodos de los quirópteros cubanos. *Torreia (Havana)*, 28: 3-24.
169. Okamura, B., Hartigan, A. & Naldoni, J. 2018. Extensive uncharted biodiversity: The parasite dimension. *Integrative and Comparative Biology*, 58(6): 1132-1145.
170. Orme, D., Freckleton, R., Thomas, G., Petzoldt, T., Fritz, S., Isaac, N.J.B. & Pearse, W. (2013). *Caper: comparative analyses of phylogenetics and evolution in R*. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/caper>
171. Oviedo, M. C. (2009). *Nematodos parásitos de murciélagos (Mammalia: Chiroptera) de Entre Ríos, Argentina*. Disponible en: https://www.researchgate.net/profile/Mirna_Oviedo3/publication/301806275_NEMATODOS_PARASITOS_DE_MURCIELAGOS_MAMMALIA_CHIROPTERA_DE_ENTRE_RIOS_A_RGENTINA/links/5729254d08ae057b0a03403c.pdf
172. Oviedo, M. C., Ramallo, G. & Claps, L. E. (2010). Una nueva especie de *Cheiropterionema* (Nematoda, Molineidae) en *Artibeus planirostris* (Chiroptera, Phyllostomidae) en la Argentina. *Inheringia, Sér Zool., Porto Alegre*, 100(3): 242-246.
173. Oviedo, M. C., Ramallo, G., Claps, L. E. & Miotti, D. (2012). A new species of *Biacantha* (Nematoda: Molineidae), a Parasite of the Common Vampire Bat from the Yungas, Argentina. *Journal of Parasitology*, 98(6): 1209-1215.
174. Pagel, M. (1999). Inferring the historical patterns of biological evolution. *Nature*, 401, 877–884.
175. Paradis, E. & Schliep, K. (2019). Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analysis in R. *Bioinformatics* 35(3): 526-528.
176. Park, A. W., Farrell, M. J., Schmidt, J. P., Huang, S., Dallas, T. A., Pappalardo, P., Drake, J. M., Stephens, P. R., Poulin, R., Nunn, C. L., & Davies, T. J. (2018). Characterizing the phylogenetic specialism-generalism spectrum of mammal parasites. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1874). <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2613>
177. Peralta-Rodríguez, J. L., Caspeta-Mandujano, J. M. & Guerrero, J. A. (2012). A New Spiurid (Nematoda) parasite from Mormoopid Bats in Mexico. *Journal of Parasitology*, 98(5): 1006-1009.
178. Pérez-Ponce de León, G., García-Prieto, L. & Mendoza-Garfias, B. (2011). Describing parasite biodiversity: the case of the helminth fauna of wildlife vertebrates of Mexico. *Changing Diversity in Changing Environment*. Grillo, O. (ed.) DOI: 10.5772/1835
179. Pérez-Ponce de León, León-Réganon, V. & García-Vargas, F. (1996). Helminth Parasites of Bats from the Neotropical Region of Mexico. *Bat Research News*, 27(1): 3-6.

180. Pfenning-Butterworth, A., Botero-Cañola, S., & Cressler, C. E. (2021). On the Evolution of Host Specificity: a Case Study of Helminths. *Ecological Society of America*, 69(4), 886–892. <https://doi.org/10.1101/2021.02.13.431093>
181. Pinheiro, M. C., Ribeiro, C. C. D. U., Lourenço, E. C., Landulfo, G. A., Luz, H. R., Famadas, K. M. & Rodrigues, M. L. A. (2013). Survey at bats enteroparasites through centrifugal flotation technique (Mammalia: Chiroptera) in area of tropical forest. *Neotropical Helminthology*, 7(1): 143-147.
182. Poinar Jr, G. (2005). “Nematoda (Roundworms) Introductory Article”. Encyclopedia of Life Sciences. John Wiley & Sons, Ltd. 16362-16365. doi: 10.1038/npg.els.0004132
183. Poulin, R. & Morand, S. (2000). The Diversity of Parasites. *The Quarterly Review of Biology*, 75(3): 277-293.
184. Poulin, R., Krasnov, B. R., Mouillot, D., & Thieltges, D. W. (2011). The comparative ecology and biogeography of parasites. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1576), 2379–2390. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0048>
185. Poulin, R. (2014). Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *International Journal of Parasitology*, 44: 581-589.
