



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

"Comunidades de helmintos de *Philander opossum* (Mammalia: Didelphidae) en Agua Fría, Chiapas"

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
SARA ANGÉLICA RAMÍREZ CAÑAS

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:
Dra. Rosario Mata López
Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria

COMITÉ TUTORAL:
Dra. Livia Socorro León Paniagua
Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria

M. en C. Luis García Prieto
Instituto de Biología, Ciudad Universitaria

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2016



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

"Comunidades de helmintos de *Philander opossum* (Mammalia: Didelphidae) en Agua
Fría, Chiapas"

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:
SARA ANGÉLICA RAMÍREZ CAÑAS

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS:
Dra. Rosario Mata López
Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria

COMITÉ TUTORAL:
Dra. Livia Socorro León Paniagua
Facultad de Ciencias, Ciudad Universitaria

M. en C. Luis García Prieto
Instituto de Biología, Ciudad Universitaria

MÉXICO, D.F.

FEBRERO, 2016

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/036/16

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **19 de octubre de 2015** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Sistemática** del (la) alumno (a) **RAMÍREZ CAÑAS SARA ANGÉLICA** con número de cuenta **409112948** con la tesis titulada "**Comunidades de helmintos de *Philander opossum* (Mammalia: Didelphidae) en Agua Fría, Chiapas**", realizada bajo la dirección del (la) **DRA. ROSARIO MATA LÓPEZ**:

Presidente: DR. ÁNGEL RODRÍGUEZ MORENO
Vocal: DR. FERNANDO ALFREDO CERVANTES REZA
Secretario: DRA. LIVIA SOCORRO LEÓN PANIAGUA
Suplente: M. EN C. LUIS GARCÍA PRIETO
Suplente: DR. MARIO ANTONI GEORGE NASCIMENTO FAILLA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 18 de enero de 2016

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

MCAA/MJFM/ASR/grf*

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por haberme apoyado académica y económicamente para el desarrollo de esta tesis.

Al Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP-2015) del Posgrado en Ciencias Biológicas (UNAM), por el apoyo económico de la estancia de investigación que realicé en la Universidad Católica de la Santísima Concepción (UCSC), Concepción, Chile.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca de manutención otorgada durante mis estudios de maestría (CVU 545548), y por la beca mixta 2015-2016 otorgada como complemento para realizar la estancia de investigación en la Universidad Católica de la Santísima Concepción (UCSC), Concepción, Chile.

Al proyecto de investigación PAPIIT-UNAM (IN220113) a cargo de la Dra. Rosario Mata López, por el financiamiento para el trabajo de campo de donde se obtuvieron las muestras parasitológicas que se analizaron en esta tesis.

A mi tutora principal: Dra. Rosario Mata López por aceptar la dirección de esta tesis, y por el apoyo académico, moral y económico que me ha brindado en todo momento.

Al M. en C. Luis García Prieto miembro de mi comité tutorial, por el apoyo académico brindado a lo largo de mis estudios de posgrado.

A la Dra. Livia Socorro León Paniagua, por aceptar formar parte de mi comité académico y por sus aportaciones académicas a esta tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradecimientos académicos

A la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por permitirme cursar mis estudios de posgrado.

A mi tutora Dra. Rosario Mata López por la confianza que depositó en mí, por su enorme paciencia durante mi formación y por el apoyo moral que me brindó en todo momento. Agradezco las asesorías y el tiempo que dedicó para que aprendiera la taxonomía de los distintos grupos de helmintos. Admiro el esmero que pone en la formación académica de sus alumnos, mismo que me permitió la asistencia a diversos congresos y simposios, gracias por permitirme vivir estas experiencias. Por último, le agradezco todos los conocimientos que adquirí en el campo y en el laboratorio durante su dirección.

Al M. en C. Luis García Prieto por los artículos científicos que me facilitó, y por todos los comentarios y aportaciones que me hizo para enriquecer esta tesis.

Al Dr. Mario George Nascimento Failla, “profe Mario” por todos los conocimientos que adquirí en la estancia de investigación que me permitieron analizar el material biológico para esta tesis, gracias por permitirme ser parte de su equipo de campo en Chile. Le agradezco todas las atenciones que recibí a mi llegada a Concepción y durante toda la estancia de investigación, y por último agradezco todas las carcajadas que me ocasionó leyendo sus correos. Saludos y abrazos. “Sarita tlacuacha”.

Al Dr. Ángel Rodríguez Moreno por aceptar ser parte de mi jurado, y por el aporte de comentarios e ideas que me permitieron mejorar este trabajo.

A Dra. Livia Socorro León Paniagua por la asesoría en los tutorales, y por la revisión del escrito de la tesis.

Al Dr. Fernando Alfredo Cervantes Reza por aceptar ser parte de mi jurado y por la revisión de la tesis.

A Berenit Mendoza Garfías por la ayuda en el procesamiento y toma de microfotografías de las muestras parasitológicas en Microscopía Electrónica de Barrido para este trabajo.

A mis compañeros del cubículo Uriel, Samantha, Karla y Hansel, y a Jorge Caballero por el apoyo en las colectas de mamíferos que se analizaron en este trabajo.

A la Sra. Magot, Sra. Matilde, Sr. Ángel, Pancho, Marcos Favián y a toda su familia por las atenciones que recibimos en cada uno de los muestreos que realizamos en Agua Fría, Chiapas.

A Fernando González Cisneros por la ayuda en la realización del mapa de la localidad de colecta.

A Hiram López García por la revisión del escrito y los consejos sobre ortografía y gramática.

Agradecimientos personales

A mi madre Ángela Cañas Medina, gracias por apoyar mis decisiones y darme unas alas enormes, gracias por todo el esmero que pusiste por sacar adelante a tus cuatro hijos, esta tesis es el resultado de tu esfuerzo, te amo mamá.

A mis hermanos Araceli, David y Sandra, gracias por sus consejos y su apoyo en los momentos difíciles.

A mi amor Hiram “el negro lindo”, por el amor y apoyo que me ha brindado siempre, gracias por permitirme crecer a tu lado.

A mis sobrinos, Abril y los que están por venir al mudo Enoc y Tamara.

A mi cuñada y cuñados, Diana, Felipe y Roberto.

A mis amigos Uriel, Samantha, Hansel y Berenice, agradezco infinitamente su amistad. Gracias por todas las idas a “El Rey”, por las charlas intensas y por todo el apoyo que recibí de ustedes.

A mi gran amigo Fernando Cisneros, por tenderme la mano siempre en los momentos difíciles, por su comprensión y paciencia.

A mi entrañable amiga Mónica García “More” a quien amo tanto, gracias por todos estos años de amistad.

A mi “vieja” Lacey Lilen, por todas las locuras que compartimos y seguimos compartiendo, gracias por tu valiosa amistad mujer.

A Daniel Botello, gracias por tu amistad y por las charlas magníficas que hemos tenido, te quiero.

Un agradecimiento muy especial a aquellas personas que he olvidado mencionar en estas líneas pero estoy segura de que su apoyo fue de suma importancia para llevar a cabo la realización de esta tesis.

DEDICATORIA

A los campesinos y pescadores de este país...

Ley de vida

*El árbol poderoso comienza en la semilla
y aunque el amor sea profundo y alto
es también mínima la semilla del hombre.*

*El nacimiento del arroyo el polen
el huevecillo de la blanca paloma
la piedra que ha rodado por el monte nevado
desde su pequeñez llegan al mar
al girasol al vuelo interminable
al planeta de nieve que nada detendrá.*

*En la lucha social también los grandes ríos
nacen de los pequeños ojos de agua
caminan mucho y crecen
hasta llegar al mar.*

*En la lucha social también por la semilla
se llega al fruto
al árbol
al infinito bosque que el viento hará cantar.*



Laguna de Santecomapan, Veracruz.

Roque Dalton, 1973

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
Ecología de comunidades de helmintos.....	5
OBJETIVOS.....	7
General.....	7
Particulares.....	7
HIPÓTESIS.....	7
ANTECEDENTES.....	8
Grupos de estudio.....	8
<i>Philander opossum</i>	9
Helmintos.....	10
<i>Registros parasitológicos del género Philander en el Continente</i>	
<i>Americano</i>	10
<i>Ecología de comunidades de helmintos en México</i>	16
<i>Ecología de comunidades de helmintos en mamíferos</i>	16
JUSTIFICACIÓN.....	20
MATERIALES Y MÉTODO.....	20
Localidad de estudio.....	20
Colecta de mamíferos.....	20
Obtención de helmintos.....	21
Determinación taxonómica.....	21
Análisis ecológico.....	24
RESULTADOS.....	25
Registro helmintológico.....	25
Caracterización morfológica de los helmintos.....	26
<i>Duboisella proloba</i>	27
<i>Rhopalias coronatus</i>	31
<i>Stomylotrema vicarium</i>	35
<i>Glossocercus</i> sp.	40
<i>Acanthocephala</i> gen. sp.	45
<i>Cruzia tentaculata</i>	48
<i>Gnathostoma turgidum</i>	53
<i>Heterostrongylus</i> sp.	58
<i>Litomosoides</i> sp.	60

<i>Spirura</i> sp.	63
<i>Turgida turgida</i>	68
Viannaiidae gen. sp.	73
Caracterización de las infecciones.....	76
Análisis ecológico.....	77
a) <i>Análisis de las Infracomunidades</i>	77
<i>Análisis de la diversidad, riqueza y abundancia</i>	77
<i>Aislacionista o interactiva</i>	81
b) <i>Análisis de los componentes de comunidad</i>	81
<i>Curvas de acumulación y rarefacción</i>	81
<i>Análisis de la diversidad, riqueza y abundancia</i>	83
DISCUSIÓN.....	83
Registro helmintológico.....	83
Poblaciones.....	85
Infracomunidades.....	85
Componentes de comunidades.....	87
CONCLUSIONES.....	87
LITERATURA CITADA.....	89

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Metazoarios parásitos del género <i>Philander</i> spp. en América.....	11
Cuadro 2. Comparación de los atributos de las infracomunidades de helmintos en mamíferos.....	18
Cuadro 3. Comparación de patrones de riqueza de los componentes de comunidad de cuatro especies de didélfidos en diferentes localidades.....	19
Cuadro 4. Registro helmintológico de las infracomunidades de helmintos de <i>P. opossum</i> colectadas en marzo de 2013, 2014 y 2015.....	26
Cuadro 5. Distribución geográfica de <i>Stomylotrema</i> spp. considerando las regiones zoogeográficas propuestas por Holt <i>et al.</i> (2013).....	36
Cuadro 6. Especies de insectos registradas como 2° hospedero intermediario de las especies del género <i>Stomylotrema</i>	37
Cuadro 7. Medidas de los ganchos rostelares de los merocercoides de las tres especies de <i>Glossocercus</i> distribuidas en América (Scholz <i>et al.</i> , 2004).....	43
Cuadro 8. Registro de las especies de hospederos intermediarios y definitivos de <i>Glossocercus</i> en México (Ortega-Olivares <i>et al.</i> , 2014).....	44
Cuadro 9. Prevalencia (P, %) y abundancia promedio [A, (d. e. = desviación estándar)] de 12 taxa de helmintos encontrados en 49 <i>P. opossum</i> muestreados en marzo durante tres años consecutivos en la localidad de Agua Fría, Chiapas.....	76
Cuadro 10. Comparación de las prevalencias de <i>R. coronatus</i> , <i>C. tentaculata</i> y <i>Viannaiidae</i> gen. sp. de los años 2013, 2014 y 2015, mediante la prueba de Chi cuadrado con $\alpha = 0, 5$, GL = 1.....	77
Cuadro 11. Atributos de las infracomunidades de helmintos de <i>P. opossum</i> colectados en marzo de 2013, 2014 y 2015 en la localidad de Agua Fría, Chiapas.....	77
Cuadro 12. Resumen del análisis de la varianza de la abundancia basado en permutaciones (PERMANOVA) con base en las similitudes de Bray-Curtis para las infracomunidades de <i>P. opossum</i> después de la transformación de la raíz cuarta y agregando la covariable peso de los hospederos.....	78
Cuadro 13. Resumen del análisis de la varianza basado en permutaciones (PERMANOVA) con base en la distancia euclidiana de la riqueza y abundancia de las infracomunidades de helmintos de <i>P. opossum</i> tomando en cuenta el año de muestreo, peso y sexo del hospedero.....	80

Cuadro 14. Criterios que predicen el establecimiento de comunidades interactivas o aislacionistas propuestos por Kennedy <i>et al.</i> (1986) y Pence (1990).....	81
Cuadro 15. Atributos del componente de comunidad de helmintos de <i>P. oposum</i> colectados en marzo de 2013, 2014 y 2015 en la localidad de Agua Fría, Chiapas.....	83

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Hospedero de estudio, <i>Philander opossum</i>	9
Figura 2. Ubicación de la zona de colecta en localidad Agua Fría, Chiapas. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2012.....	23
Figura 3. Ejemplar adulto de <i>Duboisella proloba</i> , vista lateral.....	29
Figura 4. Microfotografías en MEB de un ejemplar de <i>Duboisella proloba</i>	30
Figura 5. Estructuras morfológicas de <i>Stomylotrema vicarium</i> , vista ventral.....	38
Figura 6. Microfotografía en MEB. Cuerpo completo de <i>Stomylotrema vicarium</i> , vista ventral.....	39
Figura 7. Estructuras morfológicas de <i>Rhopalias coronatus</i> , vista dorsal.....	33
Figura 8. Microfotografías en MEB de <i>Rhopalias coronatus</i>	34
Figura 9. Estructuras morfológicas de <i>Glossocercus</i> sp.....	41
Figura 10. Ganchos rostellares de A- <i>G. auritus</i> , B- <i>G. caribaensis</i> y C- <i>G. cyprinodontis</i> .	42
Figura 11. Proboscis de Acanthocephala gen. sp. (en estadio de cistacanto).....	47
Figura 12. Estructuras morfológicas de <i>Cruzia tentaculata</i>	52
Figura 13. Placas corporales de la región media de un adulto de <i>Gnathostoma turgidum</i>	56
Figura 14. Estructuras morfológicas de una larva de <i>Gnathostoma turgidum</i>	57
Figura 15. Estructuras morfológicas de <i>Heteronrongylus</i> sp.....	59
Figura 16. Estructuras morfológicas de un macho de <i>Litomosoides</i> sp.....	62
Figura 17. Estructuras morfológicas de <i>Spirura</i> sp.....	66
Figura 18. Microfotografías en MEB de un macho y una hembra de <i>Spirura</i> sp.....	67
Figura 19. Estructuras morfológicas de un macho de <i>Turgida turgida</i>	71
Figura 20. Microfotografía en MEB de la cauda de un macho de <i>Turgida turgida</i> , vista ventral.....	72
Figura 21. Estructuras morfológicas de Viannaiidae gen. sp.	75
Figura 22. Distribución acumulativa de los pesos de machos y hembras de <i>P. opossum</i>	78
Figura 23. Análisis de Coordenadas Principales (PCo) donde se visualizan los dos ejes que explican la mayor variación en la abundancia de las infracomunidades y las especies de helmintos que presentaron una correlación de Spearman > 0,05.....	79

Figura 24. Análisis de Coordenadas Principales (PCo) de la riqueza y abundancia de las infracomunidades de hospederos hembras y machos muestreadas en tres años.....	80
Figura 25. Curvas de acumulación de especies de las colectas por año 2013, 2014 y 2015.....	82
Figura 26. Curvas de rarefacción de las colectas por años 2013, 2014 y 2015 obtenidas mediante el modelo matemático Mao Tau.....	82

Ramírez-Cañas, S. A. 2015. "Comunidades de helmintos de *Philander opossum* (Mammalia: Didelphidae) en Agua Fría, Chiapas". Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 104 PP.

RESUMEN. *Philander opossum* o tlacuache cuatro ojos es un marsupial que se distribuye simpátricamente con *Didelphis marsupialis* y *D. virginiana* en el sureste mexicano. Su estudio ha sido enfocado principalmente a su ecología y sistemática. Aun cuando existen diversos estudios en el Continente Americano y en México sobre sus parásitos, el conocimiento que se tiene está lejos de completarse, particularmente a nivel ecológico. En el presente trabajo se describe la helmintofauna de este tlacuache, analizando los atributos poblacionales y descriptores de los niveles jerárquicos infracomunitarios y del componente de la comunidad. Para esto se colectaron 49 organismos los primeros días de Marzo durante tres años consecutivos, mediante el uso de trampas Tomahawk® cebadas con frutas, avena y vainilla. A los hospederos se les practicó un examen parasitológico general para la extracción de sus helmintos, los cuales fueron fijados, preservados, llevados al laboratorio, contados y determinados taxonómicamente mediante su observación en microcopía óptica y microscopía electrónica de barrido. Se registraron 12 taxones de helmintos en total; de éstos, cinco se registraron para la recolecta del 2013, diez para la recolecta de 2014 y ocho para la de 2015. El grupo de helmintos más representado en las tres recolectas fueron los nematodos con siete taxones, le siguieron los trematodos con tres taxones y por último los acantocéfalos y los cestodos con un taxón cada uno. Los helmintos encontrados fueron principalmente estadios adultos que parasitaron el tubo digestivo, los cuales fueron adquiridos por los tlacuaches a través de la ingestión de hospederos intermediarios, o por ingestión de sus estadios infectivos (huevos). Todos los taxa se comportaron como especialistas a nivel subfamilia y sólo *Acanthocephala* gen. sp., el cestodo *Glossocercus* sp. y el digeneo *Stomylotrema vicarium* son considerados accidentales. La predominancia de especies especialistas sugiere que el factor filogenético juega un papel importante para la composición del registro helmintológico en *P. opossum* en la localidad de estudio. En términos generales, las especies más prevalentes y abundantes en las poblaciones de *P. opossum* en la localidad, son *Rhopalias coronatus* y *Cruzia tentaculata*. Aun cuando se desconoce el ciclo de vida de *R. coronatus*, el resultado del análisis poblacional muestra que sus valores altos de abundancia y prevalencia en los tlacuaches hembras y machos, se debe a que éstos ingieren muy frecuentemente los hospederos intermediarios del trematodo. Por otro lado, las prevalencias de las especies que estuvieron presentes en los tres años de muestreo (*R. coronatus*, *C. tentaculata* y *Viannaiidae* gen. sp.) no presentan diferencias significativas; la probabilidad de que *R. coronatus*, *C. tentaculata* y *Viannaiidae* gen. sp. encuentren un *P. opossum* para completar su ciclo de vida es muy alta y

se mantiene constante a lo largo de los años. El análisis ecológico muestra que las especies de helmintos en las infracomunidades presentan una abundancia muy variable, congruente con la distribución sobredispersa que presentan los helmintos. La diversidad de las infracomunidades es baja y no registra grandes fluctuaciones, al igual que la equidad; la dominancia alcanzó valores elevados y fue ejercida por helmintos diferentes a lo largo del tiempo, i.e., *C. tentaculata* en 2013 y *R. coronatus* en 2014 y 2015. El peso de los adultos machos y hembras se distribuye de manera similar y no es un factor importante para el establecimiento de los patrones de riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos en *P. opossum*. De acuerdo con esto, es posible que los hospederos machos y hembras tengan hábitos y dietas similares, y consumen con la misma frecuencia los hospederos que funcionan como intermediarios de *Duboisella prolobo*, *R. coronatus*, *S. vicarium*, *Gnathostoma turgidum*, *Spirura* sp. y *Turgida turgida*. *Glossocercus* sp. y *Acanthocephala* gen. sp. fueron encontrados en un solo hospedero, por lo que en este trabajo se consideran parasitosis accidentales, y su aporte en términos de riqueza y abundancia es secundario para el ensamble de las infracomunidades de helmintos. El análisis del componente de comunidad evidenció comunidades de helmintos depauperadas (con una riqueza que varía de 5 a 10), poco diversas y con un valor bajo de equidad. El factor filogenético, el hábito omnívoro de *P. opossum* y algunos factores ambientales (fenómenos meteorológicos que impactaron la zona como el huracán Bárbara) explican el ensamble de las comunidades de helmintos en *P. opossum* en Agua Fría, Chiapas. En general las comunidades de helmintos en el tlacuache cuatro ojos presentan características tanto de comunidades aislacionistas como de interactivas, la competencia es y ha sido importante para el ensamble de las comunidades de helmintos, sin embargo para demostrar dicha interacción se requiere de otro tipo de estudios (conocer los recursos que aprovechan, la limitación de éstos, la adecuación de cada taxón involucrado, etc.). Finalmente, este trabajo es el primero que incluye análisis ecológicos integrales sobre helmintos de mamíferos silvestres, por lo que constituye la base para futuros estudios que pretendan explicar los patrones de riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos de mamíferos.

ABSTRACT. *Philander opossum* (four-eyed opossum) is sympatrically distributed with two other marsupials, *Didelphis marsupialis* and *D. virginianus* in the southeastern Mexico. Most of the research on this didelphid species has been focused on its ecology and systematics. Although some studies of the opossum's parasite fauna have already been made in the Americas, specifically in Mexico, the knowledge about it is far to be completed, mainly on the ecological aspect. In the present study, the helminth fauna of *P. opossum* is recorded, analyzing the population and descriptor features at levels of infracommunity and component of community. Forty nine opossums were collected during the first days of March during three consecutive years, using Tomahawk® traps baited with fruit, oatmeal and vanilla. Hosts were examined for helminths; parasites were counted in situ, fixed, preserved, and taxonomically determined by the use of compound microscopy and scanning electronic microscopy (SEM). A total of 12 taxa were recorded; 5 in the 2013 sample, 10 in 2014 sample and 8 in 2015 sample. The most representative helminth group in the three samples was the nematodes with 7 taxa, followed by trematodes with 3 taxa and, finally, the acantocephalans and cestodes with 1 taxon each. Helminths found were mainly adult stages and the digestive tract was the most parasitized habitat. The structuring factor of the helminth fauna in this didelphid species is the diet; mainly by the ingestion of intermediate hosts or infective stages (eggs). The majority of the species found are considered specialist at subfamily level and only three taxa: Acanthocephala gen. sp., the tapeworm *Glossocercus* sp. and the digenean *Stomylotrema vicarium*, are accidental parasites. The predominance of specialist species of helminths suggests that the phylogenetic factor is important for the composition of the helminthological community in *P. opossum* in the studied locality. In general, the most prevalent and abundant species in the samples of *P. opossum* were the trematode *Rhopalias coronatus* and the nematode *Cruzia tentaculata*. The life cycle of *R. coronatus* is unknown; however, the result of the population analysis shows that the highest values of abundance and prevalence among male and female opossums is due to the frequent ingestion of the intermediate hosts of this helminth species. On the other hand, the prevalence of helminth species present in the three years of sampling (*R. coronatus*, *C. tentaculata* and Viannaiidae gen. sp.) did not show significant differences; so, the probability that *R. coronatus*, *C. tentaculata* or Viannaiidae gen. sp. parasitize an individual host is higher and constant among the years. The ecological analysis shows that the helminth species at infracommunity level have a variable abundance, consistent with the over-dispersed distribution of the helminths. The diversity of infracommunities was low and did not show large fluctuations, as evenness; high dominance values were showed by different helminth taxa in the three sampled years, i.e., *C. tentaculata* in 2013 and *R. coronatus* in 2014 and 2015. The weight of the male and the female individuals was equally distributed in the samples and this factor was not important

for the establishment of richness and diversity patterns in *P. opossum* helminth communities. According to this, male and female hosts share habits and diets, consuming the intermediary hosts of *Duboisella proloba*, *R. coronatus*, *S. vicarium*, *Gnathostoma turgidum*, *Spirura* sp. and *Turgida turgida* with the same frequency. *Glossocercus* sp. and Acanthocephala gen. sp. were found in a single host, because of this, they are considered accidental parasites in this study, and its contribution in terms of richness and abundance is secondary to the assembly of helminth infracommunities. The community component analysis showed that helminth communities are depauperated (with a richness ranging from 5 to 10), with poor diversity and low value of equitativity. Phylogenetic factors, the omnivorous diet of this didelphid species and environmental factors (p. e., meteorological phenomena influencing the locality, such as hurricane Barbara) explain the assembly of the helminth communities of *P. opossum* in Agua Fría, Chiapas. Generally communities helminths in the opossum four eyes exhibit as much isolationist communities and interactive, competition is and has been important for the ensablé communities helminth yet to demonstrate that interaction is required other studies (knowing the resources advantage, the limitations of these, the suitability of each taxon involved, etc.). Finally, this study is the first to include comprehensive ecological analysis of helminths of wild mammals, which forms the basis for future studies seeking to explain the patterns of richness and diversity of helminth communities of mammals.

INTRODUCCIÓN

Ecología de comunidades de helmintos

La interacción parásito-hospedero es una de las relaciones simbióticas más exitosas y más extendidas en la naturaleza. Prácticamente ningún ser vivo se ve libre de alguna forma de parásito a lo largo de su vida, incluso rara vez estos parásitos son víctimas de otros parásitos en un tipo de relación llamada hiperparasitismo (Price, 1980). Durante mucho tiempo estas interacciones pasaron prácticamente desapercibidas, sin embargo poco a poco, los estudios sobre esta interacción interespecífica han hecho evidente el impacto que tiene sobre las poblaciones de sus hospederos. En la actualidad existen muchos estudios que abordan el tema del parasitismo en diferentes grupos de vertebrados, evidenciando su importancia ecológica, evolutiva y zoonosológica. Particularmente, el estudio de las helmintiasis ha sido enfocado principalmente a la taxonomía y sistemática, y muy pocos son los estudios que abordan su dinámica ecológica. A pesar de que el estudio de la ecología de helmintos se inició desde los 30'S con la academia rusa, el conocimiento de esta área de la helmintología está prácticamente en desarrollo. Fue quizás Crofton (1971 a, b) quien empezó el estudio cuantitativo de la dinámica poblacional de helmintos, y posteriormente fue gracias al trabajo de Holmes (1961, 1962), que se empezó a abordar el estudio cuantitativo de las comunidades de helmintos.

Los helmintos tienen un hábitat que no es continuo, es decir, los hospederos representan parches de hábitats disponibles, esto hace que su distribución no sea continua, si no que se encuentren de manera sobredispersa en los hospederos, lo cual implica que muchos individuos hospederos alberguen pocos o ningún helminto y que pocos individuos hospederos alberguen muchos helmintos (Anderson & Gordon, 1982; Schalk & Forbes, 1997). Muchos factores son los que actúan para generar este patrón de distribución, por ejemplo, la heterogeneidad en la susceptibilidad y exposición del hospedador a la infección, la respuesta inmunológica a la infección y la condición hormonal por mencionar algunos (Anderson & Gordon, 1982; Schalk & Forbes, 1997). Las poblaciones de helmintos no son diferentes a otras poblaciones biológicas, y la población en helmintología se define como todos los individuos de una especie de helminto en particular en un espacio y tiempo determinado (Bush *et al.*, 1997).

Dos preguntas han sido centrales para el estudio de las comunidades de helmintos: ¿Las comunidades de helmintos muestran patrones predecibles (estructura)?, es decir, ¿existen patrones de co-ocurrencia de especies, riqueza, abundancia relativa y uso de los recursos?, o ¿es un conjunto aleatorio?, si existe una estructura, ¿cuáles son los procesos que la generan? Para resolver estas preguntas, los estudios de las comunidades de helmintos se han organizado en niveles jerárquicos: infracomunidad, componente de comunidad y la supracomunidad (Bush *et al.*, 1997). Estos niveles jerárquicos permiten el estudio de los patrones y procesos

de estructuración que operan en diversas escalas espaciales y temporales, ya que los mecanismos que operan en una escala podrían generar patrones que pueden ser detectados solamente en una escala diferente (Poulin, 1997). Los niveles jerárquicos van desde los helmintos dentro de un hospedero individual a todas las formas larvarias de las especies de helmintos que explotan diversas especies de hospederos a través de su rango de distribución geográfica. El nivel más bajo, que corresponde al de infracomunidad, se forma por procesos ecológicos locales, que actúan durante periodos cortos de tiempo (máximo la vida del hospedero) y es en este nivel donde ocurren las interacciones entre las diferentes especies de helmintos y entre el helminto y el hospedero. Es en el nivel de la infracomunidad donde las interacciones y factores ambientales influyen la distribución y abundancia de helmintos en una comunidad.

Holmes y Price (1986) han reconocido dos tipos de comunidades: “comunidades aislacionistas” y “comunidades interactivas”. Una comunidad aislacionista se ajusta a los siguientes supuestos que han sido basados principalmente en dos hipótesis (hipótesis de la concentración de la población e hipótesis de la respuesta individualista): a) son comunidades no equilibradas e insaturadas, debido a su baja tasa de transmisión y b) las especies de la comunidad se encuentran dispersas, son individualistas e insensibles a la presencia de otros gremios (Pence, 1990; Bush *et al.*, 1997). En tanto una comunidad interactiva se ajusta a los supuestos (basados principalmente en la hipótesis de la competencia): a) son comunidades equilibradas, donde los parásitos tienen altas tasas de transmisión, b) la competencia es y ha sido importante para el ensamble de la comunidad y d) las repuestas individualistas son débiles (Pence, 1990; Bush *et al.*, 1997). Por su parte, Kennedy *et al.* (1986) establecen los criterios que podrían predecir el establecimiento de comunidades aislacionistas o interactivas empleando las diferencias entre las comunidades de helmintos de peces de agua dulce y aves acuáticas, estos criterios incluyen a) la complejidad del tracto digestivo, b) la vagilidad del hospedero, c) la especialización de la dieta, d) la selectividad de las presas que podrían ser hospederos intermediarios de los helmintos y d) la exposición de los hospederos a helmintos de ciclo de vida directo.

El nivel de componente de comunidad es un subconjunto de la helmintofauna de una especie de hospedero a lo largo de su distribución geográfica y tiene mayor duración que las infracomunidades. Diferentes componentes de la comunidad de la misma especie de hospedero pueden compartir especies de helmintos, pero esto sucede muy ocasionalmente. Los componentes de comunidades se encuentran en la interfaz entre diferentes helmintofaunas, por ejemplo una nueva especie de parásito adquirida de otra especie de hospedero, está presente en un primer momento en un solo componente de la comunidad de helmintos de una especie de hospedero; con el tiempo esta especie que se adquirió, puede extenderse a otros componentes de comunidad en el intercambio de individuos que se dan

en las poblaciones del hospedero, y en el tiempo evolutivo se podría efectuar el evento de host-switching (Poulin, 1997). Un estudio del componente de comunidad comprende, entre otros aspectos, el análisis de su composición taxonómica, su riqueza específica (número de especies presentes), su equidad y diversidad. Esta última estima la relación entre la riqueza específica y la abundancia relativa de las especies (equidad o uniformidad) en la comunidad. Estos descriptores pueden ser medidos tanto a nivel de infracomunidad como de componente de comunidad. Por último, el nivel supracomunitario incluye todas las fases de vida de los parásitos que se encuentran en un ecosistema e incluye todos los posibles hospederos (intermediarios, paraténicos, vectores y definitivos) y sus fases de vida libre (Bush *et al.*, 1997). Un estudio a esta escala implicaría un muestreo exhaustivo, por lo cual en este nivel los estudios son prácticamente nulos.

OBJETIVOS

General

Analizar las comunidades de helmintos que parasitan a la especie de didélfido *Philander opossum* en la localidad de Agua Fría, Chiapas, con base en atributos tales como riqueza, dominancia, similitud, diversidad y equidad.

Particulares

1. Determinar el registro helmintológico de *P. opossum* en Agua Fría, Chiapas.
2. Caracterizar los niveles de infección registrados para cada especie de helminto parásito en *P. opossum* en la localidad de Agua Fría, Chiapas.
3. Analizar las Infracomunidades y el Componente de comunidad de helmintos de *P. opossum*.
4. Contribuir al conocimiento de los helmintos de *P. opossum*.
5. Analizar los efectos del parasitismo en machos y hembras de *P. opossum*.
6. Incrementar el registro de didélfidos y sus helmintos en Colecciones Científicas Nacionales de la UNAM: El Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" (MZFC) y la Colección Nacional de Helmintos (CNHE).

HIPÓTESIS

Ho: La estructura de las comunidades de helmintos de *P. opossum* en la localidad de Agua Fría, Chiapas en la estación seca varía entre los años debido a la influencia de cambios ambientales dados por fenómenos naturales.

Ha: La estructura de las comunidades de helmintos de *P. opossum* en la localidad de Agua Fría, Chiapas en la estación seca se mantiene entre los años aún a pesar de los cambios ambientales dados por fenómenos naturales.

ANTECEDENTES

Grupos de estudio

Los marsupiales son un grupo de mamíferos que se caracterizan por tener un desarrollo intrauterino muy corto que es completado en el exterior de la madre (Vaughan *et al.*, 2000). Este grupo de mamíferos se encuentra representado por dos subgrupos principalmente: los australianos (Australidelphia) con cinco órdenes: Dasyuromorphia, Diprodontia, Microbiotheria, Notoryctemorphia, Peramelemorphia; y los americanos (Ameridelphia) con dos órdenes: Didelphimorphia y Pauciturbeculata (Arcangeli-Álvarez, 2010). Un total de 22 familias y aproximadamente 292 especies se encuentran distribuidas en estos órdenes (Clutton, 2010). En el Continente Americano están representados por dos familias: Didelphidae, representada por 12 géneros: *Didelphis*, *Philander*, *Metachirus*, *Lutreolina*, *Chironectes*, *Marmosa*, *Monodelphis*, *Lestodelphys*, *Caluromys*, *Caluromysiops*, *Glironia* y *Dromiciops*, y la familia Caenolestidae, constituida por tres géneros *Caenolestes*, *Lestoros* y *Rhyncholestes* (Kirsch, 1977).

En México el orden Didelphimorphia está representado por 8 especies de la familia Didelphidae (5 especies y 4 géneros): *Chironectes*, *Metachirus*, *Didelphis* y *Philander*. Las tres especies terrestres distribuidas en México pertenecen a los dos últimos géneros: *Didelphis virginiana*, *D. marsupialis* y *Philander opossum*, las cuales se distribuyen simpátricamente en el Sureste Mexicano (Ceballos *et al.*, 2005). Para el género *Philander*, Castro-Arellano *et al.* (2000) reconocen sólo tres especies: *P. andersoni* (Sudamérica), *P. mcilhenny* (Sudamérica) y *P. opossum* (Centroamérica y Sudamérica). Por su parte, Castro-Arellano *et al.* (2000) mencionan para *P. opossum*, 8 subespecies en el Continente Americano: *P. o. azaricus*, *P. o. canus*, *P. o. frenatus*, *P. o. fuscogriseus*, *P. o. melanurus*, *P. o. opossum* y dos aún no descritas, una distribuida en el delta del Orinoco en Venezuela y la otra distribuida en el norte de Colombia. Sin embargo, en México Ceballos *et al.* (2005), refiere a la subespecie que se distribuye en México como *Philander opossum pallidus*.

Philander opossum

Nombres comunes: Tlacuache de cuatro ojos, Ratón tlacuache gigante, Zorrito de árbol, ooch (Maya Lacandón), uc c'o (Maya Tzeltal) (Fig. 1).

El tlacuache de cuatro ojos, como comúnmente se le conoce, es un marsupial que se encuentra distribuido en la región Neotropical, su distribución va desde el centro-este de México hasta en noroeste de Argentina (Redford & Eisenberg, 1992). En México se distribuye desde centro de Tamaulipas, a lo largo de la llanura costera del Golfo de México y hasta Yucatán, incluyendo el este de San Luis Potosí, norte y este de Hidalgo, noroeste de Puebla, Veracruz, la parte norte y este de Oaxaca y Chiapas (Castro-Arellano *et al.*, 2000; Ceballos *et al.*, 2005). Esta especie habita principalmente en bosque tropical perennifolio y bosque tropical subcaducifolio, pero también invade tierras de cultivo, asociado principalmente a zonas húmedas y arroyos (Handley, 1976; Charles-Dominique, 1983; Eisenberg, 1989).

Philander opossum es un marsupial de tamaño pequeño si se compara con las otras especies de marsupiales terrestres. La coloración del dorso del cuerpo es gris y las partes ventrales son de color blanco amarillento a naranja (Castro-Arellano *et al.*, 2000). La cara es oscura, casi negra en algunos individuos, ésta contrasta con sus supraorbitales blancos. La parte inferior de las mejillas y la barbilla son de color blanco cremoso. La base de la cola se encuentra cubierta de pelo gris pálido, pero la parte restante es desnuda y bicolor (Ceballos *et al.*, 2005). Las hembras presentan un marsupio que se tiñe de color naranja si ha tenido crías y los machos presentan un escroto de color negro (Emmons & Feer, 1990; Pérez-Hernández *et al.*, 1994). Es una especie nocturna y terrestre y es más ágil que los miembros que pertenecen al género *Didelphis*, ya que los individuos de la especie son hábiles trepando árboles, empleando el estrato bajo e intermedio de la vegetación (Ceballos *et al.*, 2005). Los individuos de la especie son generalmente solitarios, pero no territoriales. La extensión de su ámbito hogareño depende de la disponibilidad de los recursos. Construye nidos de hojas secas en las oquedades de los árboles o sus ramificaciones, árboles huecos o troncos caídos y palmeras. El tlacuache cuatro ojos es una especie que se reproduce todo el año, se han reportado crías en los meses de marzo, abril, junio y octubre, y las camadas varían de 4-8 crías (Ceballos *et al.*, 2005).

