



**UNIVERSIDAD CENTRAL DE
VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA**

**COMUNIDADES DE HELMINTOS ENDOPARÁSITOS
EN TRES ESPECIES DE ANUROS
DEL HATO “LA IGUANA”, ESTADO GUÁRICO.**

TRABAJO ESPECIAL DE GRADO

Presentado ante la Ilustre
Universidad Central de Venezuela,
por el bachiller Juan Nicolás
Caraballo Marcano, como requisito
parcial para optar por el título de
Licenciado en Biología

Tutor: Prof. Ricardo Guerrero (PhD).

Caracas, Venezuela
Febrero, 2019



COMUNIDADES DE HELMINTOS ENDOPARÁSITOS EN TRES ESPECIES DE ANUROS DEL HATO “LA IGUANA”, ESTADO GUÁRICO

Caraballo M., Juan N. V-24.720.738

RESUMEN

En los últimos años, la investigación parasitológica venezolana ha sido enfocada con mayor atención en el hombre y los animales domésticos, obviándose a las distintas especies de la fauna silvestre como potenciales componentes de las relaciones parásito-hospedador. Los estudios en este ámbito son escasos, abordando aspectos taxonómicos de los parásitos más que los ecológicos. Consecuentemente, son pocos los estudios en anuros en Venezuela y en Los Llanos, siendo los anuros particularmente biodiversos en nuestro país y Los Llanos una de las regiones más extensas del mismo.

Este trabajo tuvo como objetivo general, la caracterización de las comunidades de helmintos endoparásitos en tres especies de anuros de una localidad de los llanos del Estado Guárico, con uso de hábitats distintos entre sí durante el periodo reproductivo, a fin de establecer comparaciones en términos de diversidad y abundancia de las especies parasitas y su ubicación y disposición diferencial en los órganos parasitados.

Fueron examinados en busca de helmintos, tras haber sido medidos y sexados, 96 individuos (77 machos y 19 hembras) de *Leptodactylus insularum* Barbour, 1916; 83 individuos (57 machos y 26 hembras) de *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) y 74 individuos (67 machos y 7 hembras) de *Rhinella beebei* (Gallardo, 1954). Se registraron diferencias en el porcentaje de individuos infectados por especie de hospedador, siendo mayor en *Leptodactylus insularum*. (95,79%). No se encontró relación significativa entre el sexo de los hospedadores y la condición del hospedador (infectado/no infectado), excepto en *Leptodactylus insularum*, donde esta relación fue significativa.

Fueron identificadas 15 especies de helmintos, siendo Nematoda el phylum del cual se reportan la mayor cantidad de especies (10 especies), seguido por los platelmintos (4 especies) y los acantocéfalos (1 especie). La mayoría de las especies de helmintos identificadas fueron parasitas del tubo digestivo de sus hospedadores. La especie más prevalente fue *Cosmocerca* sp., siendo esta también la especie dominante en la comunidad de cada especie de hospedador evaluada.

A nivel infracomunitario, *Rhinella beebei* presentó mayor riqueza, diversidad y equidad, mientras que a nivel comunitario, *Leptodactylus insularum* fue la especie que presentó valores mayores de los atributos antes mencionados. Tanto a nivel infracomunitario como comunitario, *Leptodactylus fuscus* fue la especie con mayor dominancia. Por otra parte, los coeficientes de correlación obtenidos entre las variables riqueza/tamaño corporal y abundancia de helmintos/tamaño corporal en *Leptodactylus fuscus* fueron negativos, mientras que ambos fueron positivos para *Leptodactylus insularum*. *Rhinella beebei*, presentó coeficiente de correlación positivo entre el tamaño corporal y la abundancia de helmintos, pero, coeficiente de correlación negativo entre el tamaño corporal y la riqueza de helmintos.

En cuanto a composición taxonómica, las especies de hospedadores mas similares fueron *Rhinella beebei* y *Leptodactylus fuscus* (Índice de Jaccard= 50%) y las mas disimiles fueron *Leptodactylus insularum* y *Rhinella beebei*. La alta dominancia de algunas especies de helmintos y la alta similitud entre algunos pares de hospedadores se hicieron evidentes al aplicarse técnicas multivariadas. Los helmintos reportados en este trabajo constituyen aportes al conocimiento de la helmintofauna asociada a anuros del llano venezolano.

Palabras clave: Comunidades, helmintos, *Rhinella*, *Leptodactylus*, Guárico, Llanos venezolanos

**DEL EXÁMEN PUBLICO Y SOLEMNE DEL TRABAJO ESPECIAL DE
GRADO DEL BR. JUAN NICOLÁS CARABALLO MARCANO**

Quienes suscribimos, los miembros del jurado evaluador designado por el Consejo de Escuela de Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela para examinar el Trabajo Especial de Grado del Br. Juan Nicolás Caraballo Marciano, titular de la cedula de identidad V- 24.720.738 que lleva por título: "**Comunidades de helmintos endoparásitos en tres especies de anuros del Hato La Iguana, estado Guárico**" para optar al título de Licenciado en Biología mención Zoología, consideramos que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos por los reglamentos respectivos, y lo damos por: APROBADO con una calificación de 19 puntos (X) CON () SIN mención honorífica.

Acta que se levanta tras la presentación oral y pública del trabajo que tuvo lugar en la sala Augusto Bonazzi, del Instituto de Ciencias de la Tierra, Caracas a los 27 días del mes de febrero del año 2019

 Dra. Leidy Maira Herrera Cabrera Jurado Principal		 MSc. Hedelvy Josefina Guada Morales Jurado Principal
 Dr. Ricardo Guerrero López-Alcántara Tutor académico – Coordinador del Jurado		



Universidad Central de Venezuela
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología
Dirección

CONSTANCIA

El Consejo de la Escuela de Biología, Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, certifica que en su sesión del día 24/04/2019, acordó otorgar la **Mención Honorífica** al Trabajo Especial de Grado de la bachiller **Caraballo Marciano, Juan Nicolás** titular de la cédula de identidad No. 24.720.738, titulado: **"Comunidades de Helmintos endoparásitos en tres especies de anuros del Hato La Igualna estado Guárico"**; considerando la originalidad, independencia y creatividad en la elaboración del mismo, así como la sobresaliente calidad del trabajo escrito y la presentación oral.

Constancia que se expide a petición de la parte interesada a los dos días del mes de mayo de dos mil diecinueve


Prof. Fernando González
Director (E)



FG/eg.-

"Commemoración del 60º Aniversario de la Facultad de Ciencias"
Teléfono: 6051635, Fax: 6051636, Email: dirbio3@ciens.ucev.ve

DEDICATORIAS Y AGRADECIMIENTOS

Se dedica este trabajo a:

- A Margarita y a su gente, que tanto influyeron, influyen e influirán en mí: “(...) *Isla preciosa, tierra donde yo nací. No creas que yo te olvido, siempre me acuerdo de ti*” Francisco Carreño – Mi Islita (Merengue). “*Mujercitas tan lindas, hombres fuertes y cabales. Eres (...) la reina de los mares*” Alberto Valderrama Patiño – Reina de los Mares (Vals). “*Lastima das, hoy (...) Fuerza tuviera para sublevarte. Pero es que estas tan acaparada, estas tan cambiada que cualquiera es rey. Como quieres tu que haga (...) si mi tierra ahorita es pueblo sin ley*” Amado Guerra - Isla de Margarita.
- Arte y ciencia, música y biología: Buenos binomios.
- José Nicolás Marcano López (1925 – 2013)
- Armando Cañizales Carrillo y al dolor que su asesinato dejó en sus padres, Dr. Israel Cañizales y Mónica Carrillo.

Se agradece en este trabajo a:

- Mi madre (Teresita de Jesús Marcano Narváez) y mi padre (José Martín Caraballo Villalba): Sin su apoyo y sacrificio, no estaría donde estoy. Mis abuelos, tanto maternos (Teresita de Jesús Narváez Silva y José Nicolás Marcano López) como paternos (Rosa Trina Villalba y Juan Caraballo): Por ellos soy quien soy.
- Mis amigos: Son varios y escribir los nombres completos de todos tarda tiempo y ocupa espacio, pero espero que al leer esto, ellos sepan quiénes son y porque les agradezco.
- Ricardo Guerrero López – Alcántara (PhD), tutor de este trabajo: Por el voto de confianza, la paciencia practicada en su ejercicio y la calidad de lo enseñado. Demás miembros del jurado examinador y evaluador de este trabajo: Que perdonaron tanto los excesos como los defectos e hicieron lo que estaba a su alcance para que mejorara y “*creciera sano y fuerte*”.
- Caracas y la Ciudad Universitaria. La Universidad Central de Venezuela. La Escuela de Biología y sus departamentos, en especial, los de Zoología y Ecología: Por dañarme. Por cambiarme sin remedio. Ni de chiste seré el mismo que era otra vez.
- Todos los profesores que contribuyeron en mi formación, en lo particular: Dres. Cristina Sanoja W., Gilberto Payares T., Jorge Luis Pérez – Emán y Jesús Alberto León.
- Todas las personas que laboran en el pasillo del Laboratorio de Biología de Vectores y Parásitos: Edmundo Guerrero, Ana T. Herrera, Victoria Leon, Yadira Rangel y muchos otros. También al laboratorio *per se*. El trabajo no hubiese sido ni posible ni llevadero sin ese respaldo.

- La Estudiantina Universitaria, el Coro de la Facultad de Ciencias y la Orquesta Típica Nacional: Ejemplos de espacios catárticos, donde se trabaja con disciplina y además, se dejan energía y tiempo... Pero también se recoge, se cosecha, se construye, se crea y se sueltan los pesos.
- Manuel Antonio Marcano Narváez y otros hermanos: Por darme el ejemplo de cómo no debo ser como persona en el futuro. Los anti-ejemplos también enseñan.
- Cynthia Elizabeth González (Centro de Ecología Aplicada del Litoral- Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina), Scott y Susan Gardner (University of Lincoln- Nebraska-EEUU) y otros investigadores de otras regiones del mundo: Por suministrar personalmente o bien, ayudar a conseguir bibliografía o bien, dejar disponibles en línea sus aportes a la ciencia, que enriquecieron tanto los antecedentes como la discusión de este trabajo.
- Yurani Yépez: Ojalá pudiese darte más que las gracias. Recuerda que soy solo un muchacho.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	i
DEDICATORIAS Y AGRADECIMIENTOS	iv
INDICE DE TABLAS	viii
INDICE DE FIGURAS	x
I. INTRODUCCIÓN	1
II. ANTECEDENTES	6
2.1 Estado actual del conocimiento en Sudamerica. Revision de literatura.	5
2.2 Hipotesis de trabajo	7
III. OBJETIVOS	9
IV. METODOLOGÍA	10
4.1 Material biológico: Características de interes de los anuros hospedadores	10
4.2 Área de estudio	12
4.3 Características climatológicas	12
4.4 Identificación taxonómica de los anuros. Determinación de la longitud total hocico cloaca y del sexo	13
4.5 Relación entre la variable sexo del hospedador y condicion (infectado/no infectado)	15
4.6 Realización de disecciones e identificación de las especies de parásitos	15
4.7 Índices parasitológicos cuantitativos	16
4.8 Distribucion y disposicion de las poblaciones de parásitos	17
4.9 Frecuencia	17
4.10 Papel ecológico de las especies de helmintos en la comunidad	17
4.11 Atributos comunitarios	18
4.12 Relación entre el tamaño corporal, la riqueza y abundancia	19
4.13 Similitud entre las comunidades de helmintos de las especies de hospedadores	19
4.14 Diferencias entre las comunidades de helmintos de las especies de hospedadores	19
V. RESULTADOS	21
5.1 ANUROS HOSPEDADORES ESTUDIADOS	21
5.1.1 Especies identificadas	21
5.1.2 Número de ejemplares examinados y proporción de sexos	23
5.1.3 Longitud hocico-cloaca	23
5.1.4 Porcentaje de infecciones helmínticas en las poblaciones. Relación con el sexo	24
5.2 HELMINTOS ENDOPARÁSITOS Y RELACION CON SUS HOSPEDADORES	26
5.2.1 Proporciones de representatividad de los grupos. Número de especies	26
5.2.2 Identificación de las especies de helmintos. Localización y distribución de los helmintos en el tubo digestivo de ejmplares preservados de anuros	28
5.2.3 Índices parasitológicos cuantitativos de las poblaciones de helmintos endoparásitos en las especies de hospedador	31
5.2.4 Dispersión y disposición de las poblaciones de helmintos endoparásitos	

en las especies de hospedador -----	32
5.2.5 Número de infecciones mono, bi, tri y poliparasíticas en las especies de hospedador -----	34
5.2.6 Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en las especies de hospedador -----	35
5.2.7 Papel ecológico de las especies de helmintos endoparásitos en las especies de hospedador -----	37
5.3 ESTRUCTURA COMUNITARIA: SIMILITUDES Y DIFERENCIAS ENTRE ESPECIES DE HOSPEDADORES -----	41
5.3.1 Infracomunidades de helmintos en cada especie de hospedador -----	41
5.3.2 Esfuerzo de muestreo: Curvas de acumulación de especies -----	41
5.3.3 Relación entre la riqueza y abundancia de helmintos y el tamaño corporal -----	42
5.3.4 Comunidades de helmintos en cada especie de hospedador -----	44
5.3.5 Similitudes entre las comunidades de helmintos -----	44
5.3.6 Diferencias entre las comunidades de helmintos -----	45
5.3.6.1 Análisis de correspondencias segmentado (DCA) -----	45
5.3.6.2 Análisis de Similitudes (ANOSIM) -----	46
5.3.6.3 Porcentaje de Similitud (SIMPER) -----	47
VI. DISCUSION -----	49
VII. CONCLUSIONES -----	67
VIII. RECOMENDACIONES -----	68
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS -----	69
X. APÉNDICES -----	78

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Características morfológicas de las especies de anuros a examinar como hospedadores de helmintos endoparásitos en este trabajo y notas taxonómicas -----	10
Tabla 2. Características biológicas, ecológicas y reproductivas de las especies de anuros a examinar como hospedadores de helmintos endoparásitos en este trabajo -----	11
Tabla 3. Modelo de tabla de contingencia 2 x 2 para prueba de independencia Ji cuadrado-----	15
Tabla 4. Índices parasitológicos cuantitativos a utilizar sobre cada población de helmintos endoparásitos, fórmula de cálculo e identificación de cada uno de sus términos -----	16
Tabla 5. Índices a emplear para los distintos atributos de las comunidades de helmintos endoparásitos, fórmula de cálculo e identificación de cada uno de sus términos -----	18
Tabla 6. Valores de longitud hocico-cloaca (LHC) determinados en las tres especies de hospedadores evaluados -----	23
Tabla 7. Valores del estadístico ji-cuadrado (observado y crítico) y valor de p asociado para prueba de independencia entre las variables sexo y condición (infectado/no infectado) -----	26
Tabla 8. Especies de helmintos endoparásitos propios de anuros identificados taxonómicamente y discriminados según su estadio de desarrollo y su ubicación en tres especies de anuros del hato “La Iguana”, Estado Guárico -----	28
Tabla 9. Especies de helmintos endoparásitos no propias de anuros identificados taxonómicamente y discriminados según su estadio de desarrollo y su ubicación en tres especies de anuros del hato “La Iguana”, Estado Guárico -----	29
Tabla 10. Índices parasitológicos cuantitativos correspondientes a las poblaciones de cada especie de helminto endoparásito identificada en <i>Rhinella beebei</i> . -----	31
Tabla 11. Índices parasitológicos cuantitativos correspondientes a las poblaciones de cada especie de helminto endoparásito identificada en <i>Leptodactylus fuscus</i> -----	32
Tabla 12. Índices parasitológicos cuantitativos correspondientes a las poblaciones de cada especie de helminto endoparásito identificada en <i>Leptodactylus insularum</i> . -----	32
Tabla 13. Índices de dispersión y coeficiente de agregación parasitaria para las poblaciones de helmintos endoparásitos identificadas en <i>Rhinella beebei</i> . -----	33
Tabla 14. Índices de dispersión y coeficiente de agregación parasitaria para las poblaciones de helmintos endoparásitos identificadas en <i>Leptodactylus fuscus</i> . -----	33
Tabla 15. Índices de dispersión y coeficiente de agregación parasitaria para las poblaciones de helmintos endoparásitos identificadas en <i>Leptodactylus insularum</i> . -----	33
Tabla 16. Papel ecológico de cada especie de helminto en <i>Rhinella beebei</i> como hospedador -----	40
Tabla 17. Papel ecológico de cada especie de helminto en <i>Leptodactylus fuscus</i> como hospedador-----	40

Tabla 18. Papel ecológico de cada especie de helminto en <i>Leptodactylus insularum</i> como hospedador-	40
Tabla 19. Valores del índice cualitativo de Jaccard para cada par de especies de hospedador-----	45
Tabla 20. Tabla resumen del análisis de Porcentaje de Similitudes (SIMPER) entre las comunidades de helmintos endoparásitos de <i>Rhinella beebei</i> y de <i>Leptodactylus fuscus</i> -----	47
Tabla 21. Tabla resumen del análisis de Porcentaje de Similitudes (SIMPER) entre las comunidades de helmintos endoparásitos de <i>Leptodactylus fuscus</i> y de <i>Leptodactylus insularum</i> -----	47
Tabla 22. Tabla resumen del análisis de Porcentaje de Similitudes (SIMPER) entre las comunidades de helmintos endoparásitos de <i>Rhinella beebei</i> y de <i>Leptodactylus insularum</i> -----	48

INDICE DE FIGURAS

Figura 1: Porcentaje (%) de trabajos realizados en helmintos parásitos de anfibios en países de Sudamérica -----	5
Figura 2: Número de helmintos y de anfibios reportados como hospedadores en países de Sudamérica -	5
Figura 3: Precipitación mensual registrada durante el año 1985 en la estación meteorológica de registro de San José de Guaribe-----	13
Figura 4: Esquema de algunas medidas biométricas estándar en anuros -----	14
Figura 5: Características morfológicas de las especies de hospedador -----	14
Figura 6. Caracteres morfológicos de <i>Rhinella beebei</i> -----	21
Figura 7. Caracteres morfológicos en <i>Leptodactylus fuscus</i> -----	22
Figura 8: Tubérculos queratinizados en dígitos anteriores de machos de <i>Leptodactylus insularum</i> -----	22
Figura 9: Aspecto de las gónadas en los anuros examinados. -----	22
Figura 10 Proporción de individuos de cada sexo por especie de hospedador en términos porcentuales.	23
Figura 12. Porcentaje de individuos infectados por al menos una especie de helminto por especie de hospedador evaluado. -----	24
Figura 12. Porcentaje de individuos infectados por al menos una especie de helminto por especie de hospedador evaluado. -----	25
Figura 13 Proporción de ejemplares anuros infectados discriminados por especiey sexo en el Hato “La Iguana”, Estado Guárico. -----	25
Figura 14. Número de especies de helmintos discriminadas por grupos taxonómicos en poblaciones de tres especies de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico -----	27
Figura 15. Proporción de helmintos endoparásitos en poblaciones de tres especies de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico-----	28
Figura 16. Abundancia de especies y localización de los helmintos encontrados en el tubo digestivo de subpoblaciones preservadas de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico. -----	29
Figura 17: Distribución relativa de helmintos y número de individuos de cada especie en las diferentes regiones del tubo digestivo de anuros preservados, provenientes del hato “La Iguana”, Estado Guárico las especies de hospedador evaluadas -----	30
Figura 18: Porcentaje de las especies de helmintos endoparásitos de los distintos phyla encontrados en el tubo digestivo de poblaciones de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico -----	31
Figura 19: Número de infecciones mono, bi tri y poliparasíticas en la población de <i>Rhinella beebei</i> (N = 74)-----	34
Figura 20: Número de infecciones mono, bi tri y poliparasíticas en la población de <i>Leptodactylus insularum</i> (N= 96) -----	35

Figura 21: Número de infecciones mono, bi tri y poliparasíticas en la población de <i>Leptodactylus fuscus</i> (N = 83) -----	35
Figura 22: Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en <i>Rhinella beebei</i> (N = 74) -----	36
Figura 23: Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en <i>Leptodactylus fuscus</i> (N= 83) ----	37
Figura 24: Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en <i>Leptodactylus insularum</i> . (N= 96)	37
Figura 25: Papel ecológico de cada especie de helminto endoparásito en cada especie de hospedador ---	38
Figura 26: Valores de riqueza, índice de diversidad de Shannon (H'), índice de dominancia de Simpson (λ) e índice de Pielou (J') a nivel infracomunitario por especie de hospedador. -----	41
Figura 27: Curvas de acumulación de especies de helmintos para cada especie de hospedador evaluada-	42
Figura 28: Gráfico de dispersión de puntos entre la longitud hocico-cloaca (mm) de los individuos revisados de <i>Leptodactylus fuscus</i> y las riquezas y abundancias registradas por cada individuo infectado	42
Figura 29: Gráfico de dispersión de puntos entre la longitud hocico-cloaca (mm) de los individuos revisados de <i>Rhinella beebei</i> y las riquezas y abundancias registradas por cada individuo infectado. -----	43
Figura 30: Gráfico de dispersión de puntos entre la longitud hocico-cloaca (mm) de los individuos revisados de <i>Leptodactylus insularum</i> y las riquezas y abundancias registradas por cada individuo infectado. -----	43
Figura 31: Comportamiento de los coeficientes de correlación de Spearman entre las variables abundancia y longitud hocico-cloaca y riqueza y longitud hocico-cloaca en las especies de hospedador -	44
Figura 32: Valores de riqueza, índice de diversidad de Shannon (H'), índice de dominancia de Simpson (λ) e índice de Pielou (J') a nivel comunitario por especie de hospedador. -----	44
Figura 33: Dendrograma correspondiente al análisis de agrupamiento realizado para las especies de hospedador evaluadas según el Índice cualitativo de Jaccard. -----	45
Figura 34: Biplot de Análisis de Correspondencias Segmentado (DCA) entre las muestras de cada especie de hospedador y la especies de helmintos identificadas -----	46

“Cultiven siempre como científicos e investigadores, el jardín de sus errores”

Dr. Jesús Alberto León.

INTRODUCCION

*“No importa con que organismo trabajes:
Importan los procesos ecológicos en que se ven involucrados...”*

Prof. Aragua Cedeño de León citando al Prof. Jesús M^a Pacheco
(IZT-UCV)

Los Llanos de Venezuela, independientemente de su ubicación (oriental, occidental o central), siempre han sido considerados por las propuestas de distintos autores estudiosos de la biogeografía (específicamente, de la zoobiogeografía de anfibios), como parte de una misma biorregión (Rivero, 1961; Barrio-Amorós, 1998, 2004, 2009). Su gran extensión territorial, de aproximadamente un tercio de la superficie total del país (Pefaur y Rivero, 2000); su régimen pluvial con dos estaciones marcadas de lluvia y sequía y, la predominancia del estrato vegetal herbáceo con escasos parches arbustivos y arbóreos son sus características distintivas (Molina y Rial, 2009).

En “*Salientia of Venezuela*”, Rivero, (1961) registra 16 especies de anuros en los llanos venezolanos de 100 especies que para el momento se reportaban para el país (Dixon y Staton, 1976). En la actualidad, asciende a 31 el número de especies de anuros presentes en los llanos (Barrio-Amorós, 2009) y, son 343 las especies de anuros de todo el país (Amphibia-Web, 2018). Aproximadamente, la relación ha sido la misma a lo largo del tiempo: Los llanos venezolanos solo albergan el 10% de la diversidad de anuros de todo el país aproximadamente. Es por ello que, aunque Dixon y Staton, (1976) califiquen al llano venezolano como una región “única y poco estudiada”, afirman que su herpetofauna es “pobre”, considerando su ubicación neotropical.

La estacionalidad lluvia – sequía propia de esta biorregión representa una limitación para la subsistencia de un número mayor de especies de anuros en ella (Dixon y Staton, 1976). El huevo anamniota, carente de cáscara que lo proteja de la desecación y el desarrollo del renacuajo, generalmente de vida acuática, dependen de la presencia de cuerpos de agua, sean temporales o permanentes (Duellman y Trueb, 1986), que por la dinámica pluvial de los llanos, solo es posible tras la temporada de lluvia. Esto trae como consecuencia que la anurofauna de los llanos venezolanos esté representada únicamente por especies que presentan adaptaciones morfológicas y etológicas a la sequía (Dixon y Staton, 1976).

Después de la familia Hylidae, las familias Bufonidae y Leptodactylidae son las que cuentan con mayor número de especies en los llanos venezolanos (tres y ocho especies respectivamente) (Barrio-Amorós, 2004). Las especies de ambas familias tienen hábitos nocturnos y se ocultan durante el día en zonas húmedas bajo tierra. Más específicamente, las especies de la familia Bufonidae tienen pieles rugosas, provistas de tubérculos o

verrugas, y con epidermis gruesa. Esta constituye una de sus principales adaptaciones contra la desecación en época de sequía. En contraposición a los bufónidos, los leptodactílidos presentan pieles lisas con epidermis delgada, pero esta está altamente melanizada, como adaptación a la incidencia de los rayos UV.

Las características antes mencionadas, conjugadas con estrategias reproductivas explosivas, vocalizaciones de cortejo de los machos de ambas familias en sincronía con el inicio de las lluvias y la elaboración de nidos de espuma o de cámaras de incubación en charcas o a las orillas de las mismas por parte de los leptodactílidos, conservando la humedad necesaria de sus huevos, los hacen grupos exitosos en las condiciones adversas del llano venezolano y han permitido la persistencia en el tiempo de sus poblaciones (Heyer, 1969b).

La estacionalidad lluvia-sequia no solo influye en los procesos de cortejo, reproducción y desarrollo de los anuros. También modulan interacciones interespecíficas en las cuales, estos organismos están inmersos. Dentro de las interacciones interespecíficas de las cuales son partícipes, pueden mencionarse la depredación y el parasitismo. En los llanos venezolanos, es sabido que los anuros suelen ser consumidores generalistas de artrópodos, y que se ve alterada la abundancia de las presas que conforman su dieta dependiendo de la época del año (Solano, 1987; Díaz, 2008).

Por otro lado, el parasitismo es una asociación ecológica en la cual existe dependencia metabólica de uno de los asociados por el otro, es decir, del parásito por el hospedador. El parásito obtiene de los tejidos del hospedador, sustancias nutritivas que es incapaz de sintetizar por sí mismo, y utiliza los órganos de su hospedador como un biotopo temporal o permanente. Además de ello, la reproducción del parásito va en detrimento de la supervivencia y reproducción de los hospedadores. (Crofton, 1970; Gallego, 2007). No se dispone de información sobre las relaciones parásito hospedador en anuros del llano venezolano.

Salvo muy pocos casos, la depredación carece de especificidad. Por el contrario, en el parasitismo es una característica importante. La especificidad es definida como la afinidad de cierta especie de parásito por un determinado hospedador o un conjunto de hospedadores relacionados filogenéticamente o no (Wilson, 1974). Esta puede ser consecuencia de diversos factores: filogenias paralelas parásito-hospedador como parte de un proceso coevolutivo; cohabitación de hospedadores de la misma especie o de especies distintas, con parásitos comunes (Gallego, 2007); o alteraciones en la fisicoquímica del hospedador como respuesta fisiológica del sistema inmune (Wilson, 1974). Además, el parásito puede presentar patogenicidad, o tener la capacidad de generar en el hospedador el desarrollo de una enfermedad.

La reproducción de los parásitos y su transmisión entre individuos de la población de hospedadores, desde los infectados a los no infectados, da lugar a la formación de infrapoblaciones en los individuos de cada especie de hospedador con dinámica metapoblacional. En este contexto, cada hospedador infectado corresponde a un

parche colonizado, mientras que uno no infectado representa un parche libre de colonización. Al morir uno de los hospedadores infectados, una extinción local se genera en ese parche. (Simberloff, 1990; Rohde, 2000).

A pesar de esta dinámica, la caracterización de las infrapoblaciones de parásitos se hace posible a través de los índices parasitológicos cuantitativos, que dan cuenta de la distribución de ellas en una o varias poblaciones de hospedadores. La prevalencia (P) expresa el número de hospedadores infectados del total de ellos, con al menos un individuo de una especie de parásito particular. Por otro lado, las densidades absoluta (D_a) y relativa (D_r) miden la forma en que se reparten el número de parásitos de una misma especie en el número de hospedadores totales o infectados de la población, representando así, la abundancia y la intensidad medias de la infección que la población de parásitos ejerce sobre la población de hospedadores (Bush y col., 1997).

La frecuencia, por su parte, es la proporción de determinada especie de parásito con respecto a un conjunto de especies de parásito que infectan a un mismo hospedador (Morales y Pino, 1987). El índice de infección permite saber cuál es el número de parásitos de una especie particular en un solo hospedador infectado y, de esta manera, asignar un papel ecológico a cada especie de parásito en función de su prevalencia y su densidad absoluta (Guerrero, 1996). Por último, los coeficientes de dispersión y de agregación parasitaria permiten saber a qué distribución teórica se ajusta la abundancia de determinada especie de parásito en la población de hospedadores y, como se encuentra distribuida en términos de su dispersión. (Morales y Pino, 1987)

Sin embargo, la infección por parte de una sola población de parásitos no es la regla. Lo habitual es la ocurrencia simultánea de infecciones por parte de varias poblaciones de parásitos, que, con especificidades parasitarias comunes, dan lugar a infecciones poliparasíticas o con múltiples especies de parásitos (Sprent, 1969). En conjunto, la confluencia de varias poblaciones de parásitos colonizando a un solo individuo de una determinada población de hospedadores se denomina infracomunidad y la totalización de estas constituye a la comunidad de parásitos de una especie de hospedador particular (Bush y col, 1997).

Las infracomunidades de parásitos tienen atributos similares a los de cualquier comunidad, por lo cual, mantienen como propiedades emergentes la riqueza, la diversidad, la dominancia y la equidad. La riqueza representa al número de especies que posee la infracomunidad, mientras que la diversidad toma en cuenta la abundancia con la cual cada una de esas especies se ve representada en la infra comunidad. La diversidad tiene dos extremos: la dominancia, cuando pocas taxa se encuentran en mayor abundancia con respecto a los demás, y la equidad, cuando todos los taxa se encuentran igualmente representados en términos de sus abundancias (Moreno, 2001).

La existencia de infracomunidades de composición de especies constante es propia de ambientes estables, donde cada población de parásitos con su modo particular de infección, comportamiento migratorio y sitio

predilecto de colonización se hacen mejor adaptadas a su hospedador, originando una especificidad parasitaria más precisa y el progreso de la diversificación de nichos. Sin embargo, los cambios ambientales modifican el flujo de la adaptación parásito-hospedador, deteniéndolo, o bien promoviendo la desaparición de hospedadores, que devenga en la colonización de nuevos hospedadores por parte de los parásitos o bien la desaparición de especies de parásitos, que represente la aparición de parásitos nuevos y el surgimiento de nuevas enfermedades parasitarias emergentes (Sprent, 1969).

Aunque Aho, (1990) afirme que las comunidades de helmintos en anfibios y reptiles sean “aislacionistas” y “poco interactivas”, resulta interesante el análisis y estudio de comunidades de parásitos en anuros, puesto que este tipo de estudios son importantes en términos biogeográficos y evolutivos y pueden ser utilizados como bioindicadores de perturbación ambiental, para caracterizar comportamientos reproductivos, preferencias alimentarias e incluso, llegar a inferir como es el uso de hábitat de determinada especie de anuro (Chero, 2015), como se pretende en este trabajo.

En el contexto mundial, las poblaciones de anuros experimentan declinaciones en sus números poblacionales, por lo cual, se encuentran en constante monitoreo, y son considerados organismos centinelas en el escenario de cambio climático (Chero, 2015). En Sudamérica, los estudios en este particular se encuentran en franco aumento (Hamman y González, 2015). Venezuela es la excepción a este patrón regional.

II. ANTECEDENTES

2.1 Estado actual del conocimiento en Sudamérica y revisión de literatura

Campiao y col., (2014) realizaron una revisión de los distintos trabajos publicados en Sudamérica sobre helmintos parásitos reportados en anfibios. Destacó Brasil como el país con mayor cantidad de estudios en el área (más del 53%), seguido de Argentina (22%), Paraguay (6%), Ecuador (5%), Chile, Colombia, Perú, y Venezuela (2,6% cada uno), Uruguay y Guyana con 1,6% cada uno y la Guyana Francesa con 0,7%.