186. Presley, S. J., Dallas, T., Klingbeil, B. T. & Willig, M. R. (2015). Phylogenetic signals in host–parasite associations for Neotropical bats and Nearctic desert rodents. *Biological Journal of the Linnean Society*, 116(2): 312–327.
187. Preston, D. L. & Johnson, P. T. J. (2010). Ecological Consequences of Parasitism. *Nature Education Knowledge*, 3(10):47.
188. Ramallo, G., Oviedo, M. & Claps, L. E. (2007). Nematofauna Parásita de Quirópteros de la Provincia de Entre Ríos, Argentina: Informe Preliminar. *Jornadas Argentinas de Mastozoología*, 237, 256.
189. Ramírez-Pulido, J., González-Ruiz, N., Gardner, A. L. & Arroyo-Cabrales, J. 2014. List of Recent Land Mammals of Mexico, 2014. *Special Publications Museum of Texas Tech University*, Number 63.
190. Revell, L. J., Harmon, L. J., & Collar, D. C. (2008). Phylogenetic signal, evolutionary process, and rate. *Systematic Biology*, 57(4), 591–601. <https://doi.org/10.1080/10635150802302427>
191. Revell, L.J. (2014). *Phytools: phylogenetic tools for comparative biology (and other things)*. Available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/phytools>
192. Roberts, L. & Janovy, J. (2005). *Foundations of Parasitology* (7th ed.). McGraw-Hill. ISBN 9780071284585. New York.
193. Rodríguez-Ortiz, B., García-Prieto, L. & Pérez-Ponce de León, G. (2004). Checklist of the helminth parasites of vertebrates in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 52(2): 313-354.
194. Rojas, A. & Guerrero, R. (2007). *Capillaria* sp., isolated from *Desmodus rotundus* (Chiroptera: Phyllostomidae) in Costa Rica. *Mastozoología Neotropical*, 14(1): 101-102.
195. Rossi, P. & Vaucher, C. (2002). *Allintoshius bioccai* n. sp. (Nematoda), a parasite of the bat *Eptesicus furinalis* from Paraguay, and new data on *A. parallintoshius* (Araujo, 1940). *Parassitologia*, 44: 59-66.
196. Russell, A. L., Medellín, R. A. & McCracken, G. F. (2005). Genetic variation and migration in the Mexican free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Molecular Ecology*, 14: 2207-2222.
197. Salgado-Maldonado, G. (2009). *Manual de prácticas de Parasitología con énfasis en helmintos parásitos de peces de agua dulce y otros animales de vida silvestre de México*. Instituto de Biología, UNAM. 56 pp.
198. Salinas-Ramos, V. B., Herrera, L. G., Hernández-Mena, D. I., Osorio-Sarabia, D. & León-Regagnon, V. (2017). Seasonal variation of gastro-intestinal helminths of three bat species in the dry forest of western Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 646-653.

199. Sandground, J. H. (1934). LX.—Description of a species of the Filariid genus *Litomosoides* from *Glossophaga soricina* (Cheiroptera). *Annals and Magazine of Natural History: Series 10*, 14:84, 595-599, DOI: 10.1080/00222933408654934
200. Santos, C. P. & Gibson, D. I. (1998). *Apharyngotrema lenti* n. sp., a new anenterotrematid trematode of the gall bladder of some Amazonian bats, with comments on *Anenterotrema* Stunkard, 1938 and *Apharyngotrema* Marshall & Miller, 1979. *Systematic Parasitology*, 41: 149-156.
201. Santos, C. P. & Gibson, D. I. (2015). Checklist of the Helminth Species of South American Bats. *Zootaxa*, 3937(3):471-499.
202. Saoud, M. F. A. (1964). On a New Trematode, *Tremajoannes buckelyi* gen. et. sp. nov. (Lecithodendriidae) from Central American Bats with some notes on *Phaneropsolus orbicularis* (Diesing, 1850) Braun, (1901). *Journal of Helminthology*, 38: 97-108.
203. Sarmiento, L., Tantaleán, M. & Huiza, L. (1999). Nemátodos parásitos del hombre y de los animales en el Perú. *Revista Peruana de Parasitología*, 14: 9–65.