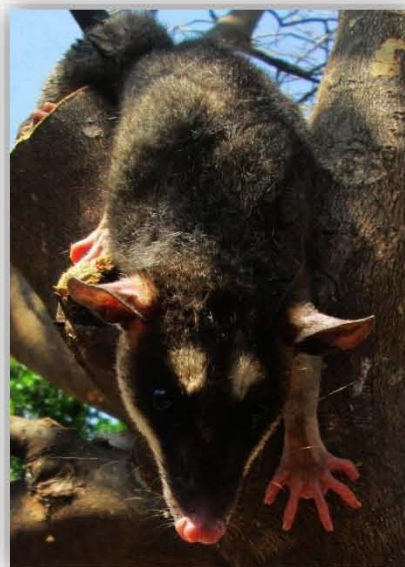


Figura 1. Hospedero de estudio, *Philander opossum*.

Philander opossum se ha registrado como omnívoro (carnívoro, frugívoro e insectívoro). Se alimenta de frutos (ciruelas, chicozapote, mango, maíz), néctar, cangrejos, ranas, insectos, caracoles, lombrices de tierra, pequeñas aves y mamíferos; sin embargo algunos estudios han evidenciado que *P. opossum* consume en mayor proporción frutos en la estación de lluvias e insectos en la estación de secas (Clemente, 1994). Este marsupial es una especie común, por lo que se encuentra en la categoría de Preocupación Menor de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (La Lista Roja de la UICN de Especies Amenazadas. Versión 3.1, 2012). En México el tlacuache cuatro ojos no se lista en ninguna categoría de riesgo en la NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010).

Helminetos

México posee a nivel mundial el 50% de los órdenes de mamíferos y el 29.4% de las familias, 15.7% de los géneros y 10.4% de las especies del continente Americano; de éstas, en 136 especies de mamíferos (26% del total) se han registrado 339 taxones de helmintos, mientras que para protozoarios y artrópodos los registros son muy escasos. De los grupos de mamíferos que han sido estudiados bajo el enfoque helmintológico, los marsupiales constituyen el grupo mejor estudiado, específicamente las especies de didélfidos *D. marsupialis*, *D. virginiana* y *P. opossum* (García-Prieto *et al.*, 2012). Desde esta perspectiva, la amplia distribución de estas especies de didélfidos terrestres, ha hecho que los estudios parasitarios sean numerosos y hayan sido realizados por diversos autores en México (García-Prieto *et al.*, 2012) y en el Continente Americano (Correa, 1894; Shaw & Lainson, 1969; Thatcher, 1970 a, b; Correa *et al.*, 2003; Rivillas *et al.*, 2004; Tantaleán *et al.*, 2004; Guglielmone & Nava, 2005; Reyes & Arrivillaga, 2009; Tantaleán *et al.*, 2010; Pinto *et al.*, 2011 y Luz *et al.*, 2013). Cabe mencionar que la mayoría de estos estudios son sólo registros puntuales de los parásitos que presentan las especies de didélfidos arriba mencionados, por lo que es evidente que el conocimiento sobre los metazoarios parásitos asociados a marsupiales mexicanos está lejos de ser completado.

Registros parasitológicos del género Philander en el Continente Americano

En América los estudios de protozoarios, helmintos y artrópodos que parasitan al género *Philander* son escasos; la mayor parte de esta información proviene de muestreos aislados que registran la presencia de un parásito en un hospedero individual. Hasta ahora se han registrado 60 taxones de parásitos en *Philander* spp. a lo largo de su distribución (Cuadro 1). Todos estos estudios parasitológicos se han realizado en sólo dos especies: *P. opossum* y *P. andersoni*, la primera especie es la más estudiada gracias a su amplia distribución a lo largo del continente, aun cuando existen dos especies más para el género. La segunda especie con mayor

distribución geográfica dentro del género es *P. andersoni*, de la cual se encontró solo un registro.

De los 60 registros de parásitos en *Philander*, ocho pertenecen al grupo de los protozoarios, 21 a platelmintos (tres de cestodos y 18 de trematodos), dos a acantocéfalos, 22 taxones de nematodos, tres de ácaros, tres de piojos y uno de crustáceos. Tres de los 60 taxones fueron registrados como larvas, tratándose de helmintos: uno de nematodos, uno de cestodos y uno de pentastómidos. Con base en su ciclo de vida, se ha sugerido que las larvas de nematodos usan el hábitat donde se encontraron como parte de su migración al hábitat donde se desarrollarán hasta la etapa adulta (*Gnathostoma* sp., y *Gnathostoma turgidum*), y la larva de cestodo (*Luehella* sp.) usa a *Philander* como hospedero paraténico (Correa, 1984).

La escasa cantidad de información que se ha generado, indica que es necesario realizar estudios parasitológicos en las localidades en donde se distribuyen *P. frenatus* y *P. mcilhennyi*, lo cual incrementaría el conocimiento de la diversidad de parásitos tanto para el género *Philander*, como para los marsupiales, los mamíferos y la biodiversidad en general en el Continente Americano.

Cuadro 1. Metazoarios parásitos del género *Philander* spp. en América. * larvas; ‡ registro en heccs; () referencia y SH: registro sin hábitat.

TAXA	HÁBITAT	LOCALIDAD
APICOMPLEXA		
<i>Cyclospora</i> sp.	SH	‡Costa Rica: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, “REBAMB” (Chinchilla-Carmona <i>et al.</i> , 2013).
<i>Hepatozoon</i> sp.	SH	‡Costa Rica: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, “REBAMB” (Chinchilla-Carmona <i>et al.</i> , 2013).
<i>Eimeria</i> sp.	SH	‡Costa Rica: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, “REBAMB” (Chinchilla-Carmona <i>et al.</i> , 2013).
<i>Sarcocystis</i> sp.	SH	México: Veracruz: Estación de Biología tropical “Los Tuxtlas”, Ejido Lázaro Cárdenas (Cañeda-Guzmán, 1997). ‡Costa Rica: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes “REBAMB” (Chinchilla-Carmona <i>et al.</i> , 2013).
<i>Sarcocystis garnhami</i>	SH	Brasil (Shaw & Lainson, 1969).
SARCOMASTIGOPHORA		
<i>Endolimax</i> sp.	SH	‡Costa Rica: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, “REBAMB” (Chinchilla-Carmona <i>et al.</i> , 2013).
EUGLENOZOA		
<i>Leishmania amazonensis</i>	Piel	Brasil: Amazonas (Reyes & Arrivillaga., 2009).
<i>Trypanosoma cruzi</i>	Sangre	Brasil: Río de Janeiro (Fernandes <i>et al.</i> , 1998). México: Veracruz: Ejido Lázaro Cárdenas (Cañeda-Guzmán, 1997).

Cuadro 1. Continuación.		
TAXA	HÁBITAT	LOCALIDAD
PLATYHELMINTHES		
Cestoda		
<i>Proteocephalinae</i> gen. sp.	Intestino	México: Veracruz: Estación de Biología tropical “Los Tuxtlas”, Tlacotalpan (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012).
<i>Longisoma marsupialis</i>	Intestino delgado	México: Veracruz: Playa escondida, Estación de biología tropical “Los Tuxtlas” y Laguna escondida (Cañeda-Guzmán, 1997).
* <i>Lueheella</i> sp.	Músculos pectorales y tejido subcutáneo	Brasil: Mato Grosso (Salobra) (Correa., 1984).
Trematoda		
<i>Amphimerus caudalitensis</i>	Intestino	México: Veracruz: Laguna Escondida, San Andrés Tuxtla (Cañeda-Guzmán, 1997).
<i>Amphimerus guayaquilensis</i>	Vesícula biliar, hígado y ductos biliares de	Colombia: Bajo Calima y Municipio de Buenaventura (Rivillas <i>et al.</i> , 2004).
<i>Amphimerus rugarupa</i>	SH	Perú (Kifune & Uyema, 1981).
<i>Amphimerus neotropicalis</i>	Ductos Pancreáticos, Ductos biliares y vesícula biliar	Costa Rica: Río Grande de Atenas, Alajuela (Caballero <i>et al.</i> , 1963). Colombia: Buga, Villa Carmelo y Valle (Thatcher, 1970a).
<i>Amphimerus pricei</i> (= <i>Opisthorchis pricei</i>)	Conductos biliares e Hígado	Panamá (Foster, 1939).
<i>Amphimerus vallecaucensis</i> (= <i>Amphimerus minimus</i>)	Ductos biliares y vesícula biliar	Colombia: Buga y Valle (Thatcher, 1970a).
<i>Duboisella proloba</i>	Intestino	México: Tabasco: Río Oxolotán (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Perú (Miyazaki <i>et al.</i> , 1978).
<i>Paragonimus mexicanus</i>	Pulmones	México: Tabasco: Río Oxolotán (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Veracruz: Estación de Biología Los Tuxtlas y Laguna Escondida (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012).
<i>Paragonimus amazonicus</i>		Perú (Miyazaki <i>et al.</i> , 1978).
<i>Philandrophilus magnacirrus</i>	Vesícula biliar	México: Veracruz: Ejido Lázaro Cárdenas y San Andrés Tuxtla (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Panamá: Cerro Azul (Thatcher, 1970 b).
<i>Plagiorchis didelphidis</i>		Perú (Kifune & Uyema, 1981).
<i>Podospathalum pedatum</i>	Intestino	Perú: Camino a El Paujil, km 35 de la carretera Iquitos-Nauta (Tantaleán <i>et al.</i> , 2010).

Cuadro 1. Continuación.		
TAXA	HÁBITAT	LOCALIDAD
<i>Rhopalias baculifer</i>	Intestino	México: Veracruz: Lago de Catemaco (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Colombia: Bajo Calima y Municipio de Buenaventura (Rivillas <i>et al.</i> , 2004). Costa Rica: Alajuela (Haverkost & Gardner, 2008).
<i>Rhopalias caucensis</i>	Duodeno	Colombia: Bajo Calima y Municipio de Buenaventura (Rivillas <i>et al.</i> , 2004).
<i>Rhopalias caballeroi</i>	Intestino	Perú: Huanuco (Haverkost & Gardner, 2008). Colombia (Haverkost & Gardner, 2008).
<i>Rhopalias coronatus</i>	Intestino	México: Veracruz: Ejido Lázaro Cárdenas y Estación de Biología Los Tuxtlas (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Bolivia: Departamento Santa Cruz (Haverkost & Gardner, 2008). Brasil (Potkay, 1977). Costa Rica: Cariari (Siebert, 1970).
<i>Rhopalias horridus</i>	SH	Brasil (Potkay, 1977). Perú (Miyazaki <i>et al.</i> 1978).
<i>Rhopalias macracanthus</i>	Intestino	México: Veracruz: Ejido Lázaro Cárdenas, Estación de Biología Los Tuxtlas y Laguna Escondida (Cañeda-Guzmán, 1997). Bolivia: Departamento Santa Cruz (Haverkost & Gardner, 2008). Costa Rica: Cariari (Siebert, 1970).
ACANTHOCEPHALA		
<i>Oligacanthorhynchus microcephalus</i> (= <i>Oligacanthorhynchus tortuosa</i>)	Intestino	México: Tabasco: Río Oxolotán (Prado-Ancona, 1993). Veracruz: Playa Escondida (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012), Los Tuxtlas (Prado-Ancona, 1993; Cañeda-Guzmán, 1997). Chiapas: Agua Fría, Cascadas de Agua Azul (Acosta-Virgen <i>et al.</i> , 2015).
<i>Porrorchis nickoli</i>	Intestino	México: Chiapas: Cascadas de Agua Azul (Prado-Ancona, 1993). Veracruz: Estación de Biología Los Tuxtlas (Prado-Ancona, 1993), Laguna Escondida y Playa Escondida (Cañeda-Guzmán, 1997; Salgado-Maldonado & Cruz-Reyes, 2002). Tabasco: Río Oxolotán (Salgado-Maldonado & Cruz-Reyes, 2002).
NEMATODA		
<i>Ancylostoma</i> sp.	SH	‡Costa Rica: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes “REBAMB” (Chinchilla-Carmona <i>et al.</i> , 2013).
<i>Aspidodera</i> sp.	Intestino grueso	Perú: Ex Petroleros, km 39.8 de la carretera Iquitos-Nauta (Tantalcán <i>et al.</i> , 2010).

Cuadro 1. Continuación.		
TAXA	HÁBITAT	LOCALIDAD
<i>Aspidodera subulata</i>		Brasil: Espírito Santo (Municipio Santa Teresa) (Pinto <i>et al.</i> , 2011).
<i>Cherylia guyanensis</i>	Tejido subcutáneo conjuntival del cuello ventral y músculo	Guyana Francesa: Cayenne (Houin, 1985).
<i>Cruzia tentaculata</i>	Intestino	México: Veracruz: Ejido Lázaro Cárdenas, Estación de Biología Los Tuxtlas y Laguna Escondida (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Brasil: Río de Janeiro (Glicério) (Correa <i>et al.</i> , 2003).
* <i>Gnathostoma</i> sp.	Hígado y mesenterios	México: Oaxaca: Presa Presidente Miguel de La Madrid (Cerro de Oro). (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Veracruz: El Jobo, El Pichal, La Virgen y Tlacotalpan (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012).
<i>Gnathostoma turgidum</i>	Hígado	México: Oaxaca: Presa Presidente Miguel Alemán (Temascal) (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012).
<i>Globocephalus masupialis</i>	Intestino delgado	Brasil: Río de Janeiro (Teixeira de Freitas & Lent, 1936).
<i>Gongylonema mexicanum</i>	Estómago	México: Veracruz: Ejido Lázaro Cárdenas y Laguna Escondida. (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012).
<i>Macielia peracchii</i>	Intestino	Brasil: Río de Janeiro (Itaguaí) (Grisi & Castro, 1973).
<i>Physaloptera</i> sp.	Estómago	Perú: Loreto, km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (Tantaleán <i>et al.</i> , 2010). Brasil: Pará (Belem) (Pinto <i>et al.</i> , 2011).
<i>Skrjabinothylax philanderi</i> (= <i>Cortiamosoides philanderi</i>)	Cavidad peritoneal	Colombia: Volcanes Caparrapí, Provincia de Cundinamarca (Caballero, 1947). Panamá (Caballero, 1947).
<i>Spirura guianensis</i>	Esófago	Brasil: Río de Janeiro (Macaé: Serra dos Órgãos) (Amato <i>et al.</i> , 1976).
<i>Subulura lanigeri</i>	Intestino grueso	Panamá (Foster, 1939).
<i>Turgida turgida</i>	Intestino	México: Chiapas: Tonalá Veracruz: Estación de Biología Los Tuxtlas y Laguna Escondida (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012). Perú: San Lucas, km 43 de la carretera Iquitos-Nauta (Tantaleán <i>et al.</i> , 2010).
<i>Trichuris</i> sp.	Intestino grueso	Perú: km 28.8 de la carretera Iquitos-Nauta (Tantaleán <i>et al.</i> , 2010). Brasil: Sao Pablo (Municipio de Lorena) (Pinto <i>et al.</i> , 2011). ‡Costa Rica: Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes "REBAMB" (Chinchilla-Carmona <i>et al.</i> , 2013).

Cuadro 1. Continuación.		
TAXA	HÁBITAT	LOCALIDAD
<i>Trichuris didelphis</i>	Ciego intestinal e intestino	México: Veracruz: Estación de Biología Los Tuxtlas, Rancho Tebanca y Laguna Escondida (García-Prieto <i>et al.</i> , 2012).
<i>Trichuris marsupialis</i>	Cavidad corporal	Panamá (Foster, 1939).
<i>Viannaia</i> sp.	Intestino delgado y grueso	México: Veracruz: Laguna escondida (Cañeda-Guzmán, 1997).
<i>Viannaia hamata</i>		Brasil: Río de Janeiro (Pinto <i>et al.</i> , 2011).
<i>Viannaia skrjabini</i>	Intestino y ciego	Venezuela: Caño Yagua, T. F. Amazonas (Guerrero, 1985).
<i>Viannaia viannaia</i>	Intestino delgado	Brasil: Río de Janeiro (Correa <i>et al.</i> , 2003).
ARTHROPODA		
Acari		
<i>Ixodes luciae</i>	Ectoparásito	Brasil: Pará (Luz <i>et al.</i> , 2013).
<i>Ixodes loricatus</i>	Ectoparásito	Argentina: Tierra del fuego (Guglielmone & Nava, 2005). Brasil: Distrito de Matinhos (Caiobá) (Luz <i>et al.</i> , 2013).
Mallophaga		
<i>Gliricola porcelli</i>	Ectoparásito	(Hopkins, 1949, en: Potkay, 1977).
<i>Gnyopus ovalis</i>	Ectoparásito	(Hopkins, 1949, en: Potkay, 1977).
<i>Trimenopon hispidum</i>	Ectoparásito	(Hopkins, 1949, en: Potkay, 1977).
Crustácea		
*Pentastomida	Pared del útero de la hembra	Perú: San Lucas, 43 de la carretera Iquitos-Nauta (Tantalcán <i>et al.</i> , 2010).

Específicamente, en México se han registrado 18 taxones de helmintos que parasitan a *P. opossum* (García-Prieto *et al.*, 2012; Acosta-Virgen *et al.*, 2015): **Trematoda:** *Amphimerus caudalitestis*, *Paragonimus mexicanus*, *Philandrophilus magnicirrus*, *Rhopalias baculifer*, *Rhopalias coronatus*, *Rhopalias macracanthus*, *Duboisiiella proloba*; **Cestoda:** Proteocephalinae gen. sp.; **Acanthocephala:** *Oligacanthorhynchus microcephalus*, *Porrorchis nickoli*; **Nematoda:** *Aspidodera raillieti*, *Cruzia tentaculata*, *Gnathostoma* sp., *Gnathostoma turgidum*, *Gongylonema mexicanum*, *Trichuris didelphis*, *Turgida turgida* y *Viannaia* sp.

Por consiguiente la mayor diversidad de helmintos registrada para *P. opossum* en México está representada por el grupo de los nematodos con 8 especies, le siguen los platelmintos con 7 especies, y por último los acantocéfalos con dos especies y los cestodos con una especie.

De este listado resalta que *P. opossum* es hospedero de dos especies de helmintos con importancia médica desde el punto de vista epidemiológico: *Paragonimus mexicanus* y

Gnathostoma sp. Ambas especies han registrado diversos cuadros patológicos en humanos en México y en el Continente Americano (Lamothe-Argumedo *et al.*, 2001; García-Márquez, 2005; García-Márquez *et al.*, 2010).

Ecología de comunidades de helmintos en México

Los estudios sobre la ecología de helmintos en México han sido enfocados principalmente a peces dulceacuícolas y marinos (Espinosa-Huerta *et al.*, 1996; Vidal-Martínez *et al.*, 1998; Pérez-Ponce *et al.*, 2000; Sánchez-Ramírez & Vidal-Martínez, 2002; Violante-González, 2006; Aguirre-Macedo *et al.*, 2007; Martínez-Aquino *et al.*, 2007; Rodríguez-González & Vidal-Martínez, 2008; Violante-González *et al.*, 2008a; 2008b; 2009; 2010). Y en menor medida en anfibios (Guillén, 1992; García *et al.*, 1993; Mata-López *et al.*, 2002; Cabrera-Guzmán, 2002; Paredes-Calderón *et al.*, 2004), en aves (Ramos, 1994; Violante-González *et al.*, 2011), y en reptiles (Mayén, 1998; Pérez-Ponce de León *et al.*, 1996; Jiménez-Ruiz *et al.*, 2002).

En cuanto a los estudios de helmintos de mamíferos desde el punto de vista ecológico, el conocimiento es muy escaso comparado con los estudios realizados en otros grupos de hospederos. En México sólo existen dos trabajos que abordan el estudio de las poblaciones de helmintos, uno en *Didelphis virginiana* (Cañeda-Guzmán, 1997) y el otro en las especies de didélfidos *Didelphis marsupialis*, *D. virginiana* y *P. opossum* (Monet *et al.*, 2005). En cuanto al estudio de la ecología de comunidades de helmintos en mamíferos en México solo existe un trabajo, en el cual se abordan los niveles jerárquicos de infracomunidad y de componente de comunidad en tres especies de murciélagos mormopidos (Clarke-Crespo, 2008).

Ecología de comunidades de helmintos en mamíferos

Son muy pocos los estudios a nivel mundial que intentan dilucidar los patrones de riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos en mamíferos silvestres, esto es el resultado de la dificultad para obtener muestras significativas de hospederos, además esta dificultad se intensifica aún más cuando se contempla que la abundancia y prevalencia de los helmintos en los hospederos puede variar en diversas épocas del año y en años distintos. Pese a los pocos estudios que existen, Kennedy (1986) y Esch *et al.* (1900) establecen como patrón general que las comunidades de helmintos de mamíferos silvestres son ricas y altamente diversas en comparación con las de peces, anfibios y reptiles y aves; pero estudios más recientes sugieren que este patrón no se sigue en diversas especies de mamíferos (Cuadro 2). Los patrones a nivel infracomunitario evidencian comunidades aislacionistas en grandes carnívoros (*Ursus americanus*) y comunidades interactivas en hervívoros (*Odocoileus virginianus*) y omnívoros (*Canis latrans*) (Pence, 1990), sin embargo establecemos que las comunidades de helmintos pueden situarse en un punto intermedio del continuo comunidad aislacionista-interactiva. A

nivel del componente de comunidad Pence (1900) establece que el factor principal que genera la diversidad en comunidades de helmintos de mamíferos es la diversidad de hábitats que utilizan los miembros de una especie de hospedero, además propone a la diversidad de hábitos alimenticios como generador de la riqueza en las comunidades de helmintos en mamíferos, pero esta importancia depende de la especie de hospedero.

Particularmente, para didélfidos, los estudios ecológicos han sido enfocados principalmente a nivel poblacional y a nivel de componente de comunidad, de éste último destaca el realizado por Jiménez-Ruiz *et al.* (2002), quienes realizaron una comparación de los componentes de comunidades de cuatro especies de didélfidos en diferentes localidades, evidenciando riquezas muy variables, producto de la heterogeneidad de los diseños de muestreo (Cuadro 3).

Finalmente, los pocos estudios que existen sobre la ecología de las comunidades de helmintos en mamíferos, y en didélfidos en particular, hacen este trabajo punta de lanza para poder entender los patrones de riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos en didélfidos.

Cuadro 2. Comparación de los atributos de las infracomunidades de helmintos en mamíferos.

Mamífero	<i>Mormoops megalophylla</i> ¹ Veracruz, México	<i>Pteronotus davyi</i> ¹ Veracruz, México	<i>Pteronotus Personatus</i> ¹ Veracruz, México	<i>Pipistrellus pipistrellus</i> ² Provincia de Valencia, Provincia de Teruel, España	<i>Mus spretus</i> ³ Parque natural de la Sierra Calderona, España	<i>Crocidura Russula</i> ⁴ Parque Natural de la Sierra Calderona, España	<i>Canis Latrans</i> ⁵ Texas, E.U. A.	<i>Ursus americanus</i> ⁵ Sureste de E. U. A.
Abundancia promedio	10.14 ± 15.44	4.37 ± 8.74	15.76 ± 24.2	29.4 ± 26.0 8.1 ± 7.7	28.2 ± 10.2 23.6 ± 8.0	65.3 ± 59.5 59.5 ± 22.0	55.3 ± 4.3 89.0 ± 9.9 317.9 ± 69.1	11.8 ± 3.1 48.7 ± 35.3 68.1 ± 33.6
Riqueza promedio	0.87 ± 0.863	0.68 ± 0.69	0.807 ± 0.69	1.4 ± 0.7 2.0 ± 1.4	0.8 ± 0.1 0.6 ± 0.1	3.3 ± 0.2 2.9 ± 0.2	2.0 ± 0.1 4.3 ± 0.1 4.7 ± 0.1	2.6 ± 0.3 2.8 ± 1.6 2.4 ± 0.3
Brillouin promedio	0.79 ± 0.23	0.35 ± 0.20	0.45 ± 0.405	0.1 ± 0.2 0.5 ± 0.4	0.06 ± 0.02 0.04 ± 0.02	0.44 ± 0.06 0.45 ± 0.06	0.42 ± 0.04 0.80 ± 0.03 0.81 ± 0.03	0.4 ± 0.1 0.5 ± 0.8 0.3 ± 0.1
Tamaño muestral de hospederos	77	32	26	42 34	66 55	37 32	78 150 177	19 17 14
Diseño de muestreo	Tres muestreos en diferentes estaciones del año y de dos años distintos	Tres muestreos en diferentes estaciones del año y de dos años distintos	Tres muestreos en diferentes estaciones del año y de dos años distintos	Dos muestreos en dos localidades en verano del mismo año	Muestreos en dos áreas de la misma localidad en verano	Muestreos en dos áreas de la misma localidad en invierno	Muestreos en tres localidades en diferentes estaciones del año y en distintos años ²	Muestreos en tres localidades en diferentes estaciones del año y en distintos años ²
Referencias: 1. Clarke-Crespo (2008); 2. Esteban <i>et al.</i> (2001); 3. Sainz-Elipé <i>et al.</i> (2007); 4. Fuentes <i>et al.</i> (2005); 5. Pence (1990).								

Cuadro 3. Comparación de patrones de riqueza de los componentes de comunidad de cuatro especies de didélfidos en diferentes localidades.

Especie de didélfido	Localidad	N	R (Total)	R (>10%)	Especies específicas	Variación de muestreo	Referencia
<i>Didelphis albiventris</i>	Santiago del Estero, Argentina	42	5	3	1	11 hospederos en invierno, 10 en primavera, 10 en verano y 11 en otoño	Navone & Suriano (1992)
	Minas Gerais, Brazil	22	9	7	5	22 hospederos muestreados entre mayo de 1985 y marzo de 1995	Silva & Costa (1999)
<i>Didelphis marsupialis</i>	Los Tuxtlas, México	12	11	9	8	12 ejemplares recolectados en 6 localidades	Cañeda-Guzmán (1997)
	Camp du Tigre, Guyana Francesa	4	9	9	7	4 ejemplares recolectados del 1 al 5 de mayo del 2001	Jiménez <i>et al.</i> (2011)
<i>Didelphis virginiana</i>	Los Tuxtlas, México	10	13	9	7	10 ejemplares recolectados en 6 localidades (1978-1991)	Cañeda-Guzmán (1997)
	Sur de Illinois, E.U.A.	35	18	14	9	Datos no disponibles	Cordell (1974)
	Sur de Illinois, E.U.A.	46	12	11	7	46 ejemplares recolectados en cuatro localidades (Septiembre de 1992 a Junio de 1993)	Alden (1995)
	Guerrero, México	14	16	5	3	14 ejemplares de diferentes localidades recolectados entre 1958 y 2001	Monet-Mendoza <i>et al.</i> (2005)
	Colima, México	16	5	5	3	16 ejemplares de diferentes localidades recolectados entre 1958 y 2001	Monet-Mendoza <i>et al.</i> (2005)
<i>Philander opossum</i>	Georgia, E. U. A.	30	11	11	7	30 ejemplares recolectados en dos localidades en Georgia (Diciembre de 1996 a Julio de 1996)	Ellis <i>et al.</i> (1999)
	Connecticut, E. U. A.	30	6	6	3	30 ejemplares recolectados entre 16 de febrero y el 17 de septiembre de 2001	Richardson & Campo (2005)
<i>Philander opossum</i>	Los Tuxtlas, México	21	12	8	7	21 ejemplares de recolectados en diferentes localidades (1978-1991)	Cañeda-Guzmán (1997)
	Camp du Tigre, Guyana Francesa	26	10	9	7	26 ejemplares recolectados del 1 al 5 de mayo de 2001	Jiménez <i>et al.</i> (2011)

JUSTIFICACIÓN

A pesar de que la diversidad mundial de marsupiales es alta (ver pág. 9) y que, al igual que muchos grupos biológicos, son indicadores de la historia evolutiva de los biomas, es sorprendente que el estudio parasitológico de este grupo de mamíferos solo haya sido abordado en su taxonomía. Por ello, es relevante el abordar el estudio de la diversidad de helmintos asociados a representantes de la familia Didelphidae en el Continente Americano, y específicamente en México, desde la perspectiva de la ecología. El presente estudio, pretende ampliar el conocimiento sobre la fauna parasitológica asociada a este grupo de hospederos con base en el análisis ecológico de las comunidades de helmintos que albergan y, con ello, proporcionar información indirecta sobre la biología de *Philander opossum*.

MATERIALES Y MÉTODO

Localidad de estudio

La localidad de Agua Fría (16.197740°N,-93.914929°O) está ubicada en el municipio de Arriaga, en el suroeste del estado de Chiapas, México (Fig. 2). La localidad es una zona de cultivo y pastoreo, dominada por parcelas, en las cuales se cultiva sorgo, pepino, sandía y melón, éstas se encuentran separadas por árboles de mango (*Mangifera indica*) y cuajilote (*Parmentiera aculeata*). En la zona dominan terrenos inundables, lo que propicia el establecimiento de charcas temporales. Los tipos de suelo dominantes son cambisol éutrico, regosol éutrico y litosol. El clima predominante es cálido subhúmedo con lluvias en verano y la temperatura media anual es de 27°C.

Colecta de mamíferos

Los hospederos fueron capturados mediante trampas Tomahawk® cebadas con sardina, vainilla y avena en la localidad de Agua Fría, Chiapas, los primeros días de marzo en la temporada de secas, y durante tres años consecutivos (2013 a 2015). De los ejemplares capturados se seleccionaron los ejemplares adultos para revisarlos helmintológicamente. A cada ejemplar se le asignó una clave de colecta. Posteriormente, los ejemplares fueron anestesiados con xilocaína y sacrificados mediante una sobredosis de pentobarbital sódico administrada por vía intracardiaca. Datos morfométricos estándares de los ejemplares fueron tomados con una cinta métrica común, y registrados en hojas de campo. El sexo de cada hospedero fue determinado por inspección visual de los genitales. La determinación taxonómica de los ejemplares de hospederos se realizó mediante guías y claves específicas para el grupo, como son: Hall (1981); Ceballos *et al.* (2005) y Reid (2006). Los cráneos de 13 hospederos colectados en marzo de 2013 fueron preparados y depositados en la colección científica del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera. Se les practicó taxidermia a 11

hospederos colectados en marzo de 2015, siguiendo los pasos de Romero-Almaraz *et al.* (2007); y posteriormente depositados en la Colección Nacional de Mamíferos (CNMA).

La captura, manejo y sacrificio de los organismos se realizó cumpliendo las Directrices de la Sociedad Americana de Mastozoología para el uso de mamíferos silvestres con fines de investigación (Sikes *et al.*, 2011).

Obtención de helmintos

Los ejemplares de mamíferos fueron examinados externamente para la obtención de ectoparásitos que fueron preservados en frascos de vidrio con alcohol al 70%, esto con el fin de preservar el material para futuras investigaciones. Posteriormente, se procedió a la disección del cuerpo de los tlacuaches haciendo una incisión transversal a nivel del marsupio en hembras y del área genital en machos, cortando la capa de piel y músculo de la cavidad abdominal y pleural hasta la parte anterior del esternón. Los órganos fueron extraídos y colocados en cajas petri con solución salina 0.85%, se revisó bajo el microscopio estereoscópico la cavidad abdominal y pleural, esófago, intestino, ciego, bazo, riñones, vejiga urinaria, útero, ovarios, testículos, pulmones, hígado, vesícula biliar, páncreas y corazón. Los helmintos fueron contados *in situ*, extraídos y colocados en cajas Petri con solución salina al 0.85%, registrándose toda la información relacionada en las hojas de campo. A partir de una identificación preliminar fueron fijados de acuerdo al grupo al que pertenecían: cestodos en formol al 10% caliente, trematodos y nematodos en formol al 4% caliente, y preservados en alcohol al 70 %, a excepción de los Trichostrongyloidea que fueron fijados con ácido acético a temperatura ambiente y preservados en alcohol al 70%, éste último se cambió transcurridas 24 horas para eliminar los restos de ácido acético. El acantocéfalo fue colocado en refrigeración con agua destilada durante 24 horas, esto para que evertiera la proboscis, y transcurridas las 24 horas fue preservado con alcohol al 70%. Todas las muestras fueron etiquetadas con relación al hábitat y grupo al que pertenecían para su posterior estudio en el laboratorio.

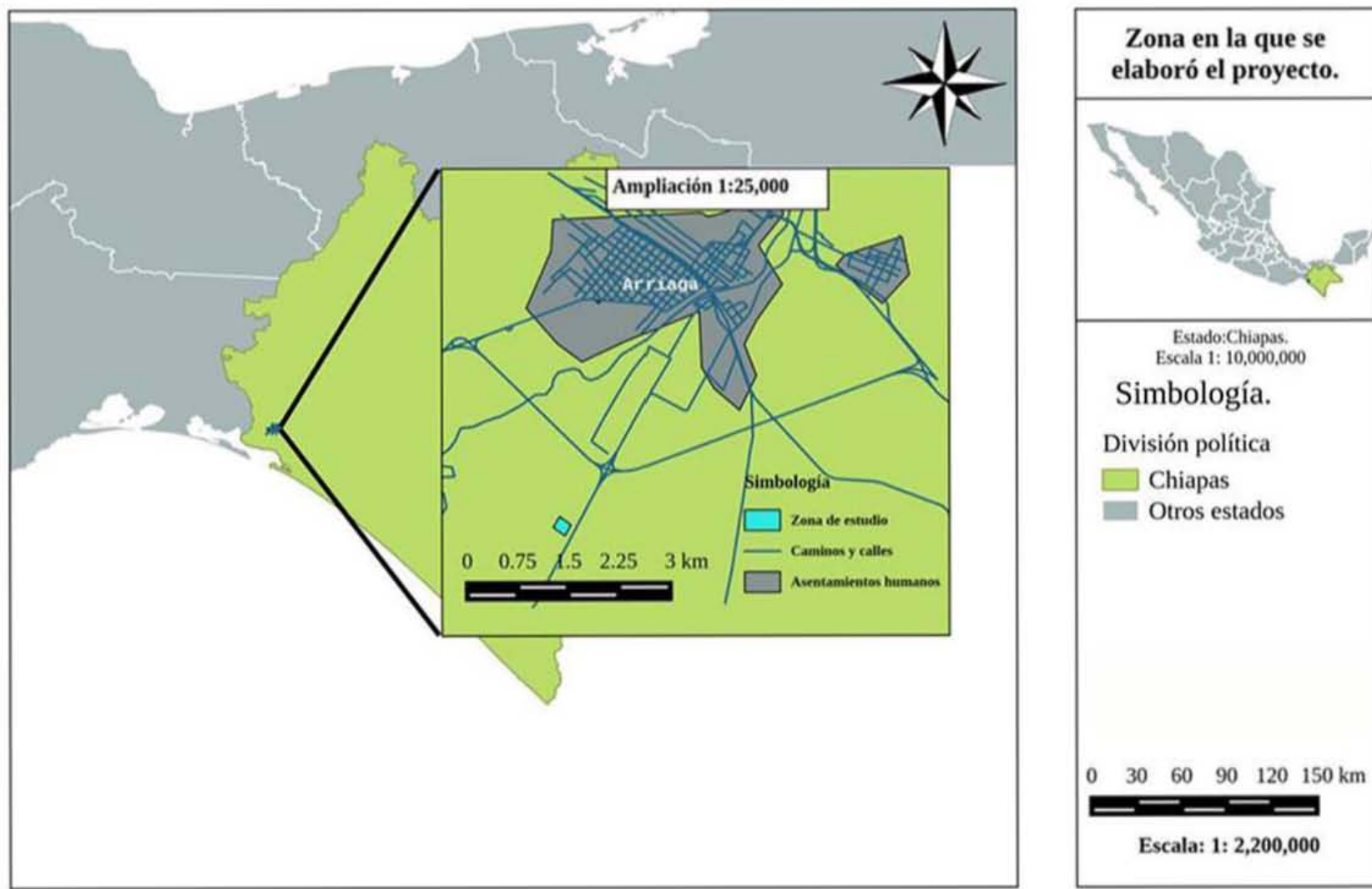
Determinación taxonómica

El estudio morfológico se llevó a cabo mediante la observación y medición de los ejemplares en microscopía de luz y microscopía electrónica de barrido (MEB). Para la observación de los trematodos y cestodos en microscopía de luz, los ejemplares fueron teñidos con Tricrómica de Gomori en soluciones alcohólicas según lo descrito por Lamothe-Argumedo (1997), y los nematodos fueron transparentados con glicerina en proporción 1:1.

Para la observación en microscopía electrónica de barrido, los ejemplares fueron deshidratados gradualmente en alcoholes al 80%, 90% y 100%, después fueron secados al punto crítico con CO₂ y sometidos a una ionización con oro-paladio (Mata-López & León-

Règagnon, 2006). La determinación taxonómica se realizó empleando las siguientes claves: Yamaguti (1971), Gibson *et al.* (2002), Jones *et al.* (2005), Bray *et al.* (2008) y Gibbons (2010) para trematodos; Khalil *et al.* (1994) para cestodos; Anderson *et al.* (1974-1983) y Yamaguti (1961) para nematodos, así como bibliografía especializada para cada taxón. La especificidad hospedatoria de cada especie de helminto, fué considerada a nivel de Subfamilia del hospedero (Didelphinae Gray, 1821). Todos los helmintos colectados fueron depositados en la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología, UNAM.

Figura 2. Ubicación de la zona de colecta en localidad Agua Fría, Chiapas. Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), 2012.



Análisis ecológico

Para caracterizar las infecciones se calculó (para cada especie de helminto en cada una de las muestras) la prevalencia y abundancia promedio, mediante las siguientes fórmulas (Bush *et al.*, 1997):

Prevalencia = número de individuos de una especie de hospedero infectado con una especie de parásito/ (número de hospederos revisados) X 100.

Abundancia promedio = número total de individuos de una especie de parásito, en una muestra de hospederos/ número total de hospederos revisados.