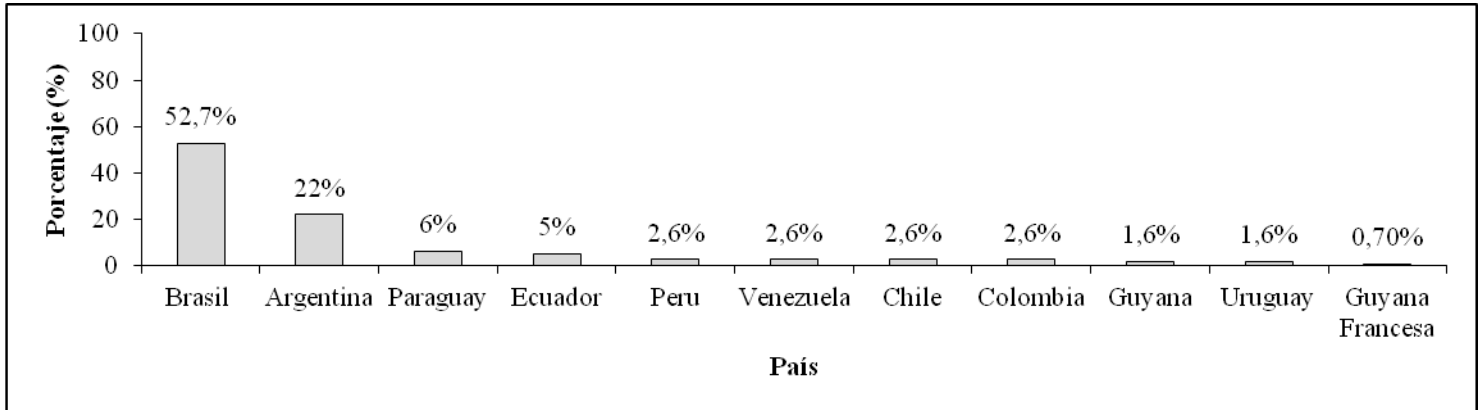


Figura 1: Porcentaje (%) de trabajos realizados en helmintos parásitos de anfibios en países de Sudamérica (Fuente: Elaboración propia a partir de resultados de Campiao y col., 2014).

En esta revisión, Campiao y col., (2014) reportaron para la fecha la ocurrencia de 289 taxa de helmintos en 186 especies de hospedadores anfibios estudiados, discriminados de la siguiente manera: 15 taxa de acantocéfalos, 150 de nematodos, 13 de cestodos, 15 de monogeneos and 96 de tremátodos digenéticos. De la misma forma, presentaron el número de taxa de helmintos y de hospedadores anfibios en los cuales se reportan por país:

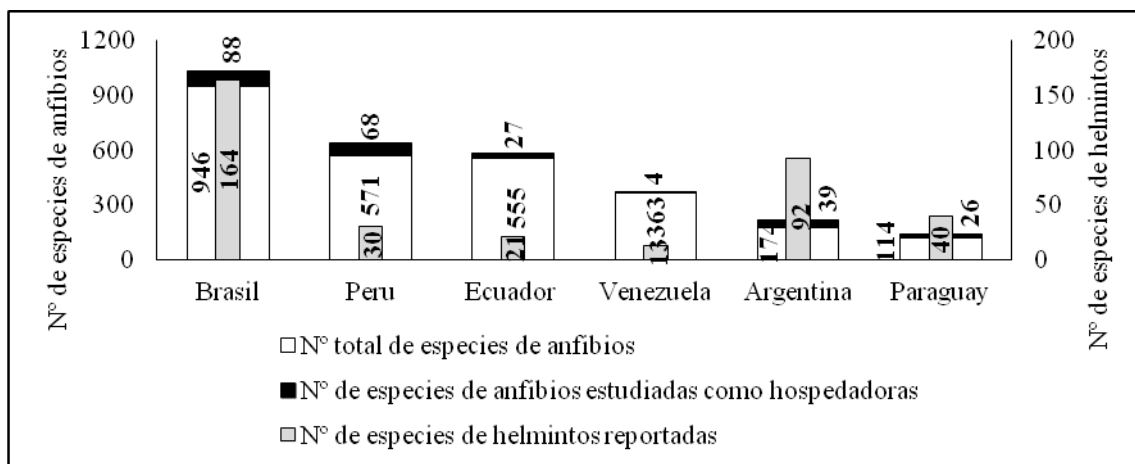


Figura 2: Número de helmintos (barra gris) y de anfibios reportados como hospedadores (barra negra). Nótese que, en todos los casos, la proporción de anfibios estudiados (barra negra) es mínima en comparación a la diversidad total de anfibios de cada país. (Elaboración propia a partir de resultados de Campiao y col., 2014).

En Venezuela, el vacío de información con respecto a parasitofauna de anfibios es gigantesco, puesto que menos del 0,01% de las especies de anfibios venezolanas han sido estudiadas como hospedadoras de helmintos, siendo reportadas solo 13 especies de helmintos parásitos en 4 especies (Díaz - Ungría, 1970; Guerrero, comm.per.; Campiao y col.; 2014).

Lunaschi y Drago, (2007, 2010) y Hamman y González, (2015) realizaron, respectivamente, inventarios de tremátodos y nemátodos parásitos de anfibios en la Argentina. Por su parte, Hamman y González (2006c, 2012d, 2013, 2014) estudiaron la estructura de las comunidades de helmintos parásitos de distintas especies de las familias Bufonidae y Leptodactylidae. En los bufónidos, las comunidades fueron dominadas por el grupo de los nematodos, mientras que en los leptodactílicos, dominaron los tremátodos digenéticos. En ambas familias de anuros, la riqueza de la comunidad de parásitos estuvo correlacionada positivamente con el tamaño del cuerpo de los hospedadores.

Baker y Vaucher, (1983, 1984, 1986) describieron nematodos parásitos de anfibios del Paraguay. Posteriormente, McAllister y col., (2010a) reportaron la ocurrencia de nemátodos y céstodos en 34 especies de anfibios del Paraguay a partir de material de colección. Los mismos autores antes mencionados (McAllister y col., 2010b), utilizando material de colección, reportaron helmintos para en 14 especies de anfibios de Ecuador.

En Perú, Tantaleán y colaboradores, (1992, 1999) elaboraron inventarios de nemátodos y tremátodos parásitos de fauna silvestre del Perú. Bursey y col., (2001) reportaron 22 especies de helmintos parásitos en 51 especies de anuros provenientes de una colecta biológica realizada de la Reserva Cuzco Amazónico y Guerrero, (2013) describió dos especies nuevas del genero *Oswaldocruzia* en *Rhinella marina*.

En cuanto a estudios de ecología parasitaria en hospedadores anuros en el Perú, Iannacone, (2003) y Chero y col. (2013, 2014, 2016) evaluaron las comunidades de helmintos parásitos de 4 especies de la familia Bufonidae, donde reportaron riquezas de entre 4 y 7 especies de helmintos, correlación negativa entre la talla y la riqueza de la comunidad de parásitos y comunidades dominadas por nemátodos.

Travassos y col. (1969) listaron todos los trematodos reportados y descritos en vertebrados del Brasil, y posteriormente Fernandes y Kohn, (2014) realizaron un inventario para anfibios hospedadores. Por su parte, Julio y col. (1991) recopilaron las especies de nemátodos parásitos de anfibios de ese país. Fueron numerosos los trabajos realizados en Brasil en el abordaje y estudio de las comunidades de helmintos endoparásitos en especies de leptodactílicos. En estos, se compararon la riqueza y la abundancia en las distintas épocas del año, entre poblaciones alopátricas y entre especies de hospedador congénéricas (Campiao, 2009, 2012a, 2012b; De

Souza, 2016; Tavares, 2010). Sin embargo, estos estudios son escasos en especies de bufónidos pudiendo mencionar solo a Tavares (2008).

En Venezuela, Caballero y Vogelsang (1947, 1950), Caballero y col., (1953), Caballero y Díaz - Ungría, (1958), Díaz - Ungría, (1967, 1970, 1973), Nasir y Díaz, (1966; 1970; 1971), Guerrero, (1971), reportaron, describieron o redescubrieron nuevas especies de helmintos endoparásitos de anuros venezolanos. Más recientemente, Casteñeda, (2009) realizó un inventario de trematodos digenéticos parásitos de dos especies del genero *Chaunus* (= *Rhinella*) en tres estaciones de muestreo a lo largo de la cuenca del Rio Manzanares, consiguiendo dos especies de trematodos de los generos *Choledocystus* y *Mesocoelium* antes reportadas en esa localidad.

Por otro lado, solo dos estudios de ecología parasitaria en hospedadores anuros han sido llevados a cabo en Venezuela. El primero de ellos, por Cañizales, (2009) en ejemplares preservados de *Atelopus cruciger* de la Cordillera de la Costa, provenientes de material de los Museos de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), de la Estación Biológica Rancho Grande (MEBRG) y de Historia Natural La Salle (MHNLS), reportando cuatro especies nuevas de helmintos parásitos para este anuro.

Posteriormente, Cañizales (2015) determinó la estructura y composición taxonómica de la comunidad de helmintos parásitos de la comunidad de anuros de la Hacienda “La Guáquira”, estado Yaracuy. El autor cito la ocurrencia de 26 especies de parásitos distintas en 12 especies de hospedadores distintas, donde *Cosmocerca podicipinus* y *Mesocoelium monas* fueron las especies dominantes de la comunidad de helmintos. En este trabajo, encontró diferencias en las abundancias de los distintos taxa y composición de la comunidad de helmintos en relación la época de lluvia y la época de sequía, así como en relación a los hábitats ocupados por los distintos anuros, siendo mayor la diversidad en anuros de hábitos terrestres que en anuros arborícolas.

Salvo la descripción de la nueva especie de tricostrongilido *Oswaldocruzia venezuelensis* por Ben Slimane y col., (1996) en *Rhinella marina*, el cual fue reportado por primera vez en la Carretera “Cabruta-Las Mercedes” en el estado Guárico, no se han realizado estudios adicionales relacionados.

2.2 Hipótesis de trabajo

Considerando las características antes expuestas en la tabla 2 y tomando en cuenta además, que las poblaciones de hospedadores a evaluar superpusieron su periodo reproductivo pues fueron capturadas durante un mismo muestreo, se propone como hipótesis la siguiente: La comunidad de helmintos endoparásitos cambiará su composición taxonómica en función del uso de hábitat y ubicación de cada especie de hospedador dentro de un sistema de charca temporal.

Esta hipótesis se basa en descripciones de los usos de hábitats realizadas por Blanco-Torres (2009), en las que la autora determina que especies íntimamente relacionadas a *Rhinella beebei* suelen utilizar preferentemente el sustrato adyacente a las charcas, y por otro lado, las especies del género *Leptodactylus* que conforman los complejos de especies *fuscus* y *latrans* (= *ocellatus*) ocupan de forma diferencial, las orillas de las charcas y el cuerpo de agua temporal en si respectivamente (Heyer, 1969b). El mismo autor sostiene que estas diferencias en el uso de hábitat dentro de un sistema de charcas temporales se deben a aspectos de avance evolutivo que han permitido al género radiar en el neotrópico haciendo su reproducción más independiente del agua siendo, las especies del complejo *latrans*, como *Leptodactylus insularum*, mas ancestrales que las del complejo *fuscus*.

Tavares, (2010) mostró que en un par de poblaciones de hospedadores de distintas especies de leptodactilidos y pertenecientes a distintos complejos de especies (*Leptodactylus chaquensis* al complejo *latrans* y *Leptodactylus fuscus* al complejo *fuscus*), las comunidades presentaban baja similitud, lo cual, atribuyó a diferencias etológicas y morfológicas de las especies mas que a la proximidad taxonómica entre ambas. Por otra parte, Campiao y col. (2016) muestra la importancia del hábitat, asi como de la especie de hospedador en las diferencias presentadas por las comunidades de helmintos endoparásitos en *Leptodactylus chaquensis* y *Leptodactylus podicipinus* simpátricos.

Como hipótesis alternativa, se tendrá que: Los factores de los cuales dependerá la composición taxonómica de la comunidad de helmintos endoparásitos no están relacionados al uso de hábitat ni a la ubicación descrita anteriormente, sino a otras características biológicas propias de las especies en estudio o a variables ambientales del ecosistema particular en el cual los hospedadores se encontraban.

Esta hipótesis se sustenta en dos trabajos de elaborados por Campiao y col. (2012, 2016) donde mostraron que, en primer lugar, las condiciones locales, las variables medioambientales locales y la estructura propia del paisaje fueron significativas y marcaron diferencias notables en la estructura de la comunidad de helmintos (abundancia de las especies) en una población de hospedadores particular (*Leptodactylus podicipinus*). Posteriormente, en 2016, los autores antes mencionados recopilaban datos que muestran que el tamaño corporal es un factor importante que influencia positivamente el enriquecimiento las comunidades de helmintos de los anuros neotropicales, generando asi, un modelo predictivo que permite conocer el numero de especies de helmintos de un anuro a partir de su tamaño y el esfuerzo muestral.

A fin de realizar una aproximación al estudio de las comunidades de helmintos endoparásitos en especies de abundantes y representativas de anuros del llano venezolano, se plantean los siguientes objetivos:

III. OBJETIVOS

a. OBJETIVO GENERAL

- Caracterizar la estructura de la comunidad de helmintos endoparásitos albergados en tres especies de anuros hospedadores: *Leptodactylus insularum* Barbour, 1906; *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) y *Rhinella beeibei* (Gallardo, 1965).

b. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Identificar los *taxa* que componen a las comunidades de helmintos endoparásitos presentes en la población examinada de cada especie de hospedador.
- Establecer la relación existente entre el sexo de los hospedadores y la condición de infección o no infección.
- Describir los patrones de distribución espacial de los helmintos en los órganos del cuerpo de las distintas especies hospedadoras.
- Comparar las comunidades de helmintos endoparásitos de las especies de hospedador entre sí en términos de su composición taxonómica, índices parasitológicos cuantitativos y atributos comunitarios.
- Establecer el posible papel ecológico de las especies que integran la comunidad de parásitos
- Determinar la relación existente entre la abundancia y la riqueza de helmintos endoparásitos con el tamaño corporal de los hospedadores.

4. METODOLOGÍA

4.1 Material biológico: Características de interés de las especies de anuros hospedadores

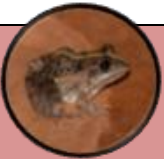
Las especies de anuros hospedadoras evaluadas en el presente trabajo serán *Rhinella beebei* (Gallardo, 1965), *Leptodactylus fuscus* Schneider, 1799 y *Leptodactylus insularum* Barbour, 1906. Dixon y Staton, (1977) las reportaron (con nombres específicos distintos por la taxonomía de la época) en inventarios realizados en los llanos centrales del estado Guárico como ubicuas (se observaron más de 100 organismos de las dos primeras especies citadas) o comunes (entre 50 y 100 especies de la última especie mencionada). A continuación se detallan en las tablas 1 y 2, algunas características de importancia para cada una de ellas:

Tabla 1. Características morfológicas de las especies de anuros a examinar como hospedadores de helmintos endoparásitos en este trabajo y notas taxonómicas

Nombre de la especie	Sinonimias	¿Integra un complejo de especies?	Confundible con:	Características morfológicas (Según Rivero, 1961)
 <i>Rhinella beebei</i> (Gallardo, 1965)	<i>R. humboldti</i> <i>Bufo</i> <i>granulosus</i> <i>humboldti</i> , <i>B. granulosus</i> <i>beebei</i> . (Narvaes, 2009)	Forma parte del grupo de especies “granulosus” del genero <i>Rhinella</i> (Narvaes, 2009)	<i>B. granulosus</i> <i>B. granulosus</i> <i>granulosus</i> <i>R. granulosa</i> . (Narvaes, 2009)	Anuro de pequeño tamaño, piel rugosa de grisácea a marrón claro. Glándulas paratoides presentes pero escasamente desarrolladas. Cresta nasal presente. Machos con saco vocal desarrollado, con o sin manchas grisáceas sobre el mismo o sobre el resto de la piel del vientre. Callosidades nupciales presentes en tarsos anteriores en machos. Patrón de manchas irregulares marrones a negras desde la región cefálica y que se extienden por todo el dorso. Membrana interdigital presente en patas posteriores.
 <i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	<i>L. sibilatrix</i> <i>Cystignathus</i> <i>sibilatrix</i> <i>C. fuscus</i> . (de Sá y col. 2014)	Forma parte del grupo de especies “fuscus” del genero <i>Leptodactylus</i> (de Sá y col. 2014)	Otras especies del complejo de especies “fuscus” (de Sá y col. 2014).	Anuro de pequeño a mediano tamaño, piel lisa y marrón. Mancha irregular y asimétrica entre los ojos. Hocico aguzado. Machos con dos sacos vocales pigmentados. Hembras sin pigmentación gular ni ventral. Espinas en los pulgares en la época reproductiva. Cuatro crestas dorsales que van desde la región cefálica hasta un tercio o más del cuerpo. Dedos libres y alargados, sin membranas interdigitales

 <i>Leptodactylus insularum</i> Barbour, 1906	<i>L. bolivianus</i> (de Sà, 2014)	Forma parte del grupo de especies “latrans” del genero <i>Leptodactylus</i> (de Sà, 2014)	<i>L. macrosternum</i>, <i>L. latrans</i> (= <i>ocellatus</i>) y otras especies del complejo “<i>latrans</i>”. (de Sà, 2014)	Anuro de mediano a gran tamaño, piel lisa y marrón. Mancha simétrica entre los ojos o un par de manchas. Hocico subelíptico. Machos sin sacos vocales pigmentados. Hembras sin pigmentación gular ni ventral. Tubérculos queratinizados en el primer y segundo dígito de los tarsos anteriores durante la época reproductiva en los machos. Cuatro crestas dorsales que van desde la región cefálica hasta un tercio o más del cuerpo. Dedos libres y alargados, sin membranas interdigitales.
---	---	--	---	---

Tabla 2. Características biológicas, ecológicas y reproductivas de las especies de anuros a examinar como hospedadores de helmintos endoparásitos en este trabajo.

Nombre de la especie	Notas sobre su dieta	Notas reproductivas
 <i>Rhinella beebei</i> (Gallardo, 1965)	Sapo de hábitos terrestres. El adulto es depredador generalista. Los <i>taxa</i> de artrópodos más abundantes en su dieta en los llanos de Venezuela son formícidos, ácaros e isópteros (Díaz, 2008)	Larva acuática de hábitos alimentarios herbívoros o detritívoros. Los cantos de cortejo de esta especie comienzan en mayo con las primeras lluvias y los individuos post-metamórficos aparecen en el mes de julio. Sus huevos son depositados en masas, en el fondo de estanques de agua y charcas temporales (Dixon y Staton, 1977).
 <i>Leptodactylus fuscus</i> (Schneider, 1799)	Depredador generalista de insectos. En los llanos centrales de Venezuela, la dieta es influenciada por los cambios en el régimen pluvial, pudiendo existir canibalismo entre renacuajos, o ingesta de renacuajos o huevos por parte de adultos de su misma especie (Solano, 1987)	Rana de hábitos semi-terrestres durante la etapa reproductiva. El macho elabora cámaras de incubación a la orilla de las charcas, tras las primeras lluvias, cuando el suelo se hace más blando. Desde la entrada de esta, el macho realiza vocalizaciones de cortejo para atraer a la hembra y luego, la cópula y el desove son realizados dentro de la cámara, y, la anegación de las tierras tras la caída de las primeras lluvias impulsa la salida de los renacuajos hacia las charcas. La larva es medianamente acuática y hábitos alimentarios detritívoros. Los cantos de cortejo de esta especie comienzan en mayo con las primeras lluvias y los individuos post-metamórficos aparecen en el mes de julio. (Dixon y Staton, 1977)

 <i>Leptodactylus insularum</i> Barbour, 1906	No se ha analizado la alimentación de esta especie en Venezuela, sin embargo, en otras especies del complejo “<i>latrans</i>”, la dieta suele estar dominada por ortópteros y coleópteros.	Rana de hábitos semi-acuáticos durante la etapa reproductiva. Sus nidos de espuma son elaborados por el macho en medio de charcas someras. Existe cuidado de la prole por parte de la madre. Los cantos de cortejo de esta especie comienzan en mayo con las primeras lluvias y los individuos post-metamórficos aparecen en el mes de julio. (Dixon y Staton, 1977)
--	---	---

4.2 Área de estudio

Los anuros estudiados fueron capturados en salida de campo realizada al Hato “La Iguana” (9.81843 Norte, - 65,7825 Este), municipio San José de Guaribe, estado Guárico, durante el mes de mayo de 1985. Dichos ejemplares se encontraban resguardados en el Depósito de Biología Animal y sin uso para actividades de docencia, por lo cual, fue solicitado por escrito al Departamento de Zoología de la Escuela de Biología por el autor y el tutor académico de este trabajo, siendo cedido para tal fin. En los Apéndices 1 y 2 se encuentran la carta de petición del material y oficio extendido por la jefatura del Departamento de Zoología autorizando su uso.

4.3 Datos climatológicos

El régimen de precipitaciones del área de estudio se caracteriza por presentar dos estaciones marcadas, una lluviosa o “invierno”, de abundante pluviosidad, entre mayo y octubre y, una estación seca o “verano”, de escasa o inexistente precipitación, entre diciembre y marzo. Los meses de abril y noviembre son meses de transición (Monasterio, 1970).

El diagrama de la figura 3, en que se representa la precipitación mensual en al área de muestreo durante el año 1985 muestra que en abril, mes de transición sequia-lluvia y anterior a la colecta de los ejemplares, se registró una precipitación comparable en milímetros a la registrada en meses de posteriores correspondientes a la época lluviosa.

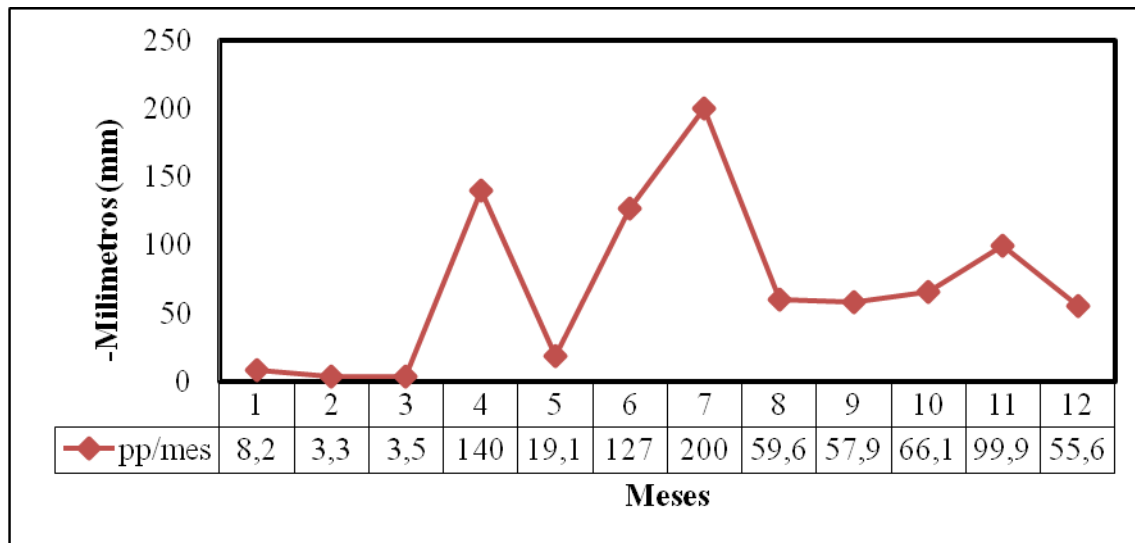


Figura 3: Precipitación mensual registrada durante el año 1985 en la estación meteorológica de registro de San José de Guaribe (9,864444 Norte, -65,828611 Este), más próxima a la estación de muestreo **Fuente:** Elaboración propia a partir de datos consultados en <http://www.inameh.gob.ve>

4.4 Identificación taxonómica de los anuros. Determinación de la longitud total hocico-cloaca y del sexo:

La identificación de los ejemplares se realizó siguiendo los criterios taxonómicos establecidos por Rivero (1961), Heyer, (1978), Narvaes, y col., (2009) y de Sá y col., (2014). Se determinó la longitud hocico – cloaca (LHC) de los ejemplares por ser una medida estándar indicativa de la condición corporal en Anura. Esta se tomó con un vernier rectilíneo de apreciación 0,05 mm, tomando el promedio de tres repeticiones realizadas sobre cada individuo medido. Esta se realizó desde la punta del hocico hasta la cloaca tal (denotado como a en la figura 4a anexa). La normalidad de los datos fue probada a través de una prueba de Kolmogorov, la diferencia entre las medias de las longitudes entre los sexos se probó a través una prueba U de Mann-Whitney y la homogeneidad de las varianzas con una prueba de Levene. Estas pruebas se realizaron usando el software Paleontological Statistics PAST 3.0 (Hammer y col., 2001).

El sexo de los individuos fue constatado mediante observación directa de las gónadas maduras (dos testículos en machos y oviductos desarrollados u ovarios y útero llenos de huevos en hembras) durante la disección así como, de caracteres sexuales externos conspicuos en los machos (presencia de pigmentación en los sacos vocales, espinas, callosidades en los tarsos anteriores o, tubérculos queratinizados en los dígitos anteriores). Estos caracteres se muestran en las figuras 4b, 4c y 5. Algunos ejemplares fueron fotografiados con una microscopio estereoscópico marca Leica modelo S6D con fuentes de iluminación ajustables LED, del Laboratorio de Biología de Vectores del Instituto de Zoología y Ecología Tropical (IZET) de la Universidad Central de Venezuela (UCV).

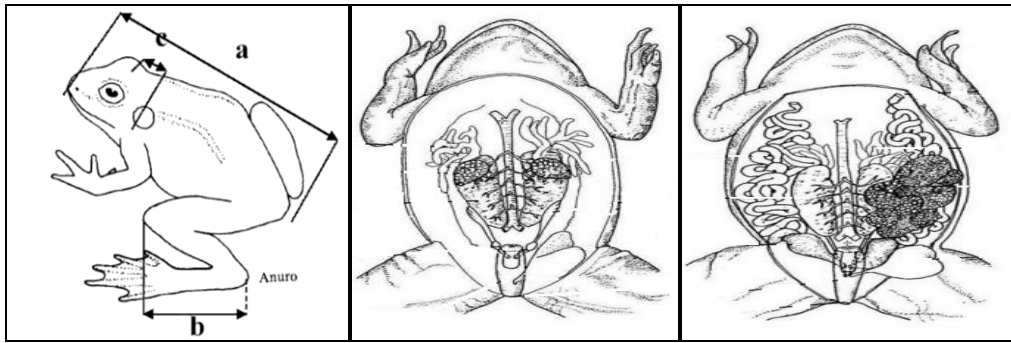


Figura 4: Esquema de algunas medidas biométricas estándar en anuros (a: Longitud hocico-cloaca. b: Longitud de la pata posterior. c: Ancho del cuerpo. (Tomado de: Gallina y López, 2011) y de las gónadas (Ferreira, 2016).

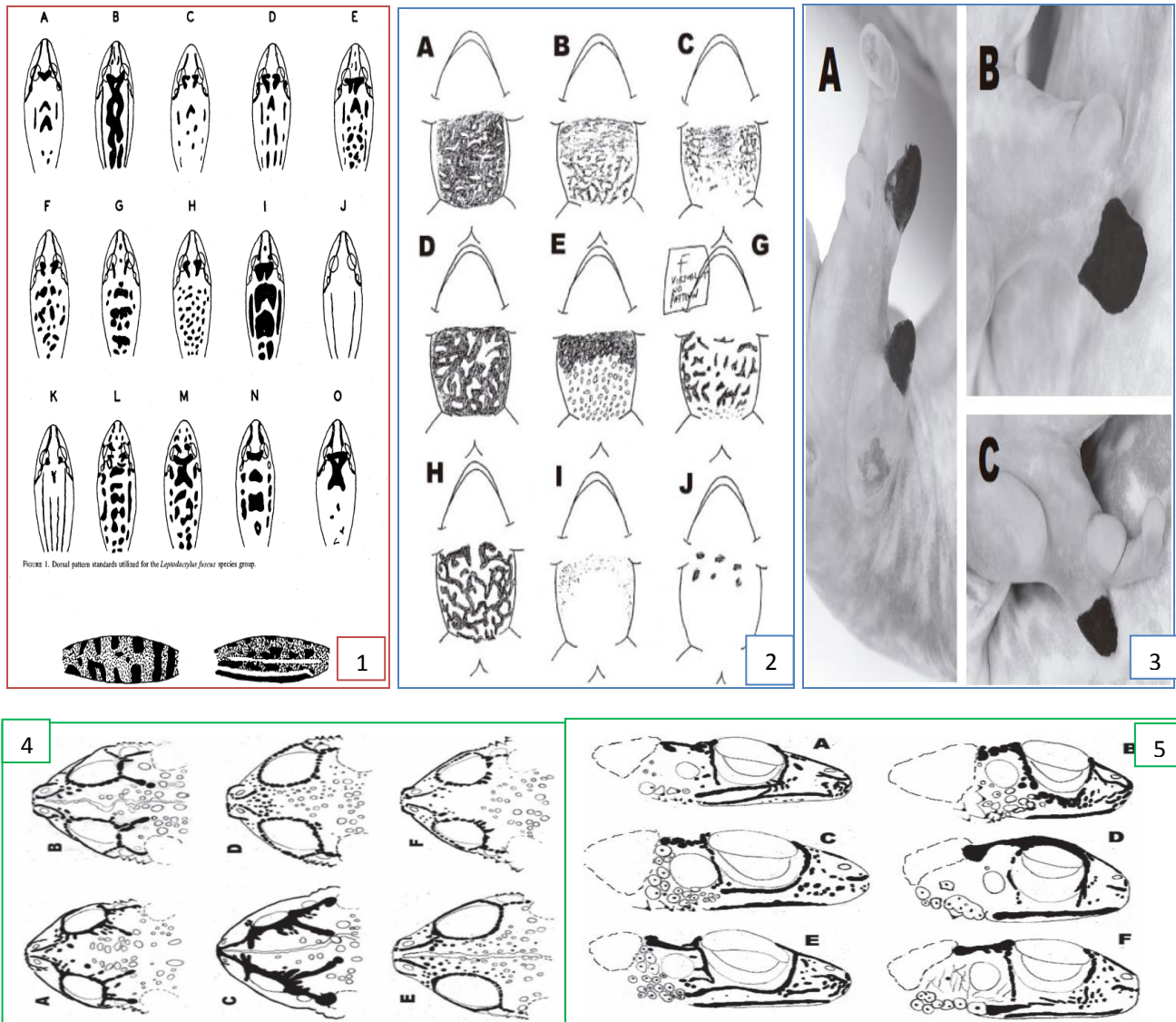


Figura 5: Características morfológicas de las especies de hospedador: 1: Patrones dorsales y de miembros posteriores en especies *Leptodactylus* complejo *fuscus* (Heyer, 1976). 2 y 3: Patrones ventrales y ubicacion de tubérculos quitinosos en especies de *Leptodactylus* complejo *bolivianus* (Heyer, 2015). 4 y 5: Crestas cefálicas en vista dorsal y lateral en especies de *Rhinella* complejo *granulosa* (Narvaes y col., 2009).

4.5 Relación entre la variable sexo del hospedador y condición (infectado/no infectado)

Se probó la relación entre las variables dicotómicas sexo (macho/hembra) y condición (infectado/no infectado) a través de una prueba de independencia χ^2 . La tabla de contingencia 2 x 2 a utilizada se muestra en la tabla 3:

Tabla 3. Modelo de tabla de contingencia 2 x 2 para prueba de independencia Ji cuadrado.