204. Sayyaf-Dezfuli, B., Giari, L., & Bosi, G. (2021). Chapter Three: Survival of metazoan parasites in fish: Putting into context the protective immune responses of teleost fish. *Advances in Parasitology*, 112: 77-132.
205. Schmid-Hempel, P. (2011). *Evolutionary Parasitology: The Integrated Study of Infections, Immunology, Ecology, and Genetics*. Oxford University Press. USA. 516 pp.
206. Shimalov, V. V., Demyanchik, M. G. & Demyanchik, V. T. (2001). A study of the helminth fauna of the bats (Mammalia: Chiroptera, Vespertilionidae) in Belarus. *Parasitology Research*, 88: 1011
207. Solari, S. (2019). *Natalus mexicanus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019*: e.T123984355A22011975. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2019-2.RLTS.T123984355A22011975.en>.
208. Solari, S. & Martínez-Arias, V. (2014). Cambios recientes en la sistemática y taxonomía de murciélagos Neotropicales (Mammalia: Chiroptera). *Therya*, 5(1): 167-196.
209. Sutton, C. A. & Lunaschi, L. I. (1990). Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica argentina XVI. Digeneos en *Holochilus brasiliensis vulpinus* (Brants) y *Oryzomys flavescens* (Waterhouse) de Argentina y Uruguay. *Neotropica*, 36 (95): 13-22.
210. Sümer, N. & Yildirimham, H. S. (2018). Helminth parasites of the Wiskered Brown Bat, *Myotis aurescens* (Kuzyakin, 1935) (Chiroptera: Vespertilionidae) from Turkey. *Acta Zoologica Bulgarica*, 70 (1): 113-116.
211. Tamsitt, J. R. y Valdivieso, D. (1970). Los murciélagos y la salud pública: Estudio con Especial Referencia a Puerto Rico. *Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana* Agosto, 1970: 122-139.
212. Tantaleán, V. M., Sarmiento, B. L. & Huiza, P. A. (1992). Digeneos (Trematoda) del Perú. *Boletín de Lima*, 80, 47-84.
213. Teeling, E. C., Springer, M. S., Madsen, O., Bates, P., O'Brien, S. J. & Murphy, W. J. (2005). A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science*, 307: 580-584.
214. Teixeira de Freitas, J. F. & Dobbin Jr., J. E. (1960). Notá prévia sobre novo nematódeo Strongyloidea parasito de quiróptero. *Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro*, 4(4): 56-58.
215. Tinnin, D. S., Gardner, S. L. & Ganzorig, S. (2008). Helminths of Small Mammals (Chiroptera, Insectivora, Lagomorpha) from Mongolia with a description of a New Species of Schizorchis (Cestoda: Anoplocephalidae). *Comparative Parasitology*, 75 (1): 107-114.
216. Tkach, V. V., Greiman, S. E., Pulis, E. E., Brooks, D. R., & Bonilla, C. C. (2019). Phylogenetic relationships and systematic position of the enigmatic *Urotrema* Braun, 1900 (Platyhelminthes: Digenea). *Parasitology International*, 70: 118–122. <https://doi.org/10.1016/j.parint.2019.02.003>

217. Travassos, L. (1915). Contribuicoes para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 7: 146-172.
218. Ubelaker, J. E., Specian, R. D. & Duszinsky, D. W. (1979). *Endoparasites*. Faculty of Publications from the Harold W. Manter Laboratory of Parasitology. 677. <http://digitalcommons.unl.edu/parasitologyfacpubs/677>
219. Upham, N. S., J. A. Esselstyn, and W. Jetz. (2019). Inferring the mammal tree: species-level sets of phylogenies for questions in ecology, evolution, and conservation. *PLOS Biology*. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000494>
220. Vargas, M., Martínez, R., Tantaleán, M., Cadenillas, R. & Pacheco, V. (2009). *Tricholeiperia peruensis* n. sp. (Nematoda, Molineidae) del quiróptero *Lophostoma silvicolium occidentalis* (Phyllostomidae) en Tumbes, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 15(2): 23-26.
221. Vaucher, C. & Durette-Desset, M-C. (1980). *Allintoshius baudi* n. sp. (Nematoda: Trichostrongyloidea) parasite du Murin *Myotis aelleni* Baud, 1979 et redescription de *A. tadaridae* (Caballero, 1942). *Revue Suisse de Zoologie*, 87: 37-43.