Para evaluar la significancia estadística de las diferencias en las prevalencias de las especies de helmintos que estuvieron presentes en los tres años se emplearon pruebas de Chi-cuadrado ($\chi^2_{\alpha=0.05, g-1}$), las cuales fueron calculadas con el programa XLSTAT versión 2015.4.1 (Zar, 1999). Se obtuvo la curva de acumulación de especies y la curva de rarefacción mediante el modelo matemático Mao Tau (Gotelli & Colwell, 2001), debido a que permite comparar la riqueza de especies entre sitios de modo estadístico, proporcionando intervalos de confianza del 95% (Colwell *et al.*, 2004). La superposición de estos intervalos indicará que no existen diferencias significativas entre la riqueza de los muestreos. Posteriormente, se analizaron los niveles jerárquicos de Infracomunidad y Componente de Comunidad, siguiendo las definiciones propuestas por Bush *et al.* (1997):

Infrapoblación: Una infrapoblación de parásitos incluye todos los individuos de una especie en un hospedero individual en un tiempo particular.

Infracomunidad: Es la comunidad de infrapoblaciones parásitas en un solo hospedero.

Componente de comunidad: Se refiere a todas las infrapoblaciones de parásitos asociados con algún subconjunto de una especie huésped o una colección de las fases de vida libre asociadas a un subconjunto del medio ambiente abiótico.

El componente de comunidad y las infracomunidades se analizaron mediante los descriptores: riqueza, abundancia, índice de Brillouin (diversidad y equidad) y dominancia de Berger-Parker. Se usó el software Paleontological Statistics versión 3.0 para el cálculo del índice de dominancia de Berger-Parker y la riqueza. La diversidad y equidad de Brillouin se obtuvieron mediante el programa el GW-Basic.exe y el script Acom.bas. Para los análisis de las variaciones de la abundancia de las especies de helmintos en las infracomunidades, así como para los realizados sobre las variaciones conjuntas de la abundancia total y la riqueza infracomunitarias, se utilizaron métodos basados en la distancia entre las observaciones, implementados en las rutinas de PRIMER Versión 6.1.16 (<http://www.priemier-e.com>) & PERMANOVA + versión 1.0.6 (Clarke & Gorley, 2006). Los datos de abundancia de cada taxon en cada infracomunidad fueron transformados a la raíz cuarta y posteriormente se usó la similitud de Bray-Curtis + 1. Dicha

transformación permite minimizar el efecto de las especies superabundantes o muy poco abundantes en las muestras. Luego, se realizó un PERMANOVA (análisis de la varianza basado en permutaciones, en este caso, 9999, efectuadas sobre la matriz de datos crudos) de la abundancia de las especies de helmintos en las infracomunidades considerando como factores al año de muestreo y al sexo del hospedador. Posteriormente, se incorporó como covariable al peso corporal (g) de los hospederos. Finalmente, se utilizó un análisis de Coordenadas Principales (PCo) para ordenar las infracomunidades en un espacio reducido a dos dimensiones, que representan a aquellas que dan cuenta de la mayor proporción de la varianza total, en el espacio de la similitud de Bray-Curtis. Se representó además, la correlación entre la abundancia de cada taxon parasitario con las 2 primeros ejes del PCo, para lo cual se usó el coeficiente de Spearman, incluyendo en la figura a aquellos con valores del coeficiente mayores a 0.5. Se utilizó un método análogo al recién descrito para evaluar las diferencias en abundancia total y riqueza de las infracomunidades entre años de muestreo y sexos del hospedador, aunque basado en la distancia euclidiana.

RESULTADOS

Registro helmintológico

Se recolectaron 4798 helmintos de 49 ejemplares de *P. opossum* revisados (7 hembras y 3 machos en 2013, 15 hembras y 13 machos en 2014, y 5 hembras y 6 machos en 2015), de la localidad de Agua Fría, Chiapas. El registro helmintológico consta de 5 taxones para la recolecta del 2013, 10 taxones para la recolecta de 2014 y 8 taxones para la recolecta de 2015 (Cuadro 2). El grupo de helmintos más representativo en las tres recolectas fueron los nematodos con siete taxones, le siguen los trematodos con tres taxones y por último los acantocéfalos y los cestodos con un taxón cada uno. Los helmintos encontrados fueron principalmente estadios adultos que se encontraron parasitando el tracto digestivo. La mayoría de éstos son considerados taxones especialistas, considerándose taxones accidentales al acantocéfalo de cavidad, el cestodo *Glossocercus* sp. y el digeneo *S. vicarium* (Cuadro 4).

Cuadro 4. Registro helmintológico de las infracomunidades de helmintos de *P. opossum* colectadas en marzo de 2013, 2014 y 2015. A, adulto; L, larva, • registro.

Especie de helminto	Hábitat	Especificidad hospedatoria	2013 n=10	2014 n=28	2015 n=11
Digenea					
<i>Duboisiiella proloba</i> (A)	Intestino anterior	Especialista		•	•
<i>Rhopalias coronatus</i> (A)	Intestino anterior	Especialista	•	•	•
<i>Stomylotrema vicarium</i> (A)	Intestino anterior y ciego intestinal	Accidental		•	•
Cestoda					
<i>Glossocercus</i> sp. (L)	Intestino Anterior	Accidental		•	
Acantocephala					
Acanthocephala gen. sp.	Cavidad abdominal	Accidental	•		
Nematoda					
<i>Litomosoides</i> sp. (A)	Pulmones	Especialista			•
<i>Cruzia tentaculata</i> (A)	Ciego intestinal	Especialista	•	•	•
<i>Heterostrongylus</i> sp. (A)	Pulmones	Especialista		•	
<i>Gnathostoma turgidum</i> (A)	Hígado	Especialista	•	•	
<i>Spirura</i> sp. (A)	Esófago	Especialista		•	•
<i>Turgida turgida</i> (A)	Estómago	Especialista		•	•
Viannaiidae gen. sp. (A)	Intestino anterior y medio	Especialista	•	•	•

Caracterización morfológica de los helmintos

Los ejemplares recolectados fueron determinados a nivel genérico mediante el empleo de claves especializadas para cada grupo taxonómico, como por ejemplo: Yamaguti (1971), Gibson *et al.* (2002), Jones *et al.* (2005), Bray *et al.* (2008) y Gibbons (2010) para trematodos; Khalil *et al.* (1994) para cestodos y Anderson *et al.* (1974-1983) y Yamaguti (1961) para nematodos; además, se uso literatura especializada, como claves publicadas en artículos científicos, así como también las descripciones originales de la mayoría de los taxones. Para la determinación taxonómica, los ejemplares de helmintos fueron observados en un microscopio compuesto y en MEB y se midieron los caracteres diagnósticos para cada grupo mediante el empleo de un ocular calibrado con una reglilla milimétrica. En la caracterización morfológica de cada taxón de helminto, las medidas están reportadas en milímetros, a excepción de casos en los que se señale otra unidad de medida.

Phylum **Platyhelminthes** Gegenbaur, 1859
Clase **Trematoda** Rudolphi, 1808
Subclase **Digena** Carus, 1863
Superfamilia **Diplostomoidea** Poirier, 1886
Familia **Strigeidae** Railliet, 1919
Subfamilia **Duboisellinae** Baer, 1938
Género *Duboisella* Baer, 1938
Especie *Duboisella proloba* Baer, 1938

Números de catálogo de la CHNE: 9945, 9946.

Caracterización basada en un ejemplar maduro y cuatro inmaduros. Trematodos con cuerpo cilíndrico y curvado hacia el lado dorsal, más anchos en la parte posterior que en la anterior (Figs. 3 y 4), el ejemplar adulto mide 5.6 de longitud y 0.62 de anchura (a nivel del testículo posterior), el resto de los ejemplares fueron individuos recién reclutados ya que sus órganos reproductivos se encontraban en desarrollo, éstos miden 2.18 ± 0.45 (1.47-2.77) de longitud y 0.428 ± 0.154 (0.28-0.66) de ancho. En todos los ejemplares el tegumento es grueso y no presenta ornamentaciones (Fig. 4) La ventosa oral es subterminal y muy pequeña, mide 0.085 ± 0.01 (0.06-0.01) de longitud y 0.09 ± 0.01 (0.08-0.09) de ancho en los ejemplares recién reclutados, en el adulto no fué posible observarla claramente. El acetábulo es rudimentario por lo que solo es observable en cortes histológicos, por esta razón no fue posible observarlo; el órgano tribocítico es proporcionalmente grande con respecto a la longitud del cuerpo, se extiende desde el nivel de la boca hasta el nivel del ovario, y está compuesto de un lóbulo dorsal corto y uno ventral largo (Fig. 4). La faringe es conspicua y muscular, de mayor tamaño que la ventosa oral, mide 0.24 de largo y 0.20 de ancho en el adulto (Fig. 3), y 0.13 ± 0.01 (0.10-0.15) de longitud y 0.13 ± 0.02 (0.11-0.16) de ancho en los recién reclutados. El esófago es corto. Los ciegos intestinales se extienden dorso-lateralmente hasta el nivel donde finaliza la bolsa copuladora. Los testículos se localizan en la mitad posterior del cuerpo, son grandes, de bordes lisos y bilobulados, en forma de herradura invertida (Fig. 3). El testículo anterior se localiza después del ovario y mide 0.44 de longitud y 0.31 de ancho, el testículo posterior es más grande que el anterior y mide 0.49 de longitud y 0.31 de ancho. La vesícula seminal es posterior al testículo posterior, ésta se abre a una bolsa eyaculadora de paredes gruesas y seguida de una próstata fusiforme, la cual desemboca en el poro genital hermafroditico que se sitúa a 0.18 ± 0.03 (0.14-0.22) (en ejemplares recién reclutados) y a 0.27 (en el adulto) del extremo posterior del cuerpo. El ovario es pretesticular, esférico y de bordes lisos, se sitúa en la región posterior del cuerpo, mide 0.27 de longitud y 0.25 de ancho en el ejemplar maduro (Fig. 3). Los huevos son de cáscara amarilla y gruesa, y con un opérculo terminal, y miden 0.10 ± 0.01 (0.09-0.11) de longitud y 0.05 ± 0.00 (0.50-0.70) de ancho (Fig. 3). Las glándulas vitelógenas se

distribuyen en la mitad anterior del cuerpo y se componen de folículos pequeños y compactos, localizados a 0.83 distancia de la parte anterior del cuerpo y 1.87 de la parte posterior del ejemplar ocupando las porciones dorsal y lateral del cuerpo (Fig. 3) El poro excretor está situado en posición terminal en la estructura en forma de botón en la que finaliza el cuerpo (Figs. 3 y 4).

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares anteriormente descritos corresponden a la familia Duboisellinae, la cual es monotípica, conteniendo solo al género *Duboisella*. Este género se caracteriza por presentar los folículos vitelinos en la parte anterior del cuerpo, un órgano tribocítico compuesto de un lóbulo dorsal corto y un lóbulo ventral largo, es parásito característico de mamíferos (Baer, 1938; Dubois, 1968; Gibson *et al.*, 2002). Los ejemplares del presente trabajo se asignaron a la especie *Duboisella proloba* ya que los caracteres tales como forma del cuerpo, posición de los folículos vitelinos, testículos y ovario, y la morfología del órgano tribocítico observados en los ejemplares recolectados en este trabajo corresponden a los descritos tanto en la descripción original de Baer (1938) como en las redescpciones realizadas por Caballero *et al.* (1956), Travassos *et al.* (1969) y Dubois (1968).

Ciclo de vida

Heteroxeno. El conocimiento que se tiene sobre el ciclo de vida de esta especie de digeneo es prácticamente nulo; sin embargo, La Rue (1926) describe el patrón general del ciclo de vida de los Strigeidae (familia a la que pertenece *D. proloba*), en el cual los miracidios penetran a un caracol (primer hospedero intermediario), dentro del caracol se desarrollan los esporocistos filiformes que dan lugar a los esporoquistes hijos. Los esporoquistes hijos, se desarrollan en la etapa de cercaria, estas últimas poseen una cola bifurcada y presentan una pequeña faringe. Posteriormente, las cercarias infectan al segundo huésped intermediario que puede ser un vertebrado o invertebrado, penetrando la superficie corporal en donde pierden la cola y se enquistan. En el segundo hospedero, se someten a una metamorfosis que da como resultado una larva tetracotyle (Stunkard, 1973). Las larvas (metacercarias) son consumidas con el hospedero intermediario por el hospedero definitivo donde se desarrolla el estado adulto (La Rue, 1926).

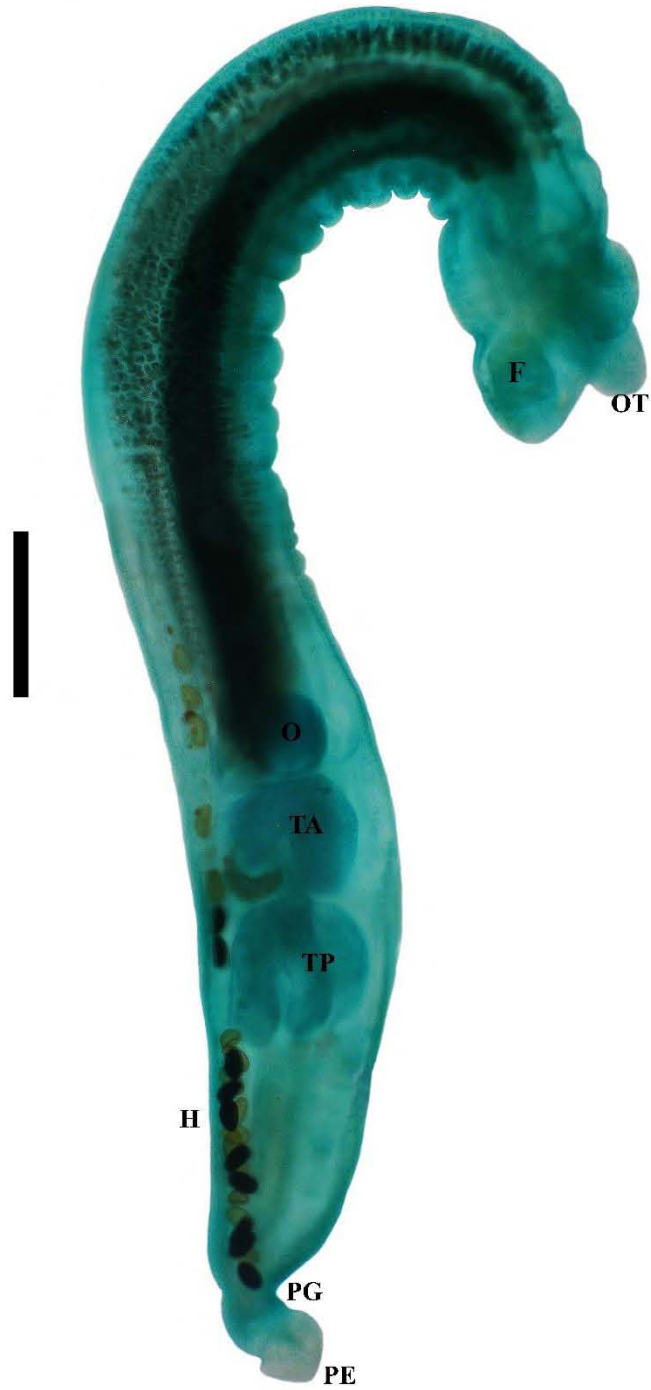


Figura 3. Ejemplar adulto de *Duboisella proloba*, vista lateral. VO-ventosa oral, F-faringe, O-ovario, TA-testículo anterior, TP-testículo posterior, H-huevos, PG-poro genital, PE-poro excretor. Escala: 0.60 mm.

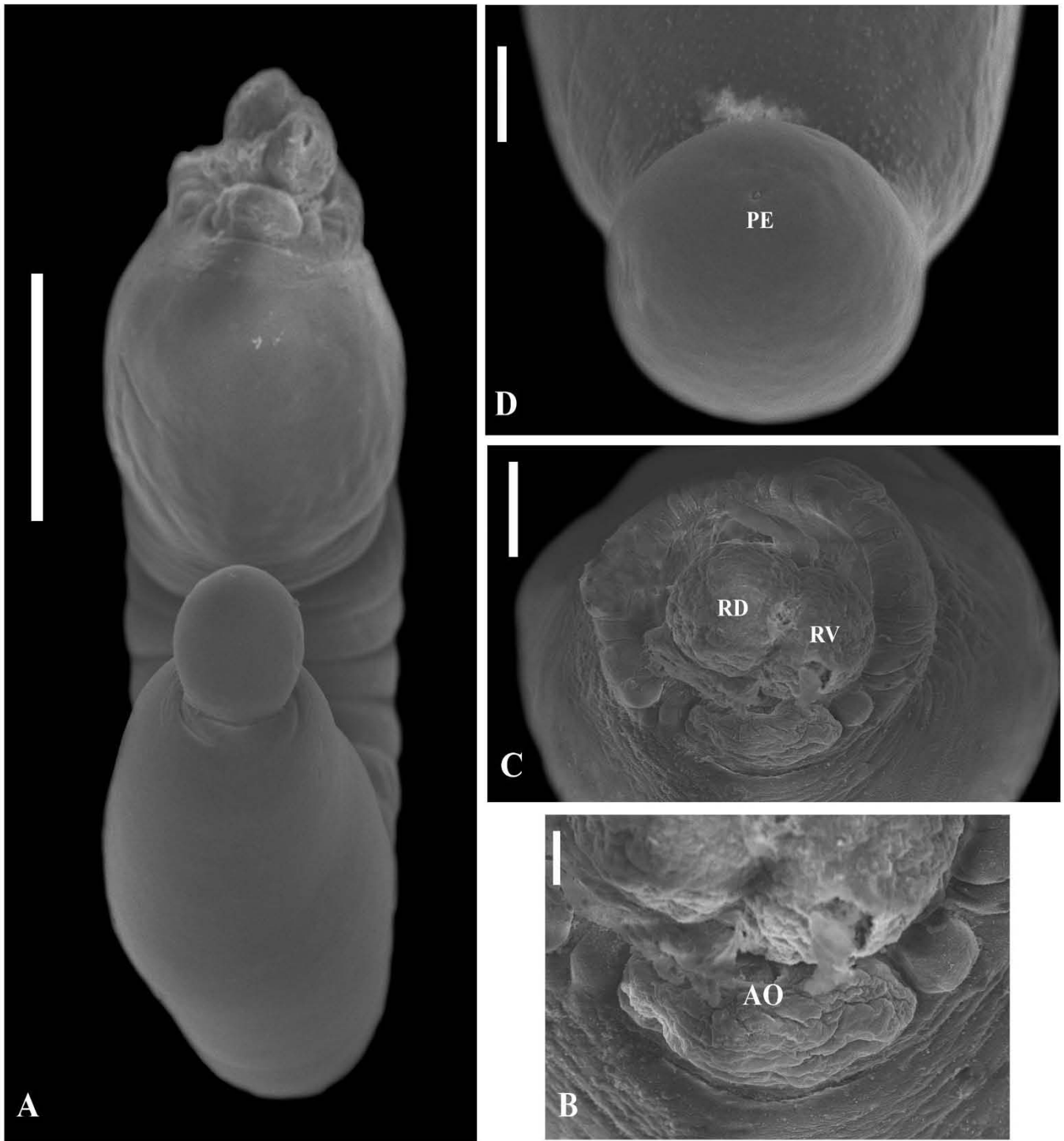


Figura 4. Microfotografías en MEB de un ejemplar de *Duboisia proloba*. A) *D. proloba*, cuerpo completo en vista ventral. B) Extremidad caudal, PE- poro excretor. C) Órgano tribocítico, RD-rama dorsal, RV- rama ventral. D) Region anterior, AO-abertura oral. Escala (mm): A) 0.25, B) 0.05, C) 0.025, D) 0.10.

Phylum **Platyhelminthes** Gegenbaur, 1859
Clase **Trematoda** Rudolphi, 1808
Subclase **Digenea** Carus, 1863
Superfamilia **Echinostomatoidea** Looss, 1899
Familia **Rhopaliidae** Looss, 1899
Género *Rhopalias* Stiles and Hassall, 1898
Especie *Rhopalias coronatus* (Rudolphi, 1819) Stiles y Hassall, 1898

Números de catálogo de la CNHE: 9947, 9948, 9949.

Caracterización basada en diez ejemplares. Son trematodos que tienen el cuerpo alargado y espinoso, las espinas se pierden en la parte media del cuerpo, miden 4.27 ± 0.95 (1.35-5.49) de longitud por 0.56 ± 0.09 (0.34-0.65) de ancho (Fig. 8); la porción anterior es más amplia que la posterior y presenta un par de probóscides retráctiles armadas con espinas (Fig. 8), éstas pueden estar invaginadas en sacos muy largos. El número de espinas visibles varía de 10 a 13 espinas por probóscide; el tamaño de las espinas varía de 0.01 a 0.06 de longitud, de acuerdo a la posición de la espina en el tentáculo, las proximales visiblemente más pequeñas que las distales (Fig. 8). Los sacos tentaculares son muy largos y se extienden más allá del margen posterior de la faringe; el saco tentacular derecho mide 0.82 ± 0.08 (0.13-0.86) de longitud por 0.16 ± 0.01 (0.03-0.18) de ancho y el saco tentacular izquierdo mide 0.84 ± 0.09 (0.13-0.88) de longitud por 0.17 ± 0.02 (0.03-0.19) de ancho. La ventosa oral es subterminal y en posición ventral, mide 0.16 ± 0.03 (0.11-0.24) de longitud y 0.14 ± 0.01 (0.10-0.18) de ancho, con dos hileras de espinas en su margen anterior (Fig. 8). La prefaringe mide 0.13 ± 0.05 (0.05-0.15) de longitud, se continúa con una faringe que es oval y musculosa, ésta última mide 0.15 ± 0.02 (0.11-0.20) de longitud y 0.09 ± 0.01 (0.05-0.11) de ancho. La faringe se continúa con un esófago que se comunica con los ciegos largos y extendidos hasta el extremo posterior del cuerpo y paralelos entre sí, hasta antes del poro genital, después se separan antes del poro genital. El acetábulo se localiza en el extremo anterior hacia la línea media del cuerpo, mide 0.34 ± 0.09 (0.19-0.56) de longitud y 0.30 ± 0.04 (0.16-0.39) de ancho; y es más grande que la ventosa oral, ésta última mide 0.16 ± 0.03 (0.11-0.24) de longitud y 0.14 ± 0.01 (0.10-0.18) de ancho (Fig. 7). Los testículos se localizan en tándem, a menudo superpuestos; el testículo anterior mide 0.39 ± 0.09 (0.09-0.58) de longitud y 0.19 ± 0.02 (0.05-0.25) de ancho, el testículo posterior mide 0.56 ± 0.14 (0.10-0.73) de longitud y 0.188 ± 0.046 (0.05-0.28) de ancho. La bolsa del cirro se inicia transversal y posteriormente al acetábulo, mide 0.94 ± 0.12 (1.12-0.96) de longitud y 0.18 ± 0.05 (0.17-0.30) de ancho. El poro genital localizado en la línea media y es anterior al acetábulo. El ovario es de forma ovoide y se encuentra situado en la línea media del acetábulo, mide 0.14 ± 0.03 (0.06-0.23) de longitud y 0.13 ± 0.03 (0.10-0.23) de ancho. El poro excretor se encuentra situado en el extremo posterior del cuerpo. Los ejemplares presentaron de 1

a 23 (5.81±7.46) huevos en el útero, éstos miden 0.07±0.01 (0.06-0.09) de longitud y 0.04±0.00 (0.40-0.60) de ancho. Las glándulas vitelógenas son laterales desde el nivel de la bolsa del cirro y hasta el testículo posterior, posteriormente pueden llegar a confluir por lo que se distribuyen a lo ancho del cuerpo.

Comentarios taxonómicos

Las especies del género *Rhopalias* parasitan el intestino delgado de marsupiales en la región Neártica y Neotropical, y se caracterizan principalmente por poseer un par de probóscides armadas con espinas quitinosas, éstas pueden estar invaginadas en sacos musculares (Yamaguti, 1971). Actualmente, se han reconocido seis especies como válidas para el género: *R. horridus* (Diesing, 1850) Stiles and Hassall, 1898; *R. coronatus* (Rudolphi, 1819) Stiles and Hassall, 1898; *R. baculifer* Braun, 1901; *R. caballeroi* Kifune & Uyema, 1982; *R. caucensis* Rivillas, Caro, Carvajal & Vélez, 2004 y *R. macracanthus* Chandler, 1933 (Haverkost & Gardner, 2008). Los caracteres diagnósticos que se han propuesto para diferenciar a estas especies son: la extensión de los sacos tentaculares; el tamaño, disposición y número de las espinas en las probóscides; y la presencia o ausencia de espinas orales (Lamothe-Argumedeo, 1978; Siebert, 1971; Yamaguti, 1971; Haverkost & Gardner, 2008). Los ejemplares del presente estudio se asignaron al género *Rhopalias* por presentar dos probóscides retráctiles, y a la especie *R. coronatus* porque presentan dos sacos tentaculares muy largos que se extienden mucho más allá del margen posterior de la faringe (a veces llegando hasta el margen posterior del acetábulo) y por poseer dos hileras de espinas dorsales a la ventosa oral, además de que las medidas morfométricas corresponden a las reportadas por Cañeda-Guzmán (1997) y Haverkost & Gardner (2008).

Ciclo de vida

Heteroxeno. El ciclo de vida de las especies del género *Rhopalias* es desconocido; sin embargo, los miembros que pertenecen a la superfamilia Echinostomatoidea generalmente utilizan a gasterópodos (Rissooidea, Cerithioidea, Lymnaeoidea y Eupulmonata) como primer hospedero intermediario; a cordados, moluscos y artrópodos como segundo huésped intermediario, y peces teleósteos y tetrápodos como huéspedes definitivos (Cribb *et al.*, 2003).

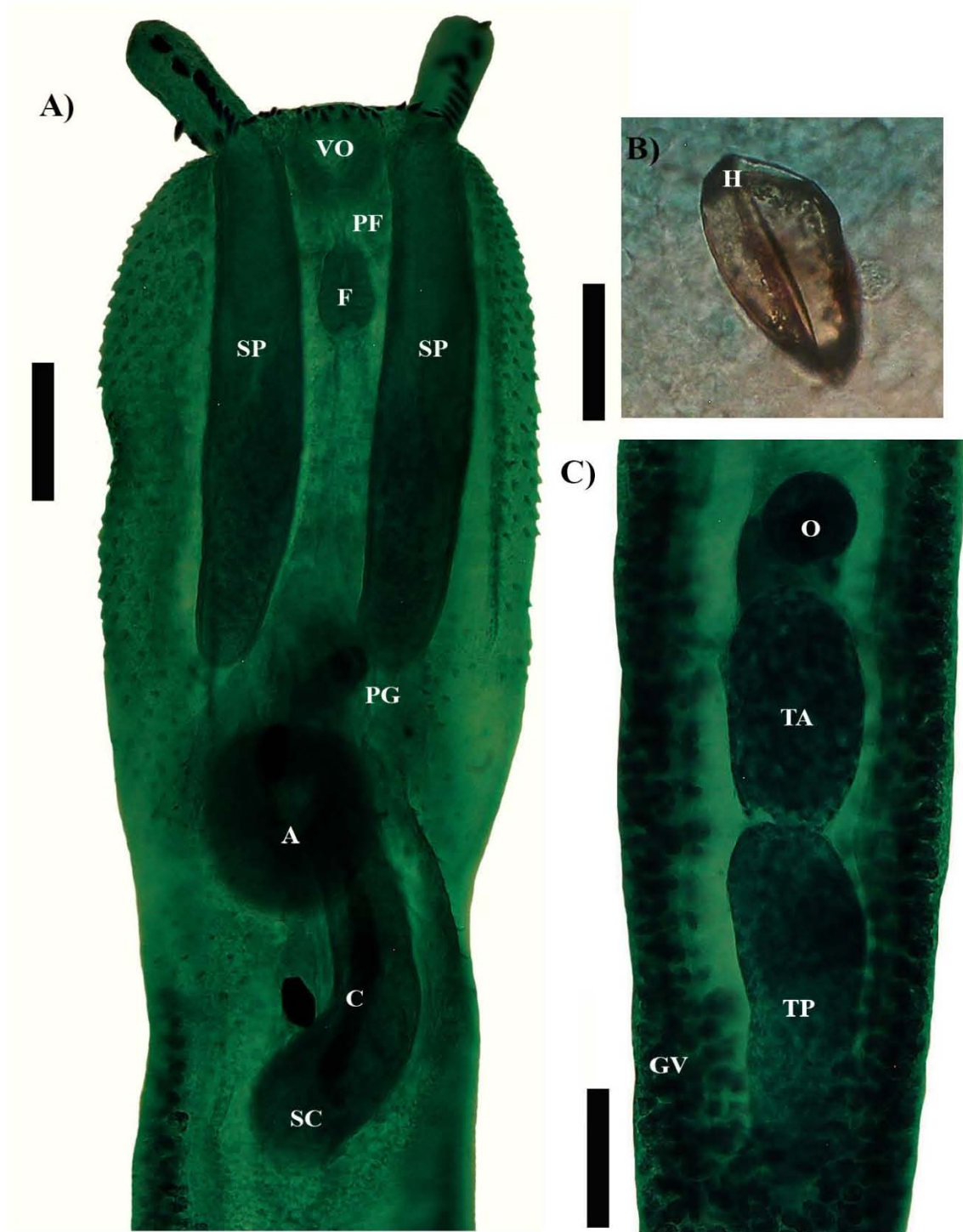


Figura 7. Estructuras morfológicas de *Rhopalias coronatus*, vista dorsal. A) VO-ventosa oral, PF-prefaringe, F-faringe, SP-Saco proboscítico, PG-Poro genital, A-acetábulo o ventosa ventral, C-cirro, SC-saco del cirro. Escala: 0.20 mm. B) H-huevo. Escala: 0.01 mm. C) O-ovario, TA-testículo anterior, TP-testículo posterior, GV-glándulas vitelógenas. Escala: 0.20 mm.

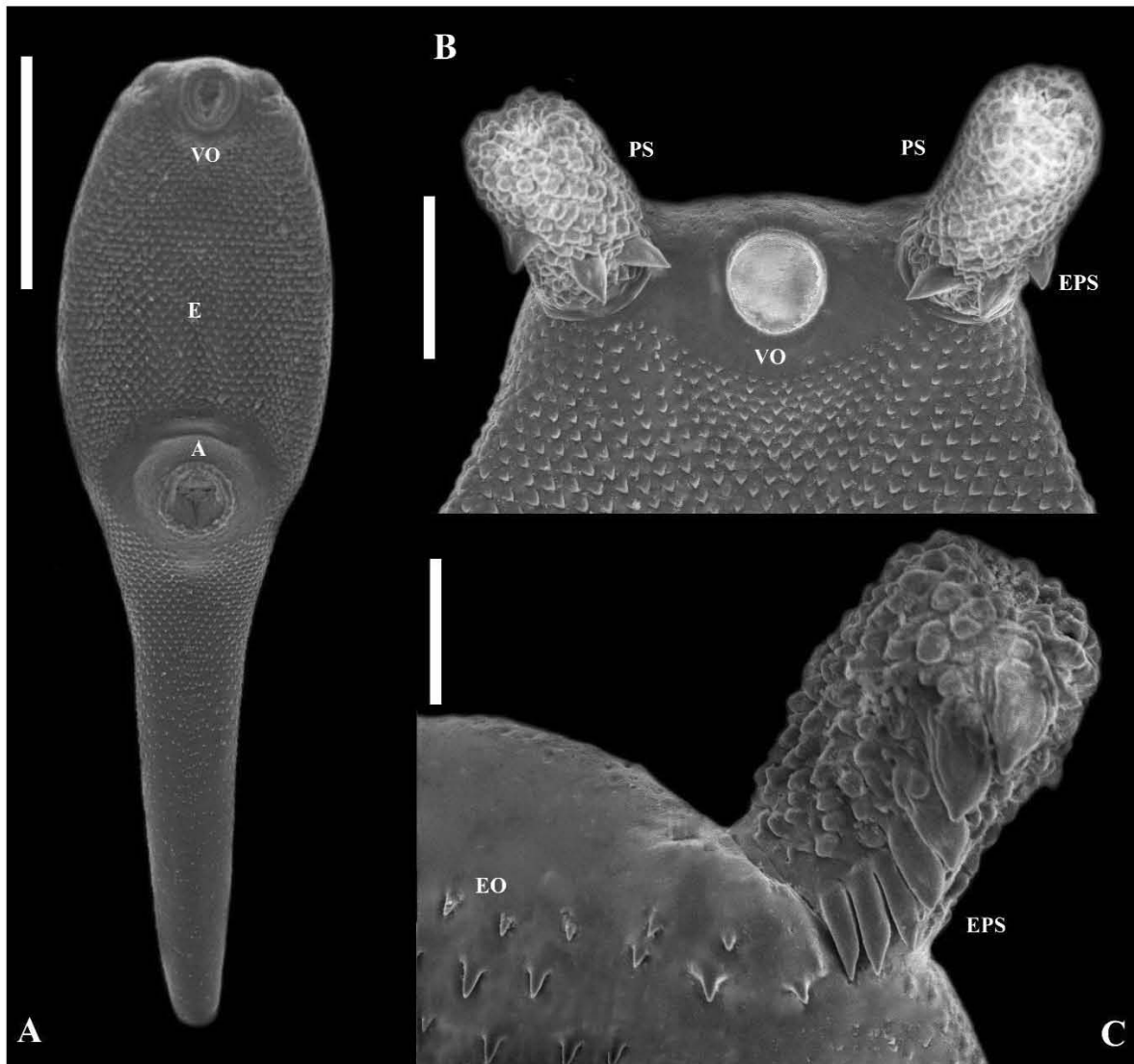


Figura 8. Microfotografías en MEB de *Rhopalias coronatus*. A) Cuerpo completo, vista ventral. Escala: 0.25 mm. VO-ventosa oral, E-espinas corporales, A-acetábulo o ventosa ventral. B) Región anterior, vista ventral. Escala: 0.10 mm. PS-probóscides. VO-ventosa oral, EPS-espínas proboscíticas. C) Probóscide, vista dorsal. Escala: 0.05 mm. EPS-espínas proboscíticas.

Phylum **Platyhelminthes** Gegenbaur, 1859
Clase **Trematoda** Rudolphi, 1808
Subclase **Digenea** Carus, 1863
Superfamilia **Microphalloidea** Ward, 1901
Familia **Stomylotrematidae** Poche, 1926
Género **Stomylotrema** Looss, 1900
Especie *Stomylotrema vicarium* Braun, 1901

Números de catálogo de la CNHE: 9950, 9951.

Caracterización basada en dos adultos inmaduros. Los ejemplares son trematodos pequeños y ovalados, que miden 1.3, 1.49 de longitud y 0.74, 0.79 de ancho, presentan un tegumento liso y delgado, sin ornamentaciones. La ventosa oral es musculosa, subterminal y redonda, la cual presenta diminutas papilas sobre el tegumento alrededor de la abertura oral; ésta mide 0.51, 0.61 de longitud y 0.56, 0.58 de ancho (Figs. 5 y 6). El acetábulo ocupa la mayor parte de la mitad posterior del cuerpo y es ligeramente más largo que ancho, mide 0.59, 0.63 de longitud y 0.49, 0.6 de ancho (Fig. 6). La relación entre la ventosa oral y el acetábulo es 0.9:1. No hay prefaringe. La faringe es musculosa, y mide 0.16, 0.20 de longitud y 0.18, 0.22 de ancho (Fig. 5). La relación entre la faringe y la ventosa oral 0.31:1. El esófago es muy corto y tubular, se bifurca en dos ciegos intestinales que se extienden sobre los márgenes laterales del acetábulo, finalizando al nivel del margen posterior de esta ventosa, sin llegar a confluir (Fig. 5). Los testículos son redondos, y se localizan intercecalmente en el margen anterior del acetábulo en posición simétrica; el testículo poral mide 0.17, 0.18 de longitud y 0.15, 0.15 de ancho; el testículo aporal mide 0.17, 0.19 de longitud y 0.14, 0.16 de ancho. El saco del cirro se localiza en posición oblicua con respecto al eje longitudinal del cuerpo; mide 0.46, 0.48 de longitud y 0.08, 0.08 de ancho máximo; ésta contiene a la vesícula seminal que está rodeada por las células prostáticas en su conducto terminal (Fig. 5). El poro genital se sitúa en el margen lateral derecho por arriba del nivel de la faringe (Figs. 5 y 6). El ovario es redondo, de bordes lisos y está situado pre-testicularmente en la línea media del cuerpo, mide 0.11, 0.13 de longitud y 0.12, 0.13 de ancho (Fig. 5). Las glándulas vitelógenas están estructuradas en dos hileras ventrales de folículos ovales, de bordes lisos, algunos bilobulados; la hilera vitelina poral consta de siete folículos cecales y extracecales, extendidos desde el margen posterior de la faringe hasta el margen posterior del acetábulo; mientras que la aporal consta de nueve folículos cecales y extracecales, extendidos desde el nivel medio del ovario hasta el margen posterior del acetábulo. El útero no está desarrollado. El aparato excretor está formado por conductos excretores amplios, dispuestos lateralmente y formando cámaras anastomosadas. Estas cámaras se unen anterior y posteriormente hasta formar una cadena continua que desemboca en un poro excretor subterminal (Fig. 5). El canal de Laurer no se observó.

Comentarios taxonómicos

El género *Stomylotrema* Looss, 1900 es un grupo de digeneos muy poco conocido, ya que de la mayoría de las especies solo se tiene el registro de la descripción original. En pocas especies se ha estudiado la variación morfológica debido a que se encuentran parasitando a especies diferentes de hospederos (aves), incluso miembros de diferentes órdenes (Accipitriformes, Ciconiiformes, Charadriiformes, Cuculiformes, Paseriformes, Pelecaniformes, Podicipediformes, Strigiformes) (Travassos & Teixeira de Freitas, 1940; Travassos, 1941; Brenes *et al.*, 1966; Macko *et al.*, 1999; Canaris & Gardner, 2003; Lunaschi & Drago, 2009).