Condición Sexo	Infectado		No infectado		Total
	Observado	Esperado	Observado	Esperado	
Macho	a	$a_{esp} = \frac{(a+c) \times (a+b)}{(a+b+c+d)}$	B	$b_{esp} = \frac{(a+c) \times (c+d)}{(a+b+c+d)}$	$a+b$
Hembra	c	$c_{esp} = \frac{(b+d) \times (a+b)}{(a+b+c+d)}$	D	$d_{esp} = \frac{(b+d) \times (c+d)}{(a+b+c+d)}$	$c+d$
Total	$a+c$	$a_{esp} + c_{esp}$	$b+d$	$b_{esp} + d_{esp}$	$a+b+c+d$

Fue la hipótesis nula H_0 : Las variables sexo y condición son independientes entre sí, y, la hipótesis alternativa H_1 : Las variables sexo e infección son dependientes.

El estadístico de prueba D o discrepancia se calculó de la siguiente manera: $D = \sum \frac{(O-E)^2}{E}$, a compararse con el valor crítico de la distribución $\chi^2_{crítico}$ para grados de libertad igual a 1 [(número de columnas de la tabla de contingencia – 1) (número de filas de la tabla de contingencia – 1)] con nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

Este valor crítico es de 3,84 y si $D > 3,84$, se rechazó la hipótesis nula. Se calculó también el índice de correlación phi (Φ) entre variables definido como $\Phi = \sqrt{\frac{D}{N}}$ donde D es la discrepancia antes obtenida y N el número de muestras. Esta prueba fue realizada con el software estadístico Paleontological Statistics PAST 3.0 (Hammer y col., 2001).

4.6 Realización de disecciones e identificación de las especies de parásitos

Se examinaron cuidadosamente todos los órganos y cavidad celomática (a excepción del estómago) a fin de extraer los helmintos endoparásitos que se encontraran en ellos. Se lavaron en solución salina, se separaron en morfotipos y se aislaron en tubos etiquetados, en etanol al 70% v/v para su posterior identificación. Para la observación de estructuras diagnósticas de los helmintos, estos fueron aclarados en lactofenol y montados temporalmente entre porta y cubreobjetos. Luego fueron desmontados y retornados al etanol 70% v/v.

Se contó el número de individuos por morfotipo y el estadio de desarrollo en que se hallaban. También se anotó el hábitat del parásito (órgano parasitado) en el cuerpo del hospedador (*sensu* Bush, y col., 1997) a fin de identificar y describir si existía algún patrón de distribución de los parásitos en los órganos en el cuerpo de hospedador, y si este variaba entre las especies estudiadas.

La identificación se realizó utilizando un microscopio estereoscópico o un microscopio óptico y los criterios taxonómicos empleados fueron: para trematodos, los de Gibson y col. (2009); Travassos y col. (1969) y Kohn y Fernandes (2014), los de Yamaguti; (1959) para cestodos y los de Anderson y col. (1974) y Yamaguti, (1961) para nematodos. Luego de identificados los helmintos, fueron investigadas algunas características biológicas de interés en referencias bibliográficas especializadas, a fin de establecer comparaciones entre las especies de hospedador. Algunos ejemplares, fueron fotografiados con el uso de un microscopio óptico Nikon YF-21E Labophot provisto de una cámara digital DS-Fi1 y Control Unit DS-L2 con software y ocular micrométrico para medidas del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Parásitos (IZET-UCV). Estas se incluyen en el Apéndice VII de este trabajo.

4.7 Índices parasitológicos cuantitativos

Se calcularon la prevalencia, densidad absoluta (abundancia media) y densidad relativa (intensidad media) según Bush y col., (1997) sus fórmulas de cálculo y el significado de sus términos se muestra en la tabla 3:

Tabla 4. Índices parasitológicos cuantitativos a utilizar sobre cada población de helmintos endoparásitos, fórmula de cálculo e identificación de cada uno de sus términos.

Índice	Fórmula para el calculo	Leyenda
Prevalencia	$P = \frac{i}{n} \times 100$	P = Prevalencia. i = N° de hospedadores infectados con una especie de parásito particular. n = N° total de hospedadores examinados.
Densidad absoluta (Abundancia media)	$Da = \frac{\sum p_c}{n}$	Da = Densidad absoluta. p_t = N° total de parásitos de una misma especie. n = N° total de hospedadores examinados.
Densidad relativa (Intensidad media)	$Dr = \frac{\sum p_c}{i}$	Dr = Densidad relativa. p_t = N° total de parásitos de una misma especie. i = N° total de hospedadores infectados con esa especie de parásito.

Se consideró también, el número de infecciones múltiples, cuantificado como el porcentaje de los hospedadores que presentaron infecciones desde una hasta cuatro especies de parásitos a la vez.

4.8 Distribución y disposición de las poblaciones de parásitos

Para determinar la distribución y disposición de cada población de parásitos en cada población de hospedadores se utilizaron el coeficiente de dispersión (ID) y el coeficiente de agregación parasitaria (K) según Morales y Pino, (1987). Estos se calculan según las siguientes fórmulas de cálculo:

$$ID = \frac{S^2}{\bar{X}} \qquad K = \frac{\bar{X}^2}{S^2 - \bar{X}}$$

Donde $\bar{X}$ y S^2 corresponden al valor de la media y a la varianza de las abundancias de determinada especie de helminto:

- Si $ID < 1$, la población de parásitos se ajustará a una distribución normal
- Si $ID = 1$, la población de parásitos se ajustará a un modelo Poisson.
- Si $ID > 1$, la población de parásitos se ajustará a una distribución binomial negativa

Por otro lado:

- Si $K \gg 8$, la población de parásitos se halla en una disposición azarosa-
- Si $K \ll 8$, la población de parásitos se halla en una disposición agregada y sobre-dispersa (contagiosa).

4.9 Frecuencia

La frecuencia fue calculada según Morales y Pino, (1987) a través de la siguiente fórmula:

$$F = \frac{\sum p_c}{\sum p_t} \times 100$$

Donde p_c es el número de individuos de una especie de parásito particular y p_t el número total de individuos de todas las especies de parásitos registradas. Con este índice, se elaboraron gráficos de columna.

4.9 Determinación del papel ecológico de las especies de helmintos en la comunidad

Para determinar el papel ecológico de las especies en la comunidad de helmintos endoparásitos, se utilizó el índice de infección según Guerrero, (1996). El índice de infección (ii) viene dado por la siguiente fórmula de cálculo:

$$i.i. = Da \times \frac{P}{100}$$

Donde **D_a** es la densidad absoluta de una especie de parásito particular y **P** es la prevalencia de esa especie.

Estas fueron clasificadas en dominantes (D), subdominantes (SD) y accesorias (A), según las diferencias en orden de magnitud del índice, siendo especies dominantes las que obtengan el mayor orden de magnitud, especies subdominantes las que obtengan un orden de magnitud intermedio y accesorias las que obtengan el menor orden de magnitud.

También se empleó la clasificación de especies propuestas por Bush y Holmes, (1986) donde las especies con más de 40% de prevalencia se consideraron “centrales”, entre el 10 y el 20%, “secundarias” y fueron denominadas “satélites” cuando la prevalencia de la especie de helminto fue inferior al 10%.

4.10 Atributos comunitarios

Se evaluaron los atributos de las comunidades de helmintos endoparásitos (equidad, dominancia, diversidad, abundancia y riqueza) a través de los siguientes índices según Moreno, (2001):

Tabla 5. Índices a emplear para los distintos atributos de las comunidades de helmintos endoparásitos

Índice y atributo	Fórmula de cálculo	Leyenda
Riqueza (S)	N° de especies en cada comunidad de helmintos de una población de hospedadores.	
Índice de Shannon (H') Diversidad	$H' = - \sum p_i \ln p_i$	H' = Índice de diversidad de Shannon p_i = Número de parásitos de una especie/Número de parásitos totales
Índice de Simpson (λ) Dominancia	$\lambda = \sum p_i^2$	λ = Índice de Dominancia de Simpson p_i = Número de parásitos de una especie/Número de parásitos totales
Índice de Pielou (J') Equidad	$J' = \frac{H'}{H_{máx}} = \frac{H'}{\ln S}$	J' = Índice de equidad de Pielou H' = Índice de diversidad de Shannon H_{máx} = Máxima diversidad esperada en la muestra (logaritmo neperiano de la riqueza).

Curvas de acumulación de especies fueron elaboradas usando el paquete BiodiversityR del lenguaje de programación R en su interfaz RStudio a fin de observar cualitativamente si la cantidad de hospedadores examinados fueron suficientes para estimar la riqueza promedio de la población de cada especie de hospedador.

4.11 Relación entre el tamaño corporal y la riqueza y abundancia

Para medir la relación entre las variables tamaño corporal-riqueza y tamaño corporal-abundancia de helmintos se utilizó el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (ρ), definido como:

$$\rho = 1 - \frac{6 \sum D^2}{N(N^2 - 1)}$$

Donde D es la diferencia entre rangos y N el número de muestras. Este coeficiente está acotado entre -1 (las variables no se encuentran correlacionadas entre sí) y 1 (la correlación entre las variables es total). (Daniel, 2002).

Los coeficientes de correlación entre las variables para cada especie se obtuvieron usando el software Paleontological Statistics PAST 3.0 (Hammer y col., 2001).

4.12 Similitud entre las comunidades de helmintos de las especies de hospedadores

Se determinó la similitud entre las comunidades de helmintos endoparásitos a través del Índice Cualitativo de Jaccard, el cual, se define según Moreno, (2001) como:

$$S_j = \frac{c}{a + b - c}$$

Donde **a** es el número de especies de la comunidad de helmintos endoparásitos de un hospedador de la especie A, **b** es el número de especies de helmintos endoparásitos del hospedador de la especie B y **c** es el número de especies que son comunes tanto para la comunidad de helmintos endoparásitos del hospedador de la especie A como del hospedador de la especie B.

Este índice oscila en valores que van desde 0 a 1, donde 0 es disimilitud total entre las comunidades y 1 es similitud total entre el par de comunidades.

Los índices de similitud y el dendrograma representativo de los mismos fueron obtenidos con el software Paleontological Statistics PAST 3.0 (Hammer y col., 2001).

4.13 Diferencias entre las comunidades de helmintos de las especies de hospedadores

Con la finalidad de determinar las diferencias en la estructura comunitaria de las distintas especies hospedadoras, se emplearan los siguientes análisis:

- **DCA (Detrended Correspondence Analysis, en castellano, Análisis de Correspondencia Segmentado):** El análisis de correspondencias segmentado es una técnica multivariada de ordenación en el espacio que consiste en la representación de datos asociados a comunidades biológicas en función de un gradiente. Este resulta de una modificación del algoritmo del Análisis de Correspondencia introducida por Hill (1979) eliminando el efecto “arco” a través de la segmentación del primer eje, el ajuste a cero de las medias y reubicación hacia el segundo eje. La distancia empleada es la ji-cuadrado.
- **ANOSIM (Analysis of Similarities, en castellano, Análisis de similitudes):** El análisis de similitudes es una prueba de hipótesis no paramétrica de las diferencias entre grupos previamente establecidos usando cualquier distancia de medida. La hipótesis nula es que no existen diferencias entre los elementos que conforman varios grupos. Para ser puesta a prueba, se utiliza como estadístico de prueba R o “rango” el cual se define como:

$$R = \frac{r_b - r_w}{n(n-1)/4}$$

Donde r_b y r_w son los rangos promedio de las distancias entre y dentro de los grupos respectivamente y n es el número de muestras. El valor de R oscila entre -1 (las muestras más similares se encuentran dentro de los grupos) y 1 (las muestras menos similares se encuentran fuera de los grupos). ANOSIM presenta una prueba pareada *post hoc*. Las comparaciones de p menor a $\alpha = 0,05$ son consideradas significativas. (Clarke, 1993).

- **SIMPER (Simmilarities Percentage, en castellano, Porcentaje de similitud):** El porcentaje de similitud es un análisis que permite determinar que la contribución de cada taxa que conforma los grupos en las diferencias observadas en ellos. SIMPER permite identificar cuales son las especies más importantes en el patrón de similitud o disimilitud observado (Clarke, 1993). La distancia Bray –Curtis multiplicada por 100 fue la medida de disimilitud empleada

Estos análisis se realizaron usando el software Paleontological Statistics PAST 3.0 (Hammer y col., 2001).

5.1 ANUROS HOSPEDADORES ESTUDIADOS

5.1.1 Especies identificadas

Se identificaron las tres especies según la clave de Rivero, (1961) como *Bufo granulosus*, (Spix, 1824), *Leptodactylus sibilatrix* (Schneider, 1799) y *Leptodactylus ocellatus* (Steffen, 1815). Posteriormente, consultas con bibliografía especializada (Narvaes, 2009; de Sá y col., 2014) y con profesionales expertos en el área de Herpetología (Dra. Josefa Celsa Señaris), derivaron en la actualización de los nombres que previamente habían sido adjudicados a los especímenes por medio de la clave: *Rhinella beebei*, (Gallardo, 1965), *Leptodactylus fuscus* (Schneider, 1799) y *Leptodactylus insularum* Barbour, 1906.

R. beebei, especie de la familia Bufonidae, fue identificada principalmente por la textura verrugosa de su piel, la presencia de crestas nasales y supraorbitales pronunciadas en la región cefálica, patrones de tubérculos en la misma región y glándulas paratoides poco desarrolladas en comparación a otros bufónidos. Además de ello, patrones de manchas en el dorso fueron importantes en la identificación. Los machos fueron diferenciados de las de hembras por la presencia de callosidades nupciales en los carpos y sacos vocales evidentes (figura 6).

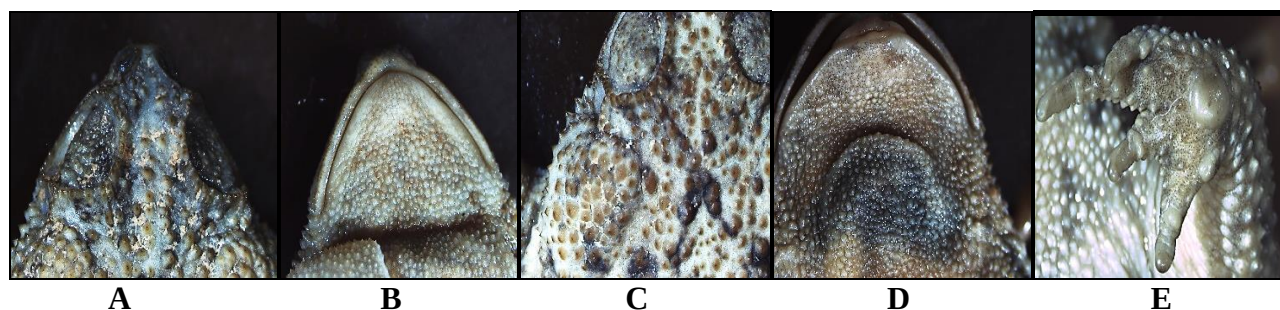
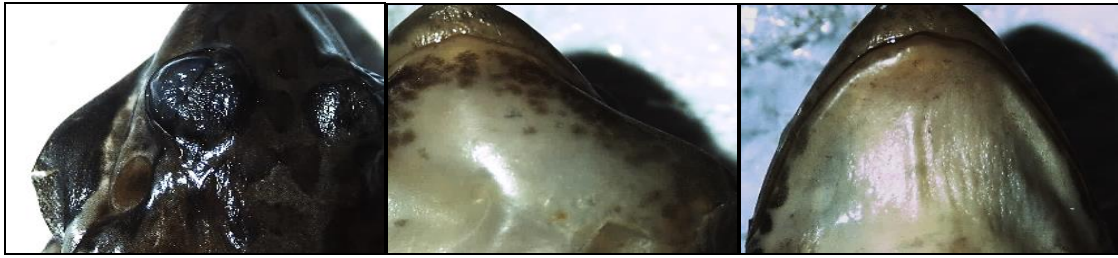


Figura 6. Caracteres morfológicos de *Rhinella beebei*: A: Región cefálica de *R. beebei* en vista dorsal. B: Superficie ventral de una hembra de *R. beebei*. C: Vista dorsal de glándula paratoide izquierda de *R. beebei*. D: Saco vocal en *R. beebei* macho. E: Callosidad nupcial en carpo derecho de macho de *R. beebei*. (Caraballo, 2018)

Por otro lado, las especies de la familia Leptodactylidae (*L. fuscus* y *L. insularum*) se caracterizaron por la presencia de piel lisa y marrón con patrones de manchas dorsales en marrón, con franjas en número variable, que atravesaban el eje longitudinal del cuerpo desde la región cefálica hasta la región posterior del animal. Los ejemplares de *L. fuscus* presentaron hocico aguzado y una o dos manchas irregulares entre los ojos. Además de ello, los machos poseían pigmentación en los sacos vocales, mientras que las hembras carecían de esta (figura 7).



A

B

C

Figura 7. Caracteres morfológicos en *Leptodactylus fuscus* **A:** Región cefálica de *L. fuscus* en vista dorsal. Nótese el saco vocal izquierdo pigmentado. **B:** Superficie ventral de macho de *L. fuscus*. Nótese que la región lugar se encuentra ligeramente salpicada de manchas. **C:** Vista ventral de la región gular de una hembra de *L. fuscus*. Nótese la ausencia de pigmentación en comparación a la región gular de los machos de la misma especie. (Caraballo, 2018)

Por último, los individuos de *L. insularum* fueron identificados por su hocico subelíptico, una mancha única y simétrica entre los ojos y manchas blanquecinas en la comisura de la boca. Los machos de esta especie fueron diferenciados de las hembras a través de tubérculos queratinizados en los carpales (figura 8).



Figura 8: Tubérculos queratinizados en dígitos anteriores de machos de *Leptodactylus insularum* (Caraballo, 2018).

Adicionalmente a ello, se empleó la observación directa de las gónadas en aquellos ejemplares juveniles, donde los caracteres sexuales secundarios que eran diagnósticos no eran aun evidentes. El aspecto de estas se muestran en la figura 9.



A

B

C

D

Figura 9: Aspecto de las gónadas en los anuros examinados. **A:** Testículos en machos de *R. beeibei*. **B y C:** Oviductos y huevos en hembras de los anuros estudiados. **D:** Testículos en macho de *L. insularum*. (Caraballo, 2018)

5.1.2 Número de ejemplares examinados y proporción de sexos

En la figura 10, a continuación, se muestran el número de hospedadores examinados por especie, discriminados por sexos y las proporciones porcentuales de los sexos en cada población de hospedadores:

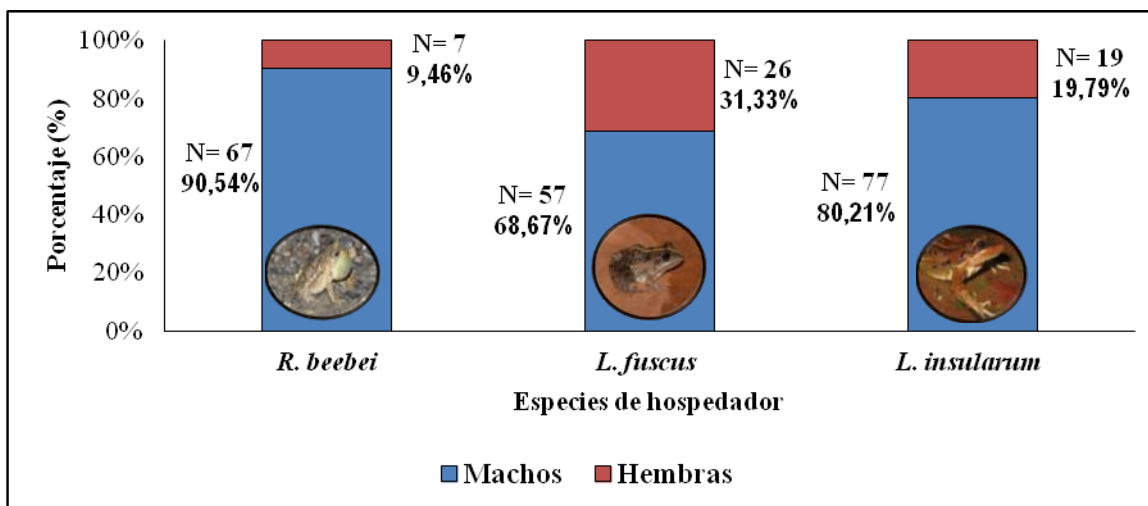


Figura 10 Proporción de individuos de cada sexo por especie de hospedador en términos porcentuales.

Tal como lo muestra la figura 10, los machos dominaron numéricamente a las hembras, representando en las tres especies, más de 50% de los ejemplares capturados para cada una de las especies evaluadas.

5.1.3 Longitud hocico-cloaca.

En la tabla 6, a continuación, se reportan las longitudes promedio de machos y hembras de cada especie, así como su desviación estándar:

Tabla 6. Valores de longitud hocico-cloaca (LHC) determinados en las tres especies de hospedadores evaluados.

	<i>Rhinella beebei</i> (n= 74)		<i>Leptodactylus fuscus</i> (n= 83)		<i>Leptodactylus insularum</i> (n =96)	
	Machos (n=67)	Hembras (n=7)	Machos (n=57)	Hembras (n=26)	Machos (n=77)	Hembras (n=19)
Mínimo (mm)	26,30	21,00	33,50	32,45	28,00	41,00
Promedio ± Desviación estándar (mm)	36,13 ± 4,26	37,81 ± 8,32	39,23 ± 1,98	37,68 ± 3,38	54,35 ± 11,65	56,63 ± 8,97
Máximo (mm)	45,10	45,25	43,50	45,90	82,50	82,50

Se probó si los datos obtenidos de cada población provenían de una distribución normal a través de la prueba de Kolmogorov, obteniéndose que las longitudes hocico-cloaca en machos y en hembras de *Rhinella beebei*, *Leptodactylus fuscus* así como de *Leptodactylus insularum* no se ajustaban a una distribución normal.

Se obtuvo a través de la prueba U de Mann-Whitney ($\alpha = 0,05$) que las diferencias entre las longitudes hocico-cloaca entre los machos y hembras de *Rhinella beebei* ($U = 160,50$; $p = 0,1745$) y de *Leptodactylus insularum* examinados no fueron significativas ($U = 660$; $p = 0,5137$), mientras que sí fueron significativas en *Leptodactylus fuscus* ($U = 491$; $p = 0,01423$).

Por último, se probó la homogeneidad de las varianzas con la prueba de Levene, obteniendo que los datos obtenidos de longitudes hocico-cloaca en cada población de cada especie de hospedador evaluado no provinieron de una distribución homocedástica. Esto se observa gráficamente en la figura 11 por la heterogeneidad de los datos y el número de valores *outliers* presentes en la representación del *box-plot*.

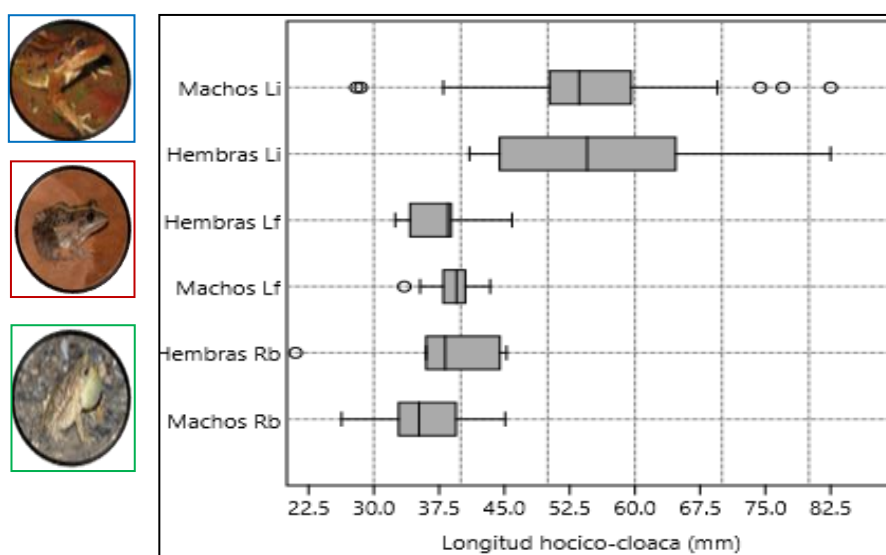


Figura 11. Diagramas de cajas y bigotes (*box-plot*) de la variable longitud hocico cloaca en milímetros de cada especie de hospedador discriminados por sexos. (Rb: *R. beebei*, Lf: *L. fuscus*, Li: *L. insularum*)

5.1.4 Porcentaje de infecciones helmínticas en las poblaciones. Relación con el sexo.

En la figura 12, se presentan el porcentaje de individuos infectados del total examinado por especie de hospedador: se observa en ella que *L. insularum* fue la especie de anuro hospedador que presentó mayor cantidad de individuos infectados (95,79% de los individuos revisados), seguido de *L. fuscus*, con 91,57% de los individuos infectados y por último, *R. beebei*, con 56,76% de los individuos infectados.

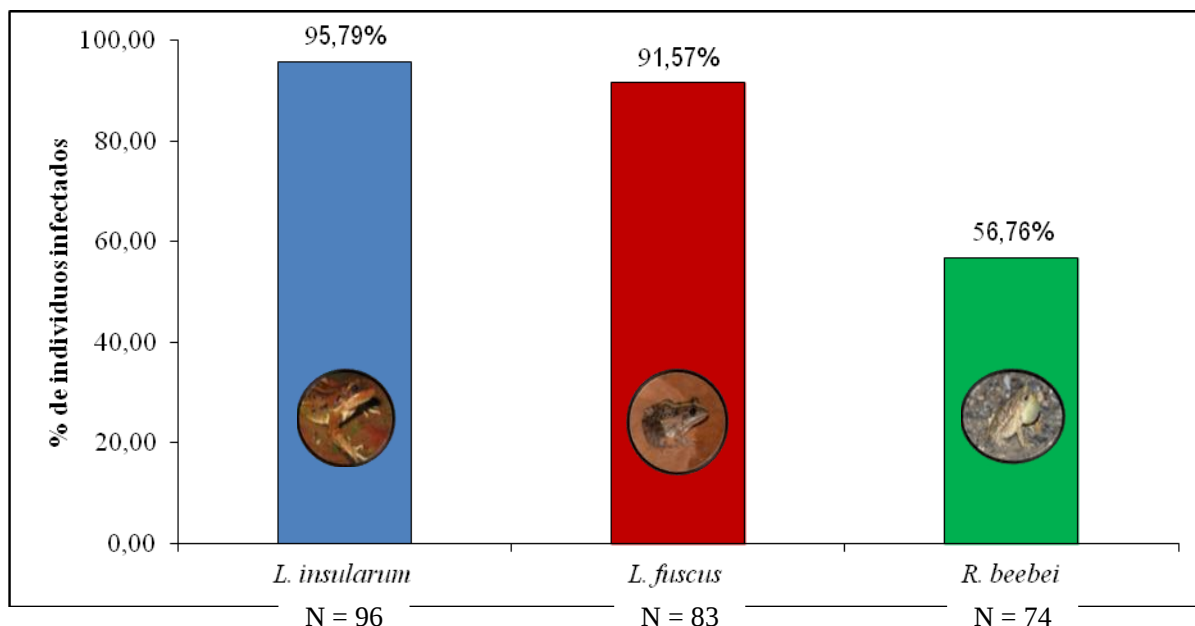


Figura 12. Porcentaje de individuos infectados por al menos una especie de helminto por especie de hospedador evaluado.

El porcentaje de individuos infectados y no infectados discriminados por sexo en cada especie de hospedador se presenta en la figura 13:

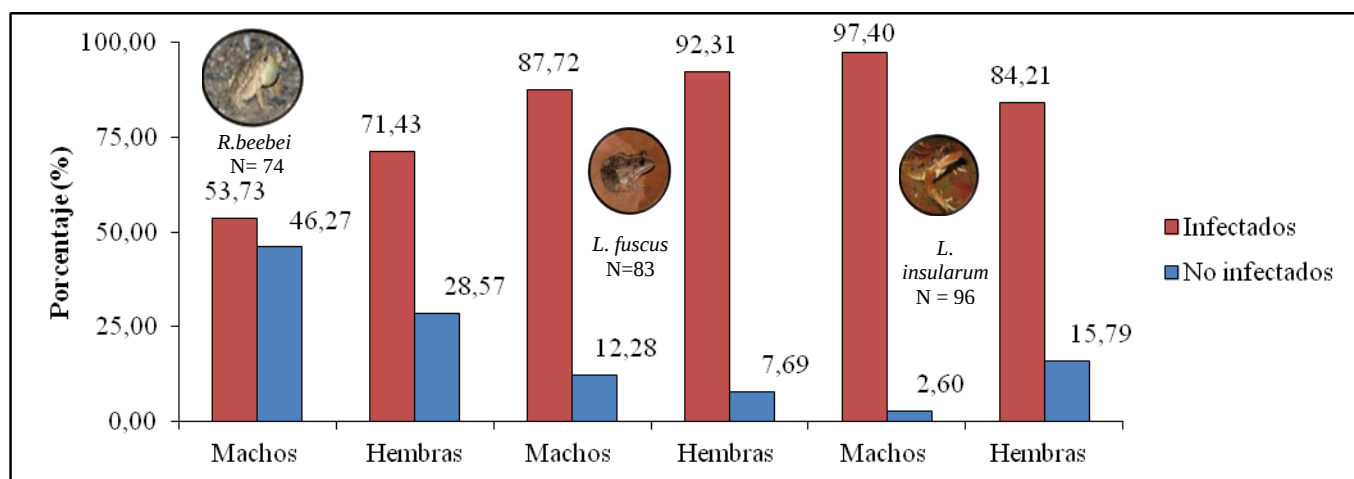


Figura 13 Proporción de ejemplares anuros infectados discriminados por especie y sexo en el Hato “La Iguana”, Estado Guárico.

En la figura 13 se observa que en ambos sexos, es mayor el porcentaje de individuos infectados que el de no infectados, siendo en los leptodactílidos, superiores los porcentajes de individuos infectados tanto en machos como en hembras que en la especie de bufonido estudiada, donde, por el contrario, el porcentaje de individuos no infectados en ambos sexos fue superior. En la tabla 7 se presentan los valores obtenidos de la prueba de independencia Ji-cuadrado realizada para probar la relación entre las variables categóricas sexo y condición del individuo (infectado/no infectado)

Tabla 7. Valores del estadístico ji-cuadrado (observado y critico) y valor de p asociado para prueba de independencia entre las variables sexo y condición

Especie de hospedador	Discrepancia (D)	χ^2 critico	Valor p	α	ϕ
<i>R. beebei</i>	0,803	3,84	0,370	0,050	0,100
<i>L. fuscus</i>	0,390		0,533		0,068
<i>L. insularum</i>	5,372		0,021		0,240

En esta tabla, se observa que tanto para las especies de hospedador *R. beebei* y *L. fuscus*, las variables sexo y condición son independientes obteniéndose valores de discrepancia 0,803 y 0,390 respectivamente, siendo ambos valores menores que el valor crítico de la distribución $X^2 = 3,84$, y, valores p asociados mayores en ambas especies de hospedador al nivel de significancia de la prueba ($\alpha = 0,05$).

Por otro lado y en oposición a las especies de hospedador antes mencionadas, en *L. insularum*, el valor de discrepancia (D= 5,372) obtenido es mayor al valor crítico de la distribución X^2 (3,84) y el valor p asociado (0,021) es menor al nivel de significancia de la prueba (0,05), por lo cual, la hipótesis nula de independencia de las variables es rechazada y la variable sexo y condición parecen estar relacionadas entre si en esta especie de hospedador.

5.2 HELMINTOS ENDOPARÁSITOS Y RELACIÓN CON SUS HOSPEDADORES

5.2.1 Proporciones de representatividad de los grupos. Número de especies:

En los anuros examinados, fueron identificadas 15 especies de helmintos en total, de las cuales: 10 especies (66,67%) eran pertenecientes al phylum Nematoda, cuatro especies (26,67%) al Phylum Platyhelminthes, siendo dos de ellas (13,33%) de la clase Cestoda, una (6,67%) de la clase Trematoda y una (6,67%) de la clase Monogenea. Por último, solo una especie (6,67%) correspondió al phylum Acanthocephala. Esto se muestra en la figura 14.