222. Vaucher, C. & Durette-Desset, M-C. (1999). *Histiostrongylus spineus* n. sp. (Nematoda, Trichostrongylina) parasite de *Phyllotomus discolor* (Chiroptera: Phyllostomidae) et nouvelles données sur les genres *Histiostrongylus* Molin, 1861 et *Parahistiostrongylus* Perez Vigueraz, 1941. *Revue Suisse de Zoologie*, 106(3): 611-620.
223. Vaucher, C. & Durette-Desset, M-C. (1986). Trichostrongyloidea (Nematoda) parasites de Chiroptères néotropicaux I. *Websternema parnelli* (Webster, 1971) n. gen. n. comb. et *Linustrongylus pteronoti* n. gen. n. sp., parasites de *Pteronotus* au Nicaragua. *Revue Suisse de Zoologie*, 93(1): 237-246.
224. Vaughan, T. A., Ryan, J. M. & Czaplewski, N. J. (2015). *Mammalogy* (6th ed.) Jones & Bartlett Learning. USA, 755 pp.
225. Vélez, I. & Thatcher, V. E. (1992). Cinco especies de Lecithodendriidae (Trematoda) en murciélagos de Colombia, incluyendo tres géneros nuevos. *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(1-2):155-164.
226. Vélez, I. & Thatcher, V. E. (1992). *Nudacotyle carollia* sp. nov. (Trematoda, Nudacotyliidae) parásito intestinal de *Carollia perspicillata* L. (Chiroptera) en Colombia. *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(1-2): 69-72.
227. Vicente, J. J., Rodrigues, H. d O., Gomes, D. C. & Pinto, R. M. (1997). Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de Mamíferos. *Revista Brasileira do Zoologia*, 14(Supl. 1): 1-452.
228. Villalobos-Segura, M. C., García-Prieto, L. & Rico-Chávez, O. (2020). Effects of latitudes, host-body size, and host trophic guild on patterns of diversity of helminths associated with humans, wild and domestic mammals of Mexico. *International Journal of Parasitology: Parasites and Wildlife* 13: 221-230.
229. Webb, C. O., Ackerly, D. D., Mcpeek, M. A., Donoghue, M. J., Ackerly, D. D., Mcpeek, M. A., Webb, C., & Donoghue, M. J. (2013). Community ecology. *Choice Reviews Online*, 50(07), 50-3837-50-3837. <https://doi.org/10.5860/choice.50-3837>
230. Whitaker Jr., J. O., Neefus, C. & Kunz, T. H. (1996). Dietary variation in the Mexican Free-tailed bat (*Tadarida brasiliensis mexicana*). *Journal of Mammalogy*, 77(3): 716-724.
231. Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J. A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M., & Stephens, P. R. (2010). Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, 13(10), 1310–1324. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x>

232. Wilson E (1997) Introduction. En Reaka M et al. (Eds.). Biodiversity II. Joseph Henry Press. Washington DC, EEUU. pp. 1-3.
233. Wilson, D. E. & Reeder, DA. M. (2005). *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*, Volume. JHU Press. USA, 2142 pp.
234. Wolfgang, R. W. (1956). An additional note on the distribution of *Biacantha desmoda*. *Canadian Journal of Zoology*, 34(3): 209.
235. Yamaguti, S. (1971). *Synopsis of the Diagenetic Trematodes of Vertebrates*. Keigaku Co. Vol. 1 Tokyo Japan. 1073 pp.
236. Zamora-Gutiérrez, V., Amano, T., & Jones, K. E. (2019). Spatial and taxonomic biases in bat records: Drivers and conservation implications in a megadiverse country. *Ecology and Evolution*, 9: 14130-14141.
237. Zamparo, D., Brooks, D. R. & Tkach, V. (2005). *Urotrema shirleyae* n. sp. (Trematoda: Digenea: Urotrematidae) in *Norops oxylophus* and *N. cupreus* (Squamata: Iguania: Polychrotidae) from the Area de Conservación Guanacaste, Guanacaste, Costa Rica. *Journal of Parasitology*, 91:648–652.
238. Zdzitowiecki, K. & Rutkoska, M. A. (1980). The helminthofauna of bats (Chiroptera) from Cuba. III. A Review of Trematodes. *Acta Parasitologica Polonica*, 26: 201-214.