Se han registrado 17 especies de helmintos parasitando intestino y cloaca de diversas especies de aves en todo el mundo, de las cuales solo siete han sido reportadas para la región Neotropical (Cuadro 5), siendo *S. vicarium* la más intensamente estudiada.

Cuadro 5. Distribución geográfica de *Stomylotrema* spp. considerando las regiones zoogeográficas propuestas por Holt *et al.* (2013).

Especie	Región zoogeográfica	Referencia
<i>S. vicarium</i>	Neártica, Neotropical	Braun (1901)
<i>S. bijugum</i>	Neotropical	Braun (1901)
<i>S. fastosum</i>	Neotropical	Braun (1901)
<i>S. tagax</i>	Neotropical	Braun (1901)
<i>S. perpastum</i>	Neotropical	Braun (1902)
<i>S. gratiosum</i>	Neártica, Neotropical	Travassos (1922)
<i>S. ucremium</i>	Neotropical	Brenes <i>et al.</i> (1966)
<i>S. chabaudi</i>	Madagascar	Richard (1963)
<i>S. pictum</i>	Paleártica, Madagascar	Creplin (1837)
<i>S. vachoni</i>	Madagascar	Richard (1963)
<i>S. ali-ibrahimi</i>	Saharo-Árabe	Hilmy (1949); Yamaguti (1958)
<i>S. grebei</i>	Oriental	Mathur (1950)
<i>S. rotunda</i>	Oriental	Brenes <i>et al.</i> (1966)
<i>S. srivastavi</i>	Oriental	Agrawal (1976)
<i>S. travassosi</i>	Oriental	Mehra (1938)
<i>S. multivitellaria</i>	Oriental	Singh & Prasad (1978)
<i>S. spasskii</i>	Paleártica	Sobolev (1946)

Los ejemplares obtenidos fueron asignados a la familia Stomylotrematidae, porque presentan un poro genital marginal y testículos simétricos; al género *Stomylotrema* porque las glándulas vitelógenas comprenden dos grupos laterales de folículos que se extienden desde la mitad del cuerpo hasta la región posterior del mismo, el acetábulo se localiza en mitad posterior del cuerpo y el ovario se localiza cerca de la faringe (Bray *et al.*, 2008). Por otro lado, la disposición y

forma de los folículos vitelinos, la posición intracecal, extracecal o parcial de los testículos, el nivel de la extensión de los ciegos, el tamaño, ubicación y proporción de la ventosa oral y el acetábulo, y el tamaño y forma del saco de cirro, se han propuesto como caracteres de importancia para distinguir a las especies del género *Stomylotrema* (Richard, 1963; Brenes *et al.*, 1966). Los ejemplares obtenidos en este trabajo se asignaron a la especie *Stomylotrema vicarium* con base en la clave propuesta por Brenes *et al.* (1966), al poseer un número constante de folículos vitelinos (7 porales y 9 antiporales) que no se extienden más allá del margen posterior del acetábulo, presentando una forma bilobulada o redondeada; los testículos son intracecales; los ciegos sobrepasan ligeramente el borde posterior del acetábulo; el saco del cirro es recto y oblicuo al cuerpo y la ventosa oral presenta crecimiento cilíndrico externo protusible de la ventosa oral.

Ciclo de vida

Heteroxeno. Las especies de *Stomylotrema* utilizan a especies de aves diferentes como hospederos definitivos, y a insectos acuáticos como el 2° hospedero intermediario (Digiani, 2002; Amato & Amato, 2006). Desde esta perspectiva, existen varios estudios en donde se han recuperado las metacercarias de *Stomylotrema* spp., principalmente de la cavidad torácica de insectos del género *Belostoma* (Cuadro 6). Según lo propuesto por Digiani (2002), las prevalencias de los estadios infectivos en estos hospederos intermediarios es baja [13.88% (n=72) en *B. elegans* y 3.40% (n=176) en *B. oxyurum*]; sin embargo, se sabe que el helminto se adquiere cuando el ave ingiere estos insectos, ya que existe evidencia de que en algunas aves, estos forman parte de su dieta (Digiani, 1999). Aunque existen registros de infección de metacercarias en peces de agua dulce (Singh & Prasad, 1978; Digiani, 2002) se consideran casos de infección accidental, debido a que son registros aislados; esta infección accidental se debe probablemente a que los peces ingieren larvas de insectos infectados.

Cuadro 6. Especies de insectos registradas como 2° hospedero intermediario de las especies del género *Stomylotrema*. A, insecto adulto; L, larva.

Especie	Registro	Referencia bibliográfica
Hemiptera		
<i>Belostoma dilatatum</i> ^L	Brasil	Amato & Amato (2006)
<i>B. elegans</i> ^A	Argentina	Digiani (2002)
<i>B. foveolatum</i> ^A	Argentina	Digiani (2002)
<i>B. oxyurum</i> ^A	Argentina	Digiani (2002)
Heteroptera		
Nepidae ^A fam. gen. sp.	India	Dhanumkumari & Madhavi (1983)
Coleoptera		
<i>Megadytes glauca</i> ^L	Argentina	Ostrowski de Núñez (1978)

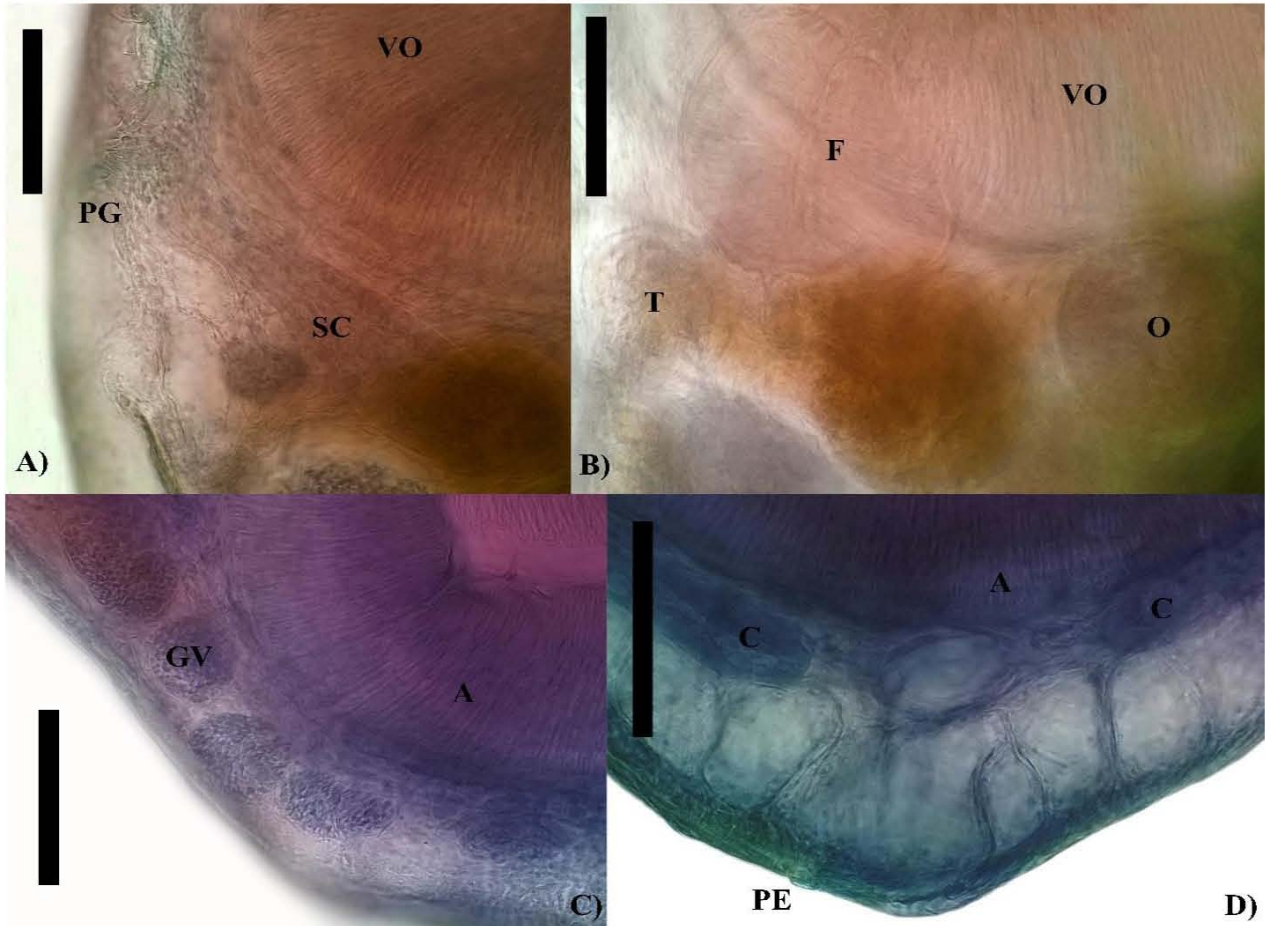


Figura 5. Estructuras morfológicas de *Stomylotrema vicarium*, vista ventral. A) PG-poro genital, SC-saco del cirro, VO-ventosa oral. Escala: 0.12 mm. B) T-testículo derecho, F-faringe, VO-ventosa oral, O-ovario Saco del cirro. Escala: 0.12 mm. C) GV-glándulas vitelógenas, A-acetábulo o ventosa ventral. Escala: 0.15 mm. D) C-ciegos, PE-poro excretor, A-acetábulo o ventosa ventral. Escala: 0.15 mm.

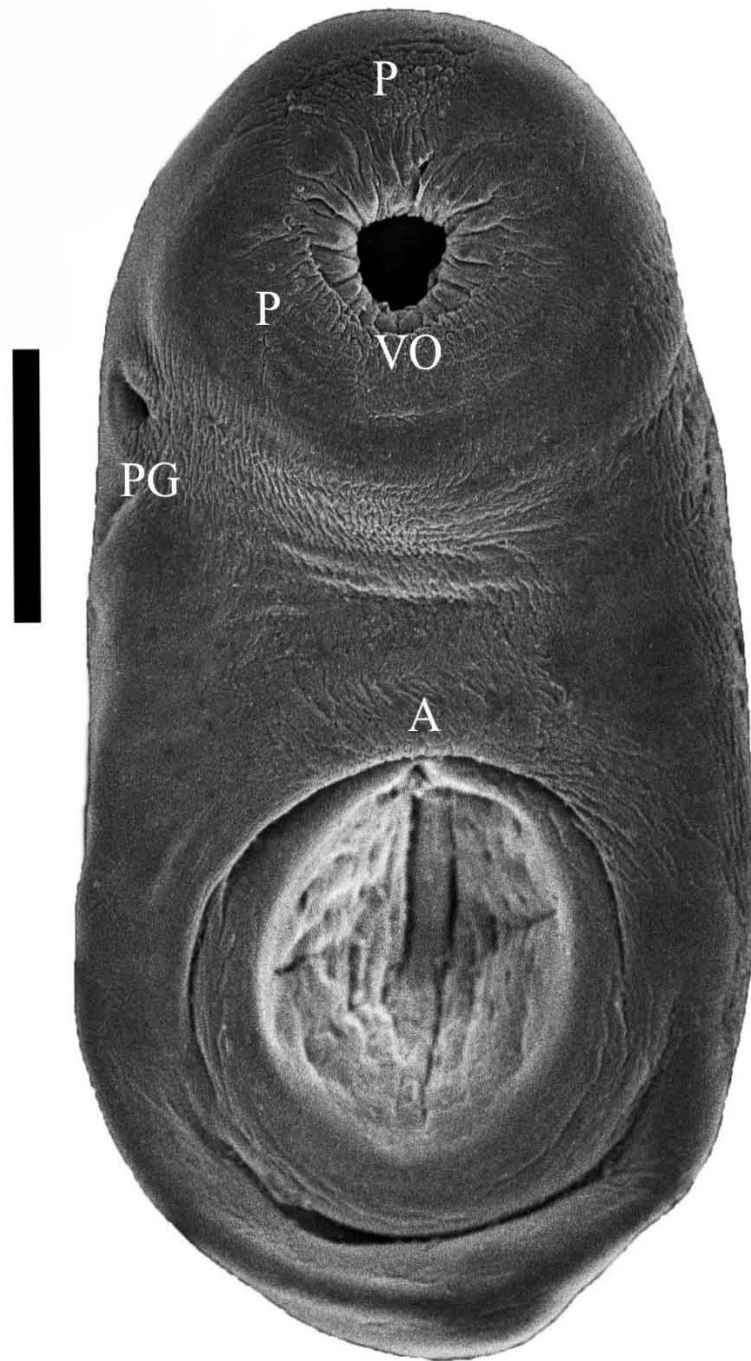


Figura 6. Microfotografía en MEB. Cuerpo completo de *Stomylotrema vicarium*, vista ventral. VO-ventosa oral, PP-papilas, PG-poro genital, A-acetábulo. Escala 0.25 mm.

Phylum **Platyhelminthes** Gegenbaur, 1859
Clase **Cestoidea** Rudolphi, 1808
Orden **Cyclophyllidea** van Beneden in Braun, 1900.
Familia **Gryporhynchidae** Spassky & Spasskaya, 1973
Género *Glossocercus* Chandler, 1935
Especie *Glossocercus* sp.

Número de catálogo de la CNHE: 9952.

Caracterización basada en un ejemplar. El ejemplar es un merocercóide con el escólex invaginado y un cuello que mide 6.53 de largo, no presenta proglótidos maduros y/o grávidos (Fig. 9). El escólex es subsférico, mide 0.95 de longitud y 0.70 de ancho, se encuentra armado con cuatro ventosas circulares de bordes redondeados, 0.20 ± 0.02 (0.18-0.22) de longitud y 0.23 ± 0.02 (0.20-0.25) de ancho (Fig. 9). El rostelo es cónico y muscular, mide 0.17 de longitud y 0.24 de ancho; y presenta dos hileras de 10 ganchos en cada una, 20 en total. Los ganchos presentan epífisis bien desarrolladas; los ganchos de la hilera distal miden 0.23 ± 0.01 (0.21-0.27) de longitud [mangos 0.07 ± 0.01 (0.05-0.09) de longitud y hojas 0.16 ± 0.01 (0.13-0.18)]; y los ganchos de la hilera proximal miden de 0.16 ± 0.00 (0.15-0.17) de longitud [mangos 0.07 ± 0.02 (0.05-0.11) de longitud y hojas 0.09 ± 0.02 (0.06-0.11) de longitud]. El saco rostelar tiene 0.21 de longitud y 0.17 de ancho.

Comentarios taxonómicos.

La asignación del material caracterizado anteriormente al género *Glossocercus* se basó en el número (20) y morfología de los ganchos rostelares (parvitenoides) (Fig. 10). Este género está representado por nueve especies que en estado adulto parasitan el intestino de pelícanos, garzas y tortugas de agua dulce: *G. cyprinodontis* Chandler, 1935; *G. auritus* (Rudolphi, 1819) Bona, 1994; *G. glandularis* (Fuhrmann, 1905) Bona, 1994; *G. ardeae* (Johnston, 1911) Bona, 1994; *G. chelodinae* (MacCallum, 1921) Pichelin, Cribb & Bona, 1998; *G. clavipera* Baer & Bona, 1960; *G. paracyclorchida* (Baer & Bona, 1960) Bona, 1994; *G. megascolecina* (Ukoli, 1967) Pichelin, Cribb & Bona, 1998 y *G. caribaensis* (Rysavy & Macko, 1973) Bona, 1994. El género se distribuye en América, África, Australia e Indonesia; y solo *G. auritus*, *G. cyprinodontis* y *G. caribaensis* son exclusivas del continente Americano (Pichelin *et al.*, 1998; Bona, 1994; Ortega-Olivares *et al.*, 2014).

Las larvas (merocercóides) de estas especies parasitan órganos internos de diferentes especies de peces de agua dulce y salobre, por lo que los caracteres para diferenciarlas se basan principalmente en el tamaño y forma de los ganchos rostelares (Cuadro 7). Las medidas de los ganchos rostelares del material estudiado se asemejan más a las registradas para *G. auritus*; sin

embargo, debido a que en este trabajo solo se encontró un ejemplar y a que sus dimensiones son ligeramente menores a las reportadas para esta especie, el material fue determinado solo a nivel genérico como *Glossocercus* sp.

Ciclo de vida

Heteroxeno. El conocimiento sobre el ciclo de vida de las especies que integran al género *Glossocercus* es escaso; a pesar de esto, se sabe que las especies de la familia Gryporhynchidae tienen ciclos de vida complejos, usando crustáceos (copépodos) como primeros huéspedes intermediarios, peces teleósteos como segundos huéspedes intermediarios y aves ictiófagas, Suliformes y Pelecaniformes, como huéspedes definitivos (Scholz *et al.*, 2004; Ortega-Olivares *et al.*, 2014). En México existen numerosos registros en peces y aves, a los cuales ocupan como hospederos intermediarios y definitivos, respectivamente (Cuadro 8).

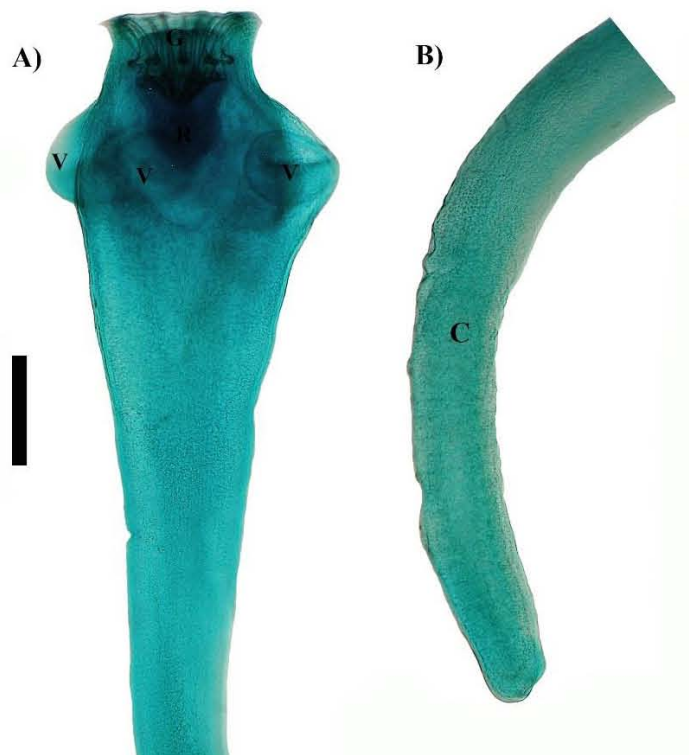


Figura 9. Estructuras morfológicas de *Glossocercus* sp. A) Escólex, G-ganchos, R-rostelo, V-ventosas. B) Cuello. C-cuello. Escala: 0.30 mm.

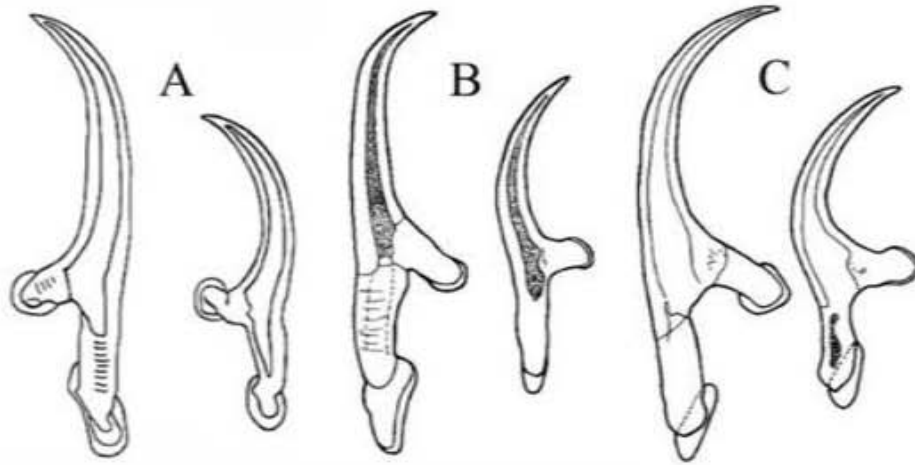


Figura 10. Ganchos rostelares de A-*G. aequatus*, B-*G. caribaensis* y C-*G. cyprinodontis* (Modificado de Scholz *et al.*, 2004 y Pinto & Melo, 2011).

Cuadro 7. Medidas de los ganchos rostellares de los merocercoides de las tres especies de *Glossocercus* distribuidas en América (Scholz *et al.*, 2004).

Especie	Número de ganchos	Ganchos distales			Ganchos proximales			Hospedero base del registro (Pez)	Distribución
		Largo	Cuchilla	Asa	Largo	Cuchilla	Asa		
<i>Glossocercus cyprinodontis</i> Chandler, 1935	10 + 10	180-195	122-128	86-93	129-141	79-86	62-74	<i>Cyprinodon variegatus</i> (Cyprinodontiformes: Cyprinodontidae)	Norte América: EUA (Texas)
<i>Glossocercus auritus</i> (Rudolphi, 1819) Bona, 1994	10 + 10	242-267	141-165	102-114	189-202	93-115	83-96	<i>Astyanax fasciatus</i> (Characiformes: Characidae); <i>Poecilia catemacotis</i> , <i>P. mexicana</i> , <i>P. sphenops</i> , <i>Poecilia</i> sp., <i>Poeciliopsis gracilis</i> (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)	Norte América: México (Guerrero, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz).
<i>Glossocercus caribaensis</i> (Rysavy & Macko, 1973) Bona, 1994	10 + 10	189-211	106-126	72-88	124-146	66-83	56-75	<i>Fundulus grandissimus</i> , <i>F. heteroclitus</i> , <i>F. majalis</i> , <i>F. persimilis</i> (Cyprinodontiformes: Fundulidae); <i>Cichlasoma urophthalmus</i> (Perciformes: Cichlidae)	Norte América: México (Yucatán), EUA (Sur de Carolina, Texas).

Cuadro 8. Registro de las especies de hospederos intermediarios y definitivos de *Glossocercus* en México (Ortega-Olivares et al., 2014). A=adulto, M=merocercoide.

Especie	Hábitat	Registro
<i>Glossocercus</i> sp.	Pisces ^M : Vesícula biliar, hígado y mesenterio Aves ^A : Intestino	PISCES Chiapas: Río Villa Flores: <i>Poecilia mexicana</i> . Hidalgo: Lago de Tecocomulco: <i>Cyprinus carpio</i> ; Laguna de Metztlán: <i>Chirostoma jordani</i> , <i>Poeciliopsis gracilis</i> . Tabasco: Pantanos de Centla: <i>Poecilia petenensis</i> . AVES Campeche: Río Ulumal: <i>Nyctanassa violacea</i> . Veracruz: Humedal Los Chivos: <i>Ardea herodias</i> , <i>Nyctanassa violacea</i> , <i>Egretta tricolor</i> , <i>Nycticorax</i> ; Laguna La Cortadura, Laguna La Rivera, Río Tecolutla: <i>Nyctanassa violacea</i> ; Río Máquinas: <i>Nyctanassa violacea</i> .
<i>Glossocercus auritus</i>	Pisces ^M : Cavidad de cuerpo, intestino, grasa, hígado y mesenterio Aves ^A : Intestino	PISCES Guerrero: Presa Tepecoacuilco: <i>Poecilia sphenops</i> , <i>Poeciliopsis gracilis</i> ; Río Santiago (Xochihuehuetlán): <i>Poecilia sphenops</i> . Hidalgo: Río Calabozo (Xochiatipan): <i>Poecilia mexicana</i> ; Río Talol: <i>Poecilia mexicana</i> . Oaxaca: Cuyotepeji: <i>Astyanax fasciatus</i> ; Puente Valle Nacional: <i>Poecilia mexicana</i> ; Río Huajuapán (Huajuapán de León): <i>Poecilia sphenops</i> . Veracruz: Lago de Catemaco: <i>Poecilia catemaconis</i> ; Laguna Escondida: <i>Poecilia</i> sp., <i>Poecilia mexicana</i> . AVES Veracruz: Lago El Bayo: <i>Ardea alba</i> ; Humedal Los Chivos: <i>Ardea herodias</i> , <i>Egretta caerulea</i> , <i>Nyctanassa violacea</i> ; Río Papaloapan (Tlacotalpan): <i>Egretta thula</i> ; Río San Juan (Tlacotalpan): <i>Ardea alba</i>
<i>Glossocercus caribaensis</i>	Pisces ^M : Hígado, mesenterio y bazo Aves ^A : Intestino	PISCES Campeche: Río Champotón: <i>Floridichthys polyommus</i> . Yucatán: Mitzá: <i>Cichlasoma urophthalmus</i> ; Laguna Chelém (Chuburná): <i>Cyprinodon artifrons</i> , <i>Fundulus persimilis</i> , <i>Floridichthys polyommus</i> , <i>Fundulus grandissimus</i> ; Laguna Chelém (Yucalpetén): <i>Fundulus grandissimus</i> , <i>Fundulus persimilis</i> . AVES Baja California: Bahía de San Quintín (Molino Viejo): <i>Botaurus lentiginosus</i> . Campeche: Laguna de Términos: <i>Nycticorax</i> . Tamaulipas: Laguna Madre (Punta Piedra): <i>Ardea herodias</i> , <i>Egretta caerulea</i> , <i>Egretta rufescens</i> , <i>Egretta thula</i> . Veracruz: Laguna La Cortadura: <i>Egretta thula</i> ; Humedal Los Chivos: <i>Ardea herodias</i> , <i>Egretta tricolor</i> ; Laguna de Tamiahua: <i>Ardea alba</i> ; Río Pánuco: <i>Ardea alba</i> , <i>Egretta thula</i> . Yucatán: Chuburná (Progreso): <i>Butorides virescens</i> , <i>Cochlearius</i> , <i>Egretta caerulea</i> , <i>Egretta rufescens</i> ; Laguna Carbonera: <i>Egretta thula</i> , Ría Lagartos: <i>Egretta rufescens</i> .
<i>Glossocercus cyprinodontis</i>	Aves ^A : Intestino	AVES Campeche: Laguna de Términos: <i>Nycticorax</i> . Tamaulipas: Laguna Madre (Punta Piedra): <i>Egretta thula</i> , <i>Egretta rufescens</i> , <i>Pelecanus occidentalis</i> . Yucatán: Chuburná (Progreso): <i>Cochlearius</i> , <i>Egretta caerulea</i> , <i>Egretta rufescens</i> .

Phylum *Acanthocephala* Kohlreuther, 1771

Acanthocephala gen. sp.

Se extrajo un solo individuo enquistado de la cavidad abdominal de un ejemplar de *P. opossum*. Debido al estado de desarrollo en el que se encontró (cistacanto) no se observaron las estructuras de importancia taxonómica del grupo, solo se pudo visualizar una proboscis sin distinción clara en la disposición y longitud de los ganchos. El ejemplar se estudió bajo MEB, sin embargo no pudo ser determinado debido a que los ganchos se encontraron rotos, por lo que se consideró solo como acantocéfalo de cavidad en el análisis (Fig. 11).

Comentarios taxonómicos

Actualmente el Phylum *Acanthocephala* está dividido en cuatro clases *Archiacanthocephala*, *Eoacanthocephala*, *Palaeacanthocephala* y *Polyacanthocephala* (Amin, 2013). La clase *Archiacanthocephala* comprende acantocéfalos que en su estado adulto parasitan aves y mamíferos terrestres, y se distinguen de los miembros de las otras clases por presentar los ganchos de la proboscis en círculos concéntricos y carecer de espinas en el tronco; la clase *Eoacanthocephala* incluye acantocéfalos parásitos de peces y tortugas, los miembros de esta clase se distinguen porque los ganchos de la proboscis se encuentran dispuestos en filas radiales alternas y pueden o no tener espinas en el tronco; la clase *Palaeacanthocephala* está formada por acantocéfalos parásitos de peces, aves y mamíferos marinos, sus miembros diferencian porque los ganchos de la proboscis se encuentran dispuestos en hileras radiales alternadas y presentan espinas en el tronco; y por último la clase *Polyacanthocephala* que incluye acantocéfalos con probóscis claviforme que presenta numerosas hileras longitudinales de ganchos y un tronco con espinas; los miembros de esta clase son parásitos de peces y cocodrilos (Bullock, 1969; Miller & Dunagan, 1985; Amin, 1987). Sin embargo en este trabajo, el material colectado solo pudo ser asignado a nivel de phylum, ya que las características diagnósticas a otros niveles jerárquicos no pudieron ser observadas debido a las malas condiciones de fijación en las que encontraba el material, aunado a su estadio de desarrollo (cistacanto); solo se observó una proboscis invaginada con al menos 4 hileras de ganchos alternados. La morfología de los ganchos no fué observada ya que se encontraron rotos.

Ciclo de vida

Heteroxeno. Los acantocéfalos son un grupo de helmintos que infectan el tubo digestivo de una gran variedad de vertebrados. Presentan un ciclo de vida indirecto y requieren de un invertebrado como hospedero intermediario, en ellos se desarrolla la forma larvaria denominada cistacanto y que es el estadio infectivo para el hospedero definitivo (Petrochenko, 1956). Todas las especies, sin excepción, utilizan a artrópodos como huéspedes

intermediarios: un escarabajo terrestre o cucaracha si el huésped definitivo es un ave terrestre o mamífero; un crustáceo u ostrácodo para un vertebrado de agua dulce o un cangrejo para un vertebrado marino, pero todas las especies pasan por las mismas etapas de larvarias y sólo requieren un único huésped intermediario. La reproducción en este grupo de helmintos es exclusivamente sexual; la reproducción asexual y la partenogénesis son desconocidos en el grupo (Kennedy, 1993). Todo el proceso de la reproducción ha sido revisado a detalle por Parshad y Crompton (1981) y Crompton (1985). Las formas adultas maduran sexualmente en el intestino de los vertebrados. La hembra pone los huevos fecundados que contienen la larva acantor en el aparato digestivo del hospedero definitivo, los cuales salen al medio externo junto con las heces del hospedero. En raras ocasiones, toda una hembra grávida puede ser liberada con las heces y los huevos son liberados al ambiente por la descomposición del cuerpo de la hembra adulta, pero esto no parece ser una estrategia normal para la diseminación de los huevos. Si la larva acantor es ingerida por un hospedero intermediario adecuado (ya sea artrópodo terrestre o acuático), se desarrolla la larva acantela. En el artrópodo, la acantela se transforma en cistacanto que puede infectar directamente al hospedero definitivo, o bien, a un hospedero paraténico; asimismo, algunas especies de acantocéfalos siguen estrategias de desarrollo poscíclico (Schmidt, 1985).

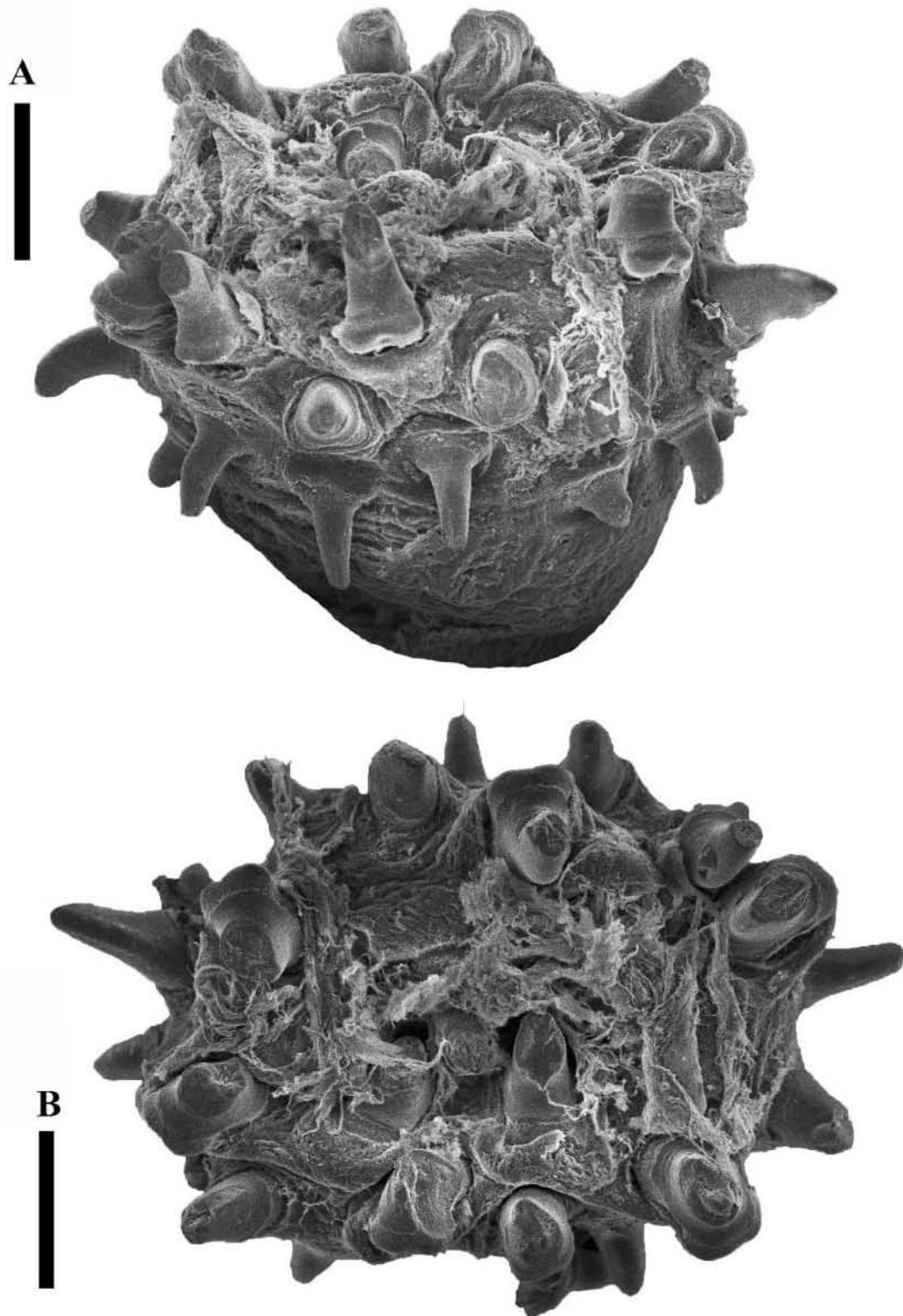


Figura 11. Proboscis de *Acanthocephala* gen. sp. (en estadio de cistacanto). A) Vista lateral. B) Vista apical. Escala (mm): A) 0.15, B) 0.10.

Phylum **Nematoda** Cobb, 1932
Clase **Chromadorea** Inglis, 1983
Subclase **Plectia** Hodda, 2007
Superorden **Rhabditica** Hodda, 2007
Orden **Spirurida** Railliet, 1914
Suborden **Ascaridina** Inglis, 1983
Superfamilia **Cosmoceroidea** Skryabin & Shikhobalova, 1951
Familia **Kathlaniidae** (Lane, 1914) Travassos, 1918
Subfamilia **Cruziinae** Travassos, 1917
Género **Cruzia** Travassos, 1917
Especie **Cruzia tentaculata** (Rudolphi, 1819) Travassos, 1917

Números de catálogo de la CNHE: 9954, 9955, 9956.

Caracterización basada en ocho machos y diez hembras. Son nematodos de cuerpo cilíndrico y de color blanquecino. El extremo anterior es ancho y el posterior angosto. La boca está rodeada por tres labios triangulares; cada labio presenta en su margen interno dos proyecciones parecidas a dentículos; además el labio dorsal presenta dos papilas equidistantes en el margen externo lateral, y los labios subventrales presentan una papila dispuesta en el margen externolateral y un anfidio en la cara internodorsal. La faringe es de paredes gruesas y se encuentra armada con proyecciones quitinosas parecidas a dentículos. El esófago es largo, musculoso y se encuentra dividido en tres regiones: corpus, istmo y bulbo esofágico. El bulbo esofágico musculoso se continúa con el intestino; este último presenta un divertículo o ciego en su parte inicial (dirigido hacia la región anterior del cuerpo) y posteriormente se extiende a la parte caudal del animal desembocando en la cloaca en machos y en el ano en hembras. El anillo nervioso y el poro excretor se encuentran en la región anterior. Las papilas cervicales se localizan en la región anterior del cuerpo.

Machos. Los ejemplares miden 11.59 ± 1.16 (10.11-13.43) de largo y 0.45 ± 0.04 (0.40-0.52) de ancho a nivel del bulbo esofágico. La faringe mide 0.19 ± 0.01 (0.18-0.22) de largo y presenta 11.25 ± 0.70 (11-13) proyecciones quitinosas; ésta se continúa con el esófago que mide (con bulbo) 1.49 ± 0.40 (0.97-2.05) de largo y 0.12 ± 0.01 (0.11-0.15) de ancho (Fig. 12). El bulbo esofágico tiene un diámetro de 0.28 ± 0.01 (0.26-0.31). El ciego intestinal mide 0.79 ± 0.15 (0.62-1.03). El anillo nervioso y el poro excretor se localizan a 0.50 ± 0.07 (0.42-0.63) y a 1.44 ± 0.24 (1.12-1.68) de la región anterior. El extremo posterior del macho se encuentra ligeramente curvado hacia la región ventral y presenta paquetes musculares (muy evidentes) dispuestos diagonalmente (Fig. 12). Los machos poseen un gubernáculo que mide

0.16±0.03 (0.12-0.18) de largo y dos espículas ligeramente desiguales, curvas y anchas en su base, la derecha mide 1.12±0.30 (0.88-1.79) de longitud y la izquierda 0.91±0.03 (0.12-0.18) de longitud. En la región caudal presentan 10 pares de papilas: 3 precloacales, 3 adcloacales y 4 postcloacales, además presentan un par de fasmidios situados anteriormente al par de papilas terminal.