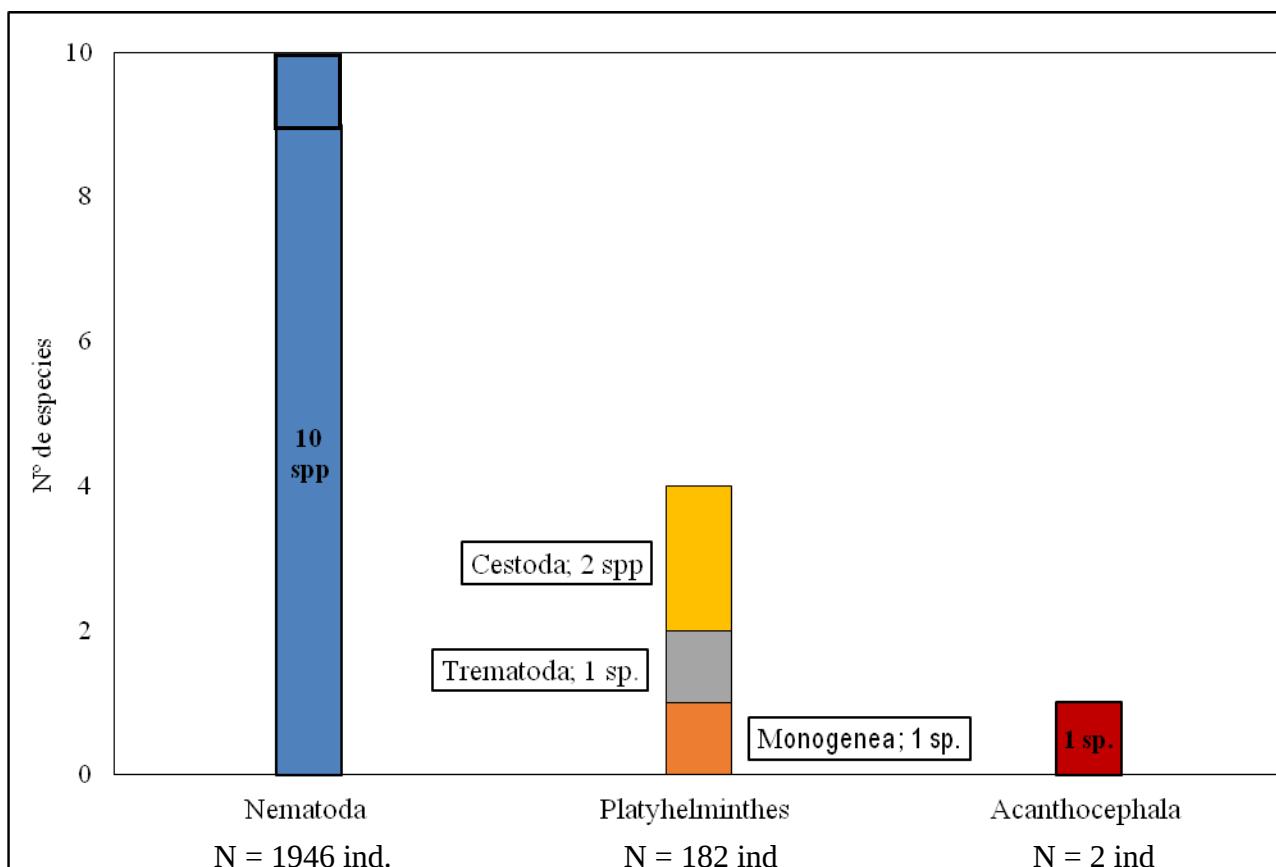


Figura 14. Número de especies de helmintos discriminadas por grupos taxonómicos en poblaciones de tres especies de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico.

En la figura 15, a continuación se muestran los porcentajes en que las especies de los grandes grupos de helmintos endoparásitos a nivel de Phylum (o clases dentro del Phylum) están representadas en cada especie de hospedador. El grupo de parásitos que presenta mayor cantidad de especies en las tres especies de hospedador es el Phylum Nematoda, el cual, representa más del 50% (4 especies en *R. beebei*, 5 especies en *L. fuscus* y 7 especies en *L. insularum*, respectivamente) de las especies de helmintos que se encontraron en cada hospedador.

Por otro lado, el Phylum Platyhelminthes, en sus distintas clases, se encontró en las tres especies de hospedador. En *R. beebei*, los platelmintos representaron el 28,58% (2 spp.) de las especies de helmintos endoparásitos: 14,29% (1 sp.) de la clase Monogenea y 14,29% (1 sp.) de la clase Cestoda. En *L. fuscus*, los platelmintos representan 25% (2 spp.) de las especies de helmintos albergadas, siendo las especies correspondientes a la clase Cestoda y por último, *L. insularum* presentó 12,50% (1 sp) de sus especies de helmintos endoparásitos representados por platelmintos de la clase Trematoda. El Phylum Acanthocephala solo se encontró presente en *R. beebei*, representando el 14,29% (1 sp.) de las especies de helmintos observadas en este hospedador.

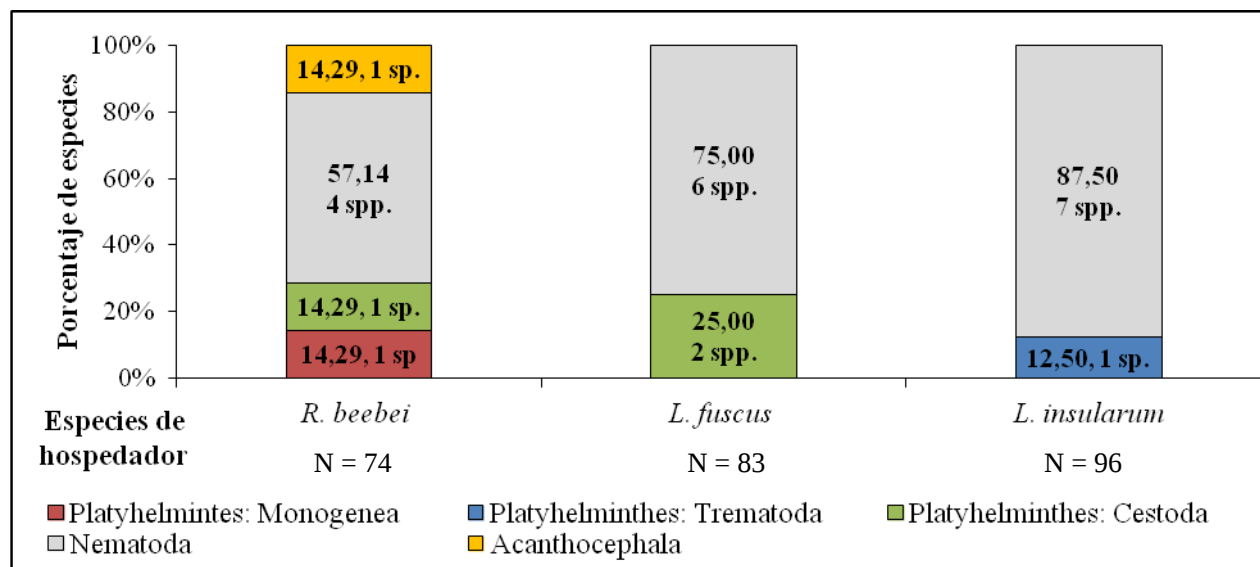


Figura 15. Proporción de helmintos endoparásitos en poblaciones de tres especies de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico.

5.2.2 Identificación de las especies de helmintos. Sitios de infección y estadios

De 15 especies encontradas, 13 pudieron ser identificadas hasta especie y listadas discriminando su sitio de ubicación en los hospedadores anuros y el estadio de desarrollo localizado (Tablas 8 y 9):

Tabla 8. Especies de helmintos endoparásitos propios de anuros identificados taxonómicamente y discriminados según su estadio de desarrollo y su ubicación en tres especies de anuros del hato “La Iguana”, Estado Guárico

Phylum	Clase	Orden	Familia	Especie	Sitio de infección	Estadio
Platyhelminthes	Cestoda	Cyclophyllidea	Nematotaeniidae	<i>Cylindrotaenia americana</i>	ID	Adultos
	Monogenea	Polyophistocothylea	Polystomatidae	<i>Polystoma</i> sp.	VU	Adulto
	Trematoda	Plagiorchiida	Plagiorchiidae	<i>Plagiorchis</i> sp.	ID	Adultos y meta cercarias*
Nematoda	Secernentea	Spirurida	Onchocercidae	<i>Ochoterenella</i> sp.	CC	Adultos
		Ascaridida	Cosmocercidae	<i>Cosmocerca</i> sp.	IG	Adultos y larvas
				<i>Aplectana</i> sp.	IG	Adultos y larvas
		Rhabditida	Rhabdiasidae	<i>Rhabdias</i> sp.	P	Adultos

Leyenda: ID: Intestino delgado, IG: Intestino grueso, CC: Cavidad del cuerpo, P: Pulmon, VU: Vejiga urinaria

Tabla 9. Especies de helmintos endoparásitos no propias de anuros identificados taxonómicamente y discriminados según su estadio de desarrollo y su ubicación en tres especies de anuros del hato “La Iguana”, Estado Guárico

Phylum	Clase	Orden	Taxón	Sitio	Estadio
Platyhelminthes	Cestoda	Pseudophyllidea	Diphyllobotridea	ID	Plerocercoides
Acantocephala	Archiacanthocephala	Oligoacanthorhynchida	<i>Oligoacanthorhynchus</i> sp.	CC	Cistacantos
Nematoda	Secernentea	Spirurida	<i>Agamospirura</i> sp.	ID	Quistes
			Familia Physalopteridae gen. sp.	IG	Larvas
			Superfamilia Acuaroiidea gen. sp.	IG	Larvas
		Ascaridida	<i>Raillietnema</i> sp.	IG	Adultos y larvas

Leyenda: ID: Intestino delgado, IG: Intestino grueso, CC: Cavidad del cuerpo

* Ver Apéndice III

5.2.3 Localización y distribución de los helmintos en el tubo digestivo de ejemplares preservados de anuros

En la figura 16, se muestra el número de especies de helmintos que ocuparon distintas localizaciones en los cuerpos de los hospedadores. Nueve (69,23%) de las trece especies de helmintos identificadas fueron encontrados como parásitos del tubo digestivo, donde 5 (38,46%) de ellas parasitaron el intestino grueso y 4 (30,77%) el intestino delgado. Las 4 especies (30,77%) restantes fueron encontradas parasitando la cavidad corporal de los hospedadores (2 especies, 15,38%), los pulmones (1 especie, 7,69%) y la vejiga urinaria (1 especie, 7,69%).

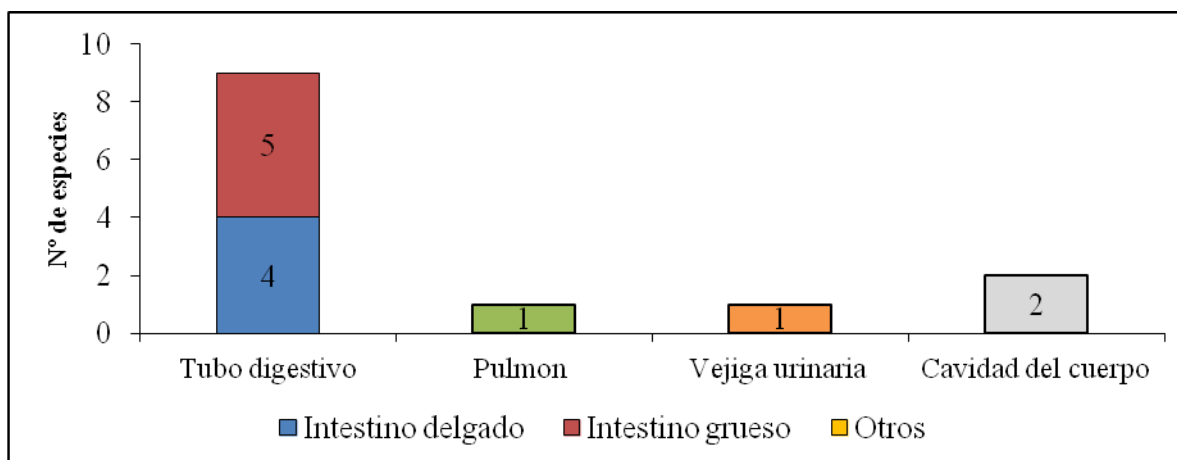


Figura 16. Abundancia de especies y localización de los helmintos encontrados en el tubo digestivo de subpoblaciones preservadas de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico.

En cuanto a la ubicación relativa de las especies de helmintos en las diferentes porciones del tubo digestivo de los anuros, se presenta el siguiente diagrama (Figura 17):

Los platelmintos *C. americana*, presente en *R. beebei* (n= 128 individuos) y *L. fuscus* (n= 25 individuos), y *Plagiorchis* sp. (n= 25 individuos) presente en *L.insularum*, ocuparon el intestino delgado anterior. Los nemátodos que ocuparon el intestino variaron su ubicación de acuerdo a la especie de hospedador en la cual fueron encontradas. En *R.beebei*, se observó a los nemátodos del genero *Cosmocerca* (n= 305 individuos) y *Aplectana* (n= 15 individuos) en el intestino delgado posterior e intestino grueso, mientras que en *L. fuscus*, *Cosmocerca* sp. (n = 493 individuos) ocupó la porción media del intestino delgado. En *L. insularum*, los nemátodos del género *Cosmocerca* (n = 418 individuos) y *Aplectana* (n = 306 individuos), antes mencionados, también se hallaron junto a nemátodos del genero *Oswaldocruzia* (n = 62 individuos), ocupando igualmente la porción media del intestino delgado, e incluso, la porción anterior, en ausencia de *Plagiorchis* sp

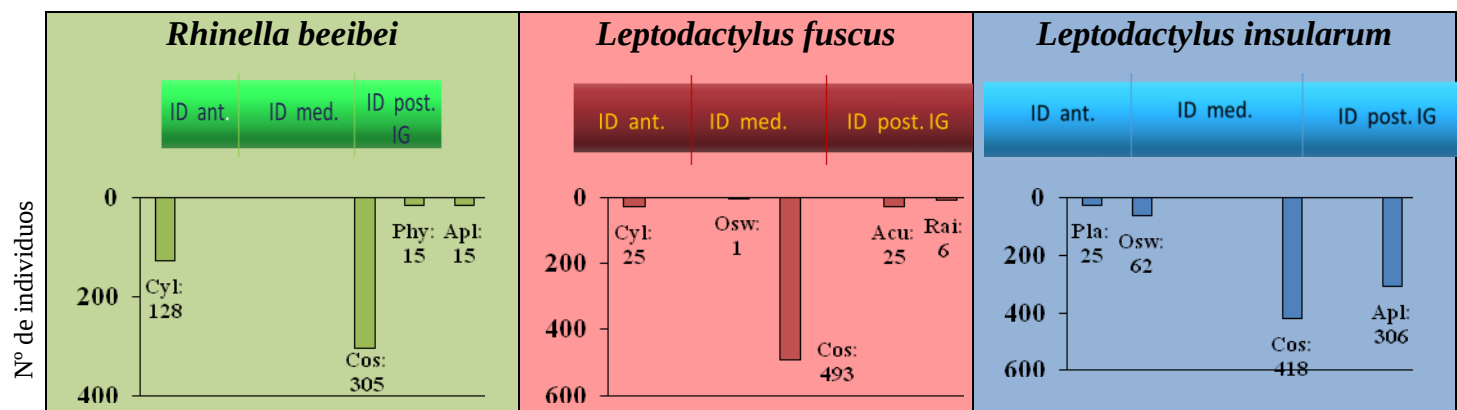


Figura 17: Distribución relativa de helmintos y numero de individuos de cada especie en las diferentesregiones del tubo digestivo de anuros preservados, provenientes del hato “La Iguana”, Estado Guárico las especies de hospedador evaluadas: Dividiéndolo en tres secciones: **ID ant** (Intestino delgado anterior), **ID med:** (Intestino delgado medio) e **ID post-IG:** Intestino delgado posterior-Intestino grueso. (**Cos:** *Cosmocerca* sp., **Apl:** *Aplectana* sp., **Cyl:** *Cylindrotaenia americana*, **Pla:** *Plagiorchis* sp. **Osw:** *Oswaldocruzia* sp., **Och:** *Ochoterenella* sp, **Phy:** Larvas de la familia Physalopteridae, **Acu:** Larvas de la superfamilia Acuaroiidea, **Rai:** *Raillietnema* sp.).

Las larvas de nematodos observadas en los hospedadores siempre ocuparon el intestino grueso y la ampolla rectal.

De todas las especies de helmintos identificadas, 35,71% de ellas fueron encontradas en estadio adulto, mientras que 41,43% de las mismas fueron encontradas tanto en estadio adulto como en estadio larval. Por otro lado, el 35,71% de las especies identificadas solo se presentaron en estadio larval. En la figura 18 se muestra la representación gráfica dela proporción de grupos de helmintos endoparásitos y su estadio de vida en las distintas especies de hospedador.

La especie de hospedador que presentó el mayor porcentaje de sus especies de helmintos en estadio adultos exclusivamente, así como estadios adultos y larval simultáneamente fue *L. insularum*. En esta especie de hospedador, de las especies de nematodos que albergo, 37,50% fueron encontrados solo en estadio adulto, 25% en estadios tanto adulto como larval y 25% solo en estadio larval. Por otro lado, *Leptodactylus fuscus* fue la especie de hospedador que presentó mayor cantidad de especies de nematodos en estadio larval exclusivamente (37,50%)

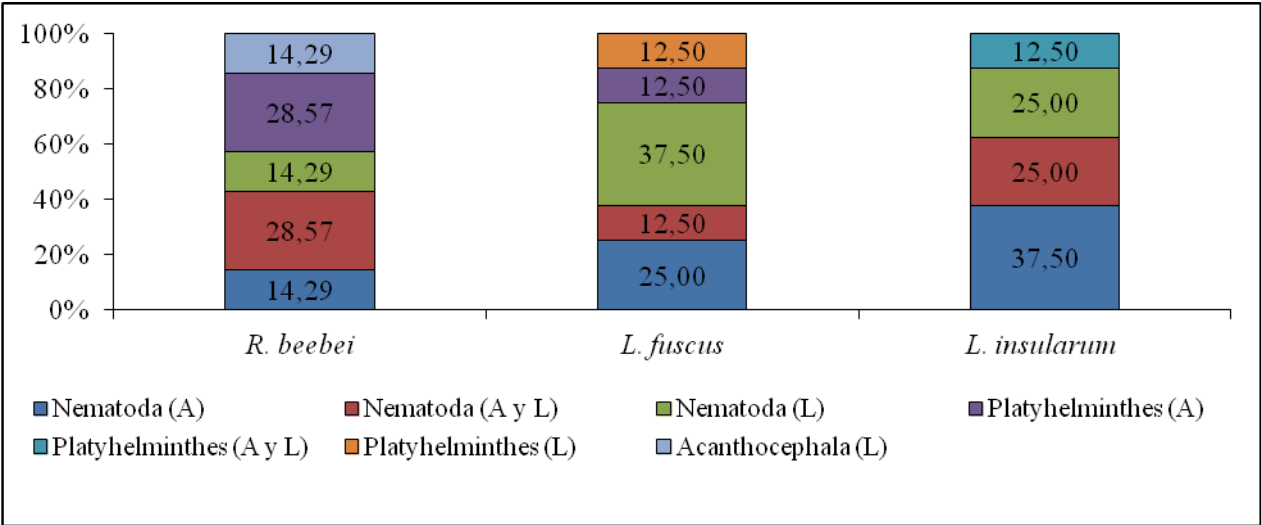


Figura 18: Porcentaje de las especies de helmintos endoparásitos de los distintos phyla encontrados en el tubo digestivo de poblaciones de anuros del Hato “La Iguana”, Estado Guárico.

5.2.4 Índices parasitológicos cuantitativos de las poblaciones de helmintos en las especies de hospedador del Hato “La Iguana”

En las siguientes tablas (Tablas 10, 11 y 12), se presentan los valores de los índices parasitológicos cuantitativos para cada población de helmintos de las especies identificadas en *R.beebei*, *L. fuscus* y *L. insularum*:

Tabla 10. Índices parasitológicos cuantitativos correspondientes a las poblaciones de cada especie de helminto endoparásito identificada en *Rhinella beebei* (N = 74)

Especie de helminto	Prevalencia (P; %)	Densidad absoluta (DA; N° de helmintos/hospedador)	Densidad relativa (DR; N° de helmintos/hospedador infectado)
<i>Cosmocerca</i> sp.	88,10 %	4,12	7,26
<i>Cylindrotaenia americana</i>	61,90 %	1,72	3,02
<i>Rhabdias</i> sp.	30,95 %	0,20	0,36
Larvas de la familia Physalopteridae	14,29 %	0,59	1,05
<i>Aplectana</i> sp.	4,76 %	0,20	0,36
<i>Polystoma</i> sp.	2,38 %	0,01	0,02

<i>Oligoacanthorhynchus</i> sp.	2,38 %	0,03	0,05
------------------------------------	--------	------	------

A continuación, en la tabla 14, se muestran los índices parasitológicos cuantitativos de cada población de helmintos endoparásitos identificada en *L. fuscus*:

Tabla 11. Índices parasitológicos cuantitativos correspondientes a las poblaciones de cada especie de helminto endoparásito identificada en *Leptodactylus fuscus* (N= 83)

Especie de helminto	Prevalencia (P; %)	Densidad absoluta (DA; N° de helmintos/hospedador)	Densidad relativa (DR; N° de helmintos/hospedador infectado)
<i>Cosmocerca</i> sp.	90,91	5,94	6,40
<i>Cylindrotaenia americana</i>	22,08	0,30	0,32
Larvas plerocercoides de Diphylobothridea	6,49	0,06	0,06
<i>Rhabdias</i> sp.	6,49	0,06	0,06
<i>Raillietnema</i> sp.	6,49	0,30	0,32
Larvas de superfamilia Acuaroiidea	2,60	0,07	0,08
Larvas de Oxyurata	2,60	0,10	0,10
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	1,30	0,01	0,01

Tabla 12. Índices parasitológicos cuantitativos correspondientes a las poblaciones de cada especie de helminto endoparásito identificada en *Leptodactylus insularum* (N= 96)

Especie de helminto	Prevalencia (P; %)	Densidad absoluta (Da; N° de helmintos/hospedador)	Densidad relativa (Dr; N° de helmintos/hospedador infectado)
<i>Cosmocerca</i> sp.	75,00	4,35	4,60
<i>Rhabdias</i> sp.	29,35	0,58	0,62
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	28,26	0,65	0,68
<i>Aplectana</i> sp.	16,30	3,19	3,36
<i>Plagiorchis</i> sp.	12,09	0,25	0,26
<i>Ochoterenella</i> sp.	11,96	0,16	0,17
Quistes de <i>Agamospirura</i> sp.	5,43	0,04	0,04
Larvas Oxyurata	4,35	0,11	0,12

5.2.5 Distribución de las poblaciones de helmintos endoparásitos en la población de cada especie de hospedador del Hato “La Iguana”

En las tablas 13, 14 y 15 se presentan los valores del índice de dispersión (ID) y del coeficiente de agregación parasitaria (K) para las tres especies de hospedador evaluadas:

Tabla 13. Índices de dispersión y coeficiente de agregación parasitaria para las poblaciones de helmintos endoparásitos identificadas en *Rhinella beebei* (N=74)

Especie de helminto	ID	Distribución	K	Disposición
<i>Cylindrotaenia americana</i>	5,61	Binomial negativa	0,66	Contagiosa
<i>Rhabdias</i> sp.	0,93	Normal	-5,23	Regular
<i>Aplectana</i> sp.	7,35	Binomial negativa	0,06	Contagiosa
<i>Cosmocerca</i> sp.	12,50	Binomial negativa	0,63	Contagiosa
Larvas de la familia Physalopteridae	7,91	Binomial negativa	0,15	Contagiosa

Tabla 14. Índices de dispersión y coeficiente de agregación parasitaria para las poblaciones de helmintos endoparásitos identificadas en *Leptodactylus fuscus* (N=83)

Especies de helminto	ID	Distribución	K	Disposición
Larva plerocercoides de Diphylobothridea	0,95	Normal	-1,23	Regular
<i>Cylindrotaenia americana</i>	1,58	Binomial negativa	0,56	Contagiosa
<i>Rhabdias</i> sp.	0,95	Normal	-1,23	Regular
<i>Raillietnema</i> sp.	8,87	Binomial negativa	0,04	Contagiosa
<i>Cosmocerca</i> sp.	9,21	Binomial negativa	0,78	Contagiosa
Larvas de la superfamilia Acuatiroidea	4,31	Binomial negativa	0,02	Contagiosa
Larvas Oxyurata	6,23	Binomial negativa	0,02	Contagiosa

Tabla 15. Índices de dispersión y coeficiente de agregación parasitaria para las poblaciones de helmintos endoparásitos identificadas en *Leptodactylus insularum* (N= 96)

Especies de helminto	ID	Distribución	K	Disposición
<i>Plagiorchis</i> sp.	2,51	Binomial negativa	0,17	Contagiosa
<i>Cosmocerca</i> sp.	8,23	Binomial negativa	0,64	Contagiosa
<i>Ochoterella</i> sp.	2,33	Binomial negativa	0,12	Contagiosa
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	3,32	Binomial negativa	0,29	Contagiosa
<i>Rhabdias</i> sp.	2,30	Binomial negativa	0,47	Contagiosa
<i>Aplectana</i> sp.	36,90	Binomial negativa	0,094	Contagiosa
Quistes de <i>Agamospirura</i> sp.	0,97	Binomial negativa	-1,32	Regular
Larvas Oxyurata	4,75	Binomial negativa	0,032	Contagiosa

En *R. beebei*, *L. fuscus* y *L. insularum*, la mayoría de las poblaciones de las especies de helmintos endoparásitos encontradas presentaron una distribución binomial negativa y, junto a esta, mantuvieron una dispersión contagiosa dentro de las poblaciones de los hospedadores. En la población de *R. beebei*, así como en la de *L.fuscus*, los nemátodos de la especie *Rhabdias* sp. presentaron distribución normal y disposición regular en la población de hospedadores, mientras que en *Leptodactylus insularum*, esta si mantuvo una distribución binomial negativa.

Otras especies que presentaron distribución normal o disposición regular en la población de hospedadores a los cuales infectaba fueron las larvas plerocercoides de Diphyllbothridea en *L. fuscus* y los quistes de *Agamospirura* sp. en *L. insularum*.

5.2.6 Número de anuros con infecciones mono, bi-, tri- y poliparasíticas en ejemplares preservados del Hato “La Iguana”

En las figuras 19, 20 y 21 se muestran el número de infecciones monoparasíticas, bi-, tri- y poliparasíticas que se reportaron en cada especie de hospedador examinado:

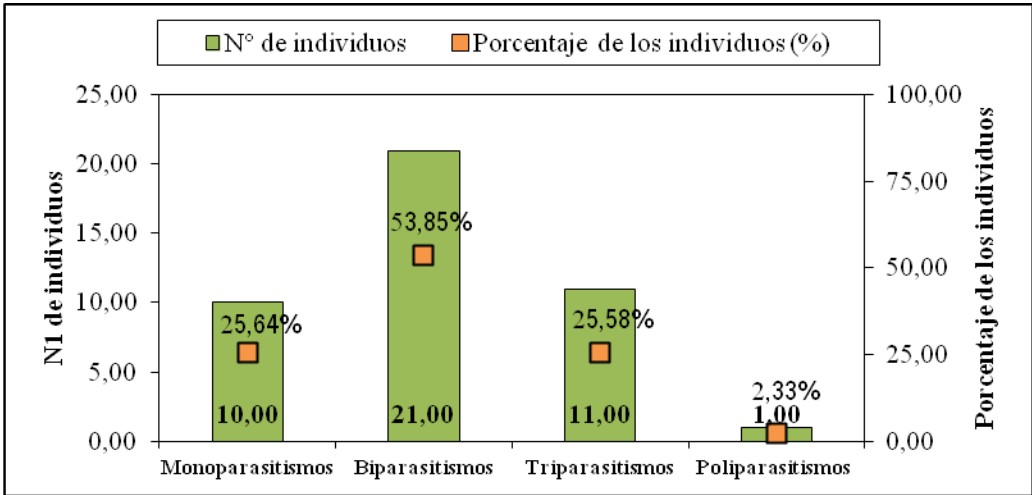


Figura 19: Número de infecciones mono, bi tri y poliparasíticas en la población de *Rhinella beebei* (N = 74)

En *R. beebei* (figura 19), el 53,85% de los ejemplares estudiados presentaron comobiparasitismo mas frecuente la infección conjunta de *C. americana* y *Cosmocerca* sp. A este tipo de infección, le siguieron en términos porcentuales y de número de individuos las infecciones triparasiticas y monoparasíticas con 11 (25,58% del total de los individuos) y 10 (23,25% del total de los individuos infectados) individuos respectivamente. Por último las infecciones poli parasíticas fueron presentadas por el menor número de individuos de la población de hospedadores de esta especie (1 individuo, 2,33% de los individuos totales examinados). En ambas especies de leptodactilidos (*L. insularum* en la figura 20 y *L. fuscus* en la figura 21) las infecciones monoparasíticas fueron presentadas por un número mayor individuos (44 individuos, 48,35% de los individuos totales en *L. insularum* y

55 individuos, 71,43% de los individuos totales en *L. fuscus*). El resto de los tipos de infección presentaron menor número de individuos, siempre de forma decreciente.