Hembras. Nematodos que en la región posterior terminan en punta; miden 13.47±1.21 (12.9-15.55) de largo y 0.52±0.05 (0.43-0.64) de ancho a nivel del bulbo esofágico. La faringe mide 0.22±0.01 (0.20-0.25) de largo y presenta 11.42±1.16 (10-13) proyecciones quitinosas, ésta se continúa con el esófago que mide (con bulbo) 2.01±0.24 (1.45-2.27) de largo y 0.14±0.00 (0.13-0.15) de ancho (Fig. 12). El bulbo esofágico tiene un diámetro de 0.31±0.01 (0.29-0.33). El ciego intestinal mide 1.02±0.29 (0.60-1.19). El poro excretor de encuentra ligeramente posterior al inicio del ciego intestinal, a 1.44±0.29 (0.60-1.20) del extremo anterior y el anillo nervioso a 0.49±0.04 (0.40-0.54) del mismo extremo. Las hembras son didelfas y poseen una vulva prominente, situada en la porción media a 6.48±0.76 (5.50-7.95) de la región anterior, la vagina es musculosa y se comunica con un ovoyector grande, sacciforme en forma de Y, en el que desembocan los dos úteros largos y sinuosos (Fig. 12). La cola es cónica y mide 0.90±0.09 (0.76-1.07). Los huevos están embrionados y presentan dos engrosamientos en sus polos, éstos miden 0.07±0.09 (0.04-0.06) de largo y 0.10±0.00 (0.10-0.12) de ancho (Fig. 12).

Comentarios taxonómicos

El género *Cruzia* está representado por especies de nematodos que presentan tres labios articulados en el ápice, denticulos faríngeos bien desarrollados y se distinguen por ser parásitos del intestino delgado, principalmente de vertebrados americanos (anfibios, reptiles, marsupiales y xenartros) (Anderson *et al.*, 1974). Las especies que componen al género son: *C. tentaculata* Rudolphi, 1819; *C. americana* Maplestone, 1930; *C. boliviana* Sprech, 1932; *C. fülleborni* Khalil & Vogelsang, 1930; *C. travassosi* Khalil & Vogelsang, 1932; *C. mazzai* Khalil & Vogelsang, 1932; *C. mexicana* Khalil, 1926; *C. morleyi* Pearse, 1936; *C. orientalis* Maplestone 1930; *C. rudolphi* Ruiz, 1974; *C. testudinis* Harwood, 1932; *C. cameroni* Wolfgang, 1951 y *C. empera* Guerrero, 1971; de éstas solo tres se han registrado parasitando a marsupiales: *C. tentaculata* en *Didelphis aurita*, *D. nudicaudatus*, *D. virginiana*, *D. azarae*, *D. marsupialis*, *D. albiventris*, *P. opossum*, *Marmosa* sp. y *Peramys* sp.; *C. americana* en *D. marsupialis* y *D. virginiana* y *C. cameroni* en *D. virginiana* (Cañeda-Guzmán, 1997; Monet-Mendoza, 2002).

Los caracteres de importancia taxonómica para diferenciar a las especies que componen al género son principalmente el número y disposición de papilas y anfidios en los

labios, el número de proyecciones faríngeas, ubicación del poro excretor y anillo nervioso, longitud del ciego intestinal con respecto al anillo nervioso, prominencia de los labios de la vulva y el número y configuración de las papilas caudales en los machos.

El material recolectado en este trabajo fue asignado a la especie *C. tentaculata* con base en las redescripciones realizadas por Travassos (1922), Cañeda-Guzmán (1997), y Adnet *et al.* (2009), ya que presentan un labio dorsal con dos papilas equidistantes en el margen externo lateral, y los labios subventrales tienen una papila en su margen externolateral y un anfidio en su cara internodorsal (*C. americana* presenta el mismo número de papilas y anfidios, pero el anfidio de los labios subventrales se encuentra en una posición menos medial que en *C. tentaculata* y el anfidio es prominente; en *C. cameroni* los labios subventrales no presentan la papila externolateral); además, poseen de 11 a 13 dentículos faríngeos (en *C. americana* van de 15 a 18 proyecciones y en *C. cameroni* se han reportado 10), el poro excretor es posterior al inicio del ciego intestinal (en *C. americana* es ligeramente anterior y en *C. cameroni* es anterior y se localiza muy cerca del anillo nervioso); las hembras presentan los labios de la vulva muy prominentes (en *C. americana* los labios son prominentes y en *C. cameroni* no sobresalen del margen del cuerpo); los machos presentan diez pares papilas caudales con la siguiente disposición: tres preanales, tres adanales y cuatro postanales (los machos de *C. americana* presentan once pares con la siguiente disposición: tres pares preanales, tres adanales y cinco postanales).

Ciclo de vida

Monoxeno. Particularmente no existen estudios sobre el ciclo de vida de *C. tentaculata*, sin embargo es posible que tenga un ciclo de vida similar a otras especies que pertenecen al género, y de las cuales existen estudios disponibles. Por ejemplo, se ha estudiado el ciclo de vida de *C. americana*, misma que se ha registrado parasitando a *Didelphis virginiana* en nuestro país y E. U. A., y a *Procyon lotor* en E. U. A. (Monet-Mendoza, 2002). *Cruzia americana* es un helminto de ciclo de vida directo. En un estudio realizado por Crites (1956), se establece que su ciclo se inicia cuando los huevos salen con las heces del hospedero definitivo (tlacuache) en etapa de mórula, posteriormente dentro de estos huevos se lleva a cabo la primer muda (en condiciones favorables de temperatura humedad y oxígeno), dando paso al primer estadio larvario (aproximadamente a los diez días después de que los huevos han salido con las heces). Estos huevos van a ser consumidos por los tlacuaches, donde se desarrollarán las larvas de la segunda etapa, éstas emergen del huevo en el duodeno o íleon superior del tlacuache y se trasladarán al ciego intestinal, donde las larvas mudan tres veces y llegan a la etapa adulta (Anderson, 2000). Por otro lado, se ha documentado que *C. tentaculata* produce intensidades de infección muy elevadas en tlacuaches del género *Didelphis*, hasta 500 helmintos por hospedero (Acosta-Virgen, 2014), que podrían tener

repercusiones negativas en su alimentación (Alden, 1995), sin embargo, hasta la fecha no se tienen estudios que evidencien este hecho.

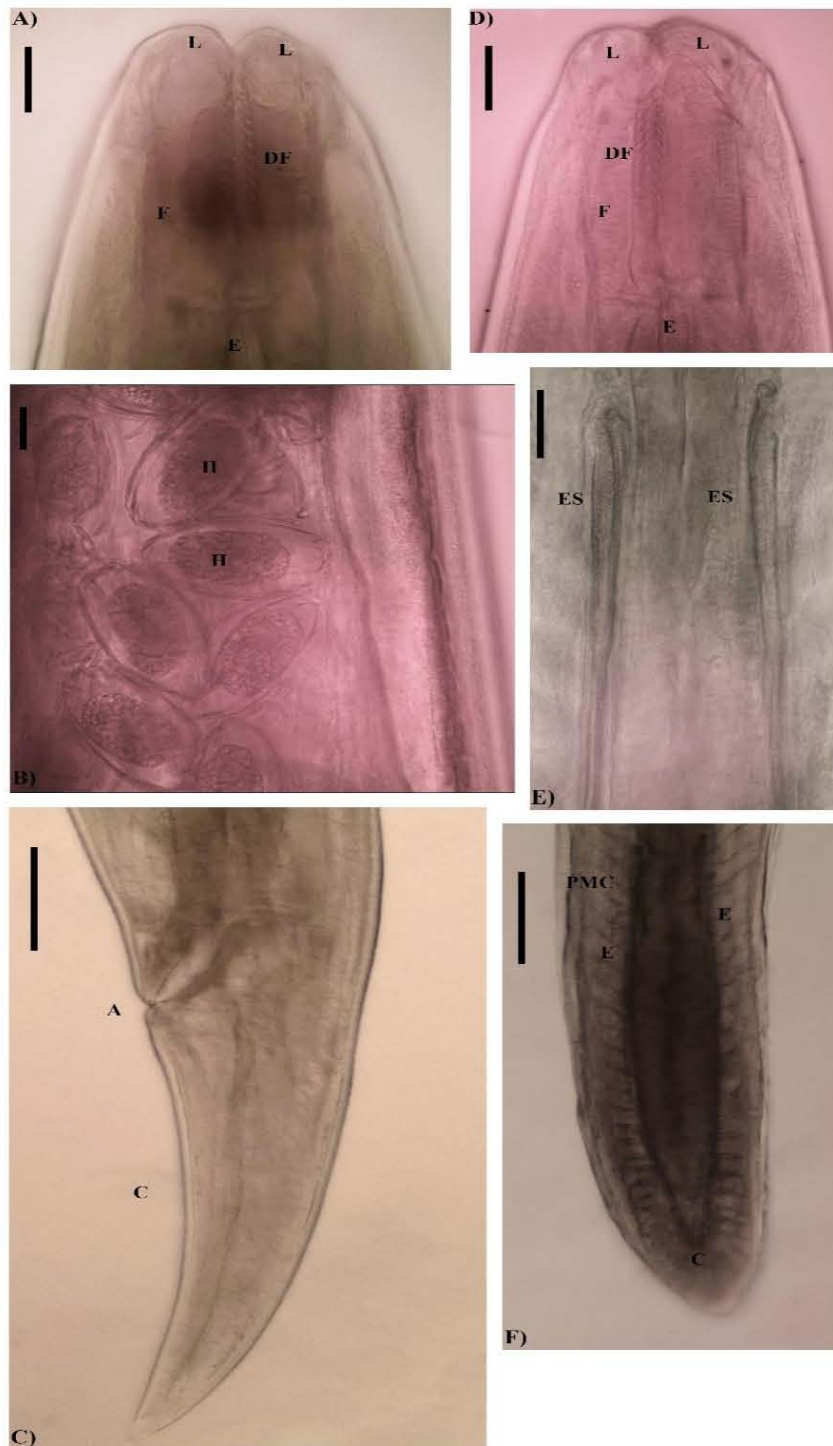


Figura 12. Estructuras morfológicas de *Cruzia tentaculata*. A) Hembra. L-labios, F-faringe, DF-denticulos faríngeos, E-esófago. Escala: 0.05 mm. B) Hembra. H-huevo. Escala: 0.03 mm. C) Hembra. A-ano, C-cola. Escala: 0.20 mm. D) Macho. L-labios, F-faringe, DF-denticulos faríngeos, E-esófago. Escala: 0.05 mm. E) Macho. ES-espículas. Escala: 0.05 mm. F) Macho. PMC-paquetes musculares caudales, E-espículas. Escala: 0.20 mm.

Phylum **Nematoda** Cobb, 1932
Clase **Chromadorea** Inglis, 1983
Subclase **Plectia** Hodda, 2007
Superorden **Rhabditica** Hodda, 2007
Orden **Spirurida** Railliet, 1914
Suborden **Gnathostomatina** Skryabin & Ivaschkin, 1973
Superfamilia **Gnathostomatoidea** (Railliet, 1895) Ivaschkin, 1960
Familia **Gnathostomatidae** Railliet, 1895
Subfamilia **Gnathostomatinae** (Railliet, 1895 fam.) Baylis & Lane, 1920.
Género **Gnathostoma** Owen, 1836
Especie **Gnathostoma turgidum** Stossich, 1902

Números de catálogo de la CNHE: 9958, 9959.

Caracterización basada en 1 macho **adulto**. Nematodos de cuerpo robusto que mide 18.97 de largo y 1.12 de ancho (a nivel de la unión del esófago y el intestino), presenta un bulbo cefálico con numerosos ganchos uncinados; este es prominente y mide 0.32 de largo y 0.61 de ancho, además consta de 10 anillos transversales (8 anillos de ganchos completos y 2 anillos de ganchos incompletos, uno localizado justo por encima de la primer hilera completa de ganchos y el otro es posterior a la última hilera completa de ganchos). La superficie corporal está cubierta espinas y placas que se extienden en un 40% de la longitud total del nematodo. Las placas varían en tamaño y cúspides, y las espinas en tamaño, a lo largo del cuerpo de más grandes a más pequeñas conforme se acerca a la parte distal del cuerpo (Fig. 13): en las hileras 1-5 las placas son anchas, cortas, miden 0.038 ± 0.019 (0.012 ± 0.05) de longitud y presentan 7 ± 1.763 (4-9) cúspides; en las hileras 6-21 las placas miden 0.055 ± 0.004 (0.045 ± 0.0625) y presentan 7.217 ± 0.795 (6-9) cúspides más largas que las cúspides de las hileras anteriores. Las hileras posteriores se encuentran más juntas y presentan placas más alargadas que tienen una reducción en sus cúspides, hasta espinas monocúspides, localizadas aproximadamente en la hilera 379; la espinación se interrumpe a una distancia de 6.84 de la parte anterior del animal y se reinicia con espinas muy pequeñas y monocúspides a una distancia de 0.82 de la región caudal. Región oral provista de un par de labios, trilobulados al interior, cada labio provisto de un par de papilas cefálicas. Posee dos papilas cervicales entre el anillo de placas 5-6. La cauda es redondeada y presenta el siguiente patrón papilar: cuatro pares laterales de papilas prominentes y pedunculadas (dos pares precloacales y dos postcloacales), cuatro pares de papilas sésiles (un par precloacal, un par adcloacal y dos postcloacales). Las espículas son desiguales, la derecha más pequeña que la izquierda. El poro excretor y el anillo nervioso no fueron observados, ya que la cubierta de espinas imposibilitó su observación.

Caracterización basada en 2 ejemplares en **estadio larvario**. Son nematodos de cuerpo robusto que miden 3.04, 8.34 de largo y 0.38, 0.59 de ancho, presentan un bulbo cefálico espinoso prominente que mide 0.20, 0.20 de largo y 0.11, 0.32 de ancho (Fig. 14). El bulbo cefálico presenta 4 anillos completos de ganchos en disposición transversal: 31-36 ganchos en la I hilera, 33-37 ganchos en la II hilera, 37-39 en la III y 43-44 ganchos en la IV hilera. Los ganchos del bulbo cefálico presentan solo una cúspide con una base rectangular. El esófago es glandular y mide 1.23, 1.8 de largo y 0.18, 0.28 de ancho (Fig. 14). Los ejemplares presentan cuatro sacos cervicales que se disponen alrededor del esófago en su primer tercio, miden 0.40 ± 0.03 (0.36-0.41) de largo (Fig. 14). La superficie corporal está cubierta por 51-59 hileras transversales de espinas que ocupan solo el primer tercio del cuerpo, las cuales varían en tamaño a lo largo del cuerpo, de más grandes a más pequeñas, conforme se acerca a la parte distal del cuerpo. En la parte anterior del cuerpo presenta dos papilas cervicales que se localizan entre las hileras de espinas 11 y 12. El poro excretor se sitúa entre las hileras de espinas 18 y 19. La cola mide 0.08, 0.13 de largo.

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares fueron asignados al género *Gnathostoma* ya que poseen un bulbo cefálico prominente armado con anillos de ganchos simples; presentan un cuerpo armado parcialmente con espinas monocúspides en el caso de las larvas y policúspides dirigidas hacia el extremo posterior en el caso de los adultos; los machos adultos poseen espículas desiguales y son parásitos de mamíferos (Yamaguti, 1961; Anderson *et al.*, 1974). El género *Gnathostoma* está integrado por 13 especies válidas que se distribuyen en América, Asia y Europa (Mosqueda-Cabrera *et al.*, 2010; Bertoni-Ruiz *et al.*, 2011). Las especies *Gnathostoma socialis* Leidy, 1858; *Gnathostoma turgidum* Stossich, 1902; *Gnathostoma procyonis* Chandler, 1942; *Gnathostoma miyazakii* Anderson, 1964; *Gnathostoma americanum* Travassos, 1925; *Gnathostoma binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991 y *Gnathostoma lamothei* Bertoni-Ruiz, García-Prieto, Osorio-Sarabia & León-Règagnon, 2005 son de distribución americana. De estas últimas sólo *G. binucleatum*, *G. turgidum* y *G. lamothei* han sido reportadas en México (Bertoni-Ruiz *et al.*, 2011).

Los caracteres diagnósticos para la determinación de los adultos a nivel específico son: el número de anillos de ganchos del bulbo cefálico y el tamaño, forma, distribución y número de cúspides de las placas cuticulares a lo largo del cuerpo. De acuerdo con lo anterior, el ejemplar fue asignado a la especie *G. turgidum* porque presenta un bulbo con 10 anillos transversales (8 anillos de ganchos completos y 2 anillos de ganchos incompletos); los anillos de placas se interrumpen en la mitad posterior del cuerpo; las placas de los primeros anillos presentan varias cúspides que se van reduciendo conforme se aproximan a la mitad posterior

del helminto; el ejemplar presenta dos espículas desiguales que corresponden a las reportadas por Bertoni-Ruiz *et al.* (2011).

Los caracteres diagnósticos para la determinación de las larvas a nivel de específico son: longitud corporal; forma, disposición y número de ganchos por cada hilera en el bulbo cefálico, localización de las papilas cervicales y del poro excretor y la disposición de las espinas cuticulares a lo largo del cuerpo (Mosqueda-Cabrera *et al.*, 2010; Gaspar-Navarro *et al.*, 2013). Las larvas recolectadas en este trabajo fueron determinadas como *G. turgidum*, ya que los caracteres como: tamaño corporal; número y forma de los gachos en las hileras I, II, III y IV del bulbo; la localización del poro excretor y las papilas cervicales corresponden a las descritas por Mosqueda-Cabrera *et al.* (2009) y Mosqueda-Cabrera *et al.* (2010) para esta especie.

Ciclo de vida

Heteroxeno. El ciclo de vida de los gnatostomidos ha sido ampliamente estudiado; se sabe que usan dos huéspedes para completarlo: un copépodo como primer huésped intermediario en donde tiene lugar el desarrollo del segundo estadio larvario y un mamífero carnívoro como hospedero definitivo (Almeyda-Artigas *et al.*, 2000). Los adultos de *G. turgidum* viven en la pared del estómago de didélfidos. El ciclo de vida de *G. turgidum* comienza cuando los huevos son expulsados con las heces del hospedero definitivo, depositándolos en el medio hasta llegar a un cuerpo de agua; si las condiciones ambientales (salinidad, pH, temperatura, profundidad y la hidrodinámica, entre otras) son adecuadas, se lleva a cabo el desarrollo de la L1, y posteriormente la eclosión de los huevos produciendo una L2 libre nadadora. Las larvas L2 son ingeridas por los copépodos durante el día, cuando están en la parte inferior de la columna de agua ya que tienen una mayor vagilidad (Mosqueda-Cabrera *et al.*, 2010). Después de que estas larvas (L2) son ingeridas por copépodos ciclopodidos, las larvas (L2) deben perforar la pared gástrica del crustáceo con ayuda de una estructura llamada “diente larval” y salir de inmediato de su sistema digestivo, desplazándose rápidamente a la cavidad abdominal, es en esta última en donde el desarrolla la muda a la siguiente etapa (L3-temprana). Las larvas avanzadas de la tercera etapa (L3-avanzada) de las especies del género *Gnatosthoma* emplean una gran variedad de vertebrados como hospederos paraténicos, además éstas pueden ser transmitidas de un hospedero paraténico a otro (Almeyda-Artigas *et al.*, 2010).



Figura 13. Placas corporales de la región media de un adulto de *Gnathostoma turgidum*. Escala: 0,025 mm.



Figura 14. Estructuras morfológicas de una larva de *Gnatostoma turgidum*. B-bulbo esofágico, SC-sacos servicales, EG-esófago glandular, I-intestino, A-ano. Escala (mm): 0.05.

Phylum **Nematoda** Cobb, 1932
Clase **Chromadorea** Inglis, 1983
Orden **Rhabditida** Chitwood, 1933
Suborden **Rhabditina** Chitwood, 1933
Superfamilia **Strongyloidea** (Baird, 1853) Railliet & Henry, 1913
Familia **Metastrongylidae** Leiper, 1912
Subfamilia **Metastrongylinae** Leiper, 1912
Género *Heterostrongylus* Travassos, 1925
Especie *Heterostrongylus* sp.

Número de catálogo de la CNHE: 9957.

Se recolectaron solo dos ejemplares de *Heterostrongylus* sp., un macho y una hembra. La determinación de los ejemplares se basó específicamente en la hembra, ya que el macho se encontraba en malas condiciones, por lo que no se pudieron observar los caracteres diagnósticos.

Hembras. Caracterización basada en una hembra. Nematodo pequeño que mide 8.60 de longitud y 0.06 de ancho, presenta una cutícula lisa y delgada. La apertura oral es redonda y está rodeada por seis labios bien desarrollados; el esófago es relativamente largo claviforme y de paredes musculosas, mide 0.19 de largo y 0.04 de ancho (Fig. 15). El esófago se continúa con el intestino que se extiende hasta la parte posterior del animal desembocando en el ano. El anillo nervioso y el poro excretor no fueron visibles debido a las condiciones del ejemplar. La hembra es monodelfa y ovovivípara. El ovojector es largo, muy desarrollado y con esfínteres muy evidentes, y mide 0.10 de longitud. El útero está lleno de huevos, que contienen las larvas del primer estadio (Fig. 15). La cola es digitiforme y mide 0.01 de longitud (Fig. 15).

Comentarios taxonómicos

Se han registrado tres especies de nematodos que parasitan el aparato respiratorio en marsupiales: *Prestwoodia delicata* (Travassos, 1946) Anderson, 1978 que se establece en los senos nasales, *Didelphostrongylus hayesi* Prestwood, 1976 en los bronquios y pleura, y *Heterostrongylus heterostrongylus* Travassos, 1925 que infecta los bronquios (Anderson *et al.*, 1980). Dichas especies se diferencian por la presencia o ausencia de labios, el tamaño y forma de las espículas, la configuración de la bursa y el microhábitat al que parasitan. El género *Didelphostrongylus* es muy similar a *Heterostrongylus*; sin embargo, los ejemplares fueron asignados al género *Heterostrongylus* (en base a las características de la hembra), ya que ésta

posee una cola digitiforme y el ovoyector presenta esfínteres muy desarrollados, mientras que en las hembras de *Didelphostrongylus* la cola tiene una forma redondeada y el ovoyector presenta esfínteres poco desarrollados; además la forma de la abertura oral es redondeada en los ejemplares de *Heterostrongylus* y triangular en los de *Didelphostrongylus*, y los ejemplares recolectados en este trabajo presentan una abertura oral redondeada (Anderson *et al.*, 1980).

Ciclo de vida

Heteroxeno. El ciclo de vida de *Heterostrongylus* sp. (Metastrongylidae) aún no se conoce, sin embargo, este sí se ha estudiado en otra especie de la misma familia (*D. hayesi*). Prestwood (1976) realizó infecciones experimentales con *D. hayesi* (parásito de los alveolos pulmonares y de la región subpleural de tlacuaches) en *D. marsupialis*. Este autor expuso a los caracoles *Mesodon perigraptus* y *Triodopsis albolabris*, a larvas de primer estadio recuperadas de los alveolos pulmonares y heces de *D. marsupialis*; posteriormente, recuperó larvas del tercer estadio de los caracoles infectados y se las dio oralmente a tlacuaches jóvenes. Después de 22 días de infección, las larvas del primer estadio se recuperaron bajo la pleura de dos tlacuaches.

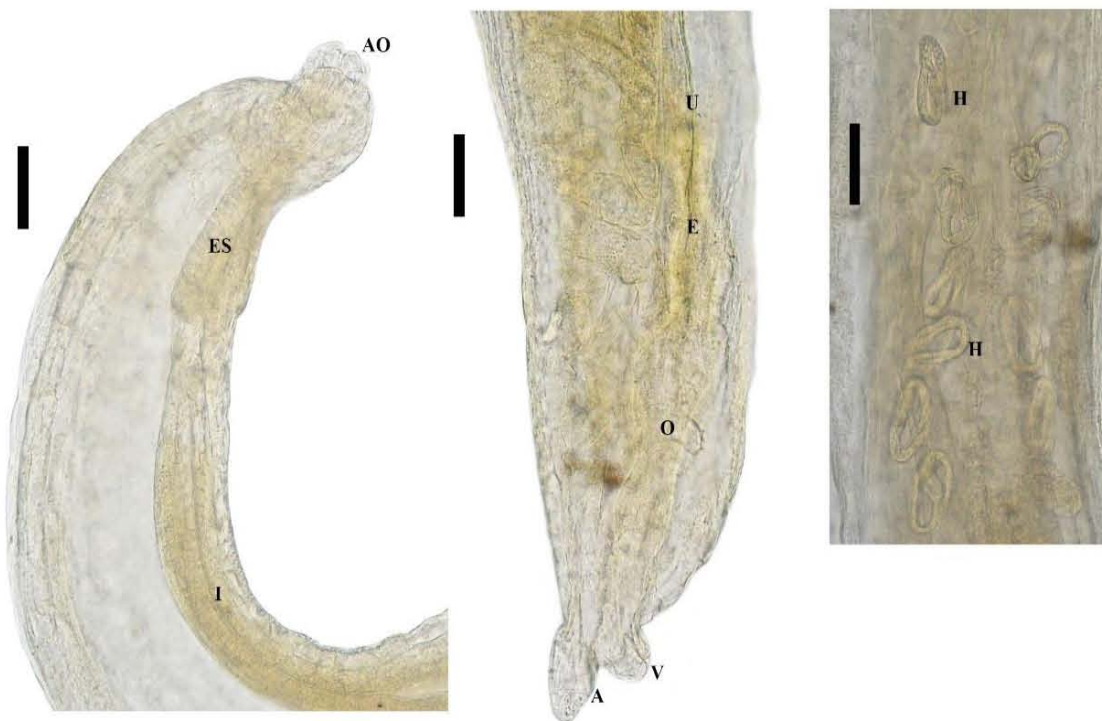


Figura 15. Estructuras morfológicas de *Heterostrongylus* sp. AO-abertura oral, ES-esófago, I-intestino, U-útero, E-esfínter, O-ovoyector, V-vulva, A-ano, H-huevos. Escala: 0.01 mm.

Phylum **Nematoda** Cobb, 1932
Class **Chromadorea** Inglis, 1983
Subclass **Plectia** Hodda, 2007
Superorder **Rhabditica** Hodda, 2007
Order **Spirurida** Railliet, 1914
Suborder **Spirurina** Railliet & Henry, 1915
Superfamily **Filarioidea** (Weinland, 1858) Chabaud & Anderson, 1959
Family **Onchocercidae** (Lieper, 1911) Chabaud & Anderson, 1959
Género *Litomosoides* Chadler, 1931
Especie *Litomosoides* sp.

Número de catálogo de la CNHE: 9953.

La caracterización se basó en dos machos que se encontraron parasitando el pulmón. Nematodos muy largos y filariformes, presentan finas estrías cuticulares a lo largo del cuerpo, miden 24.72- 44.82 de largo y 0.05-.07 de ancho. El extremo posterior de los machos se encuentra enrollado con 2-3 vueltas. La extremidad cefálica es redondeada y está ligeramente ensanchada (Fig. 16), presenta cuatro papilas que rodean la cavidad bucal y dos anfidios laterales, el canal anfidial es conspicuo. La cavidad bucal es pequeña y se encuentra rodeada por una cápsula cónica muy pequeña, con paredes engrosadas (Fig. 16). La región anterior del esófago envuelve a la pequeña cápsula bucal. El esófago corto y muscular, mide de 0.88-0.85 de largo y 0.02-0.03 ancho. El anillo de nervioso y el poro excretor se encuentran en la región anterior, se sitúan a 0.2-0.25 y a 0.1-0.13 del extremo anterior, respectivamente. La cloaca se encuentra a 0.4-0.41 del extremo posterior. El área rugosa se localiza por delante de la abertura cloacal y está compuesta de bandas transversales de crestas cortas cuticulares longitudinales. El gubernáculo se encuentra ausente en los ejemplares. Las espículas son desiguales y complejas, la espícula izquierda más larga que la derecha (Fig. 16). La espícula derecha se encuentra muy esclerotizada y presenta una base ancha y se ensancha en la parte distal, esta mide 0.16-0.25 de largo. La espícula izquierda es más larga que la derecha, tiene una base ancha que se hace más delgada, termina con una estructura en forma de talón, mide 0.4-0.41 de largo.

Comentarios taxonómicos

Las especies que componen al género *Litomosoides* son nematodos filariformes que parasitan las cavidades corporales de roedores, murciélagos y marsupiales (Bain *et al.*, 1980; Guerrero *et al.*, 2002; Notarnicola *et al.*, 2010). El género está compuesto por 41 especies que se distribuyen principalmente en la Región Neártica y Neotropical (Notarnicola *et al.*, 2010),

de éstas sólo tres se han registrado como parásitos de marsupiales: *Litomosoides barreti* Muller, 1980; *Litomosoides petteri* Bain, Petit & Berteaux, 1980 y *Litomosoides wilsoni* Guerrero, Martin, Gardner & Bain, 2002. Los caracteres de importancia taxonómica que se han propuesto para diferenciar las especies que componen al género son: la morfometría de la cápsula bucal, la posición de la vulva, la longitud y morfología de las espículas y el patrón papilar en la cauda de los machos (Bain *et al.*, 1989; Guerrero *et al.*, 2002). Los ejemplares fueron asignados al género *Litomosoides* por las siguientes características: son nematodos filariformes que presentan la extremidad cefálica redondeada o levemente truncada, la cavidad bucal es tubular y de paredes engrosadas, la cola de los ejemplares es larga y enrollada, presentan espículas disímiles, el gubernáculo se encuentra ausente y presentan un área rugosa localizada anteriormente a la abertura cloacal (Anderson *et al.*, 1974; Guerrero *et al.*, 2002; Notarnicola *et al.*, 2010). Se determinó a los ejemplares como *Litomosoides* sp., ya que el patrón papilar en los ejemplares es poco conspicuo, además la morfología de las espículas es claramente visible mediante la disección de 1 o 2 ejemplares (Guerrero *et al.*, 2002) motivo por el cual no fue posible observar tal carácter.

Ciclo de vida

Heteroxeno. El ciclo de vida de las especies que componen al género *Litomosoides* es heteroxeno y utilizan artrópodos como vectores, principalmente ácaros (Guerrero *et al.* 2006; Diagne *et al.*, 1989). El ciclo de vida general inicia cuando los adultos liberan las larvas L1 (microfilarias) al torrente sanguíneo del hospedero, después estas microfilarias son ingeridas junto con la sangre del hospedero por un artrópodo hematófago, ya en el artrópodo las larvas L1 mudan a L2 y después a L3. La L3 es la larva infectiva, y se transmite al hospedero cuando el artrópodo se alimenta nuevamente con la sangre del hospedero (Anderson *et al.*, 2000).

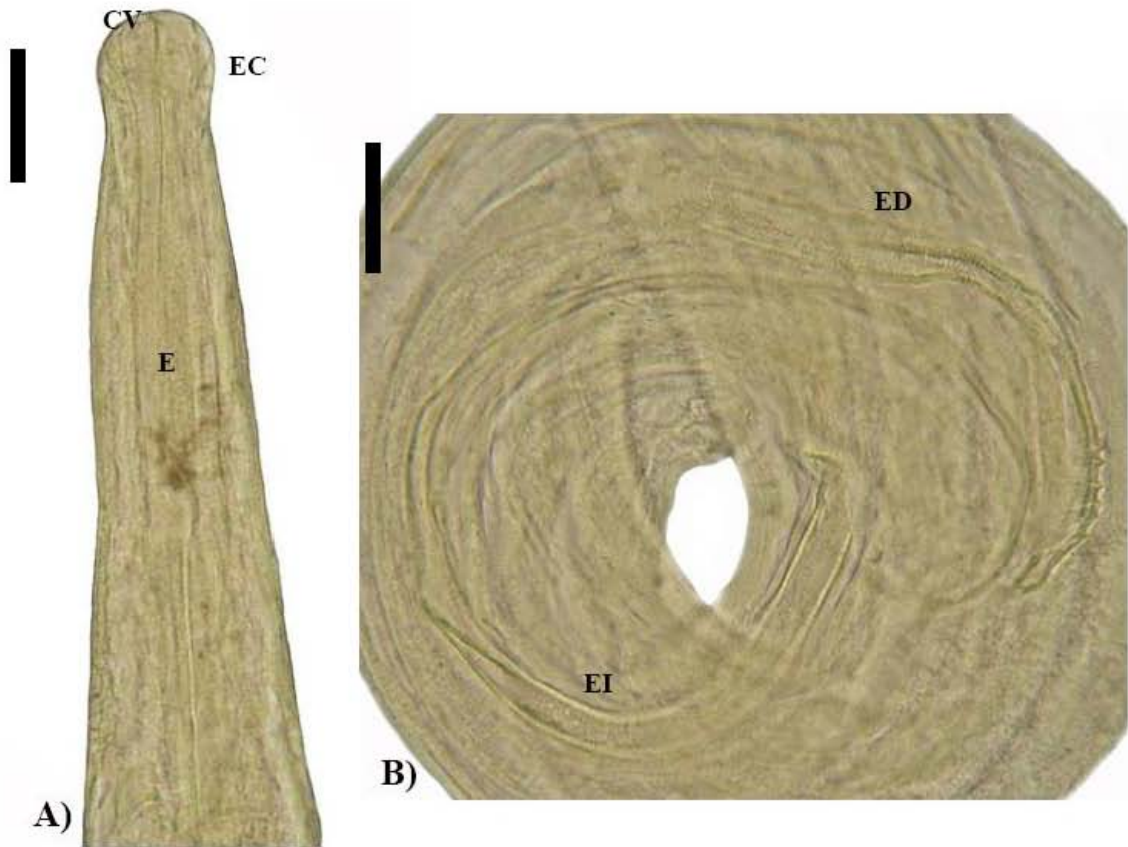


Figura 16. Estructuras morfológicas de un macho de *Litomosoides* sp. A) EC-extremo cefálico, CV-cavidad bucal, E-esófago. Escala: 0.06 mm, B) ED-espícula derecha, EI-espícula izquierda. Escala: 0.006 mm.

Phylum **Nematoda** Cobb, 1932
Clase **Chromadorea** Inglis, 1983
Subclase **Plectia** Hodda, 2007
Superorden **Rhabditica** Hodda, 2007
Orden **Spirurida** Railliet, 1914
Suborden **Spirurina** Railliet & Henry, 1915
Superfamilia **Spiruroidea** (Oerley, 1885) Railliet & Henry, 1915
Familia **Spiruridae** Oerley, 1885
Subfamilia **Spirurinae** Railliet, 1915
Género *Spirura* Blanchard, 1849
Especie *Spirura* sp.

Número de catálogo de la CNHE: 9960, 9961.

Caracterización basada en 8 hembras y 8 machos. Nematodos de tamaño mediano y color amarillento, que presentan una cutícula gruesa con finas estriaciones transversales (Fig. 17). El cuerpo de los machos y las hembras es más delgado en la región anterior que la posterior, ambos presentan una prominente curvatura ventral, por lo que el cuerpo se mantiene flexionado dorso-ventralmente. La abertura oral es alargada dorso-ventralmente, esta se encuentra rodeada por dos anfidios y por 4 pares de papilas arregladas de la siguiente forma: 4 papilas grandes, submediales, dispuestas en el margen externo de los labios y 4 papilas pequeñas y submediales, paralelas a las papilas grandes, así como un par de anfidios en posición medial (Fig. 18). Además, la abertura oral se encuentra provista de dos labios simétricos y en posición lateral. Los labios se encuentran provistos de tres dientes simples cada uno (Fig. 18). La cavidad bucal tiene paredes gruesas, ésta se continúa por un esófago largo dividido en dos porciones, la anterior que es muscular y la posterior que es glandular.

Machos: El cuerpo mide 7.82 ± 0.74 (6.73-8.66) de longitud y 0.23 ± 0.02 (0.20-0.26) de ancho. La cavidad bucal mide 0.04 ± 0.00 (0.04-0.05) de profundidad, seguida de un esófago muy largo. El esófago muscular mide 0.31 ± 0.04 (0.26-0.38) de largo y 0.03 ± 0.00 (0.03-0.04) de ancho y el esófago glandular mide 2.46 ± 0.60 (1.09-2.89) de largo y 0.06 ± 0.00 (0.05-0.07) de ancho (Fig. 17). El anillo nervioso se localiza a 0.22 ± 0.014 (0.20-0.24) de la región anterior. Las papilas cervicales y el poro excretor se localizan a 0.13 ± 0.02 (0.08-0.15) y 0.31 ± 0.08 (0.16-0.41) de la región anterior, respectivamente. La joroba ventral está situada a la altura del esófago glandular, a 1.63 ± 0.17 (1.40-1.46) de la región anterior (Fig. 17). La región terminal del cuerpo está provista de un ala ventral soportada por papilas pedunculadas. La cauda presenta seis pares de papilas (cuatro pares precloacales y dos postcloacales) más una

papila impar en la punta de cola, además de dos fasmidios posteriores al último par de papilas postcloacales (Fig. 18). Las espículas son desiguales y muy esclerotizadas, la espícula derecha mide 0.15 ± 0.01 (0.13-0.17) de longitud y la izquierda mide 0.66 ± 0.08 (0.85-0.62). Los ejemplares presentan un gubernáculo pequeño que mide 0.04 ± 0.01 (0.04-0.07). La cloaca se localiza a 0.12 ± 0.01 (0.08-0.13) del extremo posterior.

Hembras: Las hembras son más grandes que los machos, el cuerpo de éstas mide 11.54 ± 1.18 (9.36-12.83) de longitud y 0.30 ± 0.04 (0.21-0.33) de ancho. La cavidad bucal mide 0.05 ± 0.00 (0.05-0.08) de profundidad, seguida de un esófago muy largo. El esófago muscular mide 0.30 ± 0.05 (0.24-0.4) de largo y 0.05 ± 0.00 (0.04-0.06) de ancho y el esófago glandular mide 3.28 ± 0.47 (2.84-3.96) de largo y 0.09 ± 0.01 (0.09-0.13) de ancho. El anillo nervioso se localiza a 0.26 ± 0.026 (0.22-0.29) de la región anterior (Fig. 17). Las papilas cervicales y el poro excretor se localizan a 0.22 ± 0.07 (0.18-0.36) y 0.45 ± 0.07 (0.39-0.54) de la región anterior respectivamente. La joroba ventral está situada a la altura del esófago glandular (Fig. 17), a 2.00 ± 0.32 (1.42-2.19) de la región anterior. La vulva se localiza a la mitad del cuerpo y a 7.37 ± 1.13 (5.22-8.5) de la parte posterior, esta presenta un número variable de pliegues cuticulares (Fig. 18). Las hembras son didelfas, anfidelfas. El útero contiene huevos de diferente estado de maduración. Los huevos miden 0.04 ± 0.00 (0.030-0.050) de largo y 0.02 ± 0.00 (0.02-0.03) de ancho. La cola es cónica y mide 0.12 ± 0.01 (0.10-0.14), provista de dos papilas (una pedunculada y en posición medial; y una simple subterminal, dispuesta en la cara lateral izquierda, ver Figs. 17 y 18).

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares fueron asignados al género *Spirura* ya que presentan las siguientes características: el esófago se encuentra dividido en dos partes: una muscular y una glandular, presentan una joroba ventral en la región anterior y la disposición de las papilas caudales en los machos es característica del género (Yamaguti, 1961; Vicente *et al.*, 1997; Anderson *et al.*, 1974). Este género está compuesto por 29 especies válidas, las cuales han sido divididas en dos grupos de acuerdo al número de pares de papilas precloacales que presentan los machos; el primer grupo corresponde a las especies que presentan cuatro pares de papilas precloacales, distribuidas en Europa, Asia, África y América del Sur; y el segundo grupo corresponde a las especies que tienen más de cuatro pares de papilas, distribuidas en Norte América y la India (Babero, 1973; Giannetto & Canestri-Trotti, 1995). Los ejemplares en este trabajo corresponden al primer grupo, ya que los machos presentan 4 pares de papilas en la cauda. De las especies que comprenden al género *Spirura*, sólo *S. mexicana* Peralta-Rodríguez, Caspeta-Mandujano & Guerrero, 2012 y *S. aurangabadensis* (Ali & Lovekar, 1967) Quentin & Krishnasamy, 1975 poseen proyecciones simples en forma de denticulos en el extremo

anterior, los ejemplares recolectados en este trabajo presentan esta característica, sin embargo fueron determinados como *Spirura* sp., ya que algunas características no corresponden a las descritas para estas dos especies. Los helmintos recolectados en este trabajo se diferencian de *S. aurangabadesis* porque en los machos la longitud del esófago muscular es más grande y la del esófago glandular es menor (Spratt, 1985); y de *S. mexicana* porque las hembras no presentan papilas diminutas en la punta de la cola (Peralta-Rodríguez *et al.*, 2012); mientras que las hembras recolectadas presentan un par de papilas diminutas en la punta de la cola.

Ciclo de vida

Heteroxeno. Las especies del género *Spirura* parasitan el esófago y estómago de diferentes mamíferos, y se reconocen fácilmente porque presentan una joroba en la región cervical.

Los huevos de las especies del género son ovales y contienen una L1 completamente desarrollada, después estos eclosionan e invaden el hemocele de diferentes insectos (cucarachas, coleópteros y saltamontes), es aquí donde se desarrolla el estadio infectivo o tercera etapa larvaria. Una vez en el insecto las larvas de la tercera etapa son encapsuladas por el segundo hospedero intermediario. Estas larvas infectivas son ingeridas por el hospedero definitivo mediante de la ingestión del segundo hospedero intermediario, y es así como completan su ciclo de vida (Anderson, 2000).

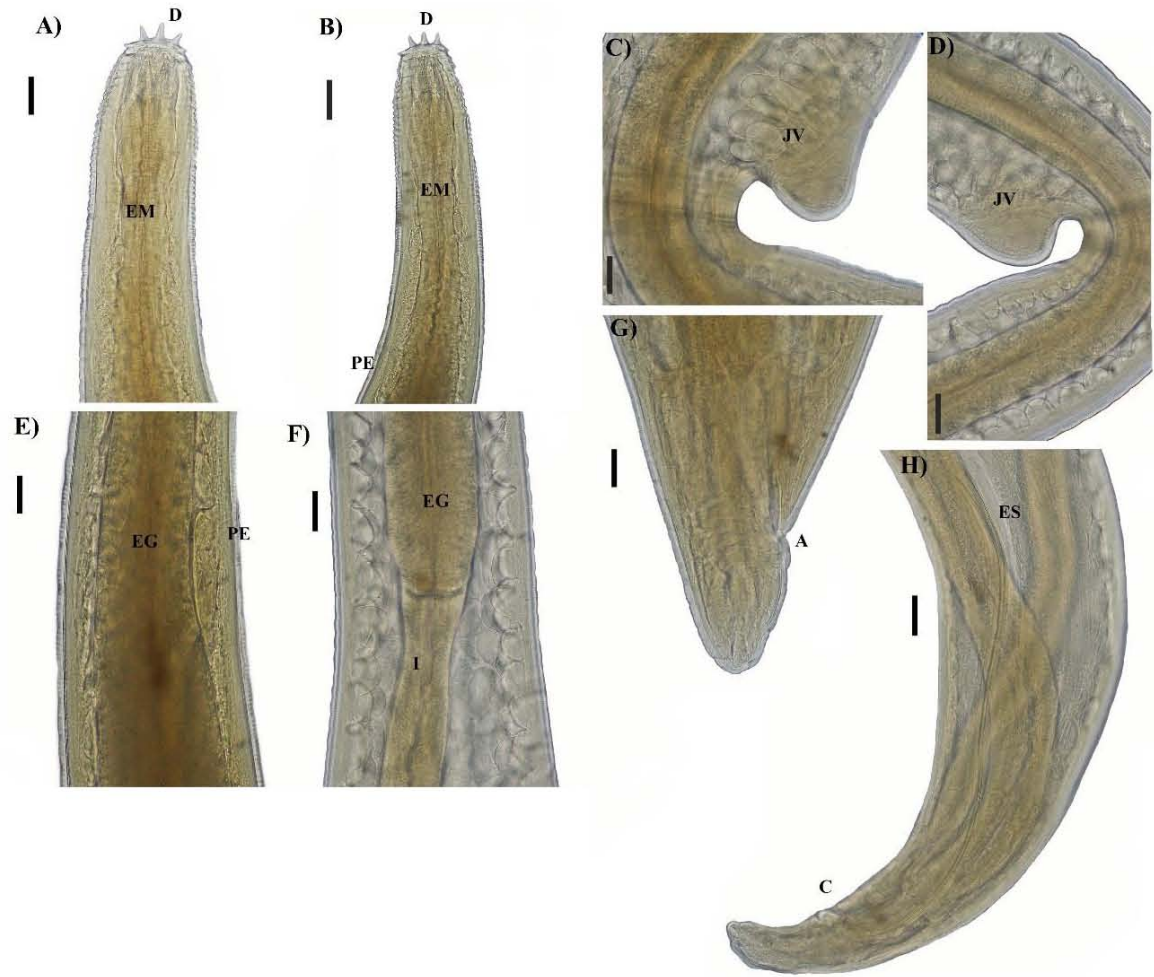


Figura 17. Estructuras morfológicas de *Spirura* sp. A) Región anterior de una hembra. D-dientes, EM-esófago muscular. Escala: 0.10 mm. B) Región anterior de un macho. D-dientes, EM-esófago muscular, EP-poro excretor. Escala: 0.05 mm. C) Hembra. JV- joroba ventral. Escala: 0.10 mm. D) Macho. JV-joroba ventral. Escala: 0.01 mm. E) Hembra. EG-esófago glandular, PE-poro excretor. Escala: 0.10 mm. F) Macho. EG-esófago glandular, I-intestino. Escala: 0.05 mm. G) Hembra. A-ano. Escala: 0.10 mm. H) Macho. ES-Espícula, C-cloaca. Escala: 0.05 mm.

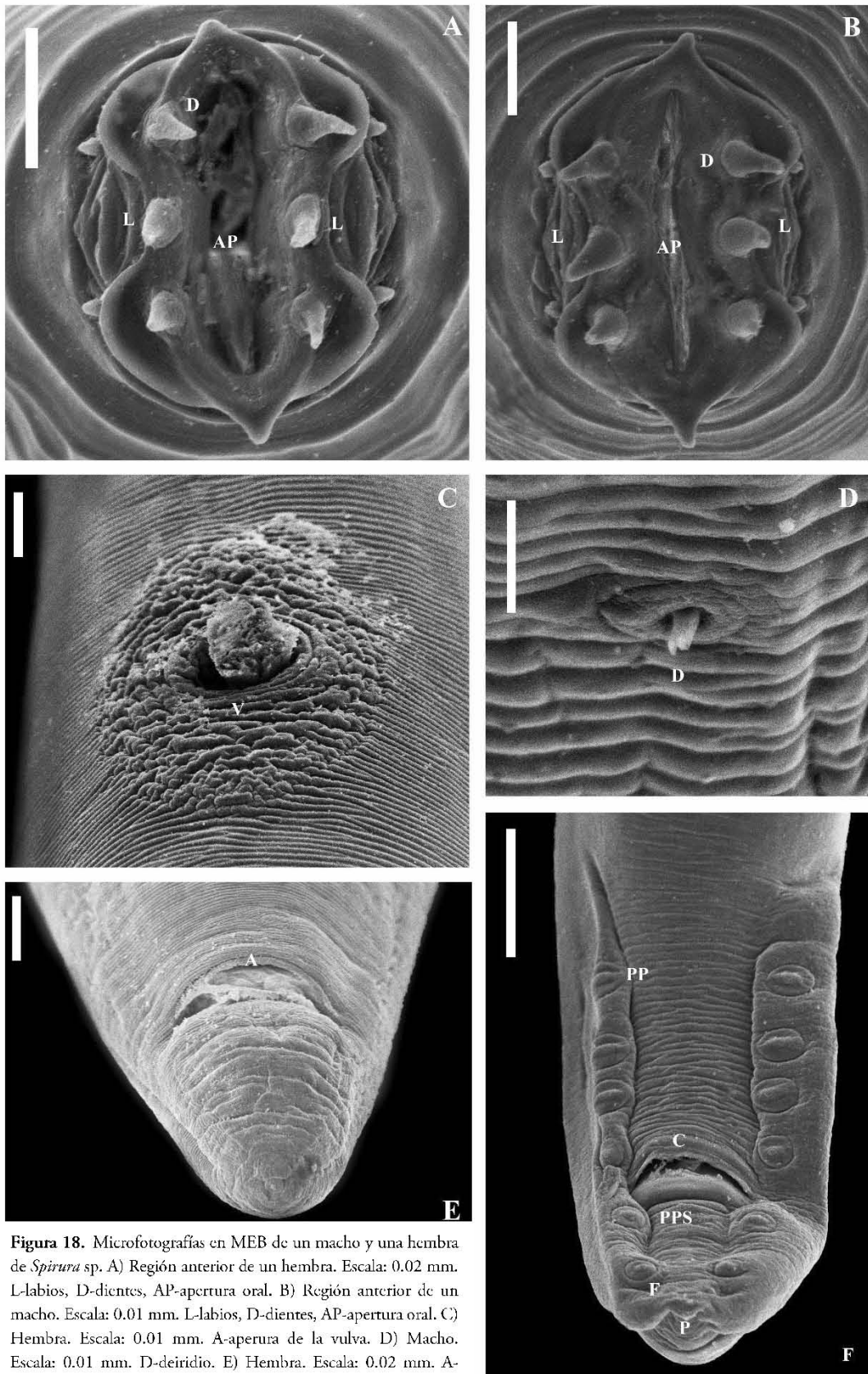


Figura 18. Microfotografías en MEB de un macho y una hembra de *Spiruru* sp. A) Región anterior de un hembra. Escala: 0.02 mm. L-labios, D-dientes, AP-apertura oral. B) Región anterior de un macho. Escala: 0.01 mm. L-labios, D-dientes, AP-apertura oral. C) Hembra. Escala: 0.01 mm. A-aperura de la vulva. D) Macho. Escala: 0.01 mm. D-deiridio. E) Hembra. Escala: 0.02 mm. A-Año, PP-Papilas. F) Macho. Escala: 0.05 mm. PP-papilas preanales, C-cloaca, PPS-papilas postcloacales, F-fasmidios, P-papila terminal.

Phylum **Nematoda** Cobb, 1932
Clase **Chromadorea** Inglis, 1983
Subclase **Plectia** Hodda, 2007
Superorden **Rhabditica** Hodda, 2007
Orden **Spirurida** Railliet, 1914
Suborden **Spirurina** Railliet & Henry, 1915
Superfamilia **Camallanoidea** (Railliet & Henry, 1915) Travassos 1920
Familia **Physalopteridae** (Railliet, 1893) Lieper, 1908
Subfamilia **Physalopterinae** Railliet, 1893
Género *Turgida* Travassos, 1919
Especie *Turgida turgida* Rudolphi, 1819

Números de catálogo la CNHE: 9962, 9963.

Nematodos relativamente grandes, de color blanquecino, que presentan estriaciones transversales a la altura del esófago y estriaciones longitudinales a lo largo del cuerpo, la abertura oral es rodeada lateralmente por dos labios simétricos, cada uno presenta un diente externo y tres internos de forma triangular, así como un par de papilas, una dorsolateral y otra ventrolateral (Fig. 19). Presenta un collar cefálico formado por un pliegue de cutícula estriada, la boca se continúa por un esófago con una región muscular corta y posteriormente con una región glandular larga (Fig. 19), este se abre hacia el intestino desembocando en el ano en hembras y cloaca en machos. El poro excretor y el anillo nervioso se sitúan en la parte anterior del cuerpo.

Machos: Los machos son más pequeños que las hembras, miden 16.69 ± 6.14 (6.47-25.80) de longitud y 0.25 ± 0.05 (0.19-0.32) de ancho. El esófago muscular mide 0.56 ± 0.10 (0.42-0.71) de longitud y 0.09 ± 0.03 (0.06-0.15), y el esófago glandular 3.88 ± 1.19 (2.13-6.08) de longitud y 0.24 ± 0.08 (0.15-0.39). El anillo nervioso y el poro excretor se localizan a 0.46 ± 0.10 (0.30-0.58) y a 0.65 ± 0.15 (0.46-0.82) del extremo anterior del cuerpo, respectivamente. En la región caudal presentan una bolsa copulatriz provista de un pliegue ventral, con 22 papilas dispuestas de la siguiente manera: cuatro pares laterales, un par precloacal, una papila impar entre de las precloacales, dos pares postcloacales, un par asimétrico dispuesto entre el ano y el extremo caudal, dos pares en el extremo posterior, más una papila impar entre los dos últimos pares (Fig. 20). Presentan dos espículas desiguales, poco visibles.

Hembras: Las hembras son mucho más grandes que los machos llegando a medir hasta 15 cm. Las hembras poseen 8 úteros, que se observaron mediante la disección del aparato reproductor. El ovopositor se encuentra situado en la región anterior del cuerpo y se abre en la vulva que se localiza en la primera porción del intestino. La cola es redondeada y cónica. La morfometría de los órganos internos no fue medida debido al gran tamaño que presentan los ejemplares.

Comentarios taxonómicos

Los miembros de la familia Physalopteridae (a la que pertenece el género *Turgida*) parasitan una amplia gama de vertebrados (peces, reptiles, anfibios y mamíferos), su clasificación está basada principalmente en la configuración de las estructuras cefálicas, el tamaño y número de las papilas caudales de los machos, la ornamentación de la cola de los machos y el número de úteros en la hembra (Matey *et al.*, 2001; Gibbons, 2010). Esta familia incluye 3 subfamilias, 16 géneros y 290 especies (Hodda *et al.*, 2011). El género *Turgida* es muy parecido al género *Physaloptera*, sin embargo los miembros de los géneros se pueden distinguir porque las hembras del género poseen cinco o más ramas uterinas y cuatro ramas uterinas o menos respectivamente, además los miembros el género *Turgida* parasitan a mamíferos neotropicales mientras que los del género *Physaloptera* parasitan aves, mamíferos y raramente serpientes (Chabaud, 1975). Los ejemplares recolectados en este trabajo fueron asignados al género *Turgida*, ya que las hembras presentan más de cuatro ramas uterinas dirigidas hacia la parte posterior, además los machos poseen dos espículas desiguales y un patrón papilar con 22 papilas (Chabaud, 1975; Cañeda-Guzmán, 1997; Monet- Mendoza 2002). Tres especies se han reportado para el género *Turgida*: *T. turgida* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1920 parásito de marsupiales neotropicales, *T. torresi* Travassos, 1920 parásito de *Agouti paca* y *T. ackertii* que originalmente fue recolectada de *Didelphis virginiana* en Oklahoma por Hill (1939). De acuerdo con Matey *et al.* (2001), *T. ackertii* representa un posible sinónimo de *T. turgida*, ya que la posición de un par de fasmidios en *T. turgida* corresponde a la posición un par de papilas reportadas en la descripción realizada por Hill (1939) en *T. ackertii*. *Turgida torresi* difiere de *T. turgida* porque la vulva en las hembras se localizan a nivel del esófago y los machos presentan 24 papilas caudales, mientras que las hembras de *T. turgida* la vulva se localiza un poco después de la terminación del esófago (Cañeda-Guzmán, 1997; Monet- Mendoza 2002).

Ciclo de vida

Heteroxeno. *Turgida turgida* es un helminto muy común en el estómago de los tlacuaches del Norte y Sudamérica, siendo el primer miembro de la superfamilia Physalopteroidea que se estudió en cuanto al ciclo de vida (Anderson, 2000). Fue Alicata (1937) quien por primera

vez reportó el desarrollo del estado infectivo en la cucaracha germánica (*Blatella Germanica*); posteriormente Zago Filho (1958, 1962) realizó estudios sobre el desarrollo de *T. turgida* en diferentes especies de grillos, considerando a las especies *Acheta assimilis* y *Miogryllus verticalis* como mejores hospederos intermediarios; Gray y Anderson (1982) reportaron cápsulas típicas de *T. turgida* en el íleon y el colon de las especies de saltamontes *Melanoplus sanguinipes* y *Schistocerca gregaria*, los escarabajos (*Tribolium confusum*) y tenebrios (*Tenebrio molaris*) eran hospederos intermediarios inadecuados. Según Zago Filho (1958) cucarachas y escarabajos no son hospederos intermediarios adecuados. En el estudio realizado por Gray y Anderson (1982), el grillo de campo (*Gryllus pennsylvanicus* = *Acheta pennsylvanicus*) es reportado como el huésped intermediario más adecuado, ya que la mayoría de las larvas en el estudio alcanzaron el desarrollo de la tercer etapa en este hospedero. La infección de *T. turgida* se lleva a cabo cuando el hospedero intermediario ingiere los huevos del parásito y eclosionan en el íleon, posteriormente se enquistan en la parte terminal del intestino hasta alcanzar el desarrollo del tercer estadio, esta larva será consumida por el huésped definitivo (tlacuache) en donde se adhiere a la mucosa gástrica y se desarrolla sexualmente. Experimentalmente se han recuperado larvas mediante lavados estomacales en gatos y conejos, y larvas encapsuladas en el estómago de la rata (Alicata, 1937), lo que sugiere que algunos animales pueden servir como hospederos paraténicos, sin embargo, el papel que juegan en la transmisión es incierto.

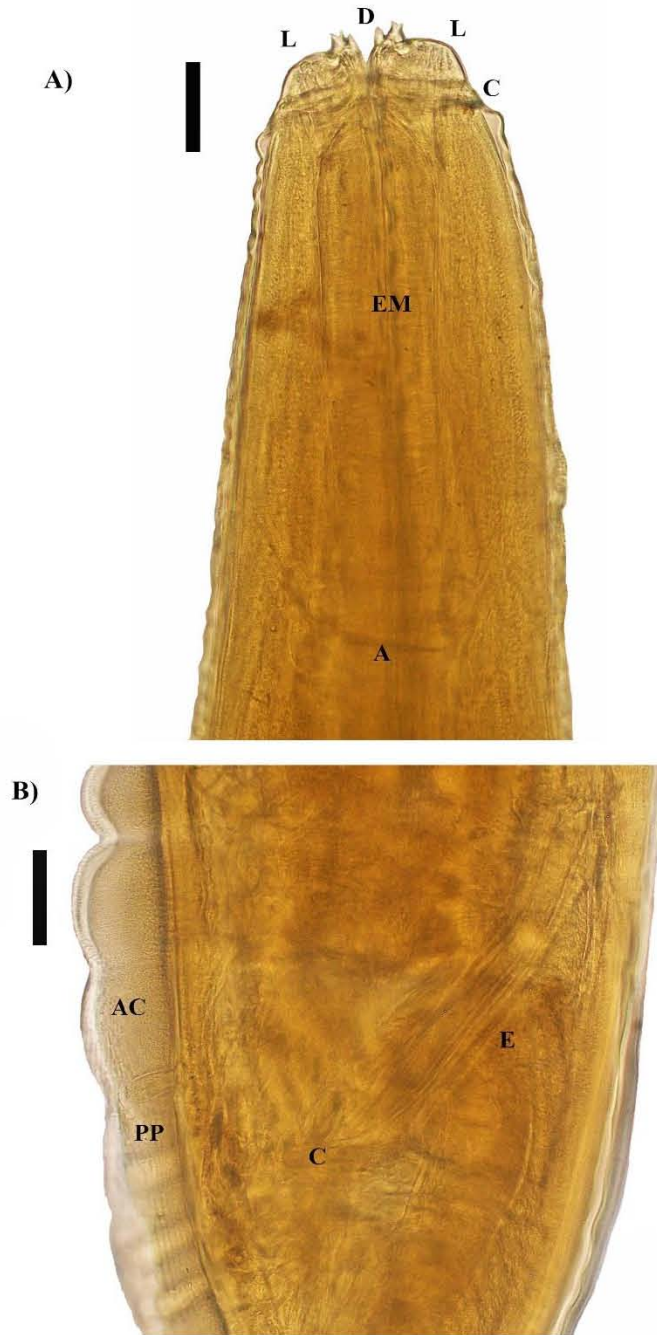


Figura 19. Estructuras morfológicas de un macho de *Turgida turgida*. A) L-labios, D-dientes, C-collar cefálico, EM-esófago muscular, A-anillo nervioso. Escala: 0.10 mm. B) AC-ala caudal, PP-papilas del ala caudal, E-espículas, C-cloaca. Escala: 0.10 mm.

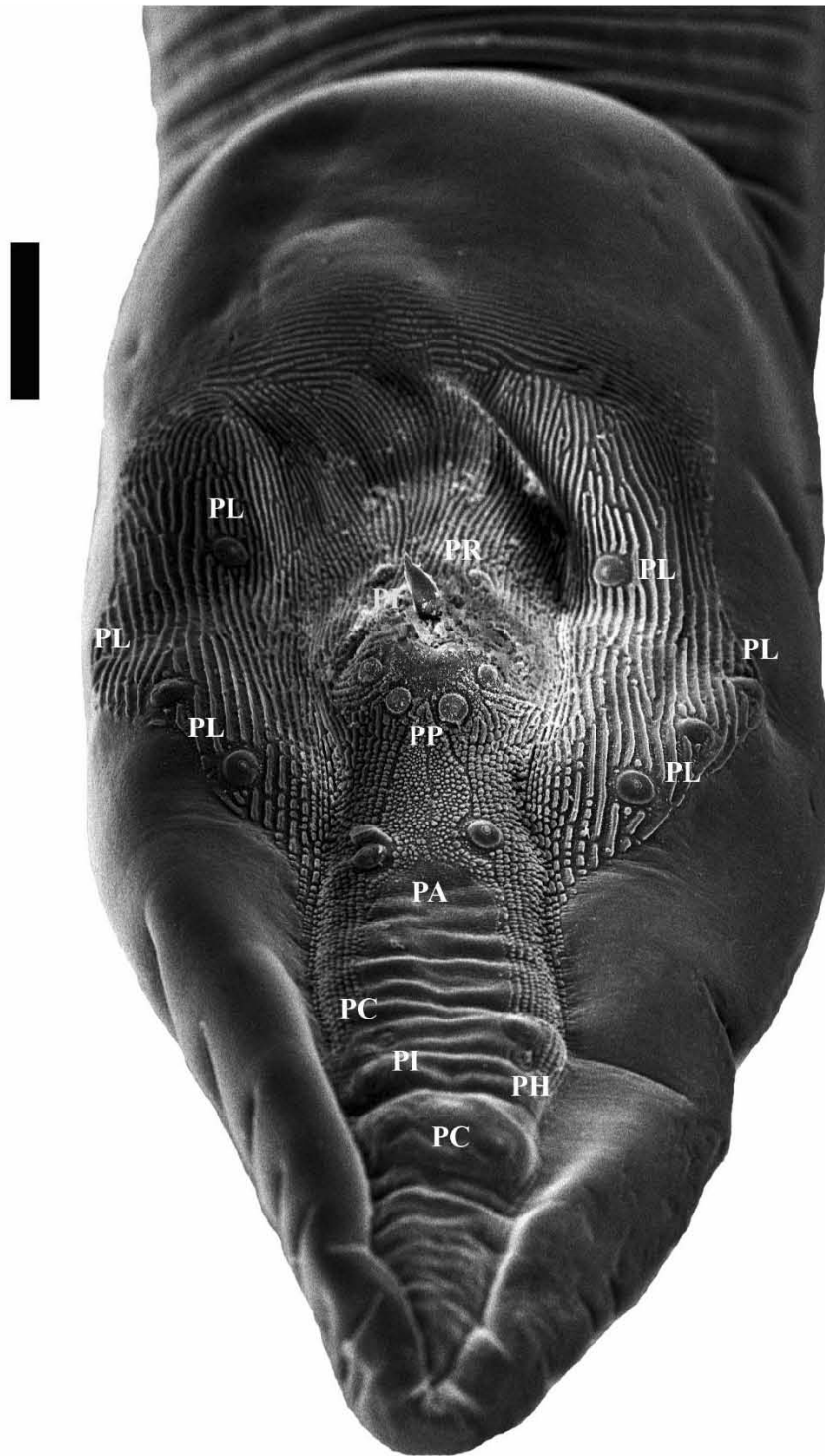


Figura 20. Microfotografía en MEB de la cauda de un macho de *Turgida turgida*, vista ventral. PL-papilas laterales, PR-papilas preanales, PI-papilas impares, PP-papilas postcloacales, PA-papilas asimétricas, PC-papilas terminales, PH-fasmidios. Escala: 0.10 mm.

Phylum **Nematoda** Cobb, 1932
Clase **Secernentea** Linstow, 1905
Orden **Strongylida** Diesing, 1851
Suborden **Trichostrongylina** Durette-Desset & Chabaud, 1993
Superfamilia **Heligmosomoidea** (Travassos, 1914) Durette-Desset & Chabaud, 1993
Familia **Viannaiidae** (Neveu-Lemaire, 1944) Durette-Desset & Chabaud, 1981
Viannaiidae gen. sp.

Números de catálogo de CNHE: 9964, 9965, 9966.

Son nematodos pequeños y filiformes de color blanquecino. Cuerpo generalmente enrollado después de la fijación, presentan una cutícula muy inflada y con finas estriaciones transversales. La porción cefálica presenta una dilatación cuticular o vesícula cefálica. La cápsula bucal es muy pequeña, pero visible (Fig. 21). El esófago es claviforme y se continúa con el intestino que se abre al ano en las hembras y en la cloaca en los machos (Fig. 21). El sinlofe está formado por 3 aretes cuticulares ventrales en machos y en hembras (Fig. 21).

Machos. Caracterización basada en 5 machos. Los machos tienen una longitud menor que las hembras, miden 3.97 ± 0.19 (3.76-4.18) de largo y 0.06 ± 0.01 (0.5-0.9) de ancho. La vesícula cefálica mide 0.07 ± 0.00 (0.07-0.08) de largo y 0.03 ± 0.00 (0.02-0.04) de ancho. El esófago es claviforme y mide 0.28 ± 0.02 (0.24-0.31) de longitud. El anillo nervioso y el poro excretor se encuentran a 0.16 ± 0.03 (0.11-0.17) y 0.34 ± 0.01 (0.31-0.36) del extremo anterior, respectivamente. Los machos poseen en el extremo caudal una bolsa copulatriz pequeña, con una fórmula bursal 2-1-2. Los radios 2 y 3 son más largos que los 5 y 6, el radio dorsal es corto y se bifurca en la parte media, el radio 8 es más largo que el radio dorsal. Las espículas son largas, filiformes y sinuosas; éstas se encuentran unidas en toda su extensión, miden 0.31 ± 0.01 (0.28-0.33) de largo. Presentan un gubernáculo pequeño que mide 0.04 ± 0.00 (0.04-0.5) de largo (Fig. 21).

Hembras. Caracterización basada en 5 hembras. Las hembras tienen una longitud mayor que los machos, estas miden 5.24 ± 0.87 (4.3-6.29) de largo y 0.06 ± 0.013 (0.06-0.08) de ancho. La vesícula cefálica mide 0.07 ± 0.00 (0.07-0.08) de largo y 0.03 ± 0.00 (0.03-0.04). El esófago es claviforme y mide 0.51 ± 0.16 (0.32-0.73) de largo y 0.02 ± 0.01 (0.02-0.04) de ancho. El anillo nervioso y el poro excretor se localizan a 0.17 ± 0.017 (0.16-0.19) y 0.63 ± 0.20 (0.41-0.82) del extremo anterior, respectivamente. La cutícula que circunda la cauda es muy laxa. La cola es cónica con una ligera incurvación hacia la parte ventral, mide 0.05 ± 0.012 (0.04-0.07) de largo (Fig. 21). Los labios de la vulva sobresalen del borde del cuerpo y se localiza a

0.13±0.01 (0.13-0.15) del extremo posterior; ésta se continúa con una vagina que mide 0.03±0.00 (0.02-0.04) de largo, posteriormente con un vestíbulo que mide 0.03±0.01 (0.02-0.05) de longitud y un esfínter que mide 0.03±0.01 (0.02-0.03) de longitud. Las hembras son monodelfas y presentan de 12±5.47 (5-11) huevos en útero. Los huevos son ovalados y presentan una cáscara gruesa (Fig. 21), miden 0.054±0.00 (0.05-0.06) de largo y 0.03±0.00 (0.03-0.04) de ancho.

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares fueron asignados a la familia Viannaiidae ya que incluye nematodos tricostrogílicos que presentan un sinlofe con tres aretes ventrales o el axis de éste tiene una orientación frontal, una bursa simétrica o asimétrica con fórmula bursal 2-2-1 o 2-1-2, las hembras de las especies que componen a esta familia son monodélficas o didélficas y son parásitos de marsupiales del nuevo mundo y roedores caviomorfos (Anderson *et al.*, 1974). Los ejemplares se asignaron al género *Viannaia* porque los ejemplares poseen tres aretes cuticulares en posición ventral, los machos presentan una bursa simétrica con los rayos dispuestos en forma 2-1-2, las hembras son monodélficas y son parásitos de marsupiales del nuevo mundo (Anderson *et al.*, 1974). Este género está compuesto por 18 especies: *Viannaia barusi* Guerrero, 1985; *V. bisbali* Guerrero, 1985; *V. cayennensis* (Diaw, 1976) Guerrero, 1985; *V. conspicua* Travassos, 1914; *V. delphis* Travassos, 1914; *V. gabaldoni* Guerrero, 1985; *V. guayanensis* Guerrero, 1985; *V. hamata* Travassos, 1914; *V. minispicula* Guerrero, 1985; *V. monodelphisi* Durette-Desset, 1968; *V. metachirops* Durette-Desset, 1974; *V. pusilla* Travassos, 1914; *V. reigi* Guerrero, 1985; *V. philanderi* (Wolfgang, 1951) Durette-Desset, 1968; *V. skrjabini* Lent y Freitas, 1937; *V. tenorai* Guerrero, 1985; *V. venezuelensis* Guerrero, 1985 y *V. viannai* Travassos, 1914. De éstas solo *V. didelphis*, *V. metachirops*, *V. cayennensis*, *V. barusi* y *V. gabaldoni* presentan espículas largas y filiformes (Guerrero, 1985). Los ejemplares fueron determinados como Viannaiidae gen. sp. ya que las características tales como la longitud y morfología de las espículas, la configuración de la bursa no corresponden a las descritas para ninguna de las especies del género (Guerrero, 1985).



Figura 21. Estructuras morfológicas de Viannaiidae gen. sp. A) Macho. VS-vesícula cefálica, E-esófago, B-bursa. Escala: 0.05 mm. B) Hembra. VS- vesícula cefálica, E-esófago, O-ovoyector, V-vulva, A-ano. Escala: 0.05 mm. C) Sinlofe del macho. Escala: 0.006 mm. D) Sinlofe de una hembra. Escala: 0.006 mm.

Caracterización de las infecciones

El 97% de los 49 tlacuaches recolectados estuvieron parasitados con alguna especie de helminto.

Las especies presentes en los tres años de colecta fueron el digeneo *R. coronatus* y los nematodos *C. tentaculata* y *Viannaiidae* gen. sp., siendo la primera la más prevalente y abundante en los tres años de muestreo, seguida de *C. tentaculata* (Cuadro 9). Otros taxa, como *D. proloba*, *T. turgida*, *G. turgidum* y *Spirura* sp. se presentaron al menos en dos años de recolecta, aunque con valores comparativamente menores de abundancia y prevalencia. Las parasitosis más prevalentes se presentaron en el año 2013, ya que se registraron a tres especies de helmintos con una prevalencia $\geq 50\%$, mientras que las más abundantes se presentaron en 2015 con 186 individuos en promedio de *R. coronatus* (Cuadro 9). Las prevalencias de estas dos especies no mostraron diferencias significativas entre los años (Cuadro 10).

Cuadro 9. Prevalencia (P, %) y abundancia promedio [A, (d. e. = desviación estándar)] de 12 taxa de helmintos encontrados en 49 *P. opossum* muestreados en marzo durante tres años consecutivos en la localidad de Agua Fría, Chiapas. Larva*.

Taxa de helminto	AÑO DE MUESTREO					
	2013		2014		2015	
	P %	A (d. e.)	P %	A (d. e.)	P %	A (d. e.)
		n=10		n=28		n=11
Digenea						
<i>Duboisiiella proloba</i>	-	-	28	2.535 (0.201)	27	1.336 (2.941)
<i>Rhopalias coronatus</i>	100	10.200 (6.142)	96	154.321 (3.562)	100	186.909 (243.079)
<i>Stomylotrema vicarium</i>	-	-	3	0.142 (0.026)	18	0.181 (0.4045)
Cestoda						
<i>Glossocercus</i> sp.*	-	-	3	0.035 (0.006)	-	-
Acantocephala						
<i>Acanthocephala</i> gen. sp. *	10	0.100 (0.316)	-	-	-	-
Nematoda						
<i>Litomosoides</i> sp.	-	-	-	-	9	0.181 (0.603)
<i>Cruzia tentaculata</i>	90	29.500 (37.241)	71	12.714 (1.111)	72	13.181 (15.34)
<i>Heterostrongylus</i> sp.	-	-	3	0.071 (0.013)	-	-
<i>Gnathostoma turgidum</i> *	30	0.400 (0.699)	14	0.214 (0.022)	-	-
<i>Spirura</i> sp.	-	-	3	0.035 (0.006)	27	2.909 (8.993)
<i>Turgida</i>	-	-	21	0.321 (0.025)	45	0.818 (1.078)
<i>Viannaiidae</i> gen. sp.	50	2.500 (3.439)	28	0.964 (0.074)	45	4.454 (7.541)

Cuadro 10. Comparación de las prevalencias de *R. coronatus*, *C. tentaculata* y Viannaiidae gen. sp. de los años 2013, 2014 y 2015, mediante la prueba de Chi cuadrado con $\alpha = 0, 5$, GL = 1. - valores no obtenidos.

Comparación entre años	Especie de helminto					
	<i>R. coronatus</i>		<i>C. tentaculata</i>		Viannaiidae gen. sp.	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
2013 vs 2014	0.367	0.545	1.406	0.236	1.503	0.220
2013 vs 2015	-	-	1.014	0.314	0.043	0.835
2014 vs 2105	0.403	0.525	0.007	0.935	2.315	0.128

Análisis ecológico

c) *Análisis de las Infracomunidades*

Análisis de la diversidad, riqueza y abundancia. Los resultados del análisis descriptivo de las infracomunidades muestran que existió un aumento evidente en la abundancia de helmintos en las infracomunidades muestreadas en 2014 y 2015, alcanzando cantidades superiores a 200 helmintos por infracomunidad en 2015. La riqueza se mantuvo dentro del rango 2.80-3.45 especies de helmintos por infracomunidad en los tres años. En general las infracomunidades de *P. opossum* en los tres años presentan valores bajos de diversidad, un valor de dominancia alto que es ejercido por *C. tentaculata* en 2013 y *R. coronatus* en 2014 y 2015, y por consiguiente un valor bajo de equidad (Cuadro 11).

Cuadro 11. Atributos de las infracomunidades de helmintos de *P. opossum* colectados en marzo de 2013, 2014 y 2015 en la localidad de Agua Fría, Chiapas.