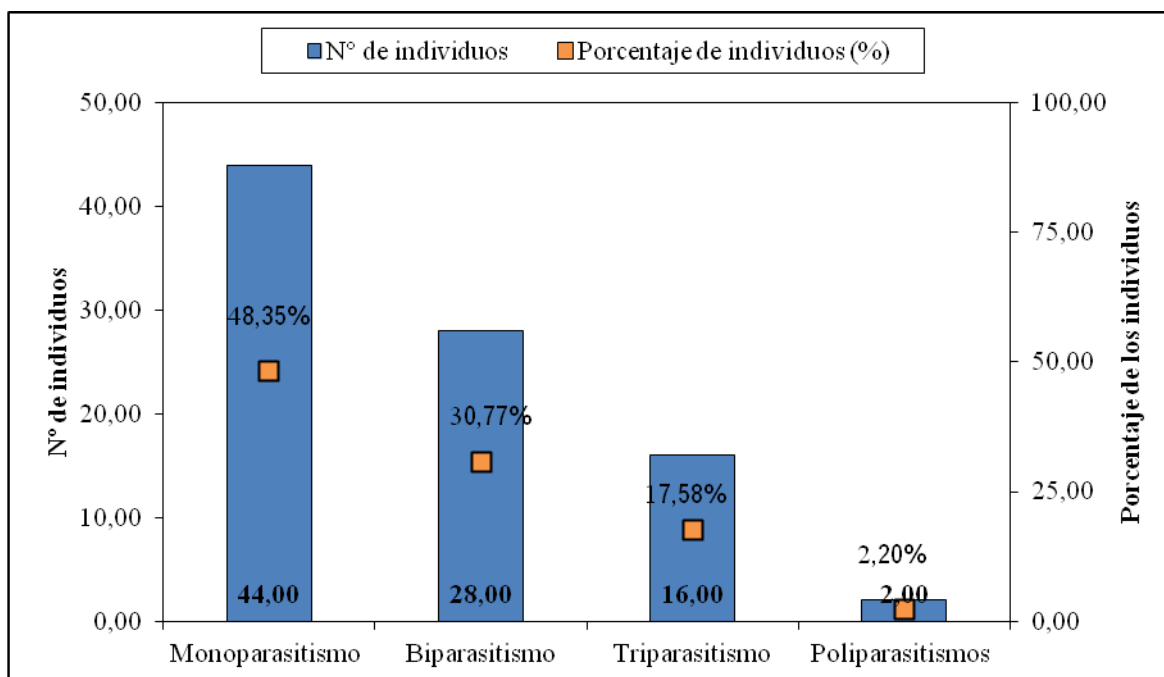


Figura 20: Número de infecciones mono, bi tri y poliparasíticas en la población de *Leptodactylus insularum* (N= 96)

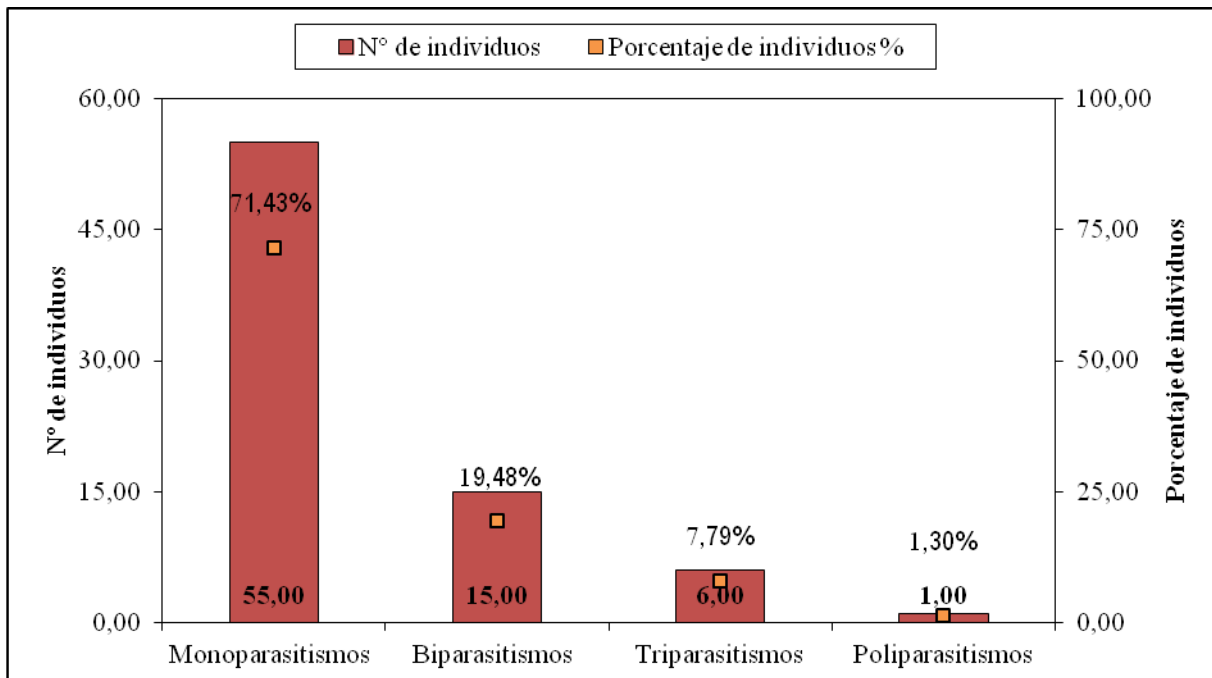


Figura 21: Número de infecciones mono, bi tri y poliparasíticas en la población de *Leptodactylus fuscus* (N = 83)

5.2.7 Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en las poblaciones de anuros hospedadores

En las figuras 22, 23 y 24, son graficados los valores de la frecuencia (F) para cada especie de helminto endoparásito en cada especie de hospedador. En *R. beebei*, la especie de helminto más frecuente fue *Cosmocerca* sp, (54,92 %),seguida de *C. americana*,(24,95%) . Las larvas de la familia Physalopteridae por su parte, presentaron una frecuencia de 8,64 %. Las especies de *Rhabdias* sp. y *Aplectana* sp. tuvieron el mismo valor de frecuencia (2,95%), *Oligoacanthorhynchus* sp. y *Polystoma* sp. tuvieron valores de frecuencia 0,39 % y 0,20 % respectivamente. (Figura 22)

En *L. fuscus*, la especie de helminto más frecuente fue *Cosmocerca* sp. que presentó un valor de frecuencia de 86,60 %, *C. americana* presento una frecuencia menor (4,40%) con respecto a la presentada en *R. beebei* (24,95%). *Raillietnema* sp presentó el mismo valor de frecuencia que *C. americana* (4,40 %)(?). Las larvas de Oxyurata y de Acuaroiidea, tuvieron frecuencias de 1,41 y 1,06 respectivamente, plerocercoides de Diphyllbothridea y *Rhabdias* sp. presentaron igual frecuencia (0,88%), *Oswaldocruzia* sp, fue la especie de helminto de menor frecuencia (0,18%). (Figura 23)

En *L.s insularum*, la especie de helminto más frecuente volvió a ser *Cosmocerca* sp. el cual, presente como valor de frecuencia 46,65 %, mientras que *Aplectana* sp. presentó como valor de frecuencia 34,15 %. Por otro lado, *Oswaldocruzia* sp. y *Rhabdias* sp. presentaron igual valor de frecuencia (6.25%), mientras que otras especies como *Plagiorchis* sp. y *Ochoterenella* sp. tuvieron valores de frecuencia de 2,68 % y 1,67 % respectivamente. Otras especies como larvas de Oxyurata y quistes de *Agamospirura* presentaron frecuencias de 1,23 % y 0,45 % respectivamente. (Figura 24)

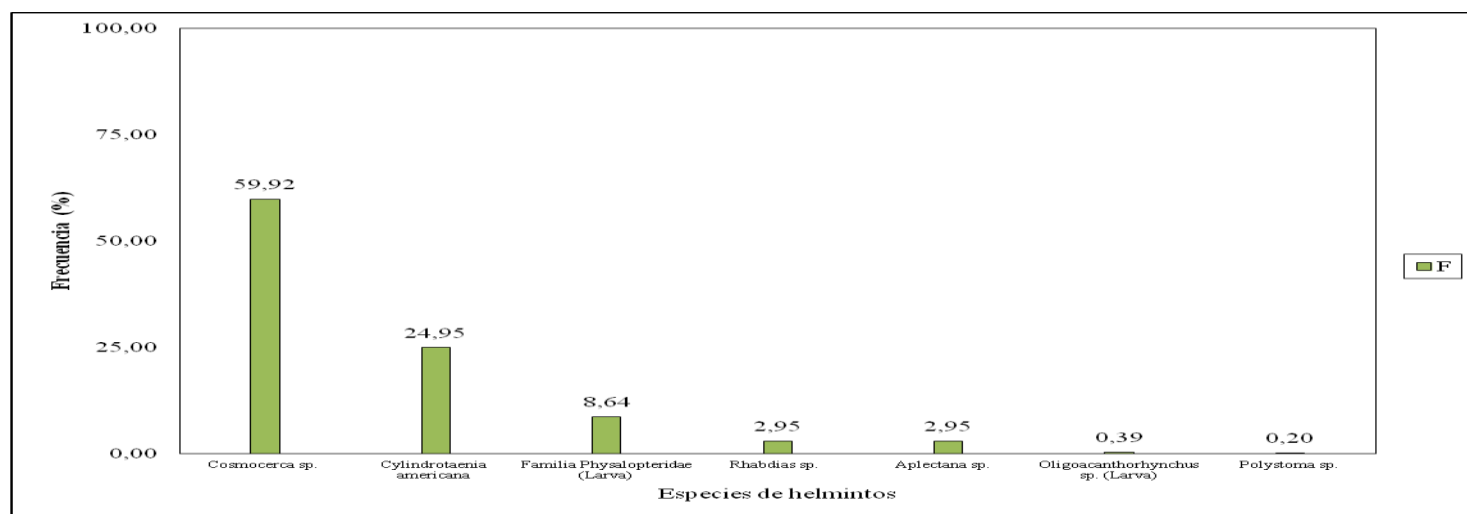


Figura 22: Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en *Rhinella beebei* (N = 74)

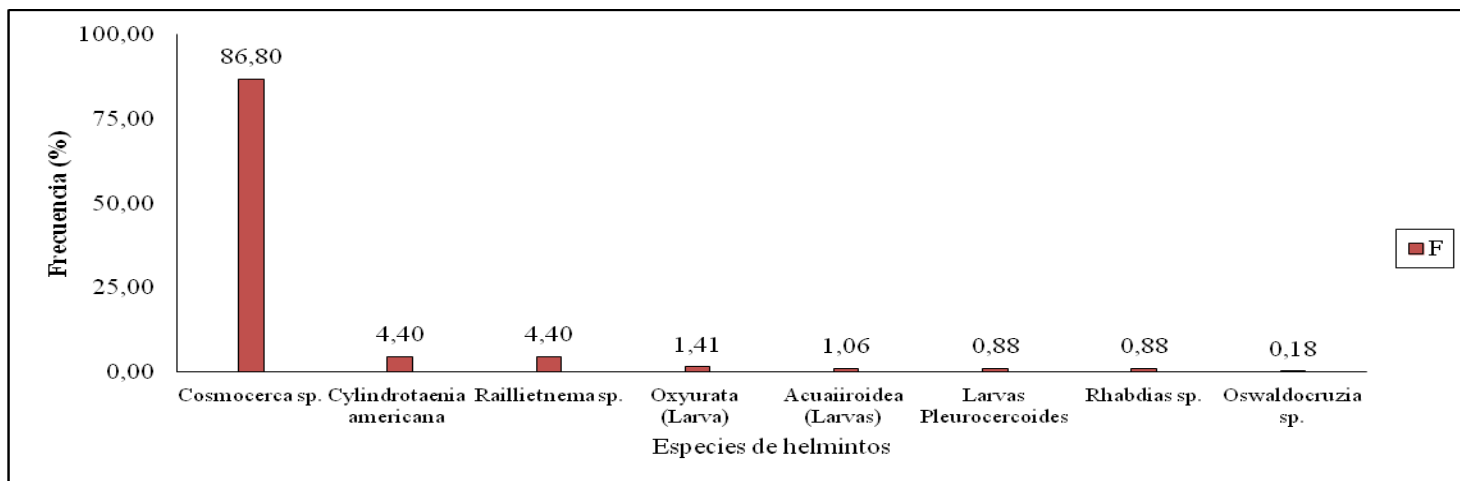


Figura 23: Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en *Leptodacylus. fuscus* (N= 83)

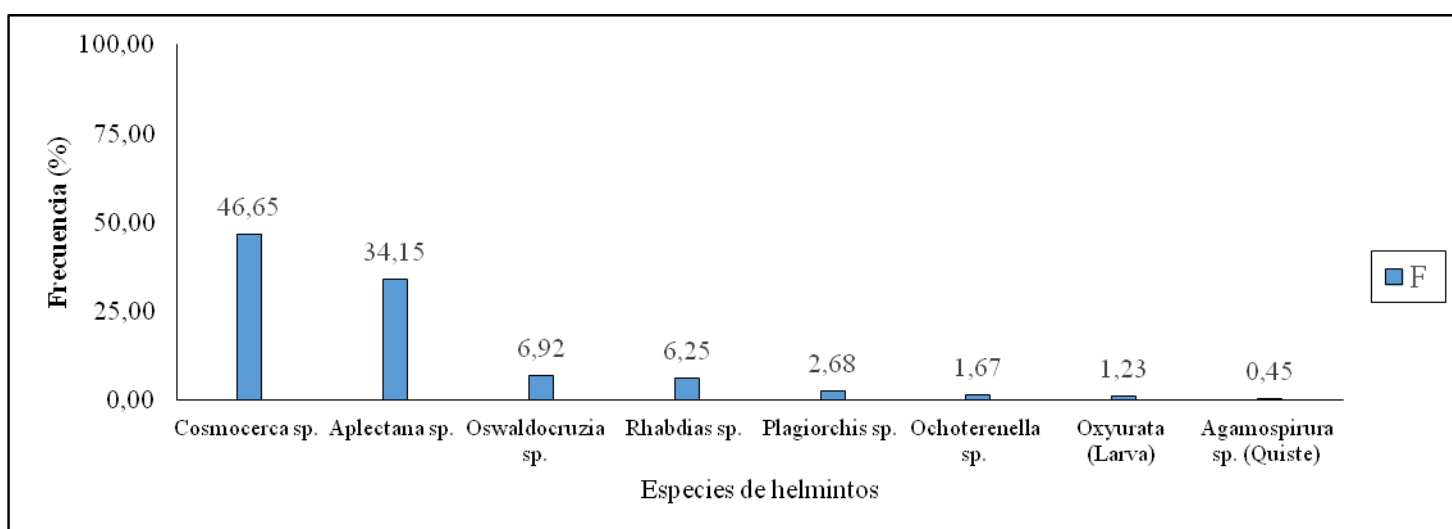


Figura 24: Frecuencia de las especies de helmintos endoparásitos en *L. insularum*. (N= 96)

5.2.8 Papel ecológico de las especies de helmintos endoparásitos en las especies de hospedador.

En las tablas 16, 17 y 18 se presentan los índices de infección (ii) resultantes por cada especie de helmintos endoparásito y la clasificación que corresponde a cada una de ellas según los criterios de Guerrero, (1996) y Bush y Holmes; (1986) en cada especie de hospedador.

Bajo el criterio de clasificación de especies parasitas según el índice de infección, la comunidad de helmintos endoparásitos de *R. beebei*, estuvo dominada por dos especies: *Cosmocerca* sp. (ii= 3,63) y *C. americana* (ii = 1,06). Por su parte, *Rhabdias* sp. (ii = 0,063), *Aplectana* sp (ii= 0,085). y las larvas de la familia Physalopteridae (ii= 0,010) fueron especies subdominantes en la comunidad, mientras que cistacantos de *Oligoacanthorhynchus* sp. (ii= 0,00064) y *Polystoma* sp. (ii= 0,00032) fueron especies accesorias.

En *L. fuscus*, coincidió que la especie dominante fue *Cosmocerca* sp. ($ii = 5,40$), mientras que las especies subdominantes fueron *C. americana* ($ii = 0,067$) y *Raillietnema* sp. ($ii = 0,020$). Cabe destacar, el cambio de papel ecológico de *C. americana* en la comunidad de *L. fuscus* (subdominante) con respecto a la de *R. beebei*, donde era una especie dominante. Por último, las especies accesorias de la comunidad fueron *Rhabdias* sp. ($ii = 0,0040$), *Oswaldocruzia* sp. ($ii = 0,00016$), larvas de la superfamilia Acuaroiidea ($ii = 0,0019$), larvas de Oxyurata ($ii = 0,0025$) y las larvas plerocercoides de Diphylobothridea ($ii = 0,0040$).

Por último, en *L. insularum*, la comunidad fue nuevamente dominada por *Cosmocerca* sp. ($ii = 3,26$). Por otro lado, esta especie de hospedador fue la que presentó mayor cantidad de especies subdominantes, que fueron *Aplectana* sp. ($ii = 0,52$) *Rhabdias* sp. ($ii = 0,18$), *Oswaldocruzia* sp. ($ii = 0,17$), *Plagiorchis* sp. ($ii = 0,030$), *Ochoterenella* sp. ($ii = 0,019$). También, *Leptodactylus insularum* fue la especie de hospedador que presentó el menor número de especies accesorias en la comunidad (quistes de *Agamospirura* sp. ($ii = 0,0050$) y larvas de Oxyurata ($ii = 0,0023$).

El logaritmo del índice de infección en función de cada especie de helminto parásito encontrado, en cada especie de hospedador se visualiza en la figura 25:

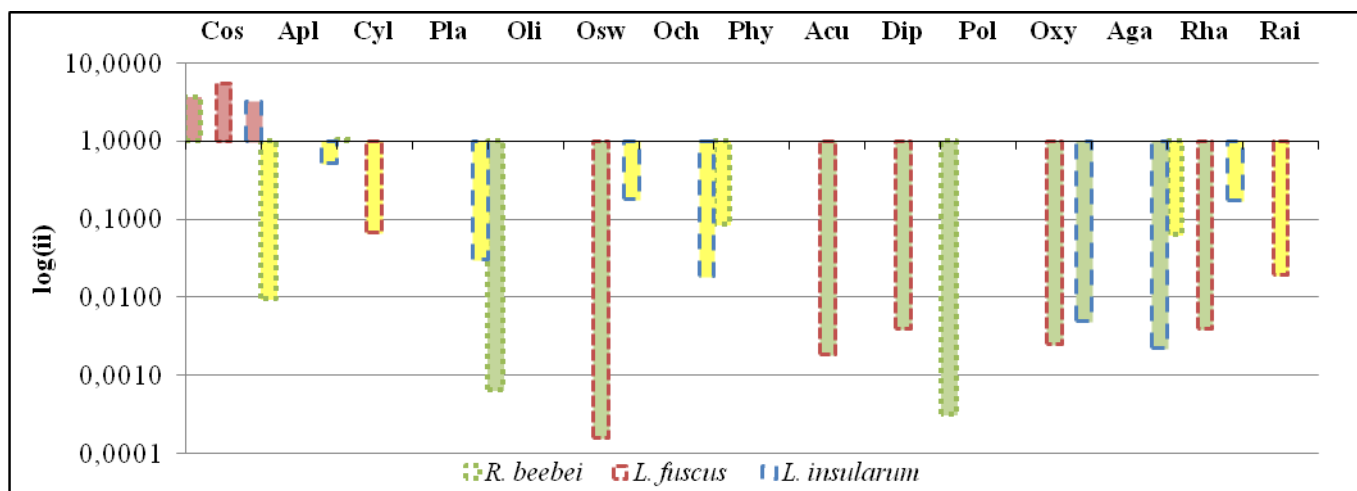


Figura 25: Papel ecológico de cada especie de helminto endoparásito en cada especie de hospedador (barras rojas: especies dominantes, barras amarillas: especies subdominantes, barras verdes: especies accesorias). Nótese las diferencias en el tamaño de las barras y que estas son logarítmicas. (**Leyenda:** Cos: *Cosmocerca* sp., Apl: *Aplectana* sp., Cyl: *Cylindrotaenia americana*, Pla: *Plagiorchis* sp., Oli: *Oligoacanthorrhynchus* sp., Osw: *Oswaldocruzia* sp., Och: *Ochoterenella* sp., Phy: Larvas de la familia Physalopteridae, Acu: Larvas de la superfamilia Acuaroiidea, Dip: Larvas plerocercoides de Diphylobothridea, Pol: *Polystoma* sp. Oxy: Larvas de Oxyurata, Aga: Quistes de *Agamospirura* sp., Rha: *Rhabdias* sp., Rai: *Raillietnema* sp.).

Al comparar el criterio del índice de infección diseñado por Guerrero (1996) como criterio de categorización de las especies en la comunidad con el criterio core-satellite de Bush y Holmes (1986) basado únicamente en la prevalencia de cada especie de helminto en la comunidad, la asignación de categorías equivalentes en cada

especie (central-dominante, secundaria-subdominante, satélite-accesoria) no difirió significativamente entre ambas metodologías.

Tabla 16. Papel ecológico de cada especie de helminto en *Rhinella beebei* como hospedador

Especie	<i>Cosmocerca</i> sp.	<i>C. americana</i>	<i>Rhabdias</i> sp.	Fam. Physalopteridae (larvas)	<i>Aplectana</i> sp.	<i>Oligoacanthorhynchus</i> sp. (larvas)	<i>Polystoma</i> sp.
ii	3,63	1,06	0,063	0,085	0,010	0,00064	0,00032
Papel ecológico <i>sensu</i> Guerrero, (1996)	<i>Dominantes (D)</i>		<i>Subdominantes (SD)</i>			<i>Accesorias (A)</i>	
P	88,10 %	61,90 %	30,95 %	14,29 %	4,76 %	2,38 %	2,38 %
Clasificación <i>sensu</i> Bush y Holmes, (1986)	<i>Especies centrales</i>		<i>Especies secundarias</i>		<i>Especies satélites</i>		

Tabla 17. Papel ecológico de cada especie de helminto en *Leptodactylus fuscus* como hospedador

Especie	<i>Cosmocerca</i> sp.	<i>C. americana</i>	<i>Raillietnema</i> sp.	<i>Plerocercoides</i> <i>Diphyllbothridea</i>	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Oxyurata</i> (larvas)	<i>Acuaroidea</i> (larvas)	<i>Oswaldocruzia</i> sp.
ii	5,40	0,067	0,020	0,0040	0,0040	0,0025	0,0019	0,00016
Papel ecológico <i>sensu</i> Guerrero, (1996)	<i>Dominantes (D)</i>	<i>Subdominantes (SD)</i>		<i>Accesorias (A)</i>				
P	90,91%	22,08 %	6,49 %	6,49%	6,49%	2,60%	2,60%	1,30%
Clasificación <i>sensu</i> Bush y Holmes, (1986)	<i>Especie central</i>	<i>E. Secundaria</i>	<i>Especies satélites</i>					

Tabla 18. Papel ecológico de cada especie de helminto en *Leptodactylus insularum* como hospedador

Especie	<i>Cosmocerca</i> sp.	<i>Aplectana</i> sp.	<i>Oswaldocruzia</i> sp.	<i>Rhabdias</i> sp.	<i>Plagiorchis</i> sp.	<i>Ochoterella</i> sp.	<i>Agamospirura</i> sp. (quistes)	<i>Oxyurata</i> (larvas)
ii	3,26	0,52	0,18	0,17	0,030	0,019	0,0023	0,0050
Papel ecológico <i>sensu</i> Guerrero, (1996)	<i>Dominantes (D)</i>	<i>Subdominantes (SD)</i>					<i>Accesorias (A)</i>	
P	75,00%	16,30 %	28,26 %	29,35%	12,09 %	11,96 %	5,43%	4,96%
Clasificación <i>sensu</i> Bush y Holmes, (1986)	<i>Especie central</i>	<i>Especies secundarias</i>					<i>Especies satélites</i>	

5.3 ESTRUCTURA COMUNITARIA: SIMILITUDES Y DIFERENCIAS ENTRE ESPECIES DE HOSPEDADORES

5.3.1 Infracomunidades de helmintos en cada especie de hospedador

R. beebei fue la especie de hospedador que a nivel infracomunitario, presentó mayor riqueza ($S = 2,05 \pm 0,76$ especies de helmintos/hospedador), diversidad ($H' = 0,51 \pm 0,36$), equidad ($J' = 0,61 \pm 0,38$) y menor dominancia ($\lambda = 0,67 \pm 0,22$). *L. insularum*, por su parte, fue la segunda especie de hospedador que albergó mayor riqueza ($S = 1,77 \pm 0,90$), diversidad ($0,33 \pm 0,49$), equidad ($0,37 \pm 0,41$) y mayor dominancia ($0,88 \pm 0,80$). Por último, *L. fuscus* resultó ser la especie de hospedador con menor cantidad de especies de helmintos por hospedador ($1,39 \pm 0,69$), mientras que fue la especie que presentó la diversidad ($0,15 \pm 0,28$) y equidad ($0,10 \pm 0,17$) más baja y la mayor dominancia ($0,91 \pm 0,18$). Esto se observa gráficamente en la figura 26:

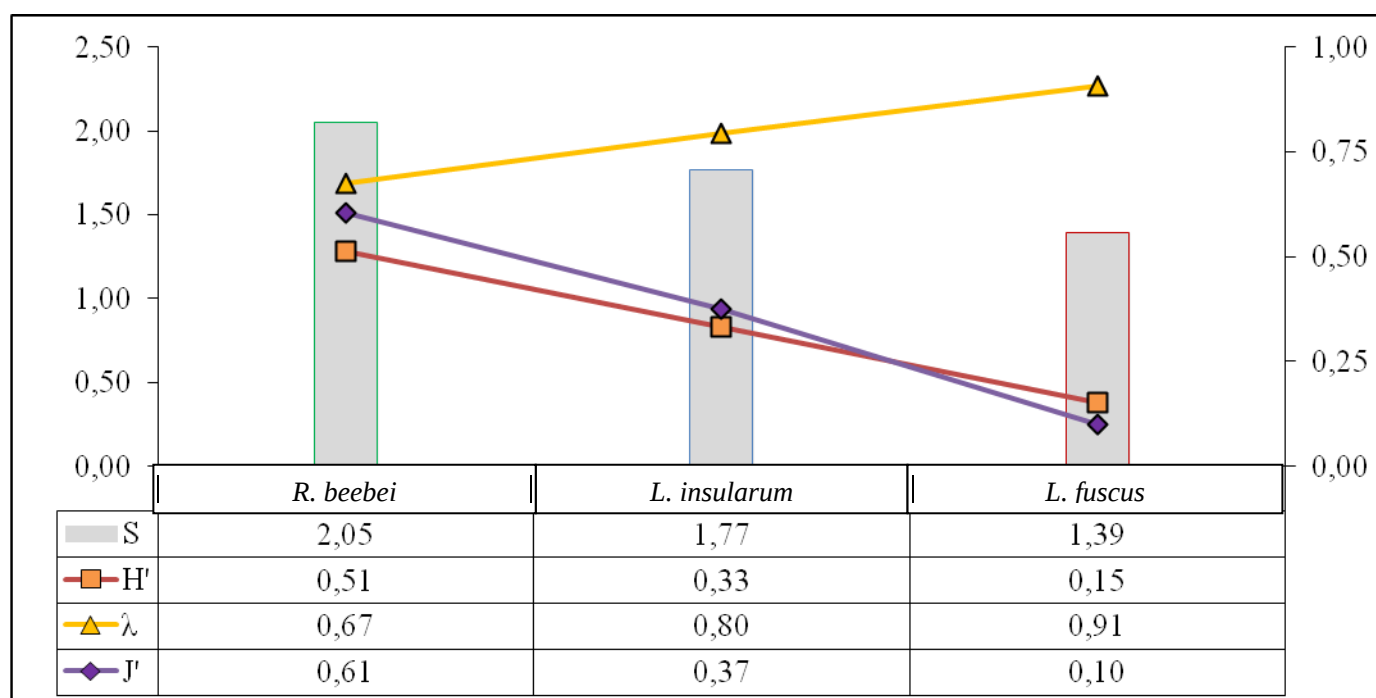


Figura 26: Valores de riqueza, índice de diversidad de Shannon (H'), índice de dominancia de Simpson (λ) e índice de Pielou (J') a nivel infracomunitario por especie de hospedador.

5.3.2 Curvas de acumulación de especies

En la figura 36 se muestran las curvas de acumulación de especies de helmintos para la cantidad de hospedadores examinados por cada especie de anuro hospedador en estudio. Estas se elaboraron con fines meramente descriptivos, con la finalidad de observar cualitativamente si la cantidad de anuros disecados en busca de parásitos fueron suficientes para estimar con certeza el número total de especies de las comunidades presentes en cada especie de hospedador.

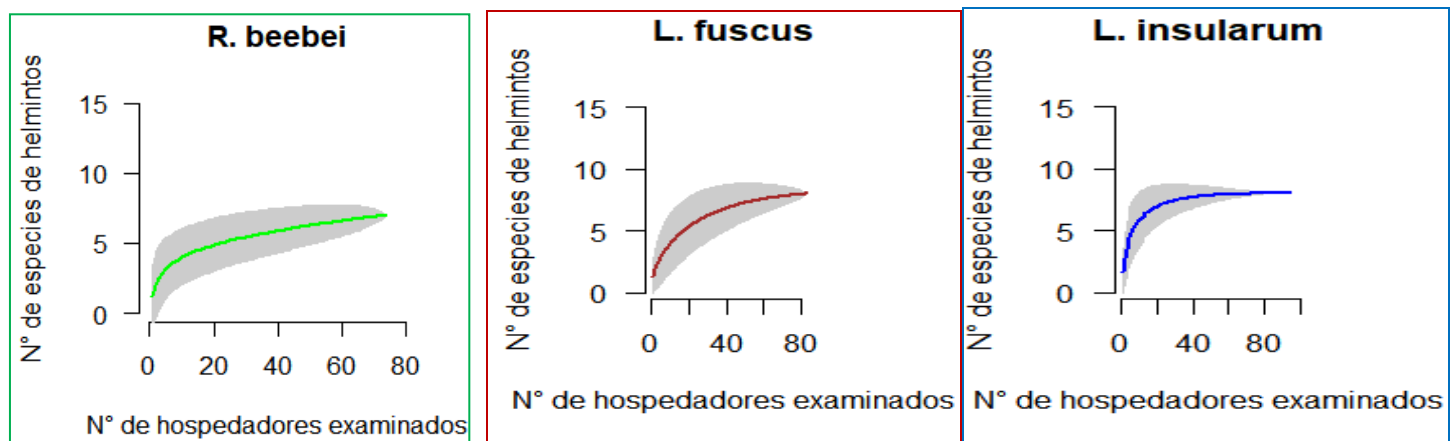


Figura 27: Curvas de acumulación de especies de helmintos para cada especie de hospedador evaluada. El área gris alrededor de la línea representa la desviación estándar).

En dos de las curvas correspondientes a *R. beebei* y *L. fuscus*, se aproximan a 7 y 8 especies de helmintos respectivamente, sin alcance de la estabilización de la curva a un valor de riqueza observada, y con desviación estándar relativamente grande (2,50 especies y 1,90 especies respectivamente).

En la curva para *L. insularum*, la curva alcanza *plateau* alrededor del valor de 8 especies de helmintos, con desviación estándar de 1,25 especies, que se va atenuando con el incremento de la cantidad de hospedadores examinados.

5.3.3. Relación entre la longitud hocico-cloaca, la riqueza de las infracomunidades de helmintos y la abundancia de helmintos en las tres especies de hospedador:

Se presentan en las figuras 28, 29, y 30 los gráficos de dispersión de puntos entre la variable independiente (longitud hocico-cloaca en milímetros), la riqueza (número de especies de helmintos endoparásitos a nivel infracomunitario) y la abundancia (número absoluto de helmintos albergados por hospedador revisado) como variables dependientes. En cada gráfico, se muestran también, los índices de correlación de Spearman (ρ) entre las variables longitud hocico-cloaca/riqueza y longitud hocico-cloaca/abundancia:

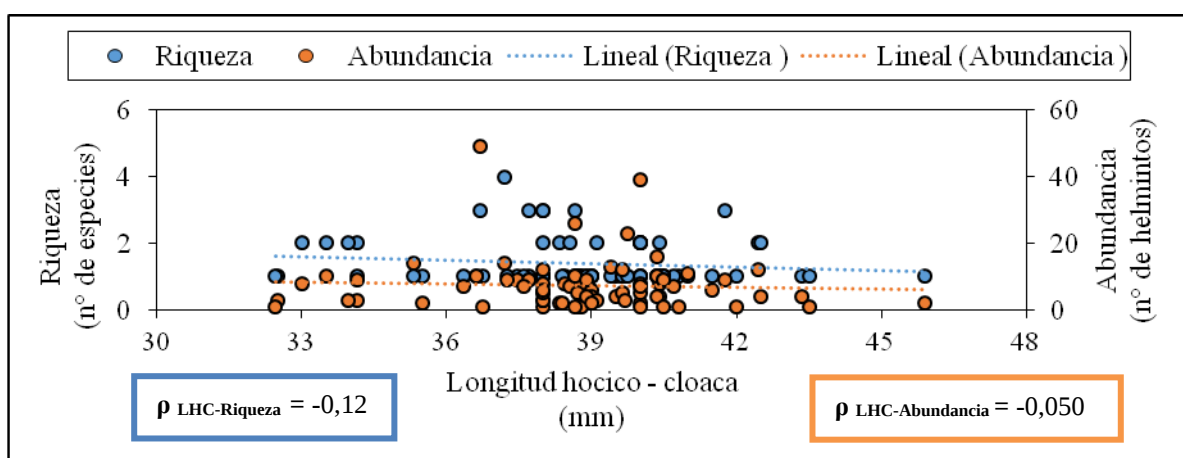


Figura 28: Gráfico de dispersión de puntos entre la longitud hocico-cloaca (mm) de los individuos revisados de *Leptodacylus fuscus* y las riquezas y abundancias registradas por cada individuo infectado.