	2013 n=10	2014 n=28	2015 n=11
Abundancia total	42.80 ± 33.66	171.20 ± 114.81	210 ± 240.86
Riqueza	2.80 ± 0.87	2.80 ± 1.24	3.40 ± 1.12
Diversidad (Brillouin)	0.97 ± 0.44	0.42 ± 0.32	0.79 ± 0.60
Equidad (Brillouin)	0.65 ± 0.25	0.29 ± 0.23	0.49 ± 0.35
Especie dominante	<i>C. tentaculata</i>	<i>R. coronatus</i>	<i>R. coronatus</i>
Dominancia (Berger-Parker)	0.70 ± 0.20	0.86 ± 0.20	0.73 ± 0.22
% de Infracomunidades dominadas por la especie dominante	70.0	96.40	81.80
Infracomunidades con 0-1 especies de helmintos	0	1	0

La prueba bilateral de Kolmogorov-Smirnov (K-S) mostró que no existen diferencias entre los pesos de machos y de hembras [$P = 0.59$ ($\alpha = 0.05$, $D = 0.20$)], dado que las distribuciones acumulativas de los pesos son las mismas entre ambos sexos (Fig. 22).

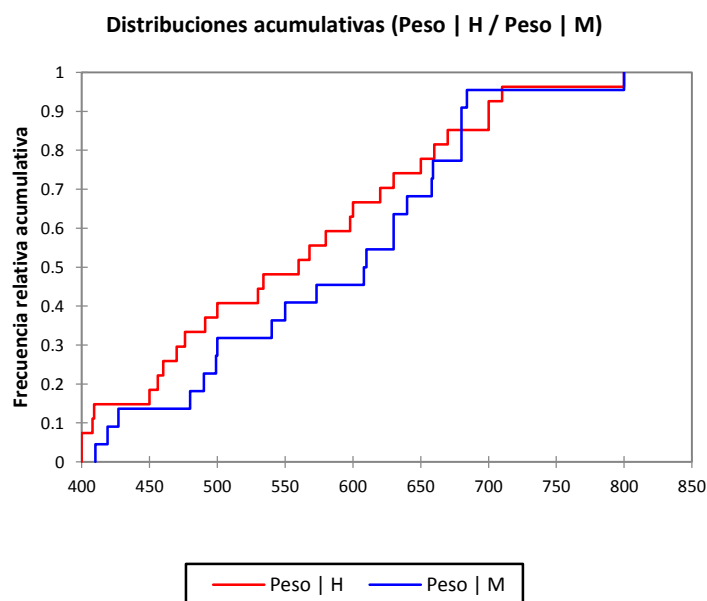


Figura 22. Distribución acumulativa de los pesos de machos y hembras de *P. opossum*.

El PERMANOVA mostró que no existen diferencias entre las abundancias de las especies de helmintos entre hospederos machos y hembras, pero evidenció diferencias significativas entre años; cuando se incorporó el peso de los hospederos como covariable, solo la abundancia de los helmintos en las infracomunidades entre los años fue distinto (Cuadro 12).

Cuadro 12. Resumen del análisis de la varianza de la abundancia basado en permutaciones (PERMANOVA) con base en las similitudes de Bray-Curtis para las infracomunidades de *P. opossum* después de la transformación de la raíz cuarta y agregando la covariable peso de los hospederos.

Factor	Df	SS	MS	Pseudo-F	P(Permanova)
Peso (g)	1	1470,4	1470,4	1,3127	0,2623
Sexo	1	1399,6	1399,6	1,2494	0,2764
Año	2	16853	8426,6	7,5228	0,0001
Sexo x año	2	604,09	302,05	0,26965	0,9727
Residuales	42	47046	1120,1		
Total	48	67373			

Df-grados de libertad, SS-suma de cuadrados, MS-suma de cuadrados medios

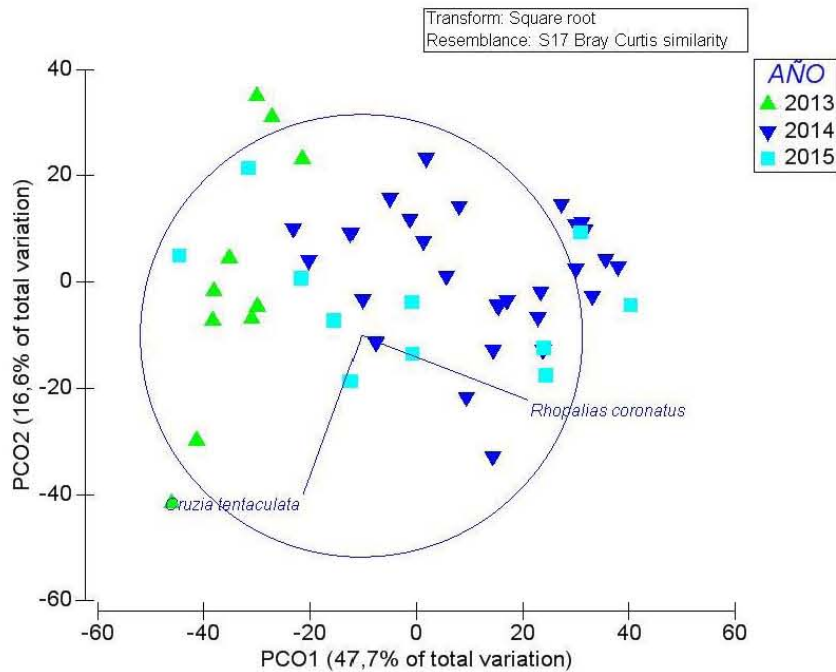


Figura 23. Análisis de Coordenadas Principales (PCo) donde se visualizan los dos ejes que explican la mayor variación en la abundancia de las infracomunidades y las especies de helmintos que presentaron una correlación de Spearman $> 0,05$.

Estas diferencias en cuanto a la abundancia de las especies de helmintos en las infracomunidades de los diferentes años, se pueden visualizar en el análisis de Coordenadas Principales (PCo), en donde los ejes explican el 47.7% y el 16.6% de la variación total entre las infracomunidades. Las especies que hacen esta diferencia en los años de colecta son *C. tentaculata* y *R. coronatus*, siendo *C. tentaculata* la mejor representada en las infracomunidades muestreadas en el año 2013 y *R. coronatus* en las infracomunidades del año 2014 (Fig. 23).

El PERMANOVA de los factores abundancia total y riqueza, evidenció que no existen diferencias en cuanto a la riqueza de las infracomunidades entre hospederos machos y hembras muestreadas en diferentes años; tampoco cuando se consideraron por separado el año de muestreo y el sexo del hospedador. Sólo cuando a la abundancia total de las infracomunidades se trató por separado, el análisis evidenció diferencias significativas (Cuadro 13).

Cuadro 13. Resumen del análisis de la varianza basado en permutaciones (PERMANOVA) con base en la distancia euclidiana de la riqueza y abundancia de las infracomunidades de helmintos de *P. opossum* tomando en cuenta el año de muestreo, peso y sexo del hospedero.

Factor	Df	SS	MS	Pseudo-F	P(Permanova)
Peso	1	6530,2	6530,2	0,2837	0,6014
Sexo	1	1437,2	1437,2	6,243E-2	0,807
Año	2	1,8041E5	90204	3,9189	0,0297
Peso x sexo	1	3541,1	3541,1	0,15384	0,6995
Peso x año	2	10589	5294,5	0,23002	0,784
Sexo x año	2	13456	6728	0,2923	0,7382
Peso x sexo x año	2	21600	10800	0,4692	0,5423
Residuales	37	8,5166E5	21423		
Total	48	1,0892E6			

Df-grados de libertad, SS-suma de cuadrados, MS-Suma de cuadrados medios

El análisis de Coordenadas principales (PCo) de las abundancias totales y riqueza de las infracomunidades entre los años, mostró que la abundancia explica el 100% de la variación total de las infracomunidades; las infracomunidades muestreadas en 2014 presentaron una abundancia mayor que las muestreadas en 2013, mientras que no se observa un patrón claro en las de 2015 (Fig. 24).

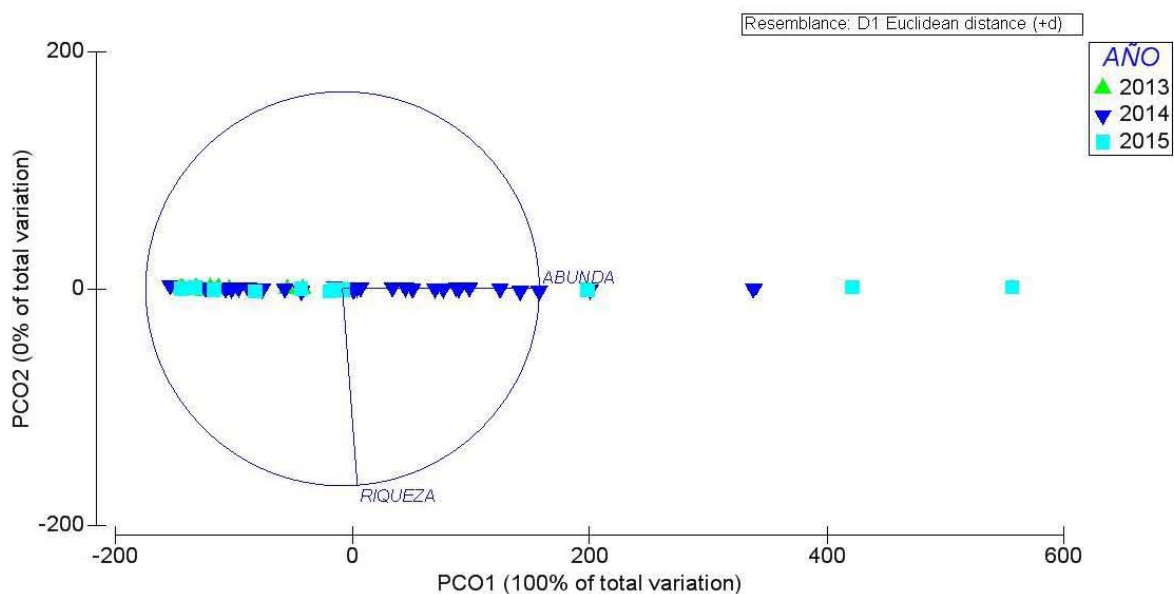


Figura 24. Análisis de Coordenadas Principales (PCo) de la riqueza y abundancia de las infracomunidades de hospederos hembras y machos muestreadas en tres años.

Aislacionista o interactiva. De acuerdo con los criterios propuestos por Kennedy *et al.* (1986) y Pence (1990) (sólo los calculados en este trabajo), las comunidades de helmintos de *P. opossum* en la localidad de estudio presentan tanto características de comunidades interactivas como de aislacionistas; sin embargo, con base en los resultados del presente estudio, las comunidades de helmintos de *P. opossum* son poco diversas (Cuadro 14).

Cuadro 14. Criterios que predicen el establecimiento de comunidades interactivas o aislacionistas propuestos por Kennedy *et al.* (1986) y Pence (1990).

Criterios	Comunidad aislacionista	Infracomunidades de <i>P. opossum</i>	Comunidad Interactiva
Complejidad del tracto digestivo y la fisiología	Simple	→	Compleja
Vagilidad del hospedero	Baja	←	Alta
Especialización de la dieta	Simple	→	Compleja
Selectividad de presas que pueden servir como hospederos intermediarios de los helmintos	No selectiva	→	Selectiva
Ciclos de vida de helmintos	Directo	→	Indirecto
Diversidad promedio	Baja	←	Alta
Número de especies con alta densidad*	Baja	←	Alta

*En este trabajo considerado como número de especies con abundancia alta.

d) Análisis de los componentes de comunidad

Curvas de acumulación y rarefacción. En las curvas de acumulación de especies para las recolectas 2013, 2014 y 2015 se visualiza que solo existe una asíntota clara para la recolecta de 2014 (Fig. 25). Asimismo, en las curvas de rarefacción de especies se observó que las curvas estimadas en 2013 y 2015 no alcanzan una asíntota clara, mientras que en el 2014 la curva tiende a estabilizarse (Fig. 26). El comportamiento de tales curvas es influenciado por la presencia de infecciones accidentales provocadas por taxones como el acantocéfalo de cavidad, *S. vicarium* y *Glossocercus* sp., que en la estimación se consideran especies raras. Por otro lado, se comparó la riqueza estimada de los tres muestreos mediante la superposición de los intervalos de confianza del 95%, considerando que las diferencias no son significativas si los intervalos se sobrelapan, siendo la riqueza de 2013 ligeramente diferente en comparación con las registradas en 2014 y 2015. Estos datos permiten realizar los estudios de análisis de

comunidades, ya que las muestras obtenidas son representativas de la población, registrando así la riqueza total de helmintos que estuvieron presentes en la población de hospederos.

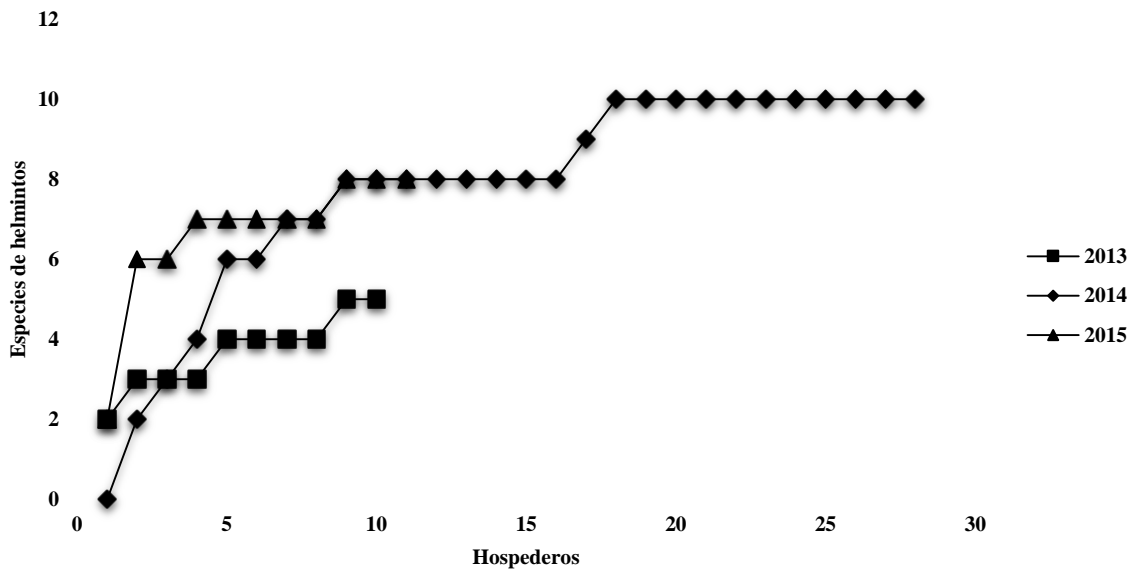


Figura 25. Curvas de acumulación de especies de las colectas por año 2013, 2014 y 2015.

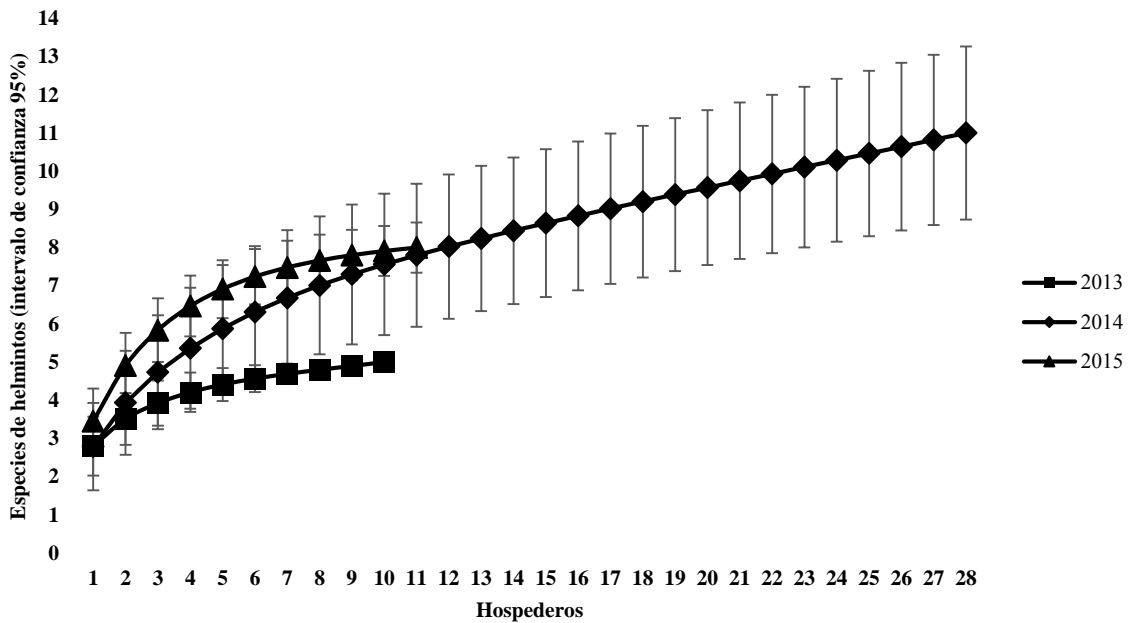


Figura 26. Curvas de rarefacción de las colectas por años 2013, 2014 y 2015 obtenidas mediante el modelo matemático Mao Tau.

Análisis de la diversidad, riqueza y abundancia. En la comparación de los componentes de las comunidades de helmintos en *P. opossum* muestreados en los tres años consecutivos, destaca que todos son dominados por una especie de parásito, *C. tentaculata* en 2013 y *R. coronatus* en 2014 y 2015. Estos mismos presentaron un valor bajo de equidad, lo que determinó que los componentes también tuvieran un valor bajo de diversidad. Los valores de diversidad registrados en los años 2014 y 2015 se mostraron más reducidos en comparación con los del 2013, aun cuando la riqueza fue menor en este último (Cuadro 15).

Cuadro 15. Atributos del componente de comunidad de helmintos de *P. opossum* colectados en marzo de 2013, 2014 y 2015 en la localidad de Agua Fría, Chiapas.

	2013	2014	2015
# Hospederos parasitados /	10/10	27/28	11/11
# Hospederos revisados			
# Total de helmintos	427	4798	2310
Riqueza	5	10	8
Dominancia (Berger-Parker)	0.69	0.90	0.50
Especie Dominante	<i>C. tentaculata</i>	<i>R. coronatus</i>	<i>R. coronatus</i>
Diversidad (Brillouin)	1.15	0.58	0.69
Equidad (Brillouin)	0.50	0.17	0.23

DISCUSIÓN

Registro helmintológico

Previo al presente estudio, el registro helmintológico de *P. opossum* en México estaba compuesto por 18 especies (García-Prieto *et al.*, 2012; Acosta-Virgen *et al.*, 2015); el hallazgo de *Litomosoides* sp., *Heterostrongylus* sp., y *Spirura* sp., eleva el registro a 21 especies; este estudio proporciona un registro nuevo a la distribución geográfica de *Duboisella proloba*, ya que esta especie de trematodo había sido registrada solo en el estado de Tabasco (García-Prieto *et al.*, 2012). De las tres especies de nematodos registradas como parásitas del aparato respiratorio de *D. marsupialis* y *D. virginianus* (*Prestwoodia delicata*, *Heterostrongylus* y *Didelphostrongylus hayesi*), solo *D. hayesi* había sido registrada en marsupiales mexicanos del género *Didelphis* (Acosta-Virgen *et al.*, 2015), siendo este trabajo el primer registro en *P. opossum*. La presencia de *Litomosoides* sp. y *Heterostrongylus* sp. en *P. opossum*, constituyen registros nuevos de hospedero y, en el caso de *Heterostrongylus* sp., un registro nuevo para el país. Por otra parte, de los 26 taxones que componen al género *Spirura*, solo *S. guainensis* es conocida como parásito de Didelphidae en Sudamérica (Amato *et al.*, 1976); en México solo se ha registrado a *S. mexicana* parasitando murciélagos mormópidos (Peralta-Rodríguez *et al.*

2012). Finalmente, la presencia del trematodo *S. vicarium*, aun cuando es considerada accidental en el hospedero, representa el primer registro de la misma en México.

El registro helmintológico de *P. oposum* en Agua Fría, Chiapas está compuesto por 12 taxa, de los cuales diez se presentaron en estadio adulto y solo dos en forma larvaria. La dominancia de helmintos adultos refleja que *P. oposum* es el hospedero definitivo para la mayoría de los taxones de helmintos obtenidos, a excepción del trematodo *S. vicarium*, del merocercario de *Glossocercus* sp. y del acantocéfalo de cavidad, que se encontró en estadio de cistacanto. *Stomylotrema vicarium* es un parásito característico de aves; se ha registrado como parte de la helmintofauna de diversas especies en E. U. A. y Sudamérica (Travassos & Teixeira de Freitas, 1940; Travassos, 1941; Lumsden & Zischke, 1963; Brenes *et al.*, 1966; Kinsella, 1974; Macko *et al.*, 1999; Canaris & Gardner, 2003; Lunaschi & Drago, 2009); *Glossocercus* sp., en el estadio de desarrollo en que lo encontramos, infecta artrópodos o peces (Ortega-Olivares *et al.*, 2014); para este último género en México se han registrado tres especies: *Glossocercus auritus*, *Glossocercus caribaensis* y *Glossocercus cyprinodontis*; sin embargo el ejemplar colectado no fue asignado a nivel específico ya que su morfometría no corresponde con la reportada para estas especies (Scholz *et al.*, 2004). Por otro lado, el ciclo biológico del cistacanto no pudo establecerse, al no haberse identificado a un nivel más específico; en México se han registrado dos especies que parasitan el intestino del tlacuache cuatro ojos, *Porrorchis nickoli* y *Oligacathorhynchus microcephalus* (García-Prieto *et al.*, 2012), esta última registrada recientemente en la localidad muestreada (Acosta-Virgen *et al.*, 2015). La inmadurez de estas 3 especies de helmintos y/o la baja prevalencia que registraron, nos permite establecerlas como parásitos accidentales. Consideramos que las condiciones ecológicas (fenómenos meteorológicos, disponibilidad de los estadios infectivos en el ambiente y el hábito omnívoro de *P. oposum*) así como la afinidad fisiológica que existe entre aves y mamíferos, explican en parte la presencia de estos parásitos en la helmintofauna del tlacuache. Las parasitosis accidentales fueron adquiridas por el marsupial a través de la ingesta de insectos acuáticos infectados en el caso de *S. vicarium* (Digiani, 2002; Amato & Amato, 2006) y de artrópodos y/o peces en el caso de *Glossocercus* sp. y el acantocéfalo (Ortega-Olivares *et al.*, 2014; Scholz *et al.*, 2004 y Kennedy, 1993; respectivamente).

En cuanto a la especificidad hospedatoria, evaluada a nivel de subfamilia del hospedero, los nueve taxones que constituyen su helmintofauna son considerados específicos, mismos evidencian la influencia de los factores filogenéticos en la composición de la misma. Sin embargo, es preciso puntualizar que los factores ecológicos también juegan un papel importante, ya que estos factores son la causa de la adquisición de helmintiasis accidentales.

Poblaciones

En términos generales, los valores altos de prevalencia y abundancia de las especies *R. coronatus* y *C. tentaculata* en el presente estudio son semejantes a los valores registrados por Cañeda-Guzmán (1997) en Los Tuxtlas, Veracruz, lo que al parecer es un patrón seguido por estas especies por la relación parásito-hospedero que existe entre ellas, y no debida a causas ambientales, aun cuando para la primera especie no existan datos sobre su ciclo de vida, con esta información se infiere que los tlacuaches cuatro ojos ingieren muy frecuentemente los hospederos intermediarios de este digeneo. En cambio, para *C. tentaculata*, autores como Anderson (2000), consideran que la infección se adquiere al ingerir directamente los estadios infectivos del nematodo, teniendo como foco de infección los nidos de los tlacuaches. Los valores bajos registrados para *Duboisiiella proloba*, *Stomylotrema vicarium*, *Litomosoides* sp., *Heterostrogylus* sp., *Gnathostoma turgidum* y *Turgida turgida* mostraron este mismo patrón. En el caso de *Viannaiidae* gen. sp., el impedimento taxonómico fue la causa de los valores intermedios que registró para ambos parámetros. Esto es resultado de los aspectos no considerados cuando se deposita material en colecciones biológicas científicas. Estos patrones en los valores de abundancia y prevalencia de los taxa de helmintos registrados en los estudios que se han realizado, son congruentes con la distribución sobredispersa característica de las poblaciones de helmintos en sus hospederos (Anderson & Gordon, 1982).

Por otro lado, las prevalencias de las especies que estuvieron presentes en los tres años de muestreo (*R. coronatus*, *C. tentaculata* y *Viannaiidae* gen. sp.) no presentan diferencias significativas; esto significa que la probabilidad de que *R. coronatus*, *C. tentaculata* y *Viannaiidae* gen. sp. encuentren a un *P. opossum* para completar su ciclo de vida es muy alta para los tres casos y se mantiene constante entre los años.

Infracomunidades

Las infracomunidades de helmintos de mamíferos en general se han caracterizado como asociaciones depauperadas (con base en las bajas abundancias, riquezas y diversidades promedio que presentan) y de naturaleza aislacionista (Pence, 1990); sin embargo, esta evidencia es equívoca ya que existe un continuo entre los extremos: comunidad interactiva y comunidad aislacionista (Pence, 1990). En el extremo en el que se sitúan las comunidades interactivas, los valores de riqueza, abundancia y diversidad son altos y en el otro en el que se sitúan las comunidades aislacionistas, los valores de riqueza, abundancia y diversidad son bajos (Pence, 1990). Han sido pocos los estudios que se han realizado sobre la ecología de helmintos asociados a mamíferos silvestres (Pence, 1990; Esteban *et al.*, 2001; Fuentes *et al.*, 2005; Sainz-Elipe *et al.*, 2007; Clarke-Crespo, 2008), en la mayoría de éstos han establecido a las comunidades de helmintos como depauperadas y aislacionistas, sin embargo existen estudios donde las señalan como diversas e interactivas. Un ejemplo de ello es el trabajo realizado por

Pence (1990), quien estableció a las comunidades de helmintos del oso negro (*Ursus americana*) como depauperadas y aislacionistas (riqueza promedio ≤ 3 , abundancia promedio ≤ 68.10 y diversidad promedio ≤ 0.5), mientras que las comunidades de helmintos de coyotes fueron señaladas como diversas e interactivas (riqueza promedio ≈ 5 , abundancia promedio ≤ 2127 y diversidad promedio ≤ 0.81). Con base en esta información, las comunidades de helmintos de *Philander opossum* son depauperadas; no obstante, se sitúan en un punto intermedio del continuo, ya que exhiben características de comunidades aislacionistas e interactivas.

La influencia filogenética sobre las comunidades de helmintos estudiadas se refleja en la composición obtenida, ya que las especies que forman parte del registro (*C. tentaculata*, *R. coronatus*, *T. turgida* y *D. proloba*) tienen una asociación histórico-evolutiva con el hospedero, que permite que la composición taxonómica se mantenga estable a lo largo de los 3 años de muestreo. Sin embargo, la abundancia refleja los cambios a nivel ecológico dados en el área, particularmente los provocados por el paso del huracán Bárbara, fenómeno natural que afectó la zona en mayo de 2013, a unos meses después de realizado nuestro primer muestreo. Consideramos que las modificaciones ambientales ocurridas a este nivel fueron tan impactantes, que pudieron incluso determinar la sustitución de la especie dominante en los 2 muestreos posteriores (*C. tentaculata* en 2013 a *R. coronatus* en 2014 y 2015) y que no puede atribuirse a una variación estacional como la señalada por Navone & Suriano (1992) para otras especies de marsupiales, pues los muestreos de este estudio se efectuaron en épocas similares.

De los estudios realizados sobre las comunidades de helmintos asociados a mamíferos silvestres a nivel de infracomunidad (ver Cuadro 2), el presente estudio resalta por la característica de haber obtenido muestras de hospederos en una misma localidad y estacionalidad por tres años seguidos. Esto permitió evidenciar factores que no se aprecian con el análisis de una sola muestra, como sucede en los estudios citados.

Pence (1990) cita que las infracomunidades en mamíferos herbívoros y carnívoros grandes son aislacionistas y que las asociadas a carnívoros de talla media son interactivas. Los resultados del presente estudio contradicen estas aseveraciones, ya que se obtuvo que la diversidad de las infracomunidades es baja y no registra grandes fluctuaciones a lo largo del estudio, al igual que la equidad; el valor de la dominancia se mantiene estable en los dos últimos años. Sin embargo, con respecto al factor sexo en los análisis, se obtuvieron resultados similares a los que registró Poulin (1995), donde este factor se distribuyó de manera similar entre machos y hembras y no influyó para el establecimiento de los patrones de riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos en *P. opossum*. Estos resultados indican que los hospederos machos y hembras de *P. opossum* tienen hábitos y dietas similares en esta localidad

y que los periodos de reproducción no son un factor que influya en la alimentación de los tlacuaches.

Finalmente, la dieta es el factor que estructura las infracomunidades, siendo que el 75% de las especies de helmintos registradas infectan a los tlacuaches por esta vía.

Componentes de comunidades

A este nivel se observan también características de las comunidades de helmintos que contradicen lo reportado en otros estudios ecológicos, donde establecen a las comunidades como diversas e interactivas. En los tres años de muestreo, los componentes de comunidad de helmintos en *P. opossum* estuvieron dominados por una especie de helminto (*C. tentaculata* en 2013 y *R. coronatus* en 2014 y 2015). El análisis evidenció comunidades de helmintos depauperadas (3 especies en promedio por componente), poco diversas y con un valor bajo de equidad. Prueba de esto es el trabajo realizado por Jiménez-Ruiz *et al.* (2011). En este trabajo se realizaron comparaciones entre la riqueza de los componentes de comunidad de algunas especies de didélfidos que se encuentran en el clado de la tribu Didelphini. La riqueza de los componentes de *Didelphis albiventris*, *D. marsupialis*, *D. virginiana* y *P. opossum* presentó patrones muy variables (ver Cuadro 3). Esta variación fue explicada con base en el diseño de los muestreos, ya que se sabe que la intensidad media y la abundancia de algunos helmintos que parasitan tlacuaches pueden fluctuar a lo largo de las estaciones del año (Navone & Suriano, 1992). Sin embargo, cuando se compararon dos componentes de comunidad de *P. opossum* en dos localidades distintas pero en la misma época del año y con tamaños de muestra muy similares, los patrones de riqueza se mantuvieron muy semejantes. Por lo anterior, un muestreo que no contempla la variación estacional y un tamaño de muestra adecuado puede conducir a conclusiones erróneas.

Además a este nivel la presencia de *Stomylotrema vicarium* en dos componentes de comunidad en dos años consecutivos, sugiere la colonización de un nuevo hospedero (*P. opossum*) que en el tiempo evolutivo podría convertirse en un fenómeno de host-switching, ya que los mamíferos no forman parte de sus hospederos definitivos naturales.

CONCLUSIONES

- El registro helmintológico de *P. opossum* en Agua Fría, Chiapas consta de 12 taxones, de los cuales los registros nuevos de *Litomosoides* sp., *Heterostrogylus* sp. y *Spirura* sp. elevan a 21 los registros helmintológicos para este hospedero en México.
- Las comunidades de helmintos de *P. opossum* en la localidad de Agua Fría, Chiapas son depauperadas, con valores de diversidad y equidad bajos, y dominadas por una especie especialista de helminto.

- El hábitat más parasitado es el tubo digestivo del hospedero, debido a la complejidad fisiológica y anatómica que presenta este aparato.
- La vía de infección general de los helmintos hacia *P. oposum* es la ingestión.
- El ciclo de vida que predomina entre los helmintos es el heteroxeno.
- Las comunidades de helmintos de *P. oposum* en la localidad estudiada están compuestas principalmente por especies especialistas.
- La talla y sexo de los ejemplares de *P. oposum* no influyen en los patrones de riqueza, abundancia y composición de las comunidades de helmintos en la localidad estudiada.
- Factores filogenéticos, ambientales (fenómenos meteorológicos y complejidad del hábitat) y los hábitos omnívoros de *P. oposum* explican el ensamble (arreglo) de las comunidades de helmintos en *P. oposum* en Agua Fría, Chiapas.
- La presencia de *Stomylotrema vicarium* en dos componentes de comunidad en dos años consecutivos, sugiere la colonización de un nuevo hospedero (*P. oposum*), que en el tiempo evolutivo podría convertirse en un fenómeno de host-switching, ya que los mamíferos no forman parte de sus hospederos definitivos naturales.

En general, si se consideraran los criterios propuestos por Kennedy *et al.* (1986) y Pence (1990), las infracomunidades de *P. oposum* en Agua Fría, Chiapas no presentan una tendencia clara a comunidades interactivas o aislacionistas, éstas presentan tanto características de comunidades interactivas como de aislacionistas. La competencia es un factor importante en el ensamble de las comunidades de helmintos; sin embargo para demostrar interacción y competencia entre los taxones de helmintos en cualquier especie de hospedero se requiere realizar otro tipo de estudios (conocer los recursos que aprovechan, la limitación de éstos, la adecuación de cada taxón involucrado, etc.) y no solo un análisis de comunidades. Las comunidades de helmintos de *P. oposum* presentan una estructura que se relaciona estrechamente con las relaciones evolutivas parásito-hospedero, sin embargo los cambios en las condiciones ecológicas son importantes para el establecimiento de los patrones de abundancia de los helmintos en la población de hospederos, al igual que la adquisición de parasitosis accidentales por parte de los tlacuaches.

Finalmente, este estudio es el primero que incluye análisis ecológicos integrales sobre helmintos de mamíferos silvestres con hábitos omnívoros y de talla mediana, por lo que constituye la base para futuros estudios que pretendan explicar los patrones de riqueza y diversidad de las comunidades de helmintos de mamíferos.

LITERATURA CITADA

- Acosta-Virgen, K., J. Caballero-López, L. García-Prieto, R. Mata-López 2015. Helminths of three species of opossums (Mammalia, Didelphidae) from Mexico. *Zookeys*, 511: 131-152.
- Alden, K. J. 1995. Helminths of the opossum, *Didelphis virginiana*, in Southern Illinois, with a compilation of all helminths reported from this host in North America. *Journal of Helminthology*, 62 (2): 197-208.
- Alicata, J. E. 1937. Larval development of the spirurid nematode *Physaloptera turgida* in the cockroach, *Blattella germanica*. Papers on Helminthology Published in Commemoration of the 30th year Jubileum K.I. Skrjabin and 15th Anniversary. All Union Institute of Helminthology, 11-14 pp.
- Acosta-Virgen, K. 2014. Nematodos parásitos de *Didelphis marsupialis*, *D. virginiana* y *P. opossum* (Mammalia: Didelphidae) en México. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, 116 pp.
- Aguirre-Macedo, M. L., R. A. Sima-Álvarez, M. K. Román-Magaña, J. I. Güemez- Ricalde. 2007. Parasite survey of the eastern oyster *Crassostrea virginica* in coastal lagoons of the southern Gulf of México. *Journal of Aquatic Animal Health*, 19: 270-279.
- Agrawal, N. 1976. On a new species of rare avian Trematode (*Stomylotrema srivastavi* n. sp.) from Lucknow. *Indian Journal of Zootomy*, 15 (3): 125-126.
- Alden, K. J. 1995. Helminths of the opossum *Didelphis virginiana*, in southern Illinois, with a compilation of all helminths reported from this host in North America. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 62: 197-208.
- Almeyda-Artigas, R. J., M. A. Mosqueda-Cabrera, E. Sánchez-Núñez. 2010. Precocity of *Gnathostoma turgidum* in naturally infected four-eyed opossum *Philander opossum pallidus* from Temascal, Oaxaca, México. *Parasitology Research*, 106: 349-443.
- Amato, J. F. R., P. T. Castro, L. Grisi. 1976. *Spirura guianensis* (Ortlepp, 1924), parasita de *Philander opossum* quica (Temminck, 1825) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil (Nematoda, Spiruridae). *Revista Brasileira de Biología*, 36 (1): 123-127.
- Amato, S. B., J. F. R. Amato. 2006. *Belostoma dilatatum* (Dufour) (Hemiptera, Belostomatidae) hosting metacercarie of *Stomylotrema vicarium* Braun (Digenea, Stomylotrematidae) in southern Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*, 23 (1): 307-310.
- Amin, O. M. 2013. Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitológica*, 60 (4): 273-305.