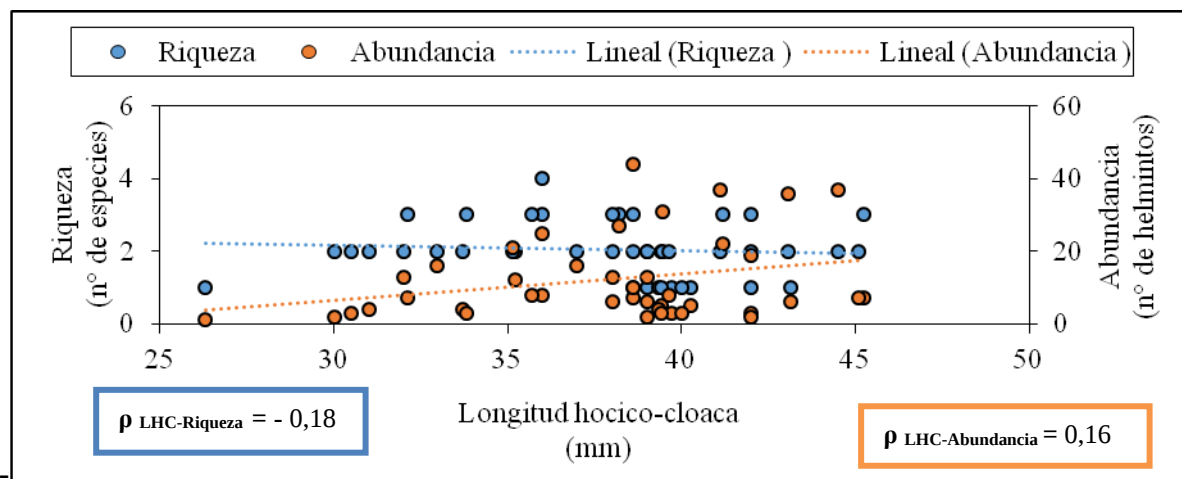


Figura 29: Gráfico de dispersión de puntos entre la longitud hocico-cloaca (mm) de los individuos revisados de *Rhinella beebei* y las riquezas y abundancias registradas por cada individuo infectado.

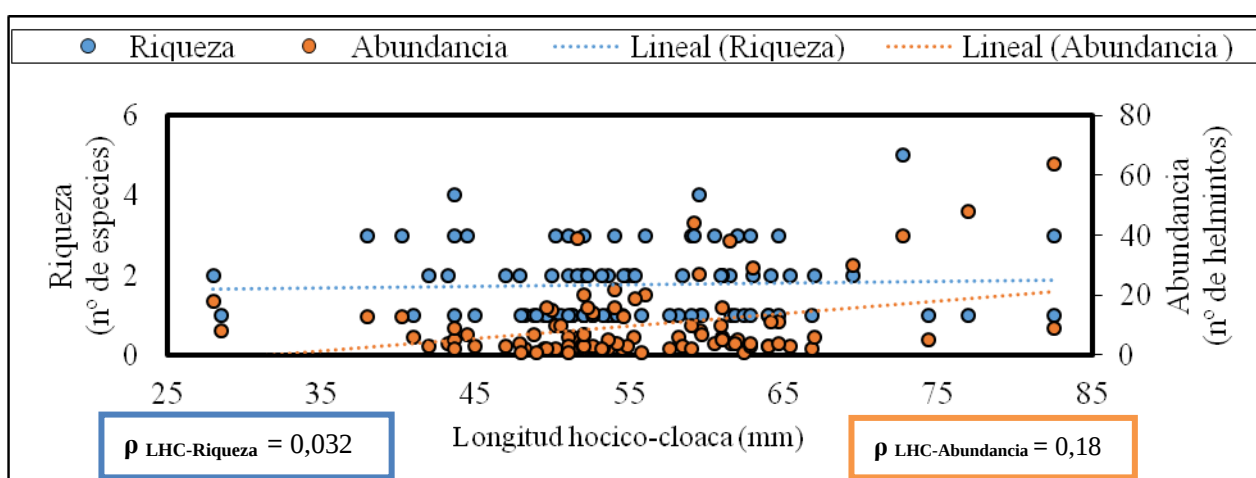


Figura 30: Gráfico de dispersión de puntos entre la longitud hocico-cloaca (mm) de los individuos revisados de *Leptodactylus insularum* y las riquezas y abundancias registradas por cada individuo infectado.

En las tres especies de hospedador, al graficarse la longitud hocico-cloaca en milímetros en el eje de las abscisas y la abundancia de helmintos o la riqueza en el eje de las ordenadas, no se observaron patrones definidos en la dispersión de los puntos en el plano, sin embargo se observa que en *L. fuscus* el coeficiente de correlación de Spearman es negativo para ambos pares de variables ($\rho_{\text{LHC-Riqueza}} = -0,12$; $\rho_{\text{LHC-Abundancia}} = -0,05$), mientras que en *R. beebei*, la correlación entre las variables longitud hocico-cloaca y riqueza es negativa ($\rho_{\text{LHC-Riqueza}} = -0,18$), y la correlación entre las variables longitud hocico-cloaca y abundancia es positiva ($\rho_{\text{LHC-Abundancia}} = 0,16$). Por último, en *L. insularum*, la correlación entre la longitud hocico-cloaca y las variables riqueza y abundancia de helmintos fueron positivas ($\rho_{\text{LHC-Riqueza}} = 0,032$; $\rho_{\text{LHC-Abundancia}} = 0,18$).

Los valores obtenidos para los coeficientes de correlación fueron bajos, no pudiendo revelar la magnitud de la asociación entre las variables, pero sí el tipo de asociación entre ellas. En la figura 31, se muestra el

comportamiento de los coeficientes de correlación en las tres especies de hospedador entre sus respectivas longitudes hocico-cloaca y la abundancia y riqueza individual de helmintos.

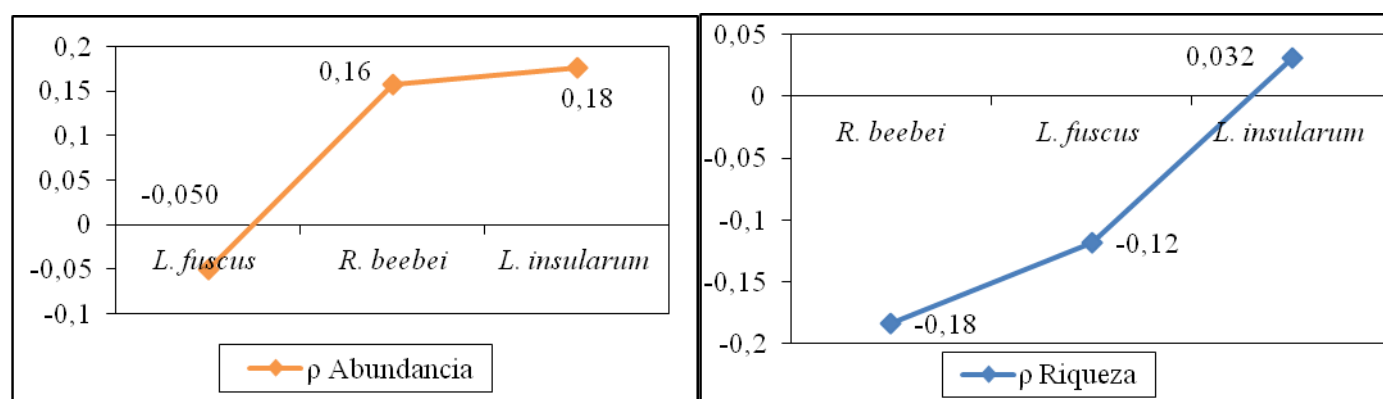


Figura 31: Comportamiento de los coeficientes de correlación de Spearman entre las variables abundancia y riqueza en relación a la longitud hocico-cloaca, discriminados por especies de hospedador

5.3.4 Comunidades de helmintos en cada especie de hospedador

En cuanto al análisis de comunidades, *L. insularum* y *Leptodactylus fuscus* tuvieron la misma cantidad de especies ($S = 8$), mientras que *R. beebei* presentó una especie menos ($S = 7$). Sin embargo, *L. insularum* fue la especie de hospedador más diversa ($H' = 1,32$), equitativa ($J' = 0,64$) y menos dominada ($\lambda = 0,67$), seguida de *R. beebei*, especie que siguió numéricamente a *L. insularum* en los valores de índices de diversidad, equidad y dominancia ($H' = 0,33$; $J' = 0,37$; $\lambda = 0,80$). La especie *L. fuscus*, fue la los mayores valores de dominancia ($\lambda = 0,91$) y los menores diversidad y equidad ($H' = 0,15$; $J' = 0,10$; Figura 32).

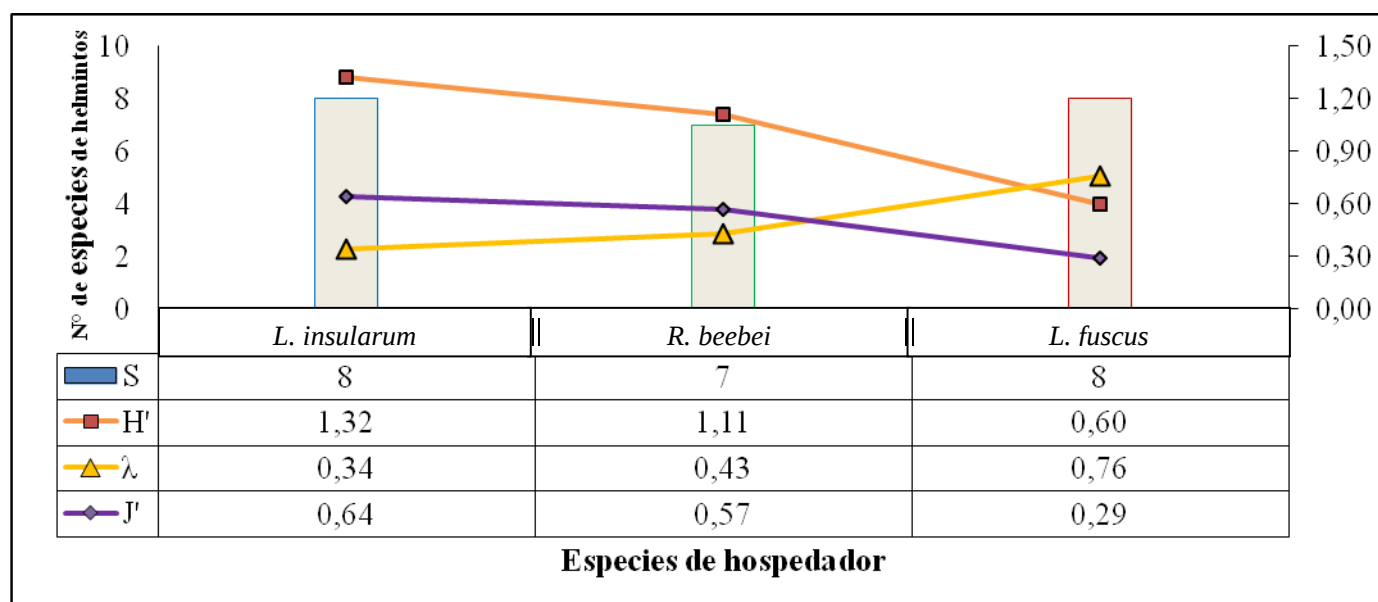


Figura 32: Valores de riqueza, índice de diversidad de Shannon (H'), índice de dominancia de Simpson (λ) e índice de Pielou (J') a nivel comunitario por especie de hospedador. Colocar nombres científicos en cursiva

5.3.5 Similitudes entre especies de hospedador

En la Tabla 19 se muestran los valores del índice cualitativo de Jaccard para cada par de especies de hospedador, comparados en cuanto a su composición taxonómica.

Tabla 19. Valores del índice cualitativo de Jaccard para cada par de especies de hospedador

	<i>R. beebei</i>	<i>L. fuscus</i>	<i>L. insularum</i>
<i>R. beebei</i>	1,0000		
<i>L. fuscus</i>	0,5000	1,0000	
<i>L. insularum</i>	0,3750	0,4286	1,0000

De los valores contenidos en la tabla se desprende que entre *L.fuscus* y *R.beebei* existe una similitud de 0,50, siendo las especies que presentan mayor cantidad de especies compartidas. Por otro lado, las especies menos similares en cuanto a la composición taxonómica de sus comunidades de helmintos endoparásitosson *R. beebei* y *L.insularum*, cuyo valor de índice de Jaccard es de 0,3750. Las especies *L. fuscus* y *L.insularum* presentaron similitud de 0,4286. A continuación, en la figura 33, se muestra un dendrograma correspondiente al análisis de agrupamiento utilizando el mismo índice cualitativo de Jaccard como medida de similitud entre especies de hospedador.

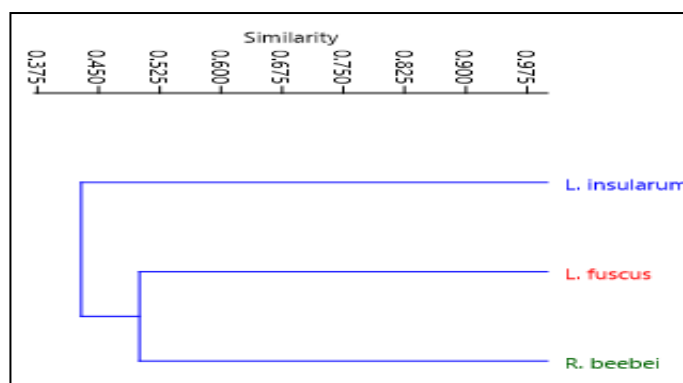


Figura 33. Análisis de agrupamiento por similitud en grupos taxonómicos de la helmintofauna evaluadas según el Índice cualitativo de Jaccarden tres especies anuros preservados del Hato “La Iguana”, estado Guárico.

Que las especies *L. fuscus* y *R. beebei*, a pesar de ser especies no relacionadas desde el punto de vista taxonómico, son los hospedadores en cuyas comunidades de helmintos endoparásitos, la composición de especies es más similar. Por esta razón *L. fuscus* y *R. beebei* forman un grupo en el dendrograma, mientras que por otro lado, *L. insularum* es la especie de hospedador cuya composición taxonómica es más disímil con respecto a la de las dos especies antes mencionadas, presentándose como un grupo externo en la representación.

5.3.6 Diferencias entre especies de hospedador

5.3.6.1 Análisis de correspondencias segmentado (DCA)

En el análisis de correspondencias segmentado (DCA) en las muestras de cada individuo de las especies de hospedador evaluadas y las especies de helmintos identificadas, se observó una gran cantidad de las

muestras correspondientes a *L. fuscus* y *R. beebei* alrededor de las especies del nematodo *Cosmocerca* sp. y del cestodo *C. americana*. (Figura 34)

Además de a las especies de helmintos antes mencionadas, las muestras correspondientes a *L. fuscus* se encuentran más asociadas a *Raillietnema* sp., larvas plerocercoides de difilobotridos y larvas de nematodos de la superfamilia Acuaroiidea, mientras que, las muestras de *R. beebei* se encuentran más asociadas a las larvas de nematodos de la familia Physalopteridae.

Por su parte, *Leptodactylus insularum* presenta mayor asociación a los nematodos de los géneros *Rhabdias*, *Oswaldocruzia*, *Ochoterenella*, así como a los quistes de *Agamospirura* sp, larvas de Oxyurata no identificados y los trematodos del genero *Plagiorchis*.

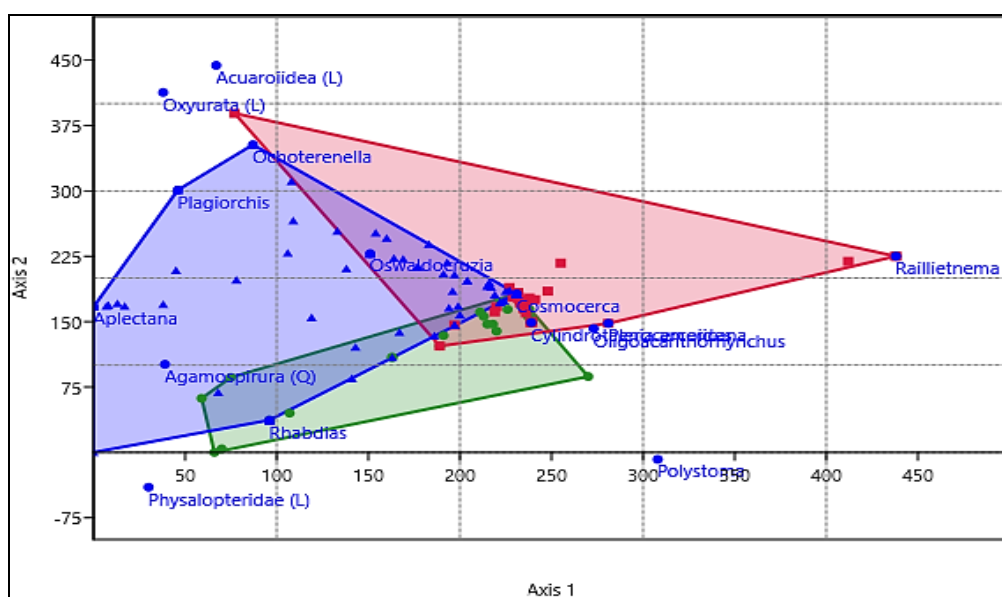


Figura 34: Análisis de Correspondencias Segmentado (DCA) entre las muestras de cada especie de hospedador y la especies de helmintos asociadas.(**Leyenda:** Puntos verdes: *R. beebei*. Cuadrados rojos: *L. fuscus*. Triángulos azules: *L. insularum*.)

5.3.6.2 Análisis de similitudes (ANOSIM)

El Análisis de Similitudes (ANOSiM) arrojó por valores de rango entre grupos $1,129 \times 10^4$ y de rango dentro de grupos $1,041 \times 10^4$, de cuya diferencia se obtiene por estadístico $R = 0,080$ ($\alpha = 0,05$; $p = 0,0001$, N° de permutaciones = 9999).

Considerando que los valores del estadístico R están acotados entre -1 y 1 (donde toma valores de -1 si las muestras contenidas en los grupos están incorrectamente asignadas a los mismos, porque las diferencias entre las muestras dentro de los grupos son mayores a las diferencias de las muestras entre los grupos, y toma valores de 1 cuando las muestras contenidas en los distintos grupos presentan mayores diferencias entre sí que las muestras contenidas dentro de esos grupos) el valor del estadístico R en este análisis de

similitudes indico que los grupos son muy similares, pero que a pesar de esto, al menos un par de los grupos considerados son diferentes entre sí.

5.3.6.3 Porcentaje de Similitud (SIMPER)

En las tablas 20, 21 y 22 se muestra el porcentaje de disimilitud obtenida entre cada par de especies de hospedador estudiadas:

Tabla 20. Tabla resumen del análisis de Porcentaje de Similitudes (SIMPER) entre las comunidades de helmintos endoparásitos de *R. beebei* y de *L. fuscus*

Especie de helminto	Disimilitud promedio	Porcentaje de contribución (%)	Porcentaje de contribución acumulativo (%)	<i>R. beebei</i>	<i>L. fuscus</i>
<i>Cosmocerca</i> sp.	36.91	55.41	55.41	7.26	6.40
<i>C.americana</i>	16.22	24.35	79.76	3.02	0.33
Larvas de la familia Physalopteridae	5.148	7.73	87.49	1.05	0
<i>Rhabdias</i> sp.	3.28	4.93	92.41	0.36	0.06
<i>Raillietnema</i> sp.	1.88	2.82	95.23	0	0.33
<i>Aplectana</i> sp.	1.20	1.81	97.04	0.36	0
Larvas plerocercoides	0.48	0.72	97.75	0	0.06
Larvas Oxyurata	0.48	0.72	98.47	0	0.10
<i>Polystoma</i> sp.	0.38	0.57	99.04	0.024	0
Larvas de superfamilia Acuaroiidea	0.31	0.47	99.50	0	0.08
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	0.19	0.28	99.79	0	0.01
<i>Oligoacanthorhynchus</i> sp	0.14	0.22	100.00	0.050	0

Tabla 21. Tabla resumen del análisis de Porcentaje de Similitudes (SIMPER) entre las comunidades de helmintos endoparásitos de *L. fuscus* y de *L. insularum*

Especie de helminto	Disimilitud promedio	Porcentaje de contribución (%)	Porcentaje de contribución acumulativo (%)	<i>L. fuscus</i>	<i>L. insularum</i>
<i>Cosmocerca</i> sp.	38.86	55.91	55.91	6.4	4.59
<i>Aplectana</i> sp.	8.00	11.51	67.42	0	3.36
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	5.88	8.46	75.88	0.013	0.68
<i>Rhabdias</i> sp.	5.61	8.07	83.95	0.064	0.62
<i>C.americana</i>	3.06	4.40	88.35	0.33	0
<i>Plagiorchis</i> sp.	2.19	3.15	91.5	0	0.26
<i>Raillietnema</i> sp.	2.12	3.05	94.56	0.33	0
<i>Ochoterenella</i> sp.	1.44	2.07	96.62	0	0.17
Larva Oxyurata	1.05	1.51	98.14	0.10	0.12
Larvas plerocercoides	0.57	0.82	98.95	0.065	0
<i>Agamospirura</i> sp.	0.39	0.56	99.51	0	0.044
Larvas de superfamilia Acuaroiidea	0.34	0.49	100.00	0.080	0

Tabla 22. Tabla resumen del análisis de Porcentaje de Similitudes (SIMPER) entre las comunidades de helmintos endoparásitos de *L. fuscus* y de *L. insularum*

Especie de helminto	Disimilitud promedio	Porcentaje de contribución (%)	Porcentaje de contribución acumulativo (%)	<i>R. beebei</i>	<i>L. insularum</i>
<i>Cosmocerca</i> sp	32.91	43.27	43.27	7.26	4.59
<i>C.americana</i>	15.35	20.19	63.46	3.02	0
<i>Aplectana</i> sp	8.27	10.87	74.33	0.36	3.36
<i>Rhabdias</i> sp	5.72	7.52	81.85	0.36	0.62
Larvas de la familia Physalopteridae	4.91	6.45	88.3	1.05	0
<i>Oswaldocruzia</i> sp	4.70	6.18	94.48	0	0.68
<i>Plagiorchis</i> sp	1.77	2.32	96.81	0	0.26
<i>Ochoterenella</i> sp	1.16	1.53	98.34	0	0.17
Larvas Oxyurata	0.47	0.62	98.96	0	0.12
<i>Polystoma</i> sp	0.35	0.46	99.41	0.024	0
<i>Agamospirura</i> sp	0.31	0.40	99.82	0	0.044
<i>Oligoacanthorhynchus</i> sp	0.14	0.18	100.00	0.048	0

Pocas especies de helmintos contribuyeron al porcentaje de disimilitud entre las especies de hospedador, en tanto las otras especies de la comunidad de helmintos se encuentren en baja abundancia, reflejando diferencias más que cuantitativas y medibles en términos de la abundancia de las especies, cualitativas y apreciables en las diferencias de los *taxa* que integran la comunidad de helmintos .

VI. DISCUSIÓN

6.1 ANUROS HOSPEDADORES ESTUDIADOS

6.1.1 Especies identificadas

Las especies de hospedadores evaluadas en el curso del presente trabajo son de amplia distribución en la región neotropical. La especie *R. beebei* se distribuye al este de Los Andes de Colombia y al norte de Venezuela, extendiéndose hasta la Guyana Francesa y la isla de Trinidad, *L. fuscus* tiene distribución extendida por toda Sudamérica, pasando por el Pacífico hasta Panamá y al este de Los Andes hasta el norte de Argentina. *Leptodactylus insularum*, por su parte, se distribuye, desde Costa Rica, pasando por Panamá y a lo largo de la cuenca del Caribe venezolano y colombiano, incluyéndose las islas de Trinidad y Tobago, las islas del golfo de Panamá, San Andrés y Providencia (Narvaes y col., 2009; de Sá y col., 2014; Señaris y col., 2018).

Las especies de anuros preservadas son especies ubicuas y comunes según inventarios taxonómicos para la región de los Llanos de Guárico y Apure. con periodos reproductivos coincidentes temporalmente durante la época lluviosa (Dixon y Stanton, 1976)

La alta plasticidad fenotípica dentro de una misma especie de anuro y la homogeneidad morfológica, dificulta en ocasiones, su identificación precisa (Narvaes y col., 2009; de Sá y col., 2014). Los caracteres diagnósticos asociados a cada especie permitieron distinguirlos adecuadamente. En el campo, el uso de características inherentes a los organismos como sonogramas correspondientes a los cantos emitidos por los machos y algunas conductas reproductivas contribuirían (de Sá y col., 2014).

6.1.2 Proporción de sexos. Longitud corporal entre los sexos

Según la ficha de registro que acompañaba a los ejemplares examinados, la fecha de colecta es coincidente con la época reproductiva que ha sido reportada para estas especies en localidades del llano venezolano. En muestreos de anuros en épocas reproductivas, los machos se exponen a la captura a través de cantos y despliegues en lugares visibles, lo cual, trae como consecuencia que sean más fáciles de capturar por parte del colector. Además de ello, la relación entre los sexos en la mayoría de las especies de anuros es sesgada hacia los machos. Esto podría explicar lo observado con respecto a la alta proporción de machos en las tres especies de hospedadores evaluadas (Cañizales, com. per.)

Las longitudes reportadas para los ejemplares examinados de cada especie de hospedador evaluada en este trabajo, resultaron ser inferiores a las reportadas por otros autores (Rivero, 1961; Señaris, 2018). En este sentido, la longitud corporal es un atributo corporal medible en anuros adultos, que tanto en campo como en

colecciones zoológicas, es indicativo de la disponibilidad de recursos tróficos en el ecosistema particular en el cual se hallan o se hallaban, o bien, de niveles de afectación a los que están siendo sometidos o fueron sometidos (Cortes-Gómez y col, 2016). En este sentido, es posible decir, que las poblaciones examinadas se encontraban en un ambiente pobre y con escasos recursos tróficos, razón por la cual, se pudo observar ese efecto en el tamaño corporal de los anuros.

6.1.3 Características morfológicas y proporción de individuos infectados

El grosor de la piel en anuros, así como su apariencia y textura al tacto son atributos funcionales de los anuros adultos que permiten hacer inferencias sobre su uso de hábitat y son adaptaciones al estrés hídrico de su ambiente. Anuros con espesores de piel mayores y pieles rugosas y tuberculadas suelen estar asociadas a hábitats terrestres y de hábitos cavadores, donde el agua es escasa y donde usan como estrategias enterrarse, para evitar la n. Por otro lado, anuros de pieles más delgadas y lisas suelen estar asociadas a hábitats acuáticos (Cortes-Gómez y col, 2016).

Al comparar los niveles de infección entre las tres especies de hospedadores evaluados y relacionarlos con el grosor de piel que de estas especies se registra en la literatura, se observó que el porcentaje mayor de individuos de infectados con al menos una especie de helminto fue encontrado en *L. insularum* (95,79%), especie más asociada al hábitat acuático con un valor promedio de espesor del tegumento $121,59 \pm 2,16 \mu\text{m}$. (Ponssa y col., 2017).

La especie *L. fuscus* presentó el segundo mayor porcentaje de individuos infectados (91,57%), considerada de hábitos semi-terrestres a terrestres y con espesores de tegumento de $128 \mu\text{m}$ reportados por García y col. (2011). La especie *R. beebei* fue la especie con el menor porcentaje de individuos infectados (56,75%), y en especies taxonómicamente relacionadas (*Rhinella granulosa*), fue determinado por Chammas y col. (2016) que el grosor del tegumento fue de $235,70 \pm 37,20 \mu\text{m}$.

En el material examinado, se observa que las especies que teóricamente tendrían el menor espesor del tegumento (consultado en la bibliografía) han presentado el mayor porcentaje de individuos infectados por al menos una especie de helminto. A pesar de la condición de preservación del material, por tratarse de ejemplares de una colección biológica, se propone que el espesor del tegumento pudo haber sido un posible factor que influyó en los porcentajes de individuos infectados entre las tres especies de anuros evaluados: Así el tegumento actuaría, como una barrera mecánica que opone resistencia a la colonización por parte de helmintos que utilicen la penetración a través de la piel como forma de entrada al cuerpo del hospedador.

6.1.4 Relación entre el sexo de los hospedadores y la condición de infección

En general, los estudios de comunidades de parásitos pueden ser utilizados para mostrar diferencias entre especies de hospedador, pero también dentro de poblaciones de hospedadores. Diferencias entre las composiciones taxonómicas y abundancia de especies entre los sexos podrían indicar diferencias en el uso de hábitat o de recursos alimentarios (Aho, 1990; Barton, 1999). Así mismo, podrían verse afectada la proporción de machos o hembras infectados en una población por diferencias etológicas que harían a un sexo particular más expuesto a presentar alguna infección helmíntica.

En este trabajo en particular, no se observó relación entre el sexo y la condición de estar infectado o no en *R. beebei* y *L. fuscus*, lo que quizás, es indicativo de una alta similitud entre el uso de recursos tróficos y hábitat entre machos y hembras de estas especies y, que adicionalmente, los comportamientos reproductivos que podrían influir sobre la probabilidad de ser infectado o no por algún helminto (cantos de cortejo en machos, amplexo o postura de los huevos en hembras) no determinaron que existiera relación alguna entre las variables.

Por otro lado, fue encontrada relación entre la variable sexo y la condición de infectado/no infectado solo para *L. insularum*. En esta especie de hospedador, se ha reportado cuidado de la prole por parte de los progenitores e incluso conductas agresivas por parte de los adultos hacia cualquier ente exógeno que se acerque a los cardúmenes de renacuajos (Ponssa, 1999). Los investigadores que reportan estas conductas no son capaces de identificar el sexo que lleva a cabo estas conductas. Es posible, a la luz de la relación positiva encontrada entre el sexo y la condición de infección, que el sexo que lleve a cabo el cuidado de la prole sea más susceptible a ser infectado por especies de helmintos más afines al medio acuático.

6.2 HELMINTOS ENDOPARÁSITOS Y RELACIÓN CON SUS HOSPEDADORES

6.2.1 Como hospedadores definitivos

Los estudios sobre las comunidades de helmintos de anuros pueden ser utilizados como indicadores de preferencias alimentarias, uso de hábitat, comportamientos reproductivos e incluso, como bio - indicadores en casos de afectación ambiental sobre estos hospedadores y/o sus hábitats (Chero y col., 2015). Algunos aspectos biológicos de las especies de helmintos endoparásitos que fueron hallados en las poblaciones de los distintos anuros hospedadores son discutidos a continuación y son relacionados con los hábitos de los mismos:

6.2.1.1. Platyhelminthes

• Cestoda

C. americana es un helminto parásito de la familia Nematotaeniidae que ha sido reportado en varias especies de anfibios. Especulaciones (Joyeaux, 1924) y pruebas experimentales (Van Deusen, 1963; Asazawa, 1964; Gleason, 1965; Stumpf, 1982a, 1982b) alrededor del ciclo de vida de este cestodo se han realizado a través de los años por diferentes autores, sin que este aun sea dilucidado por completo. Sin embargo, se ha asumido que el ciclo de vida de esta especie es monoxenico y directo.

Hardin y Janovy (1988) evaluaron la relación parásito hospedador entre *Distoichometra bufonis* (Cestoda: Nematotaeniidae) y *Bufo woodhousi* en una localidad de Estados Unidos, encontrando desapariciones estacionales del ciclo de vida del cestodo, por lo cual, infirieron que el ciclo de vida de este helminto pueda involucrar un hospedador intermediario, cuya eliminación o desaparición temporal del medio conlleve a la interrupción transitoria de su presencia en ecosistema particular. Además de ello, los mecanismos de ruptura de los huevos en otros cestodos y las evidencias y similitudes morfológicas de esta estructura con los de otras especies apoyan la existencia de un hospedador intermediario acorde y variable en cada hábitat o condición ambiental que contribuya a la ruptura de estos y posterior liberación del estadio infectante en el hospedador (Smyth y McManus, 1989; Poynton y Whitaker, 2001).

Estudios más recientes realizados por Brotan y col. (2006) en el modelo *B. woodhousi* – *D. bufonis* indicaron a los escarabajos y hormigas, como potenciales hospedadores intermediarios ya que experimentalmente eran capaces de consumir proglotidos del cestodo con consecuente producción de gran cantidad de larvas infectantes en ellos.

Sin embargo, estudios de la dieta de *R. beebei*, que realizó Díaz (2008) en los llanos del estado Anzoátegui, determinaron que presas importantes en esta especie de anuro eran formícidos y ácaros. Por otra parte, Cañizales (2015), encontró en anuros de la Hacienda “La Guáquira”, estado Yaracuy que *C. americana* fue prevalente en hospedadores cuyos ítems principales de dieta fueron ácaros oribátidos, artrópodos que han mostrado ser hospedadores intermediarios eficientes en el ciclo de vida de otros cestodos parásitos de mamíferos rumiantes (*Moniezia* spp.) y primates (*Bertellia* spp.) (Krull, 1940; Fritz, 1985; Lopes, 2015).

Por esto, es posible que las variaciones en la proporción de individuos infectados con este helminto en el presente trabajo puedan haberse producido por diferencias en la abundancia de algunos taxa hospedadores intermediarios y su presencia en la dieta de los hospedadores en el área de estudio considerada, aspecto que debiera ser estudiado posteriormente, con la toma de nuevos datos de la localidad de muestreo.

- **Monogenea**

Polystoma es un género de monogeneos que ha sido registrado tanto en anuros de zonas templadas como en zonas tropicales (Smyth y Smyth, 1982). Es endoparásito de la vejiga urinaria de los anuros, así como ectoparasito de la piel y branquias de peces de agua dulce (Schell, 1977). Su ciclo de vida es directo y la colonización en el hospedador comienza con la fijación del oncomiracidio a la piel del anuro en estadio larval o adulto. Luego, con la metamorfosis del renacuajo, en que la piel del mismo es re-absorbida, o bien, cuando el adulto ingiere su propia piel, el oncomiracidio migra hasta la vejiga urinaria y completa su desarrollo hasta el estadio adulto (Poynton y Whitaker, 2001).

En localidades del Neartico y Paleartico, se ha registrado una aparente sincronización entre el ciclo vital de especies de este género (*Polystoma integerrimum*) de monogeneo con las épocas reproductivas de los anuros que suelen hospedarlas, que a su vez, están relacionadas con la estacionalidad (Smyth y Smyth, 1982). En el presente trabajo, solo fue encontrado un solo individuo de *Polystoma* sp. en todos los hospedadores examinados de *R. beebei*. Esto podría indicar que en las condiciones de muestreo, esa sincronía entre ciclo vital del helminto y periodo reproductivo del hospedador no era patente. (en trópicos será diferente?...que se requiere para saberlo?

- **Trematoda**

Los plagiorquidos son trematodos digenéticos parásitos de todas las clases de vertebrados (Schell, 1977), con ciclos de vida complejos que involucran a dos o más hospedadores intermediarios. Los trematodos del género , parásitos de anuros presentan dos hospedadores intermediarios; uno de ellos es un caracol planorbideo, que ingiere los huevos y en su interior, el miracidio se desarrolla. Este estadio larval abandona al caracol y se transforma en cercaria, que penetra y se enquistas en renacuajos o larvas de insectos acuáticos de los órdenes Ephemeroptera y Odonata, formando metacercarias. Estos hospedadores intermediarios son ingeridos por el anuro adulto, desarrollándose en él la forma adulta del helminto (Smyth y Smyth, 1982).

La infección por parte de este trematodo se reportó solo en *L. insularum*, anuro de hábitos semi - acuáticos o acuáticos, por lo que se ha de suponer que la infección se dio a través de la ingestión de invertebrados pudieron conformar parte de los ambientes lenticos temporales del área de estudio , tales como las larvas de insectos acuáticos, aspecto que habría que estudiar experimentalmente o en campo.

6.2.1.2 Nematodos

Los cosmocércidos son nematodos ascarídidos parásitos del tracto digestivo de anuros y reptiles (Crofton, 1966; Poinar, 1983). Los géneros encontrados en los hospedadores fueron *Cosmocerca*, que fue hallado en las tres especies de anuros evaluados y *Aplectana*, presente en *R. beebei* y *L. insularum*.. Estos ascarídidos tienen ciclos

de vida directos, con capacidad de penetrar a través de la piel del hospedador (*Cosmocerca* sp.) o pueden ser ingeridos (*Aplectana* sp.) (Anderson, 2002). Ambos generos, (*Cosmocerca* y *Aplectana*) han sido reportados extensamente en la bibliografía como parásitos de distintos géneros de anuros y reptiles en el neotrópico y otras regiones.

Por otro lado, los rhabdiasidos, presentes en los ejemplares analizados son nemátodos parásitos del pulmón de anfibios y reptiles., con ciclo de vida homogonico, en el cual, hembras adultas son previamente fecundadas por machos adultos de vida libre. La infección de estos helmintos ocurre a través de la piel de los hospedadores, y, en anfibios es recurrente la reinfección por la presencia de huevos en el esputo que son nuevamente tragados por los hospedadores durante la ingesta de agua (Poynton y Whitaker, 2001)

Los tricostrongilidos son nematodos parásitos del intestino de vertebrados. La familia Molinoidae a la cual, pertenece el género *Oswaldocruzia* ha sido reportado en anfibios y reptiles tanto en el nuevo como en el viejo mundo. Las larvas infectantes se encuentran asociadas a hábitats acuáticos e ingresan al hospedador por ingestión, lo cual explicaría su gran abundancia en los ejemplares estudiados de *L. insularum* (Anderson, 2002). .

Los oncocércidos son nematodos filaroides parásitos de vertebrados. Algunos géneros de esta familia han sido reportados como parásitos de anuros, como por ejemplo: *Icosiella*, *Foyleyella*, *Waltonella* y *Ochoterenella*. En localidades del Neártico y Paleártico se han reportado y descrito especies de los primeros tres géneros con infección esta mediada por un vector, una hembra de mosquito hematófago (*Aedes* spp., *Culex* spp., *Mansonia* spp.) la cual inocula microfilarias en el hospedador definitivo con la picadura. (Smyth y Smyth, 1982; Wong y Bundy, 1986)

Ochoterenella sp. fue encontrado solo en *L. insularum*; sobre la base de esta observación, podría afirmarse que la infección en esta especie de hospedador seria producto de su cercanía y uso preferencial de charcas temporales como hábitat, las cuales también son utilizadas por hembras de dípteros hematófagos durante la ovoposición, cohabitando vector y hospedador en estos hábitats. Es posible que las densidades de este helminto hayan sido subestimadas en este estudio, ya que solo se consiguieron estudiar ejemplares en estadio adulto, sin poder tomar en cuenta la posible presencia de microfilarias en la sangre o linfa

Otras características biológicas de interés

Tras la interpretación de las características biológicas de algunas de las especies de helmintos identificadas (un resumen de estas se encuentran en el apéndice IV) se pueden describir algunos patrones:

La especie *L. insularum* presentó el mayor porcentaje de especies de helmintos de ciclo de vida directo (62,50%, 5 especies). Le sucedió *L. fuscus* (50%, 4 especies) y *R. beebei* con el menor porcentaje (42,86%, 3 especies). La especie de hospedadora que albergó mayor cantidad de especies de helmintos de ciclo de vida indirecto fue *R. beebei* (57,14%, 4 especies), seguida de *L. fuscus* (37,50%, 3 especies) y *Leptodactylus insularum* respectivamente (25%, 2 especies). (Figura A, Apéndice IV).

Contrario a lo reportado por muchos autores, que afirman que en hospedadores de hábitos terrestres es más común observar helmintos de ciclos de vida directos, como los nematodos, que usualmente penetran a través de la piel de los hospedadores (Aho, 1990; Barton, 1999, Bolek y Coggins, 2003), la mayor cantidad de helmintos que presentaron ciclos de vida indirecto fueron encontrados en hospedadores de hábitos terrestres.

Esto puede deberse a que los hospedadores de hábitos terrestres pudieron haber tenido mayor acceso a diversidad de ítems tróficos, en los cuales, pudieron estar contenidas los estadios infectantes de helmintos cuyo ciclo pudo culminar en los anuros como hospedadores, o bien, que emplearon a los anuros como hospedador intermediario necesario para la culminación del ciclo en otro vertebrado que los depredara. Por ende, la ingestión sería mecanismo importante de colonización utilizado por estos los helmintos endoparásitos

En hospedadores como *L. insularum*, el mayor porcentaje de las especies fueron de ciclo de vida directo, contrario a lo afirmado por autores como Aho, 1990; Barton, 1999, Bolek y Coggins, 2003, que sostienen que en anuros con afinidad por el medio acuático, la comunidad de helmintos suele estar dominada por trematodos, puesto que, estos hospedadores ingieren o tienen contacto con invertebrados acuáticos que fungen como hospedadores intermediarios en sus ciclos de vida.

L. fuscus fue la especie de anuro que hospedó de forma intermediaria al mayor porcentaje de helmintos endoparásitos identificados en ella (37,50%, 3 especies), siendo hospedador definitivo del 62,50% de las especies de helmintos restantes. Esta especie fue seguida por *R. beebei* (28,57%, 2 especies). *L. insularum* fue la especie que alojó mayor cantidad de helmintos como hospedador definitivo. En ella, el 87,50% (7 especies) de las especies identificadas se encontraron en estadio adulto en el hospedador, mientras que solo una especie (12,50%, 1 especie) fue encontrada como quiste. (Figura B, Apéndice IV).

El porcentaje de especies de helmintos cuyo hospedador definitivo no era el anuro, fue mayor en especies de hospedadores afines al medio terrestre (*L. fuscus* y *R. beebei*), lo cual pudiese indicar que fueron más propensos

a ser depredados en este medio que en medio acuático, donde la mayoría de los helmintos reportados para *L. insularum*, son helmintos que lo colonizan de forma definitiva.

En *R. beebei*, todas las especies que se encontraron y que la bibliografía reportaba como de ciclo de vida indirectos, utilizaron, hospedadores intermediarios asociados al hábitat terrestres. En contraposición, en *L. insularum*, todas las especies de helmintos que fueron reportadas en la bibliografía como de ciclo vida indirecto, utilizaron hospedadores intermediarios relacionados al medio acuático. Por último, *L. fuscus*, presentó especies de helmintos con ciclo de vida indirecto que utilizaron tanto hospedadores intermediarios terrestres como acuáticos, siendo el mayor porcentaje de ellos (66;66%) los que utilizaron hospedadores intermediarios terrestres (Figura C, Apéndice IV).

Según la bibliografía consultada, el mayor porcentaje de especies de helmintos reportados en *R. beebei*, son capturados por el hospedador mediante la ingestión (57,14%). El segundo mecanismo de ingreso al hospedador más importante en este hospedador es la penetración cutánea, que fue presentado por el 28,57% de las especies reportadas en este hospedador. Un menor porcentaje de especies de helmintos utilizaron la adhesión (14,29%). Por otro lado, el mayor porcentaje de especies de helmintos en *L.fuscus* presentó como mecanismo de ingreso al hospedador la entrada a través de la piel (37,50%) siendo mayor al porcentaje de helmintos que emplearon el mismo mecanismo en *R. beebei*.

Este mismo porcentaje de especies de helmintos que utilizaron la penetración cutánea como vía de ingreso al hospedador fue presentado por *L. insularum* sin embargo, en *L. fuscus*, el porcentaje de especies de helmintos que emplearon la ingestión como mecanismo de ingreso al hospedador (50%) fue menor al encontrado en *R. beebei* y fue aún menor en *L. insularum* (37,50%). (Figura D, Apéndice IV).

En *L.insularum* se presenta una especie de helminto que según la bibliografía consultada, presentó un mecanismo de ingreso no presente en las otras especies, que fue la picadura de un vector. Esta representó el 12,50% de las especies registradas para este hospedador. El desarrollo de dípteros hematófagos suele estar relacionado a la presencia de charcas temporales, donde los huevos son depositados por la hembras y donde eclosionan las larvas y se desarrollan hasta el estadio imaginal.

Localizacion de los helmintos en el cuerpo de los hospedadores y distribución diferencial

La mayor cantidad de especies de helmintos se alojó en el tubo digestivo, específicamente en el intestino. Este órgano es una zona rica en nutrientes donde muchos recursos pueden ser aprovechados diferencialmente por diversas especies de helmintos. Los cestodos carecen de aparato digestivo, por lo cual, su localización predilecta en el cuerpo de los hospedadores suele ser el duodeno, ya que aca se presentan la mayor concentración de

sustancias nutricias y metabolitos, entre ellas, polisacáridos. Por otro lado, los trematodos suelen alimentarse de una variedad mayor de recursos tróficos, pues presentan tubo digestivo incompleto capaz de aprovechar sangre, exudados, los tejidos y las células del hospedador (Wilson, 1972).

Por otro lado, los nematodos, además de estar provistos de tubo digestivo completo, presentan variedad de adaptaciones que les permiten explotar diferencialmente distintos tipos de alimentos. Los rhabdasidos pulmonares son consumidores de eritrocitos, mientras que los cosmocercidos son consumidores de microorganismos y fluidos producidos por el hospedador en la ampolla rectal, y en condiciones de disminución de abundancia de cestodos, pueden ocupar porciones medias del intestino delgado. El aprovechamiento de diversos recursos tróficos por parte de estos helmintos es posible gracias al bulbo esofágico, propio de la anatomía de estos grupos. Por otro lado, los tricostrongilidos, presentan bocas sencillas, provistas de capsula bucal, con la cual, pueden aprovechar recursos del intestino delgado. Por último, los oncocercidos suelen ser parásitos del sistema linfático, por lo cual, este grupo carece de modificaciones especiales en la boca. (Poinar, 1983; Crofton, 1966)

Las interacciones antagonistas entre poblaciones de helmintos endoparásitos ha sido descrita tanto en hospedadores homeotermos (Holmes, 1960; Bush y Holmes, 1986) como poiquilotermos (Schad, 1963). Holmes, (1973) propone algunos mecanismos que explican tanto la competencia como la coexistencia de distintas especies de parásitos en el cuerpo de un mismo hospedador así como, la selección del sitio de fijación o del nicho trófico a explotar: En interacciones antagonistas, dos procesos son plausibles: La competencia o la segregación interactiva. En la competencia, la presencia de un competidor superior en términos adaptativos, conllevara a la extinción del competidor inferior. En la segregación interactiva, un competidor oportunista, capaz de participar en un proceso de segregación selectiva con otra especie, bien sea a través de temporal, o de recursos o respecto al sitio de infección, promoverá la coexistencia y beneficio “mutuo” de ambas especies. En este caso, la segregación con respecto al sitio de fijación sugeriría diferencias de recursos tróficos disponibles en esos sitios y que puedan ser explotables en el cuerpo del hospedador por las distintas especies de parásitos, según características biológicas particulares e intrínsecas de cada especie.

6.2.2 Como hospedadores intermediarios y/o paraténicos:

Los anuros en los ecosistemas, además de ser depredadores generalistas, son fuente de alimento para niveles tróficos superiores. Algunos resultados obtenidos en este trabajo, muestran que algunas especies de helmintos parásitos de otras especies de vertebrados terrestres hallados en los anuros examinados utilizan a estos como hospedadores paraténicos o bien como hospedadores intermediarios. Características biológicas de estos helmintos y su presencia es discutida por especie de hospedador:

6.2.2.1 *Rhinella beebei*

En este hospedador, se registraron dos especies de helminto en estadio larval: Larvas de la familia Physalopteridae y cistacantos del genero *Oligoacanthorhynchus*.

Los nematodos adultos de la familia Physalopteridae del orden Spirurida, son parásitos del canal alimentario de mamíferos, aves y reptiles (Crofton, 1966; Poinar, 1983), siendo la mayor cantidad de especies hasta ahora registradas en familias del orden Carnivora (Anderson, 2002). Esta información sugiere que la población de *R. beebei* examinada para helmintos endoparásitos pudo haber sido propensa a ser depredada por mamíferos y reptiles que cohabitaron con ella durante la época del muestreo.

Las relaciones de depredación entre algunos vertebrados terrestres han sido registradas con anterioridad en otras especies de la familia Bufonidae (*R. granulosa*) en otras localidades del neotrópico, específicamente en Brasil, por parte de carnívoros como *Procyon cancrivorus* (Guix, 1993).

Por otra parte, el género *Oligoacanthorhynchus* en estadio adulto es parásito de aves rapaces como falcónidos y estrígidos. En *R. beebei*, fueron encontrados cistacantos de este género de acantocéfalo insertos en la cavidad del cuerpo, un sitio de infección ectópico. Es por ello que, se propone a *R. beebei* como un posible hospedador intermediario en el ciclo de vida de este helminto, el cual, alcanza el estadio adulto en el ave que los capture como presa. Esto es propuesto también por Santos y Amato, 2010, quienes reportan a *Centrorhynchus* sp. en *R. fernandazae* y Chero y col. (2015) quienes lo reportan en *R. spinulosa*.

6.2.2.2 *Leptodactylus fuscus*

En este hospedador, se registraron larvas de nematodos de la familia Acuariidae, cosmocercidos del género *Raillietnema*, y larvas plerocercoides de la familia Diphyllbothridae.

Los nematodos de la familia Acuariidae suelen ser parásitos de la molleja de aves piscívoras como garzas y cigüeñas (Crofton, 1966; Poinar, 1983; Anderson, 2002). Las larvas de estos helmintos suelen utilizar como primeros hospedadores intermediarios a insectos inespecíficos pero adecuados y se ha mostrado experimentalmente que las larvas infectantes de estos helmintos son capaces de nadar y migrar de un hospedador intermediario a otro hasta alcanzar al adecuado hospedador intermediario adecuado que le permita colonizar al hospedador definitivo. (Anderson, 2002)

Raillietnema es un género de la familia Cosmocercidae cuyas especies son parasitas de muchos grupos de vertebrados. Pocas especies se han descrito en anuros, y, por el contrario, muchas especies se han descrito en reptiles (Correa, 1967; Bursey y col., 1998; Bursey y col., 2006), e incluso en peces (Moravec, 1990; Chikwendu, 2014). Si bien, la presencia de este helminto en esta especie de hospedador, tomada de colecciones

no puede asegurar una relación depredatoria entre alguna especie de reptil particular y *L. fuscus* como presa, al menos, indica que esta especie pudo haber cohabitado con reptiles o peces durante la época de muestreo y en la localidad de captura del hospedador.

Sprent (1969) sostiene que las relaciones parásito-hospedador en ambientes inestables se ven continuamente alteradas, lo que conlleva a la eliminación de hospedadores, y con ello a la eliminación de parásitos de ese medio, o bien, al surgimiento de nuevas especies de hospedador o de parásito y a la adaptación de los parásitos por nuevas especies de hospedador. Este fenómeno fue llamado adecuación ecológica (“ecological fitting”) por autores como Brooks y col. (2008). Estos autores enuncian que además, este puede ser uno de los motivos de los cambios de hospedador (“host switching”) en algunos sistemas hospedador-parásito.

Diphyllbothridea (*sensu* Kutcha y col., 2008) es un taxón de cestodos “pseudofilideos” que suele ser parásito de vertebrados tetrápodos, entre ellos anfibios, reptiles, aves y mamíferos usando un copépodo ciclopoide como hospedadores intermediario, que ingiere la larva coracidium y en el cual se desarrolla el procercoide, primer estadio larval. El desarrollo del plerocercóide está ligado a la ingestión del copépodo por peces, anfibios o reptiles, segundos hospedadores intermediarios en el ciclo de vida de estos helmintos. En estos, la larva se aloja en la musculatura, cavidad visceral o intestino y prosigue su desarrollo en el estadio adulto una vez que este hospedador intermediario es ingerido por el hospedador definitivo. La presencia de estados larvales en este hospedador podría sugerir depredación por parte de carnívoros de orden superior, sin embargo, la identidad precisa del hospedador definitivo es incierta.

6.2.2.3 *Leptodactylus insularum*

En este anuro, se reporta la presencia de quistes de un espirurido del género *Agamospirura*. Las larvas de esta especie han sido reportadas en colepteros por Poinar, (1975) mientras que sus quistes han sido reportadas en anuros de Europa (en *Hyla* spp. por Galeano y col, 1990) y en reptiles asiáticos (Moravec y col., 1987), así como en peces del medio dulceacuícola y marino. Sin embargo, en estadio adulto se han reportado especies mayoritariamente en aves acuáticas (Kirin, 2001). Para Sudamérica, los reportes son escasos.

La formación de quistes por parte de un helminto es una estrategia transitoria tomada por el parásito en condiciones desfavorables que impiden la continuación de su desarrollo, como pueden ser, el encontrarse un hospedador inadecuado para la finalización de su ciclo de vida. En este sentido, la presencia de este helminto en este hospedador sugiere que, o bien, pudo haber sido consumido por aves que podrían depredarlos o bien, solo compartía el hábitat con estas.

Los machos de *L. fuscus* realizan sus vocalizaciones desde la entrada de cámaras de incubación construidas por estos en las orillas de charcas temporales, en las cuales, es llevada a cabo la copula y la oviposición por parte de

las hembras. El estadio infectante del ciclo de vida de *Aplectana* sp. es una larva L3 acuática, que llega al hospedador a través de la ingestión, que pudo no ser ingerida por estos hospedadores, por la conducta de apareamiento antes descrita. Por otro lado, *Rhabdias* sp. fue capturado por los tres hospedadores estudiados y, en mayor proporción, por *R. beebei* y *L. insularum* lo cual hace pensar, que esta captura pudo estar asociada al medio acuático en el cual, las últimas dos especies mencionadas realizan el amplexo y postura de los huevos. (Ver Apéndice V)

6.2.3 Distribución y dispersión de las poblaciones de helmintos parásitos en las poblaciones de hospedadores

La distribución que mejor describe la forma en que una población de parásitos se dispersa en una población de hospedadores es la binomial negativa (Poulin, 2007). Esta fue la distribución encontrada para la mayoría de las especies de helmintos parásitos identificadas que se encontraron en las distintas especies de hospedador. En general, pocos parásitos son alojados por muchos hospedadores mientras que pocos hospedadores alojan muchos parásitos (Kennedy, 1993). Algunos autores llaman a este tipo de dispersión “contagiosa”, pues es para estos, la que permite esta cualidad.

Pocas poblaciones de helmintos endoparásitos de las identificadas en este estudio presentaron distribuciones distintas a la binomial negativa. La distribución adoptada por estas poblaciones de helmintos fue la distribución normal. Las especies que la presentaron fueron *Rhabdias* sp. tanto en *R. beebei* como en *L. fuscus*, las larvas de Diphyllbothridea en *L. fuscus* y *Agamospirura* sp. en forma de quistes en *L. insularum*. Aunque la regularidad en la disposición en las poblaciones de parásitos no es habitual, esta puede ocurrir cuando la población consta de muy pocos individuos o, también, cuando el número de parásitos que son presentados por los hospedadores es siempre igual,

Esto responde a su vez, a la dinámica metapoblacional que estas poblaciones exhiben (Rohde, 2000; Simberloff, 1990), donde cada hospedador no infectado representa un parche no colonizado, mientras que nuevos procesos de infección por especies de parásitos particulares, representan la colonización de un parche que antes no estaba colonizado. La expulsión de estructuras de resistencia (huevos) o de estadios infectantes al medio (larvas) por parte de hospedadores infectados y la muerte de hospedadores a causa de una elevada carga parasitaria representan procesos de migración entre parches y extinción local, necesarias para el mantenimiento de esta dinámica, la cual, no podría continuar con poblaciones de parásitos con distribución homogénea en la población de hospedadores.

6.2.4 Papel ecológico de las especies de helmintos endoparásitos en las especies de hospedador

Las comunidades de helmintos parásitos en anuros suelen ser altamente dominadas por pocas especies, presentar pocas especies sub-dominantes y muchas especies accesorias. En este trabajo, se emplearon dos criterios de clasificación de especies de helmintos endoparásitos en las comunidades de los distintos hospedadores: el criterio del índice de infección (Guerrero, 1996) y el criterio core - satélite propuesto por Bush y Holmes (1986).

Barton (1999) explica que en hospedadores anuros la baja movilidad, la tasa metabólica lenta, la ectotermia, el aparato digestivo simple y la dieta generalista impide la manifestación de las interacciones core – satélite. Sin embargo, al comparar ambos criterios de clasificación del rol ecológico de las especies de helmintos en la comunidad, estos no difirieron de manera importante en cuanto a la asignación de roles equivalentes para cada uno de ellos (dominante-central, subdominante-secundaria, accesoria-satélite). Sin embargo, se cree que es importante considerar en la clasificación de papel ecológico de una especie dentro de la comunidad, la abundancia de la misma.

La clasificación de especies según su papel ecológico fue sumamente útil en la diferenciación de hábitats. Esto se hace evidente en el cambio de papel ecológico que la especie *C. americana* sufre de un hospedador de hábitos terrestres (*R. beebei*) a uno de hábitos semi-terrestres (*L. fuscus*), o, en como algunas especies asociadas a hospedadores de hábitos acuáticos ganan mayor importancia dentro de la comunidad de helmintos de los mismos (*Plagiorchis* sp. como especie sub-dominante en *L. insularum*).

El índice de infección podría considerarse como una posible herramienta en la estimación de la intensidad de la interacción depredador- presa entre carnívoros de orden superior y los anuros evaluados en este trabajo. Como posibles ejemplos de esta aseveración se emplean algunos casos, presentes entre los resultados de este trabajo:

- Las larvas de la familia Physalopteridae, cuya especificidad parasitaria suele estar relacionada a mamíferos carnívoros y reptiles, y que constituyeron una especie subdominante en la comunidad de helmintos parásitos en *R. beebei* y los cistacantos de *Oligoacanthorrhynchus* sp. cuya especificidad parasitaria está ligada a aves rapaces, en la comunidad del mismo hospedador, que fueron especies accesorias.
- Las larvas de la superfamilia Acuaroiidea (parásitos de garzas y cigüeñas) y las larvas plerocercoides de Diphyllbothridea (parásitos en estadio adulto de vertebrados con escaso número de especies en Amphibia) fueron *especies accesorias* en la comunidad de helmintos endoparásitos de *L. fuscus*, siendo estadios infectantes para otros posibles depredadores o especies coexistentes con el hospedador

mencionado, y habiendo podido utilizar a este hospedador como un hospedador paratenico o bien intermediario.

Las interacciones depredador –presa aquí planteadas han sido reportadas por otros investigadores *in situ* en especies taxonómicamente relacionadas y en localidades neotropicales con dinámicas similares a las del llano venezolano, pero autóctonas de la Argentina (Apéndice V del trabajo).

6.3. ESTRUCTURA COMUNITARIA: SIMILITUDES Y DIFERENCIAS ENTRE ESPECIES DE HOSPEDADOR.

6.3.1 Infracomunidades de helmintos endoparásitos en cada especie de hospedador

En las especies de hospedador evaluadas durante este estudio, las riquezas medias por hospedador obtenidas fueron superiores, siendo mayores en *R. beebei*, lo cual es propio de sistemas neotropicales, donde la riqueza suele ser más elevada en comparación a localidades ubicadas en el Neartico. (Aho, 1990).

El índice de Shannon es un índice de diversidad y sus valores suelen oscilar comúnmente entre 2 y 5, siendo valores inferiores a 2 indicativos de comunidades de baja diversidad y valores superiores a 5, indicativos de comunidades de alta diversidad (Moreno, 2001). En este caso, a nivel de infracomunidad, los hospedadores presentaron, en general, diversidades muy bajas, sin embargo, las diferencias entre especies de hospedador es posible que sean debidas a las diferencias en el uso de hábitat de cada especie de anuro, que implican el reclutamiento diferencial de helmintos (Bolek y Coggins, 2003).

En este sentido, el valor más elevado del índice de Shannon en la especie de hábitos terrestres (*R. beebei*) es un posible indicador de factores asociados a la biohistoria de la misma, que pudiesen fomentar la diversificación de la infracomunidad de parásitos en ella. Cambios en la dieta entre los periodos reproductivo y no reproductivo, acompañado al uso de charcas temporales durante el amplexo y la postura de los huevos, podrían haber provocado un aumento de la diversidad de helmintofauna. Procesos similares pudieron ser la causa en el segundo mayor valor de índice de Shannon obtenido en *L. insularum*), de hábitos acuáticos (Ver Apéndice VI)

A pesar que *R. beebei* y *L.insularum* presentan características morfológicas y etológicas diferentes que las separan taxonomicamente como especies, y con usos de hábitat distintos, muy particulares de cada especie (terrestre y acuático respectivamente), la dinámica pluvial pudo haber tenido efectos similares en ambas especies.

El índice de Simpson en las tres especies fue más alto en *L. fuscus*, seguido de *L. insularum* y por último, fue más bajo en *R. beebei*. El índice de Simpson corresponde a un índice de dominancia dentro de la comunidad. La alta dominancia en *L. fuscus*, se atribuye a que la especie más prevalente en la comunidad de helmintos de este

hospedador fue *Cosmocerca* sp., así como la especie más frecuente de la comunidad, mientras que el resto de las especies tanto subdominantes como accesorias, exhibieron frecuencias y prevalencias menores.

El índice de Pielou, por su parte, constituye un índice de equidad. En este índice, se observó que la especie con mayor índice de Pielou fue *R. beebei*, seguido nuevamente por *Leptodactylus insularum* y por último, la especie que presentó el menor valor de este índice fue *L. fuscus*. En este sentido, la equidad tuvo un comportamiento similar a la diversidad, es decir, la repartición de las proporciones entre las especies de helmintos fue más equitativa a medida que la diversidad de especies fue mayor en las infracomunidades.

Aho (1990) establece que en especies de anuros del neártico, las especies de hospedadores de características intermedias en cuanto al uso del hábitat presentan riquezas más elevadas a nivel individual, que especies de hábitos acuáticos o terrestres. Lo obtenido en este trabajo, no coincide lo antes expuesto, sin embargo, a nivel infracomunitario hospedadores terrestres, según Aho (1990), suelen tener riquezas mayores a las de hospedadores acuáticos, lo cual se evidencia en los resultados obtenidos.

Por último, se hace evidente que las estimaciones de riqueza de la comunidad de helmintos endoparásitos en especies de anuros son sensibles al tamaño de la población evaluada y que, el esfuerzo de muestreo en las especies *R. beebei* y *L. fuscus* debió incrementarse, a fin de estimar de forma más precisa los valores de riqueza de las comunidades de helmintos que estas especies de hospedador alojaron. Sin embargo, este incremento en el esfuerzo de muestreo no era posible hacerlo, puesto que, fue examinado todo el material disponible para estas especies.

6.3.2 Tamaño corporal. Relación con la abundancia y riqueza de la comunidad de helmintos

Una de las interrogantes más comunes en ecología de parásitos es saber qué factores influyen en la estructuración de las comunidades de parásitos en una especie o a varias especies de hospedador particulares, y además de ello, dilucidar si estos factores son propios del o de los hospedadores (tamaño corporal, sexo, edad, uso de hábitat, dieta o comportamientos) o bien, relativos al medio que lo o los rodean.

En este sentido, se presupone el enriquecimiento paulatino de la comunidad de parásitos con el envejecimiento del hospedador, siendo los aumentos en el tamaño corporal, variable consecuencia de este envejecimiento, y por ende, posibles predictores de la riqueza o abundancia de parásitos en una especie particular. Estudios en el neotrópico han encontrado distintos patrones tanto de correlación positiva entre riqueza y tamaño corporal (Hamman y González; 2012d; Campiao y col; 2012b; Cañizales, 2015) como de correlación negativa (Chero, 2016).

En las especies evaluadas, se encontraron tres patrones en cuanto a la correlación entre la longitud hocico-cloaca y la riqueza y la longitud hocico-cloaca y la abundancia de helmintos:

En *L. fuscus*, el coeficiente de correlación entre la longitud hocico-cloaca y la riqueza fue negativo, así como también fue negativo el coeficiente de correlación entre la longitud hocico cloaca y la abundancia de helmintos. En este sentido, un mecanismo que pudiese explicar este patrón es el comportamiento reproductivo que ha sido descrito para esta especie. En esta especie, los machos y las hembras reproductivos, individuos que presentan el mayor tamaño corporal, se cortejan y realizan el amplexo en cámaras de incubación a la orilla de charcas temporales, donde dichas cámaras, podrían representar posibles refugios que aislen a los hospedadores de la infección por parte de helmintos cuyos estadios infectantes sean acuáticos. (Ver Apéndice VI).

En *R. beebei* fue negativo el coeficiente de correlación entre la longitud hocico-cloaca y la riqueza mientras que, fue positivo el coeficiente de correlación entre la longitud hocico cloaca y la abundancia de helmintos. Este resultado podría implicar que si bien el tamaño no parecía ser una variable que promoviera el enriquecimiento de la comunidad de helmintos, por lo menos, los taxa presentes en ella, siendo los mismos, aumentan su abundancia a medida que el hospedador presenta tamaños superiores, es decir, tiene mayor edad.

En *L. insularum*, por último, los coeficientes de la longitud hocico-cloaca con la riqueza y la abundancia de helmintos fueron positivos. Es posible que esto sea debido a que, en esta especie, el tamaño influya positivamente a ambas variables, a pesar de que los valores del índice de correlación fuesen bajos.