- Amin, O. M. 1987. Key to families and subfamilies of Acanthocephala, with the erection of a new class (Polyacanthocephala) and a new order (Polyacanthorhynchida). *Journal of Parasitology*, 73:1216-1219.
- Anderson, R.C. 1978. Keys to genera of the superfamily Metastrongyloidea CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, No. 5 Anderson, R. C., Chabaud, A. G. & Willmott, S. (Editors). Farnham Royal, UK: Commonwealth Agricultural Bureaux, 40 pp.
- Anderson, R. C., M. D. Little, U. R. Strelive. 1980. The unique lungworms (Nematoda: Metastrongyloidea) of the opossum (*Didelphis marsupialis* Linnaeus). *Systematic Parasitology*, 2(1): 1-8.
- Anderson, R. M., D. M. Gordon. 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, 85: 373-398.
- Anderson, R. C., A. G. Chabaud, S. Willmott, 1974-1983: Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Nos. 1-10. Commonwealth Bureaux of Agriculture, Farnham Royal, Bucks, UK.
- Anderson, R. C. 2000. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. 2nd Edition. CABI Publishing, Wallingford. 650 pp.
- Adnet, F. A. O., D. H. S. Anjos, A. Menezes-Oliveira, R. M. Lanfredi. 2009. Further description of *Cruzia tentaculata* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1917 (Nematoda: Cruzidae) by light and scanning electron microscopy. *Parasitology Research*, 104: 1207-1211.
- Arcangeli-Álvarez, J. 2010. Comparación molecular de dos especies de tlacuache: *Didelphis virginiana* y *D. marsupialis* (Mammalia: Didelphimorphia). Tesis. Instituto de Biología, UNAM, 117pp.
- Babero, B. B. 1973. Nematodes of Nevada ground squirrel with description of two new species. *Transactions of the American Microscopical Society*, 92: 265-272.
- Baer, J. G., 1938. *Duboisella proloba* n. gen., n. sp., un Trematode de la sarigue, *Didelphys aurita* L. Livro Jubilar do Professor Lauro Travassos, XX + 5 89 pp.
- Bain, O., G. Petit, S. Berteaux. 1980. Description de deux nouvelles filaires du genre *Litomosoides* et de leurs stades infestants. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 55: 225-267.
- Bain, O., G. Petit, M. Diagne. 1989. Étude de quelques *Litomosoides* parasites de rongeurs: Conséquences taxonomiques. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 64: 268-289.
- Bertoni-Ruiz, F., R. Lamothe-Argumedo, L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia, V. León-Régagnon. 2011. Systematics of the genus *Gnathostoma* (Nematoda:

- Gnathostomatidae) in the Americas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 453-464.
- Bona, F. V. 1994. Family Dilepididae Railliet & Henry, 1909. En: *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates*. St Albans, CAB International, 751pp.
- Bray, R.A., D.I. Gibson, A. Jones. 2008. *Keys to the Trematoda Vol. III*. CABI publishing, Wallingford, UK. 824 pp.
- Braun, M. 1901. Zur revision der Trematoden der Vögel. II. *Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankheiten und Hygiene*. Abth I, 29(23): 895-948.
- Braun, M. 1902. Fascioliden der Vögel. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik*, 16: 1-162.
- Brenes, R. R., G. Arroyo, G. Muñoz. 1966. Helminths of the Republic of Costa Rica. XXI. Algunos tremátodos de aves silvestres 2. *Revista de Biología Tropical*, 14: 123-132.
- Bullock, W. L. 1969. Morphological features as tools and pitfalls in acanthocephalan systematics. In *Problems in Systematics of Parasites*, ed. G. D. Schmidt, Baltimore, University Park Press. pp. 9-24.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz, A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* Revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575-583.
- Cañeda-Guzmán, I. C. 1997. Parásitos de tres especies de marsupiales de la estación "Los Tuxtles" y algunas zonas cercanas, Veracruz, México. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, 167 pp.
- Caballero, E. 1947. Algunas filarias de mamíferos y reptiles de las repúblicas de Colombia y Panamá. *Anales del Instituto de Biología*, 18 (1): 169-188.
- Caballero, Y. C., G. F. Montero, G. Caballero. 1963. Una nueva especie de Opistorquido (Trematoda, Digenea) parasita del páncreas de un marsupial. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 12: 79-84.
- Caballero, C. E., B. L. Flores, Grocott G. R. 1956. Helminths of the Republic of Panamá. V. Redescripciones de algunos tremátodos ya conocidos pero nuevos para la fauna helmintológica de este país. *Revista de Biología Tropical*, 4(2):161-177.
- Cabrera-Guzmán, E. 2002. Comunidades de helmintos parásitos *Rana forreri Boulenger*, 1883 (Amphibia: Ranidae) en dos localidades del municipio de Acapulco, Guerrero, México. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, 130 pp.
- Canaris, A. G., Gardner S. L. 2003. *Bibliography of helminth species described from African vertebrates 1800-1967*. The Harold W. Manter Laboratory of Parasitology, University of Nebraska.

- Castro-Arellano, I., H. Zarza, R. A. Medellín 2000. *Philander opossum*. Mammalian species, 638: 1-8.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. A. Medellín, L. Medrano-González, G. Oliva. 2005. Diversidad y conservación de los mamíferos de México. 17-66 pp. En: Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Fondo de Cultura Económica, 988 pp.
- Chabaud, A. G. 1975. Keys to genera of the order Spirurida. Part 1. In CHI keys to the nematode parasites of vertebrates, R. C. Anderson, A. G. Chabaud, and S. Wilmott (eds.). Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, U. K., 1-27pp.
- Charles-Dominique, P. 1983. Ecology and social adaptations in didelphid marsupials: comparison with eutherians of similar ecology. Pp. 395-422, en Advances in the study of mammalian behavior (J. F. Eisenberg and D. G. Kleiman, eds.). Special Publication, the American Society of Mammalogists, 7:1-753.
- Chinchilla-Carmona, M., I. Valerio-Campos, R. Sánchez-Porras, L. Martínez-Esquivel, A. González-Paniagua, L. Valerio-Campos, J. Bolaños-Jiménez, J. León-González. 2013. Parásitos intestinales y sanguíneos de 4 especies de roedores y 5 ejemplares de *Philander opossum* (Didelphimorphia: Didelphidae) capturados en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes (REBAMB) de Costa Rica. Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología, 72 (2): 176-184.
- Clarke, K. R., R. N. Gorley. 2006. Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research, PRIMER v6.
- Clarke-Crespo, E. 2008. Descripción de la helmintofauna asociada a tres especies de murciélagos (Chiroptera: Mormoopidae) en el municipio de Apazapan. Tesis. Instituto de Ecología, 87pp.
- Clemente, A. M. 1994. Hábitos alimenticios de dos especies de didélfidos (*Didelphis marsupialis* y *Philander opossum*) en dos hábitat diferentes de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona, Chiapas, México. Tesis. Instituto de Ciencias y Artes de Chiapas, 112 pp.
- Clutton, B. J. 2010. Mamíferos. En: ANIMAL. Dorling Kindersley. London. 91-101pp.
- Colwell, R. K., C. X Mao. & J. Chang. 2004. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. Ecology, 85: 2717-2727.
- Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 2005. División política estatal. Escala 1:1.000.000. México.
- Cordell, R. L. 1974. Helminth parasites of the Virginia opossum, *Didelphis marsupialis virginiana*, in Southern Illinois. Tesis. Southern Illinois University, Carbondale, 55 pp.

- Correa, G. D. 1984. *Philander opossum* (Marsupialia), a new host record for *Sparganum* of *Lueheella* Baer, 1924 (= *Spirometra* Müller, 1937). *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz*, 79 (3): 368-370.
- Correa, G. D., R. P. Cruz, J. J. Vicente, R. M. Pinto. 2003. Nematode parasites of marsupials and small rodents from Brazilian Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20: 699-707.
- Creplin, F. C. H. 1837. Distoma. In: Ersh & Grüber's *Encyclopedia Wissensch. Künste*, 29: 309-329.
- Cribb, T. H., R. A. Bray, P. D. Olson, D. T. J. Littlewood. 2003. Life cycle evolution in the Digenea: a new perspective from phylogeny. *Advances in Parasitology*, 54: 197-254.
- Crites, J. L. 1956. A redescription of *Cruzia americana*, a nematode parasitic in the opossum, *Didelphis marsupialis virginiana*. *Journal of Parasitology*, 42:68-72.
- Crofton, H. D. 1971 a. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62: 93-179.
- Crofton, H. D. 1971 b. A model host-parasite relationships. *Parasitology*, 63: 64-343.
- Crompton, D. W. T. 1985. Reproduction. In *Biology of the Acanthocephala*, ed. D. W. T. Crompton & B. B. Nickol, Cambridge. Cambridge University Press, 21372 pp.
- Dhanumkumari, C., R. Madhavi. 1983. Metacercaria of *Stomylotrema* sp. (Trematoda, Stomylotrematidae) from aquatic insects of Kondakarla Lake. *Proceedings of the Indian Academy of Parasitology*, Lucknow, 4: 83-85.
- Diagne, M., G. Petit, C. Seureau, O. Bain. 1989. Development of *Litomosoides galizai* in the mite vector. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 64: 478-488.
- Digiani, M. C. 2002. Belostomatidae (Insecta: Heteroptera) as intermediate hosts of digenetic trematodes. *Comparative Parasitology*, 69(1): 89-92.
- Digiani, M. C. 1999. Estudios helmintológicos en aves limnícolas del litoral rioplatense. Tesis. Universidad Nacional de La Plata, 197 pp.
- Dubois, G., 1968. Synopsis des Strigeidae et des Diplostomatidae (Trematoda). *Mémoires de la Société Neuchateloise des Sciences Naturelles*, 10(1): 1-258.
- Eisenberg, J. F. 1989. *Mammals of the Neotropics. The northern Neotropics*. The University of Chicago Press, 1: 1-499.
- Ellis, R. D., O. J. Pung, D. J. Richardson. 1999. Site selection by intestinal helminths of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*). *Journal of Parasitology*, 85: 1-5.
- Emmons, L. H., F. Feer. 1990. *Neotropical rainforest mammals. A field guide*. The University of Chicago Press, 396 pp.

- Espinosa-Huerta, E., L. García-Prieto, G. Pérez-Ponce de León. 1996. Helminth community structure of *Chiostoma attenuatum* (Osteichthyes: Atherinidae) in 2 Mexican lakes. *Southwestern Naturalist*, 41: 288-292.
- Esteban, J. G., B. Amengual, Cobo J. S. 2001. Composition and structure of helminth communities in two populations of *Pipistrellus pipistrellus* (Chiroptera: Vespertilionidae) from Spain. *Folia Parasitologica*, 48: 143-148.
- Fernandes O., R. H. Mangia, C. V. Lisboa, A. P. Pinho, C. M. Morel, B. Zingales, D. A. Cambell, A. M. Jansel. 1998. The complexity of the sylvatic cycle of *Trypanosoma cruzi* in Rio de Janeiro state (Brazil) revealed by the nontranscribed spacer of the mini-exon gene. *Parasitology*, 118: 161-166.
- Foster, A. O. 1939. Some helminths of the woolly opossum in Panamá. *Transactions of the American Microscopical Society*, 58(2): 185-198.
- Fuentes, M. V., S. Sainz, M. T. Galán- Puchades. 2005. The helminth community of the common shrew in a post-fire regenerated Mediterranean ecosystem. *Helminthologia*, 42(1): 31-34.
- García A. I., G. Pérez-Ponce de León, L. García P. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios endémicos del Lago de Pátzcuaro, Michoacán: *Rana dunii* y *Ambystoma dumerilli*. *Cuadernos Mexicanos de Zoología*, 1: 73-80.
- García-Prieto, L., J. Falcón-Ordaz, Guzmán-Cornejo C. 2012. Helminth parasites of wild Mexican mammals: list of species, hosts and geographical distribution. *Zootaxa*, 3290: 1-92.
- García-Márquez, L. J. 2005. Estudio de la Gantostomiasis en el estado de Colima, México. Tesis. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Colima, 101 pp.
- García-Márquez, L. J., J. L. Vázquez-García, D. Osorio-Sarabia, V. León-Règagnon, L. García-Prieto, R. Lamothe-Argumedo, F. Constantino-Casas. 2010. Lung lesions in opossums (*Didelphis virginiana*) naturally infected by *Paragonimus mexicanus* in Colima, Mexico. *Facultad de Veterinaria, UNAM*, 41(1): 65-70.
- García-Altamirano, I., G. Pérez-Ponce de León, L. García P. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios endémicos del Lago de Pátzcuaro, Michoacán: *Rana dunni* y *Ambystoma dumerilli*. *Cuadernos Mexicanos de Zoología*, 1: 73-80.
- Gaspar-Navarro, J., R. J. Almeyda-Artigas, E. Sánchez-Miranda, L. Carranza-Calderón, M. A. Cabrera-Mosqueda. 2013. Description of advanced third-stage larvae of *Gnathostoma lamothei* Bertoni-Ruiz *et al.* 2005 (Nematoda: Gnathostomatidae)

- from experimental hosts and contributions to its life cycle. *Parasitology Research*, 112: 169-175.
- Giannetto, S., G. Canestri-Trotti. 1995. Light and scanning electron microscopy of *Spirura rytipleurites seurati* Chabaud, 1954 (Nematoda: Spiruridae) from *Erinaceus europaeus* in Sicily. *Journal of Helminthology*, 69: 305-311.
- Gotelli, N. J., R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Guerrero, R. 1985. Nematoda: Trichostrongyloidea Parásitos de mamíferos silvestres de Venezuela. II Revisión del género *Viannaia* Travassos, 1914. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 45(124): 9-47.
- Guerrero, R., C. Martin, S. L. Gardner, O. Bain. 2002. New and known species of *Litomosoides* (Nematoda: Filarioidea): Important adult and larval characters and taxonomic changes. *Comparative Parasitology*, 69: 177-195.
- Guerrero, R., O. Bain, T. Attou, C. Martin. 2006. The infective larva of *Litomosoides yutajensis* Guerrero et al., 2003 (Nematoda: Onchocercidae), a Wolbachia-free filaria from bat. *Parasite*, 13: 127-130.
- Guglielmone, A., Nava S. 2005. Las garrapatas de la familia Argasidae y de los géneros *Dermacentor*, *Haemaphysalis*, *Ixodes* y *Rhipicephalus* (Ixodidae) de la Argentina: distribución y hospedadores. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 34 (2): 123-144.
- Gibbons, L. M. 2010. Keys to the nematode parasites of vertebrates. CABI publishing, Wallingford, UK. 416 pp.
- Gibson, D.I., Jones A., Bray R. A. 2002. Keys to the Trematoda Vol. I. CABI publishing, Wallingford, UK. 521 pp.
- Guillén-Hernández, S. 1992. Comunidades de helmintos de algunos anuros de "Los Tuxtlas", Veracruz. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, 90 pp.
- Gray, J. B., R.C. Anderson. 1982. Development of *Turgida turgida* (Rudolphi, 1819) in the common field cricket (*Acheta pennsylvanicus* Burmeister). *Canadian Journal of Zoology*, 60: 2134-2142.
- Grisi, L., P. T. Castro. 1973. A new species of *Macielia* Travassos, 1935 in *Philander opossum* quica Temminck Nematoda, Trichostrongylidae. *Revista Brasileira de Biología*, 33(3): 407-409.
- Hall, E. R. 1981. The Mammals of North America. 2 vol. John Wiley y Sons, New York, 1083 pp.
- Handley, C. O. 1976. Mammals of the Smithsonian Venezuelan Project. Brigham. Young University Science Bulletin, Biological Series, 20 (5): 1-91.

- Haverkost, T. R., S. L. Gardner. 2008. A review of species in the genus *Rhopalias* (Rudolphi, 1819). *Journal Parasitology*, 94 (3): 716-726.
- Hill, W. C. 1939. *Physaloptera ackerti* n. sp. (Nematoda). *Transactions of the American Microscopical Society*, 58: 285-291.
- Hilmy, I. S. 1949. *Khalilloossia ali-ibrahimi* gen. et sp. n. (Trematoda-Paramphistomatoidea) from the black-winged stilt, *Himantopus h. himantopus*, with a note on the occurrence of paramphistomes in birds. *Proceedings of the Egyptian Academy of Sciences*, 4: 15-19.
- Hodda, M. 2011. Phylum Nematoda Cobb 1932. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) *Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. *Zootaxa*, 3148, 63-95.
- Holmes, J. C. 1961. Effect of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acantocephala). I. General effects and comparison with crowding. *Journal of Parasitology*, 47:209-216.
- Holmes, J.C. 1962. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acantocephala). II. Effects on growth. *Journal of Parasitology*, 48: 87-96.
- Holmes, J. C., P. W. Price. 1986. Communities of parasites. In *Community Ecology: Pattern and Process* (ed. Anderson, D. J. & Kikkawa, J.). Oxford, Blackwell Scientific Publications. 187-213 pp.
- Holt, B. G., J. P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P. H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jonsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldsa, C. Rahbek. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science*, 339 (6115): 74-78.
- Houin, R. 1985. *Cherylia guyanensis* new genus new species of tick transmitted filarioid parasite of South American marsupial. *Annales De Parasitologie Humaine Et Comparée*, 727-738.
- Jiménez-Ruiz, A., L. García-Prieto, G. Pérez-Ponce de León. 2002. Helminth infracommunity structure of the sympatric garter snakes *Thamnophis eques* and *Thamnophis melanogaster* from the Mesa Central of Mexico. *Journal of Parasitology*, 88: 454-460.
- Jiménez-Ruiz, A., S. L. Gardner, F. Catzefflis. 2011. Structure of parasite component communities of didelphid marsupials: insight from a comparative study. *Journal of Parasitology*, 97: 779-787.
- Jones, A., R. A. Bray, D. I. Gibson. 2005. *Keys to the Trematoda Vol. II*. CABI publishing, Wallingford, UK. 745 pp.

- Kennedy, C. R., A. O. Bush, J. M. Aho. 1986. Patterns in helminth communities: why are birds and fish so different? *Parasitology*, 93: 205-215.
- Kennedy, C. R. 1993. Acanthocephala. In *Asexual Reproduction and Reproductive Biology of Invertebrates*, ed. A. D. Adiyodi & K. G. Adiyodi, Vol. 6A. New Delhi: Oxford and IBH. 279-95 pp.
- Khalil, L.F., Jones A., R. A. Bray. 1994. Keys to the cestode parasites of vertebrates. CABI Publishing, Wallingford, UK. 751 pp.
- Kinsella, J. M. 1974. Helminth fauna of the Florida scrub jay: host and ecological relationships. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 41: 127-130.
- Kirsch, J. A. W. 1977. The Classification of Marsupials. In: *The biology of marsupials*. Academic Press. New York. 19-24pp.
- Kifune, T., Uyema, N., 1981: Fukuoka university japan scientific expedition to Peru 1976 2. Taxonomic studies on 2 species of the genus *Amphimerus* from opossums with a description of a new species trematoda opisthorchiidae. *Medical Bulletin of Fukuoka University*, 8(4): 393-400.
- UICN. 2012. Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1. Segunda edición. Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido: UICN. vi + 34pp. Originalmente publicado como IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1. Second edition. (Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, 2012).
- Lamothe-Argumedo, R. 1978. Trematodos de mamíferos I. Redescrpción de *Rhopalias macracanthus* Chandler, 1932 y algunas consideraciones sobre el género. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología*, 49: 25-34.
- Lamothe-Argumedo, R. 1997. Manual de técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres. AGT Editor. 43 pp.
- Lamothe-Argumedo, R., F. Alarcón-Oceguera, R. M. Sánchez-Manzano. 2001. Gnatostomiasis ocular. Un caso más registrado para México. *Revista Mexicana de Patología Clínica*, 48 (4): 219-222.
- La Rue, G. R. 1926. Studies on the trematode family Strigeidae (Holostomidae. II. Taxonomy; III. Relationships). *Transactions of the American Microscopical Society*, 45: 265-280.
- Lumsden, R. D., J. A. Zischke. 1963. Studies on the trematodes of Louisiana birds. *Zeitschrift for Parasitenkunde*, 22: 316-366.
- Lunaschi, L. I., F. B. Drago. 2009. Digenean parasites of six species of birds from Formosa Province, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 39-46.
- Luz, H. R., J. L. H. Faccini, G. A. Landulfo, J. dos S. Sampaio, N. S. F. Costa, K. M. Famadas, V. C. Onofrio, D. M. Barros-Battesti. 2013. New host records

- of *Ixodes luciae* (Acari: Ixodidae) in the State of Para. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 22 (1): 152-154.
- Navone, G. T., D. M. Suriano. 1992. Composición de especies y dinámica estacional de la comunidad de helmintos que parasita a *Didelphis albiventris* (Marsupiala: Didelphidae) en las sabanas del centro de Argentina. *Ecología Austral*, 2: 95-100.
- Macko, J. K., M. Spakulová, J. C. Casanova. 1999. Morphology and taxonomy of *Stomylotrema* (Digenea: Stomylotrematidae) representatives from Ciconiiform and Podicipediform birds in Cuba. *Folia Parasitologica*, 46: 185-190.
- Martínez-Aquino, A., G. Salgado-Maldonado, R. Aguilar-Aguilar, G. Cabañas-Carranza, C. A. Mendoza-Palmero. 2007. Helminth parasite communities of *Characodon audax* and *C. lateralis* (Pisces: Goodeidae), endemic freshwater fishes from Durango, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 52 (1): 125-130.
- Mata-López, R., L. García-Prieto, V. León-Règagnon. 2002. Infracomunidades de helmintos parásitos de *Ambystoma lermaensis* (Caudata: Ambystomatidae) en Lerma, México. *Revista de Biología Tropical*, 50(1): 303-307.
- Mata-López, R., & V. León-Règagnon. 2006. Comparative study of the tegumental Surface of several species of Gorgoderina Looss, 1902 (Digenea: Gorgoderidae), revealed by scanning electron microscopy (SEM). *Comparative Parasitology* 73 (1): 24-34.
- Matey, V. E., B. I. Kuperman, J. M. Kinsella. 2001. Scanning electron microscopy of *Turgida turgida* (Nematoda: Spiruroidea), parasite of the Virginia Opossum, *Didelphis virginiana*, from Southern California. *Journal of Parasitology*, 87(5): 1199-1202.
- Mathur, S. P. 1950. On the morphology of a new species of the genus *Stomylotrema*. *Indian Journal of Helminthology*, 2(1): 11-16.
- Mayén-Peña, E., G. Salgado-Maldonado. 1998. Helminths of four lizards from Nayarit, México: *Anolis nebulosus*, (Polychrotidae), *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae), *Phyllodactylus lanei* (Gekkonidae), and *Sceloporus nelsoni* (Phrynosomatidae). *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 65: 108-111.
- Mehra, H. R. 1938. Two new distomes of the subfamily Stomylotreminae Travassos, 1922 (family Lepodermatidae Odhner). *Livro jubilar do Professor Lauro Travassos. Editado para comemorar o 25 aniversario de suas actividades scientificas (1913-1938)*, 307-314.
- Miller, D. M., T. T. Dunagan. 1985. Functional morphology. In: Crompton, D.W.T. & Nickol, B. B. (Eds) *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge: Cambridge University Press. 73-124 pp.

- Miyazaki, I., T. Kifune, S. Habe, N. Uyema. 1978. Reports of Fukuoka University scientific expedition to Peru, 1976. Occasional Publication, Department of Parasitology, Fukuoka University, Japan. (1): xi + 28pp.
- Monet-Mendoza, A. 2002. Nematodos parásitos del “tlacuache” *Didelphis virginiana* Kerr 1792, de dos localidades de Guerrero, México”. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, 64 pp.
- Monet-Mendoza, A., D. Osorio-Sarabia & L. García-Prieto. 2005. Helminths of the Virginia Opossum *Didelphis virginiana* (Mammalia: Didelphidae) in Mexico. *Journal of Parasitology*, 91: 213-219.
- Mosqueda-Cabrera, M. A., E. Sánchez-Miranda, L. Carranza-Calderón, H. E. Ortiz-Nájera. 2009. Finding advanced third-stage larvae of *Gnathostoma turgidum* Stossich, 1902 in Mexico from natural and experimental host and contributions to the life cycle description. *Parasitology Research*, 104: 1219-1225.
- Mosqueda-Cabrera, M. A., R. J. Almeyda-Artigas, E. Sánchez-Miranda, L. Carranza-Calderón, E. Sánchez-Núñez. 2010. Description and development of the early third-stage larva of *Gnathostoma turgidum* Stossich, 1902 (Nematoda: Gnathostomatidae) and contributions to its life cycle. *Parasitology Research*, 106: 1321-1326.
- Notarnicola, J., F. A. Jiménez Ruiz, S. L. Gardner. 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: 775-782.
- Ortega-Olivares, M. P., L. García-Prieto, M. García-Varela. 2014. Gryporhynchidae (Cestoda: Cyclophyllidae) in Mexico: species list, hosts, distribution and new records. *Zootaxa*, 3795(2): 101-125.
- Ostrowski de Nuñez, M. 1978. Zum Entwicklungszyklus von *Stomylotrema vicarium*. *Angewandte Parasitologie*, 19: 208-213.
- Paredes-Calderón, L., V. León-Règagnon, L. García-Prieto. 2004. Helminth infracommunities of *Rana vaillanti* Broncchi (Anura: Ranidae) in los Tuxtlas, Veracruz, México. *Journal of Parasitology*, 90: 692-696.
- Parshad, V. R., D. W. T. Crompton 1981. Aspects of acanthocephalan reproduction. *Advances in Parasitology*, 19: 73-138.
- Pence, D. B. 1990. Helminth community of mammalian host: concepts at the infracommunity, component and compound community levels. En: *Parasite communities: Patterns and processes*. Chapman & Hall, Londres. 233-260 pp.
- Peralta-Rodríguez, J. L., J. M. Caspeta-Mandujano, J. A. Guerrero 2012. A new spirurid (Nematoda) parasite from Mormoopid bats in Mexico. *Journal of Parasitology*, 98(5): 1006-1009.

- Pérez-Hernández, R., P. Soriano, D. Lew. 1994. Marsupiales de Venezuela. Cuadernos Lagoven, Caracas, Venezuela. 76 pp.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, V. León-Régagnon. 1996. Gastrointestinal Digenetic trematodes of Olive Ridley's turtle (*Lepidochelys olivacea*) from Oaxaca, México. Taxonomy and infracommunity structure. Journal of the Helminthological Society of Washington, 63: 76-82.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto, V. León-Régagnon, A. Choudhury. 2000. Helminth communities of native and introduced fishes in Lake Pátzcuaro, Michoacán, México. Journal of Fish Biology, 57: 303-325.
- Petrochenko, V. I. 1956. Acanthocephala of domestic and wild animals, vol. 1. Izdatel'stvo Akademii Nauk, Moskvá. 435 pp.
- Potkay, S. 1997. Diseases of Marsupials. En: Don Hunsaker II Ed. The Biology of Marsupials. Academic Press. New York. 436-438 pp.
- Pichelin, S., T. H. Cribb, F. V. Bona. 1998: *Glossocercus chelodinae* (Maccallum, 1921) n. comb. (cestoda: Dilepididae) from freshwater turtles in Australia and a redefinition of the genus *Bancroftiella* Johnston, 1911. Systematic Parasitology, 39: 165-181.
- Pinto, R. M., M. Knoff, D. Correa-Gomes, D. Noronha. 2011. Nematodes from mammals in Brazil: an Updating. Neotropical Helminthology, 5: 139-183.
- Pinto, H. A., A. L. Melo. 2011. Metacestodes of *Glossocercus auritus* (Cyclophyllidea, Gryporhynchidae) in *Poecilia reticulata* (Pisces, Poeciliidae) from Brazil. Revista Brasileira de Parasitología Veterinaria, 20 (2): 161-4.
- Poulin, R. 1995. Phylogeny, ecology and the richness of parasite communities in vertebrates. Ecological Monographs, 65: 283-302.
- Poulin, R. 1997. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. Annual Review of Ecology and Systematics, 28: 341-358.
- Prado-Ancona, J. D. 1993. Estudio taxonómico de 10 especies de acantocéfalos (*Acanthocephala Rudolphi*, 1801) de vertebrados de México. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, 156 pp.
- Prestwood, A. K. 1976. *Didelphostrongylus hayesi* gen. et. sp. n. (Metastrongyloidea: Filaroididae) from the opossum, *Didelphis marsupialis*. Journal of Parasitology, 62: 272-275.
- Price, P. W. 1980. Evolutionary Biology of Parasites. Princeton University Press, New Jersey. 237 pp.
- Ramos, R. P. 1994. Composición de la comunidad de helmintos del tubo digestivo de tres especies de "garzas" (Ciconiiformes: Ardeidae) del lago de Pátzcuaro, Michoacán México. Tesis. Facultad de Ciencias, UNAM, 90 pp.

- Redford, K. H., J. F. Eisenberg. 1992. Mammals of the Neotropics. The Southern Cone. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. University of Chicago Press, USA. 440 pp.
- Reid, F. A. 2006. A field guide to mammals of North America, North of Mexico. Fourth Edition. Houghton Mifflin Company. New York. 579 pp.
- Reyes, A., J. Arrivillaga. 2009. Fauna Mammalia asociada a los focos de leishmaniasis neotropical. Situación en Venezuela. Boletín de Malariología y Salud Ambiental, 49 (1): 35-52.
- Rivillas, C., F. Caro, H. Carvajal, I. Vélez. 2004. Algunos trematodos digeneos (Rhopaliasidae, Opistorchiidae) de *Philander opossum* (Marsupialia: Mammalia) de la Costa Pacífica Colombiana, incluyendo *Rhopalias caucensis* n. sp. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, 20: 591-600.
- Richard, J. 1963. Trématodes d'oiseaux de Madagascar (Note II). Espèces du genre *Stomytrema* Looss, 1900 (Fam. Stromylorematidae Travassos, Poche 1926). Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, 38(1): 63-75.
- Richardson, D. J., J. D. Campo. 2005. Gastrointestinal helminths of the Virginia opossum (*Didelphis virginiana*) in south-central Connecticut, USA. Comparative Parasitology, 72: 183-185.
- Rodríguez-González, A., V. M. Vidal-Martínez. 2008. Las comunidades de helmintos del lenguado (*Symphurus plagiusa*) en la costa de Campeche, México. Revista Mexicana de Biodiversidad, 79: 159- 173.
- Romero-Almaraz, M. L., C. Sánchez-Hernández, C. García-Estrada, R. D. Owen. 2007. Mamíferos pequeños. Manual de técnicas de captura, preparación, preservación y estudio. Facultad de Ciencias, UNAM, Instituto de Biología, UNAM, y Centro de Investigaciones Biológicas, UAEM, México. 151 pp.
- Sainz-Elipse, S., M. T. Galán-Puchades, M. V. Fuentes. 2007. The helminth community of the Mediterranean mouse, *Mus spretus*, in a postfire regenerated Mediterranean ecosystem. Helminthologia, 44(3): 107-111.
- Salgado-Maldonado, G., A. Cruz-Reyes. 2002. *Porrorchis nickoli* n. sp. (Acanthocephala: Plagiorhynchidae) from Mammals in Southeast México, first known occurrence of *Porrorchis* in the Western Hemisphere. Journal of Parasitology, 88: 146-152.
- Sánchez-Ramírez, C., V. M. Vidal-Martínez. 2002. Metazoan parasite infracommunities of Florida pompano (*Trachinotus carolinus*) from the coast of the Yucatan Peninsula, México. Journal Parasitology, 6: 1087-1094.
- Shaw, J. J., Lainsón R. 1969. *Sarcocystis* of rodents and marsupials in Brazil, Parasitology, 59: 233-244.

- Schalk, G., M. R. Forbes. 1997. Male biases in parasitism of mammals: effects of study type, host age, and parasite taxon. *Oikos*, 78(1): 67-74.
- Schmidt, G. D. 1985. Development and life cycles. In *Biology of Acanthocephala*, B. B. Nickol D. y W. T. Crompton (eds.). Cambridge University Press. p. 273-286.
- Yamaguti, S. 1963. *Systema helminthum: Acanthocephala*, vol. 5. Interscience, New York. 423 pp.
- Scholz, T., R. A. Bray, R. Kuchta, R. Repová. 2004. Larvae of gyporhynchid cestodes (Cyclophyllidea) from fish: a review. *Folia Parasitologica*, 51: 131-152.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. 2010. NORMA Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación (DOF), jueves 30 de diciembre de 2010.
- Siebert, A. E. Jr. 1970. A new record for the trematode *Rhopalias macracanthus* Chandler, 1932, and a key to the genus *Rhopalias* Stiles and Hassel, 1898. *Proceedings of the Louisiana Academy of Science*, 33: 35-37.
- Siebert, A. E. 1971. A new record for the trematodes *Rhopalias macracanthus* Chadler, 1932, and a key to the genus *Rhopalias* Stiles and Hassel, 1898. *Proceedings of the Louisiana Academy of Science*, 23: 35-37.
- Silva, M. G. Q. D., Costa H. M. A. 1999. Helminths of white-bellied opossum from Brazil. *Journal of Wildlife Diseases*, 35: 371-374.
- Singh, A. K., D. Prasad. 1978. On a digenetic trematode *Stomylotrema multivitellaria* n. sp. from a freshwater fish *Mystus striatus* from Patna. *Indian Journal of Helminthology*, 30: 1-4.
- Sikes, R. S., W. L. Gannon, the Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy*, 92(1): 235-253.
- Sobolev, A. A. 1946. Three new species of trematodes in wading birds. *Collected papers on helminthology dedicated by his pupils to K. I. Skrjabin in his 40th year of scientific, educational and administrative achievement*, 247-251.
- Spratt, D. M. 1985. *Spirura aurangabadensis* (Ali and Lovekear, 1967) (Nematoda: Spiruridae) from small Dasyuridae (Marsupialia). *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 109: 25-29.
- Stunkard, H. W. 1973. Studies on larvae of strigeoid trematodes from the Woods Hole, Massachusetts Region. *Biological Bulletin*, 144: 525-540.

- Tantaleán, M., Chávez J. 2004. Endoparásitos (Nemathelminthes y Platyhelminthes) de animales de vida silvestre de la Reserva de Biósfera del Manu, Perú. *Revista Peruana de Biología*, 11: 219-222.
- Tantaleán, M., M. Díaz, N. Sánchez, H. Portocarrero. 2010. Endoparásitos de micromamíferos del noroeste de Perú. 1: helmintos de marsupiales. *Revista Peruana de Biología*, 17: 207-213.
- Teixeira de Freitas, J. F., Lent H. Estudio sobre o genero *Globocephalus* Molin, 1861: (Nematoda: Strongyloidea). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 31(1): 69-79.
- Thatcher, V. E. 1970a. The genus *Amphimerus* Barker, 1911. (Trematoda: Opisthorchiidae) in Colombia with the description of a new species. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 37: 207-11.
- Thatcher, V. E. 1970b. Some Plagiorchiid Trematodes from Panamá and Colombia including *Philandrophilus magnacirrus* n. g., n., sp. from a marsupial and review of *Paralopharynx*. *Transactions of the American Microscopical Society*, 89(3): 349-354.
- Travassos, L. 1941. Relatório da quinta excursão do Instituto Oswaldo Cruz, realizada à zona da Estrada de Ferro Noroeste do Brasil, em janeiro de 1941. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 36(3): 263-302.
- Travassos, L., J. F. Teixeira de Freitas. 1940. Relatório da excursão científica realizada na zona da Estrada de Ferro Noroeste do Brasil em Julho de 1939. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 35(3): 525-556.
- Travassos, L. 1922. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira-XVI. *Cruzia tentaculata* (Rud., 1819). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, 14 (1): 88-94.
- Travassos, L. 1992. Informações sobre a fauna helminthologica de Matto Grosso. *Folha Medica*, 3: 309-341.
- Travassos L., J. F. T. Freitas, A. Kohn. 1969. Trematodeos do Brasil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, tomo 67, fascículo único. 886 pp.
- Vaughan, T. A., J. M. Ryan, N. J. Czaplewski. 2000. *Mammalogy*. 4th ed. Saunders College Publishing, Fort Worth, Texas. 565 pp.
- Vicente, J. J., H. O Rodrigues, D. C. Gomes, R. M. Pinto. 1997. Nematóides do Brasil. Parte V: nematóides de mamíferos. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14:1-452.
- Vidal-Martínez, V. M., C. R. Kennedy, M. L. Aguirre-Macedo. 1998. The structuring process of the macroparasite community of an experimental population of *Cichlasoma urophthalmus* through time. *Journal of Helminthology*, 72: 199-207.

- Violante-Gonzalez, J. 2006. Comunidades de parásitos metazoarios de peces en dos lagunas costeras del estado de Guerrero, México. Tesis. CINVESTAV, Instituto Politécnico Nacional, 155 pp.
- Violante-González, J., M. L. Aguirre-Macedo, V. M. Vidal-Martínez. 2008a. The temporal variation in the helminth parasite communities of pacific fat sleeper *Dormitator latifrons* from Tres Palos lagoon, Guerrero, Mexico. *Journal of Parasitology*, 94: 326-334.
- Violante-González, J., L. Aguirre-Macedo, A. Rojas-Herrera. 2008b. Comunidad de parásitos metazoarios de la charra *Cichlasoma trimaculatum* en la laguna de Tres Palos, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79: 405- 412.
- Violante-González, J., M. L. Aguirre-Macedo, A. Rojas-Herrera, S. Gil-Guerrero. 2009. Metazoan parasite community of blue sea catfish *Sciades guatemalensis* (Ariidae) from Tres Palos lagoon, Guerrero, México. *Parasitology Research*, 105: 997-1005.
- Violante-González, J., E. F. Mendoza-Franco, A. Rojas-Herrera, S. Gil-Guerrero. 2010. Factors determining parasite community richness and species composition in black snook *Centropomus nigrescens* (Centropomidae) from coastal lagoon in Guerrero, México. *Parasitology Research*, 107: 59-66.
- Violante-González, J., S. Monks, S. Gil-Guerrero, A. Rojas-Herrera, R. Flores-Garza, E. Larumbemoran. 2011. Parasite communities of the neotropical cormorant *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin) (Aves, Phalacrocoracidae) from two coastal lagoons in Guerrero State, México. *Parasitology Research*, 109: 1303-1309.
- Yamaguti, S. 1958: *Systema Helminthum*. Vol. I. The Digenetic Trematodes of Vertebrates. Interscience Publishers, New York-London. 1575 pp.
- Yamaguti, S. 1961. *Systema Helminthum*. The Nematodes of Vertebrates. New York, NY: Interscience Publishers. 679 pp.
- Yamaguti, S. 1971. *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates*. Keigaku Publishing. Co. Tokyo. 1074 pp.
- Zago Filho, H. 1958. Contribuição para o conhecimento de hospedeiros intermediarios e definitivos da *Turgida turgida* (Rud., 1819) Travassos, 1920 (Nematoda, Spiruroidea). *Revista Brasileira de Biologia*, 18: 41-46.
- Zago Filho, H. 1962. Contribuição para o conhecimento do ciclo evolutivo da *Turgida turgida* (Rud., 1819) Trav., 1920 (Nematoda: Spiruroidea). *Arquivos de Zoologia do Estado de Sao Paulo*, 11, 99-119.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Englewood Cliffs, New Jersey. PrenticeHall. 633 pp.