Campiao y col., (2015) elaboran un modelo que permite predecir la riqueza de helmintos que puede albergar una especie de hospedador en función de la longitud total promedio en milímetros del anuro y el esfuerzo de muestreo empleado. Bajo este modelo, los autores afirman que el tamaño corporal es una de las características intrínsecas del hospedador que representan factor determinante en los patrones de riqueza y estructura comunitaria de la parasitofauna de una especie de anuro en particular. Al comparar los valores de riqueza para los tamaños corporales promedios obtenidos en este trabajo con los valores predichos por este modelo, se obtuvo que los obtenidos para las tres especies fueran mucho menores.

La colonización exitosa de determinada especie de helminto en una especie particular de hospedador depende, además de aspectos de la biohistoria del parásito, de las características propias del hospedador y su respuesta inmune (Thomas, 1965). En este caso, individuos con mayores tamaños corporales, es decir, con mayor edad, posiblemente presentaran sistemas de respuesta inmune más eficientes, sobre todo contra helmintos, donde los mecanismos antigénicos son preponderantes (Comas, 2014), por lo cual, los coeficientes de correlación entre el tamaño corporal y la abundancia de helmintos o bien la riqueza pudieron ser negativos

Barton, (1999) sugiere el análisis de otros factores relacionados al tamaño del hospedador, como el tamaño del tracto intestinal, y de esta manera, evaluar la influencia de esta variable en la factibilidad de brindar mayor espacio físico de alojamiento a poblaciones de helmintos de densidades mayores.

6.3.3 Comunidades de helmintos endoparásitos en las tres especies de hospedador

Aho (1990) señala en especies de anfibios hospedadores en el neartico, una riqueza promedio de 3 especies de hospedador. En este estudio, se reportaron riquezas superiores o iguales a las 7 especies. Sin embargo, investigadores aseveran que mayores riquezas (de aproximadamente 12 especies de parásitos) pueden ser encontradas en otras especies de anuros hospedadores en el neotrópico, e incluso, riquezas superiores han sido reportadas por González y Hamman (2006c; 2012d) en leptodactilidos y bufonidos argentinos.

Aho (1990) también señala que riquezas mayores se hacen evidentes en anfibios cuyo uso de hábitat es intermedio, es decir, ni estrictamente acuático ni estrictamente terrestre, puesto que, presenta cualidades que le permiten desenvolverse en ambos ambientes y con esto, adquirir helmintos propios de ambos hábitats, siendo la composición taxonómica de su comunidad de helmintos una combinación de las composiciones taxonómicas de un anfibio de hábitos terrestres con la composición de un anfibio de hábitos acuáticos. En este estudio, la especie de características intermedias, *L. fuscus*, presentó la menor riqueza, la menor diversidad y equidad y la mayor dominancia, siendo esto contrario a lo que este autor estima en anfibios del neartico.

En términos comunitarios, los valores aquí obtenidos fueron inferiores a los obtenidos por Cañizales (2015) y numerosos investigadores sudamericanos (Iannacone, 2003a; Hamman y González; 2012d; Campiao y col; 2012b; Chero, 2016) , lo cual pudo deberse a las diferencias propias entre un bosque seco pre-montano (Hacienda La Guaquira) y el llano venezolano, o bien, a las características propias de cada region biogeografica a la cual se circunscribían los estudios, tales como régimen pluvial, vegetación, etc.

L. insularum fue la especie de hospedador que albergo mayor riqueza de helmintos, mayor diversidad y equidad, y menor dominancia. Esta fue seguida por *R. beebei*, y *L. fuscus*, los cuales presentaron por el contrario riqueza, diversidad y equidad comunitaria menores y mayor dominancia en las abundancias los taxa. En este aspecto, lo obtenido coincide parcialmente con Aho (1990) reporta que especies de anuros hospedadores de hábitos acuáticos presentan mayores riquezas que especies de anuros de hábitos terrestres.

6.3.4 Similitudes y diferencias entre especies de hospedador

Tavares, (2010) al comparar poblaciones de *L. fuscus* con *L. chaquensis*, una especie del complejo *latrans* del genero *Leptodactylus* distribuida en Argentina, Paraguay y Brasil obtiene valores similares a los obtenidos en este trabajo. Esta investigadora considera diferentes a las infracomunidades de ambas especies entre sí atribuibles estas diferencias al comportamiento y uso de hábitat.

Campiao y col., (2016) obtienen que en poblaciones alopátricas de especies de distintos complejos del genero *Leptodactylus* existe mayor similitud entre las abundancias de las especies de helmintos en sus comunidades parasitarias que en especies que se encontraban en simpatría. En este sentido, más que el hábitat del hospedador, sostienen que las diferencias son debidas a la filogenia y co-evolución de las especies parasitas con sus respectivos hospedadores y, a las condiciones climáticas de la localidad que hacen posible que el ciclo de vida de las especies de parásitos siga llevándose a cabo en este ambiente.

En este trabajo, se obtuvo mayor similitud entre especies de géneros distintos (*R. beebei* – *L. fuscus*) y similitudes menores en especies congenericas (*L. fuscus* – *L. insularum*). En este sentido, se plantea que una posible causa de las semejanzas en cuanto a la composición taxonómica de las comunidades de helmintos endoparásitos en las especies de hospedador seria la similitud en el uso de hábitat más que la relación filetica entre las especies.

Aho (1990) explica que en comunidades de helmintos de herpetofauna, el número de especies centrales es considerado bajo. Este patrón descrito por el autor se hizo evidente en lo obtenido con respecto al papel ecológico de las especies en cada especie de hospedador donde una o a lo sumo dos especies fueron dominantes en la comunidad. Consecuentemente con esto, la presencia de especies dominantes o centrales en una comunidad de helmintos de distintos hospedadores, por su importancia en términos de abundancia, pues, determinaran los patrones que se evidencien a través de los análisis que puedan utilizarse para interpretarlos. Es por esto que la aplicación de técnicas multivariadas en este trabajo tanto de ordenación como pruebas no paramétricas para medir diferencias entre grupos de hospedador en términos de la abundancia de las especies de helmintos muestran que pocas especies son las que realmente explican las diferencias entre las especies de hospedador.

Sin embargo, estas especies de helmintos que tuvieron mayores porcentajes de contribución en cuanto a la distinción entre una especie y otra de hospedador, fueron comunes a más de una especie de hospedador, lo cual, da cuenta de lo generalistas que son las especies de helmintos en este grupo de vertebrados y, que además de ello, la estrategia de colonización suele ser oportunista, sin mostrar especificidad definida a una especie de hospedador particular.

VII. CONCLUSIONES

- Se identificaron 15 especies de helmintos en tres especies de hospedador, siendo la mayoría de ellas pertenecientes al Phylum Nematoda.
- No existió relación entre la condición de infección y el sexo de los hospedadores en dos de las tres especies evaluadas, a saber: *Leptodactylus fuscus* y *Rhinella beebei*. Por otra parte, en *Leptodactylus insularum* el sexo y la condición de infección se vieron relacionados
- En términos de los índices parasitológicos cuantitativos (prevalencia y densidades absoluta y relativa), las especies de hospedadores se diferenciaron entre sí por la abundancia e intensidad de infecciones de helmintos. Taxonómicamente, las comunidades de helmintos endoparásitos de *R. beebei* y de *L. fuscus* presentaron mayor similitud entre sí, y las de *R. beebei* y *L. insularum* presentaron menor similitud. A nivel infracomunitario, la especie de hospedador que albergó mayor riqueza, diversidad y equidad fue *R. beebei*. Sin embargo, a nivel comunitario, la especie con mayor riqueza, diversidad y equidad fue *L. insularum*. Tanto a nivel infracomunitario como comunitario, *L. fuscus* fue la especie de menor riqueza, diversidad y equidad, pero de mayor dominancia.
- Las comunidades de los hospedadores estudiados tuvieron a *Cosmocerca* sp. como especie dominante o central. En especies como *R. beebei* y *L. insularum*, la comunidad presentó un mayor componente de especies subdominantes, mientras que en *L. fuscus*, la mayor cantidad de las especies fueron accesorias o satélites
- Las correlaciones obtenidas entre la longitud hocico-cloaca de los hospedadores con la riqueza de sus comunidades helmínticas fueron bajas, siendo negativas en *R. beebei* y *L. fuscus* y positivas para *L. insularum*. Por otro lado, las correlaciones obtenidas entre la abundancia de helmintos y el tamaño corporal de los hospedadores fue negativa para *L. fuscus*, pero positivas tanto para *L. insularum* como *R. beebei*.
- Las especies de helmintos se distribuyeron de forma diferencial en los cuerpos de los hospedadores, estando la mayoría de las especies en el tubo digestivo, mientras que menor cantidad de especies se distribuyeron en otros órganos como pulmones, vejiga urinaria y cavidad del cuerpo, así como también, presentaron distintas localizaciones en las distintas especies de anuros, en función de los hábitos ecológicos de cada especie y la fisiología de las especies de helmintos.

VIII. RECOMENDACIONES

- Realizar estudios similares a este, tanto en material colectado y depositado en colecciones zoológicas como en nuevas colectas en campo, en especies distintas o similares a las estudiadas en este trabajo, de manera tal de incrementar el conocimiento tanto de nuevas especies de helmintos endoparásitos como de aspectos de la etología, ecología, biología y hábitat de las especies hospedadoras que la helmintofauna puede revelar.
- Motivar el seguimiento longitudinal de estudios de este tipo tanto en esta como en otras localidades con ambientes contrastantes, a fin de identificar patrones de variación estacional que pudieran suscitarse y describirse solo a través de muestreos sistematizados prolongados en el tiempo.
- Generar material bibliográfico que junto al ya existente, ayude al investigador interesado en la anurofauna a identificar de manera más precisa y rápida, a través de nuevas herramientas como fotografías, y que además, actualice la taxonomía y sistemática de las especies presentes en territorio venezolano.
- Maximizar el número de ejemplares de las poblaciones hospedadoras a revisar, puesto que las estimaciones sobre riqueza de la comunidad de parásitos que se realicen sobre ellas se verán robustecidas estadísticamente con el aumento del número de individuos examinados.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Aho, J. (1990). Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns. In: G. Esch; A., Bush y J. Aho (Eds). *Parasite Communities: Patterns and processes*. Chapman and Hall, London; United Kingdom, pp. 157-196.
- Anderson, R.; A, Chabaud y S. Wilmott (1974) *Key to nematodes parasites of vertebrates*. Commonwealth Agricultural Bureaux Farnham Royal. Inglaterra.
- Anderson, R. (2000). *Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission*. 2º ed. CABI Publishing. EEUU.
- Asazawa, E. (1964) *Studies on the life history of Cylindrotaenia* sp. Tesis de grado no publicada. Universidad de Michigan.
- Baker, M. y C. Vaucher (1983). Parasitic helminths from Paraguay IV: Cosmocercoid nematodes from *Phyllomedusa hypochondrialis* (Daudin) (Amphibia: Hylidae). *Revue suisse Zool.* 90: 325-334.
- Baker, M. y C. Vaucher (1984). Parasitic helminths from Paraguay VI: *Cosmocerca* Diesing, 1861 (Nematoda: Cosmocercoidea) from frogs. *Revista Suisse du Zoologie*, 91 (4): 925-934.
- Baker, M. y C. Vaucher (1986). Parasitic helminths from Paraguay. XII. *Aplectana* Railliet and Henry, 1916 (Nematoda: Cosmocercoidea) from frogs. *Revista Suisse du Zoologie* 93:607-616.
- Barrio-Amorós, C. (1998). Sistemática y Biogeografía de los anfibios (Amphibia) de Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 18: 1-93.
- Barrio-Amorós, C. (2004a) Amphibians of Venezuela, Systematic list, distribution and references; an update. *Revista de Ecología Latino Americana* 9: 1-48
- Barrio – Amorós, C. (2009). Riqueza y Endemismo. En C. Molina, J.C. Señaris, M. Lampo y A. Rial (Edit.) *Anfibios de Venezuela: Estado del conocimiento y recomendaciones para su conservación* (pp. 25-40). Caracas: FLASA-IVIC-IZET
- Barton, D. (1999) Ecology of helminth communities in tropical Australian amphibians. *International Journal of Parasitology* 29 (6): 921-926.
- Basile, M., G. Rudzik, C. Merlos y F. Grosman (2007) Fichas ecológicas de especies representativas de vertebrados de la fauna local. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional del Centro de la Provincia de Buenos Aires. Argentina.
- Ben Slimane, B; R. Guerrero y M. Durette-Desset (1996). *Oswaldocruzia venezuelensis* n. sp. (Nematoda, Trichostrongylina, Molineoidea) a parasite of *Bufo marinus* from Venezuela. *Folia Parasitologica* 43 (4):297-300.
- Bolek, M. y J. Coggins (2003) Helminth community structure of sympatric eastern American toad *Bufo americanus americanus*, northern leopard frog *Rana pipiens* and blue spotted salamander *Ambystoma laterale* from southeastern Wisconsin. *Journal of Parasitology* 89(4): 673-681.
- Brooks, D., V. León-Règagnon, McLennan, D. A. and Zelmer, D. (2006), Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. *Ecology*, 87: S76-S85.

- Bursey, C., S. Goldberg, G. Salgado-Maldonado y F. Mendez-De La Cruz (1998) *Raillietnema brachyspiculatum* sp. n. (Nematoda: Cosmocercidae) from *Lepidophyma tuxtlae* (Sauria: Xantusiidae) from Mexico. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 65(2): 164-168.
- Bursey, C., S. Goldberg y J. Parmelee (2001). Gastrointestinal helminths of 51 species of anurans from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. *Comparative Parasitology*. 68(1): 21–35.
- Bursey, C., S. Goldberg y F. Kraus (2006) New species of *Raillietnema* (Nematoda: Cosmocercidae) in *Carlia mysi* (Squamata: Scincidae) from Papua New Guinea. *Journal of Parasitology* 92(5):1027-30.
- Bush, A. y J. Holmes (1986) Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology*. 64: 132-141.
- Bush, A., K. Lafferty; J. Lotz y A. Shoztak (1997) Parasitology meets ecology on its own terms. *Journal of Parasitology*. 83(4): 575-583.
- Caballero, C. y C. Diaz-Ungria (1958). Intento de un catálogo de los trematodos digeneos registrados en territorio venezolano. *Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 18: 19-36.
- Caballero, C. y E. Vogelsang, (1947). Fauna helmintológica venezolana. *Revista de Medicina Veterinaria y Parasitología*. 6 (1-4): 53-62.
- Caballero, C., E. Vogelsang y D. Zerecero (1953). Fauna helmintológica venezolana. (IV). Algunos trematodos de batracios y mamíferos. *Revista de Medicina Veterinaria y Parasitología*, Caracas, 12 (1-4): 195-208.
- Campiao, K.; R. da Silva y V. Ferreira (2009) Helminth parasites of *Leptodactylus podicipinus* (Anura: Leptodactylidae) from south-eastern Pantanal, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Helminthology*. 83: 345–349.
- Campiao, K.; R. da Silva y V. Ferreira (2012) Helminth parasite communities of allopatric populations of the frog *Leptodactylus podicipinus* from Pantanal, Brazil *Journal of Helminthology*. 1-7.
- Campiao, K.; da Silva, R., Delatorre, M., Ferreira, V. y Rodrigues, R. (2012) The effect of local environmental variables on the helminth parasite communities of the pointedbelly frog *Leptodactylus podicipinus* from ponds in the Pantanal wetlands. *Journal of Parasitology*. 98(2): 229–235.
- Campião, K., D. Morais, O. Tavares, A. Aguiar, G. Toledo, L. Roland y R. Da Silva (2014) Checklist of helminth parasites of amphibians from South America. *Zootaxa* 3843(1): 001-093.
- Campião, K.; A. Ribas, D. Morais, R. Silva y L. Tavares (2015) How many parasites species a frog might have? Determinants of parasite diversity in South American anurans. *PLoS ONE* 10(10): e0140577.
- Campião, K; O. Dias; R. Silva, V. Ferreira y L. Tavares (2016) Living apart and having similar trouble: are frog helminths parasites determined by the host or by the habitat? *Canadian Journal of Zoology* 94:761-765.

- Cañizales, I. (2009) Estructura de la comunidad parásitos helmintos del sapito arlequín, *Atelopus cruciger*. pp. 176 En: Giraldo, D., Rojas-Suárez F. y V. Romero (eds.) *Una mano a la Naturaleza, Conservando las especies amenazadas venezolanas*. Provita y Shell Venezuela, S.A. Venezuela.
- Cañizales, I. (2015) *Comunidad de helmintos parásitos en especies de anuros del estado Yaracuy, Venezuela*. Tesis doctoral no publicada. Caracas: Universidad Central de Venezuela.
- Castañeda, C. (2009) *Taxonomía de trematodos digenéticos en anuros del río Manzanares*. Trabajo Especial de Grado no publicado. Cumana: Universidad de Oriente.
- Chammas, S., S. Carneiro, R. Ferro, M. Antoniazzi y C. Jared (2014). Development of integument and cutaneous glands in larval, juvenile and adult toads (*Rhinella granulosa*): a morphological and morphometric study. *Acta Zoologica (Stockholm)*
- Chero, J., C. Cruces, C., J. Iannaccone, G. Sáez, L. Alvarino, A. Guabloche, S. Romero, E. Tuesta, V. Morales, y R. da Silva (2014) Índices ecológicos de los helmintos parásitos del sapo andino *Rhinella poeppigii* (Tschudi, 1845) (Anura: Bufonidae) del Perú. *The Biologist*. 13(1): 111-124.
- Chero, J., C. Cruces, J. Iannaccone, G. Sáez, L. Alvarino, J. Luque y V. Morales (2015) Parasitofauna del anfibio neotropical *Rhinella limensis* Werner, 1901 (Anura: Bufonidae) en la costa central peruana. *Neotropical Helminthology* 9(1). 87-102.
- _____ (2016) Comunidad de helmintos parásitos del sapo espinoso *Rhinella spinulosa* (Wiegmann, 1834) (Anura: Bufonidae) de Perú. *Revista de investigaciones veterinarias de Perú* 27(1). 114-129.
- Chikwendu Ejere, V., O. Aguzie; N. Ivoke, F. Ekeh, N. Ezenwaji, U. Onoja, y J. Eyo (2014). Parasitofauna of five freshwater fishes in a nigerian freshwater ecosystem. *Croatian Journal of Fisheries*, 72 (1), 17-24.
- Comas, M., A. Ribas, C. Milazzo, E. Sperone y S. Tripepi (2014) High levels of prevalence related to age and body condition: Host-parasite interactions in a water frog *Pelophylax kl. hispanicus*. *Acta Herpetologica* 9(1): 25-31.
- Cortéz-Gómez, A., C. Ruiz-Agudelo CA, A. Valencia-Aguilar y R. Ladle (2015) Ecological functions of neotropical amphibians and reptiles: a review. *Universitas Scientiarum*, 20(2): 229-245
- Cortéz-Gómez, A. (2015) Protocolo para la medición de rasgos funcionales en anfibios. En Salgado-Negret, B. (ed). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, D. C. Colombia. 236 pp
- Crofton, H. (1966) *Nematodes*. Hutchinson University Library. Londres. Inglaterra. 166 pp.
- _____ (1971). A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*. 62:179-193.
- Daniel, W. (2002) *Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Editorial Limusa S.A. De C.V. México. 915 pp.

- De Sá, R., T. Grant, A. Camargo, R. Heyer, M. Ponssa y E. Stanley (2015) Systematics of the neotropical Genus *Leptodactylus* Fitzinger, 1826 (Anura: Leptodactylidae): Phylogeny, the relevance of non-molecular evidence, and species accounts. *South American Journal of Herpetology*, 9: S1-S100.
- De Souza, A. (2016) *Helmintofauna associada a Leptodactylus fuscus (Anura: Leptodactylidae) em regiões de Cerrado, Pantanal e Caatinga no Brasil*. Tesis de Maestría no publicada. Botocatu: Universidade Estadual Paulista “Júlio De Mesquita Filho”.
- De Souza, A; A. Aguiar; D. Morais; L. Firmino; R. Ávila y R. Da Silva (2017) Helminth fauna of *Leptodactylus syphax* (Anura: Leptodactylidae) from Caatinga biome, northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology*. 26(1): 74-80.
- Diaz-Ungria, C., (1967). *Helminths de Venezuela*. Barquisimeto: Centro experimental de Estudios superiores, Escuela de Ciencias Veterinarias, Parasitología y Zoología Medica: 88 pp.
- _____ (1973). *Helminths endoparásitos de Venezuela*. Ciencias Veterinarias, 3 (1-2): 37-242.
- Diaz, E. 2008. *Composición de las dietas de Rhinella beebei y Pleuroderma brachyops en los Llanos Orientales del Estado Anzoátegui*. Trabajo Especial de Grado. Universidad Central de Venezuela. Tesis no publicada.
- Dixon, J. y M. Stanton (1977) The herpetofauna of the central Llanos of Venezuela: Noteworthy records, a tentative checklist and ecological notes. *Journal of Herpetology*, 11(1): 17-24.
- Duellman, W. y J. Trueb (1994) *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore and London.
- Esch, G. y J. Fernández (1993). *A functional biology of parasitism: Ecological and evolutionary implications*. Chapman & Hall. Cambridge.
- Ferreira, C. (2016) Anfíbios. En Guía de Laboratorio de Biología Animal. Bloque III. Profesores del Departamento de Zoología. Escuela de Biología. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Fritz, G. (1985) A consideration of alternative intermediate hosts for *Moniezia expansa* (Cestoda: Anoplocephalidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 52: 51-53.
- Frost, D. (2011) Amphibian Species of the World 6.0, an online reference. American Museum of Natural History. Disponible en: <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/>. Consultado el: 04-04-2017.
- Gallegó, J. (2007) *Manual de Parasitología. Morfología y biología de los grupos de interés sanitario*. Publicacions i Edicions Universitat de Barcelona. Barcelona. España.
- Galeano, M., P. Navarro, y J. Lluch (1990) Helmintofauna de *Hyla* spp. (Amphibia, Hylidae) en algunas localidades españolas. *Miscelanea Zoologica*: 14: 1-6.
- Gallina, S. y C. Lopez (2011) Manual de técnicas para el estudio de la fauna silvestre. Volúmen I. Universidad Autónoma de Querétaro. Instituto de Ecología, A. C. Querétaro, México. 377 pp.

- Garcia, G., P. Cruz y S. Mangione (2011) Caracterización histomorfológica de la piel de especies de Leptodactylus del grupo *fuscus* (Anura: Leptodactylidae), destacando la capa de Eberth- Kastschenko. *Acta Zoológica Lilloana* 5 (1): 3-13
- Gibson, D., A. Jones y R. Bray (2002) *Keys to the Trematoda. Volume I*. CABI Publishing. Inglaterra.
- Gleason, L. (1965) *Notes on the life history of Cyindrotaenia* sp. Tesis de grado no publicada. Universidad de Michigan.
- González, C. y M. Hamman (2015). Helminth parasites in the toad Rhinella major (Bufonidae) from Chaco region, Argentina. *Acta Herpetologica* 10(2): 93-101
- González, C., A. Kehr y M. Hamman (2006c). Helminth community structure of the oven frog Leptodactylus latinasus (Anura, Leptodactylidae) from Corrientes, Argentina. *Acta Parasitologica*. 51(4): 294-299.
- _____ (2012d). Community Structure of Helminth Parasites of Leptodactylus bufonius (Anura: Leptodactylidae) from Northeastern Argentina. *Zoological Studies*. 51(8): 1454-1463.
- _____ (2013). Helminth communities in the burrowing toad, Rhinella fernandezae, from Northeastern Argentina. *Biología* 68(6): 1155 - 1162.
- _____ (2014). Helminth community structure in the Argentinean bufonid Melanophryniscus klappenbachi: importance of habitat use and season. *Parasitology Research* 113: 3639–3649.
- Guerrero, R. (1971) Helminths of the Hacienda “El Limón”, D.F., Venezuela. Nematodos de vertebrados. I. *Memoria Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 31: 175–230.
- _____ (1996) Streblidae (Diptera: Pupipara) parásitos de los murciélagos de Pakitza, Parque Nacional Manu, Perú. En D. Wilson y A. Sandoval (eds.) *Manu, la biodiversidad del sureste del Perú*, pp. 627-641.
- _____ (2013). Two new species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Trichostrongylina: Molineoidea) parasites of the cane toad Rhinella marina (Amphibia: Anura) from Peru. *Acta Parasitologica* 58: 30-36.
- Hardin, E. L. y J. Janovy Jr. (1988). Population dynamics of Distoichometra bufonis (Cestoda: Nematotaeniidae) in *Bufo woodhousii*. *Journal of Parasitology* 74: 360- 365.
- Heyer, R. (1969b) The adaptive ecology of the species groups of the genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, 23(3): 421-428.
- _____ (1978) Systematics of the fuscus group of the frog genus Leptodactylus (Amphibia, Leptodactylidae). *Natural History Museum of Los Angeles County Science Bulletin* 29.
- Holmes, J. (1960) Effects of concurrent infections on Hymenolepis diminuta (Cestoda) and Moniliformis dubius (Acanthocephala). I. general effects and comparison with crowding. *Journal of Parasitology*, 88 (3): 434-439.

- Holmes, J. (1973) Site selection by parasitic helminths: Interspecific interactions, site segregation, and their importance to development of helminths communities. *Canadian Journal of Zoology* 51: 333-347.
- Iannaccone, J. (2003). Helminths parasites de Atelopus bomolochus Peters 1973 (Anura: Bufonidae) de Piura, Perú. *Gayana (Concepción)*, 67(1), 9-15.
- Joyeaux, C. (1924). Recherches sur le cycle évolutif des Cylindrotaenia. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 2: 74-81.
- Kirin, D.A. (2001) Biodiversity and ecology of helminth communities of Alburnus alburnus from Veleka and Resovska Rivers, Bulgaria. *Comptes rendus de l'Académie bulgare des Sciences*, 54(10): 99-102.
- Kohn, A y B. Fernandes (2014). *South American trematodes parasites of amphibians and reptiles*. Rio de Janeiro. 228 pp.
- Krull, W. (1940) Investigations on possible intermediate hosts, other than oribatid mites, for Moniezia expansa. *Proceedings of Helminthological Society of Washington* 7 (2): 68-71.
- Kutcha, R, J. Brabec, R. Bray y T. Scholz (2008) Suppression of the tapeworm order Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Eucestoda) and the proposal of two new orders, Bothriocephalidea and Diphyllbothriidea. *International Journal of Parasitology*: 38(1):49-55.
- Lopes, V., H. Santos, A. Silva, G. Fontes, G. Vieira, A. Ferreira y E. Silva (2015). First case of human infection by Bertiella studeri (Blanchard, 1891) Stunkard, 1940 (Cestoda: Anoplocephalidae) in Brazil. *Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo*, 57(5): 447-450.
- Lunaschi, L. y F. Drago (2007). Checklist of digenean parasites of amphibians and reptiles from Argentina. *Zootaxa*, 1476: 51-68.
- _____ (2010). Platyhelminthes, Trematoda, Digenea Carus, 1863: Distribution extension in Argentina and new Anura and Ophidia hosts. *Check List*, 6(3): 447-450.
- MARN (2000) *Primer Informe de Venezuela sobre Diversidad Biológica*. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales, Oficina Nacional de Diversidad Biológica. Caracas, Venezuela. 227 pp.
- McAllister, C, C. Bursey y P. Freed, P. (2010a) Helminth parasites of selected amphibians and reptiles from the republic of Ecuador. *Comparative Parasitology*, 77: 52-66.
- _____ (2010b) Helminth parasites (Cestoidea, Nematoda) of selected herpetofauna from Paraguay. *Journal of Parasitology*, 96(1):222-4.
- Molina C. y A. Rial, A. (2009) Venezuela, Características generales y Biorregiones de Venezuela. En C. Molina, J.C. Señaris, M. Lampo y A. Rial (Edit.) *Anfibios de Venezuela: Estado del conocimiento y recomendaciones para su conservación* (pp. 09-20). Caracas: FLASA-IVIC-IZET.
- Morales G. y L. Pino (1987). *Parasitología Cuantitativa*. Fundación Fondo Editorial, Acta Científica Venezolana, Caracas, 132 pp.

- Moravec, F., V. Barus y B. Risavy (1987). Some parasitic nematodes, excluding Heterakidae y Pahryngodonidae from amphibians and reptiles in Egypt. *Folia Parasitologica*, 34: 255-267.
- Moravec, F., G. Salgado Maldonado and R. Pineda López (1990) *Raillietnema kritscheri* sp. n. (Nematoda: Cosmocercidae) from *Cichlasoma* spp. (Pisces) from Mexico. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien. Serie B für Botanik und Zoologie* 94. /95. Bd. (1990/1991), pp. 35-40
- Moreno, C. (2001) *Métodos para medir la biodiversidad*. M&T–Manuales y Tesis SEA, vol.1. Zaragoza, 84 pp.
- Narvaes, P., and M. Rodrigues (2009) Taxonomic revision of *Rhinella granulosa* species group (Amphibia, Anura, Bufonidae), with a description of a new species. *Arquivos de Zoologia. São Paulo* 40: 1–73.
- Nasir, P. (1966) Two new species of digenetic trematodes from Venezuelan amphibians. *Proceedings of Helminthological Society of Washington*, 33:166-170.
- Nasir, P. y M. Diaz (1970) A redescription of *Glypthelmins linguatula* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1924 and *G. vesicalis* (Ruiz and Leao, 1942) Yamaguti, 1958 with a key to the valid species *Rivista di Parassitologia*, 31: 261-274
- Nasir, P. y M. Díaz (1971). A redescription of *Mesocoelium monas* (Rudolphi, 1918) Freitas, 1958 and specific determination in genus *Mesocoelium* Odhner 1910 (Trematoda: Digenea). *Rivista di Parassitologia*. 32 (3):149 – 158.
- Péfaur, J. y J. Rivero (2000) Distribution, species-richness, endemism, and conservation of Venezuelan amphibians and reptiles. *Amphibian and Reptile Conservation*, 2: 42-70.
- Pereira, G. (2015) *Biología reproductiva de anfibios*. Disertación. Disponible en: <https://en.calameo.com/read/003768960837a9228eefd>
- Ponssa, M. (2001) Cuidado parental y comportamiento de cardumen de larvas en *Leptodactylus insularum*. *Alytes*, 19(2-4): 183-195.
- Ponssa, M., J. Barrionuevo, F. Pucci y A. Pucci (2017) Morphometric variations in the skin layers of frogs: An exploration into their relation with ecological parameters in *Leptodactylus* (Anura, Leptodactylidae), with an emphasis on the Eberth-Kastschenko layer. *Anatomical Record* 300(10):1895-1909.
- Poulin, R. (1993) The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology*, 23 (7): 937-944.
- Poulin, R. (2007) Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, 134: 763-776.
- Poynar, G. (1983) *The natural history of nematodes*. Prentice-Hall. 323 pp.
- _____ (1975) *Entomogenous nematodes: A manual and hosts list of nematode-insect association*. E.J. Brill, Leiden, Países Bajos. 321 pp.
- Poynton, S. y B. Whitaker (2001) Protozoa and Metazoa infecting Amphibia. En: *Amphibian medicine and captive husbandry*. Edited by: Wright, K., Whitaker, B., Malabar, F. Krieger Publishing Co.

- Prudhoe, S. y R. Bray (1982). *Platyhelminth parasites of the amphibian*. London: British Museum (Natural History), Oxford Univ.
- Rivero, J. (1961) Salientia of Venezuela. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 126: 1-207.
- Rohde, K. (2005) *Marine Parasitology*. Csiro Publishing. 592 pp.
- Santos, V. y S. Amato (2010) *Rhinella fernandazae* (Anura, Bufonidae) a paratenic host of *Centrorhynchus* sp. (Acanthocephala, Centrorhynchidae) in Brasil. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 53-56.
- Simberloff, D. (1990) Free living communities and alimentary tract helminths: hypothesis and pattern analysis. In: G. Esch; A., Bush y J. Aho (Eds). *Parasite Communities: Patterns and processes*. Chapman and Hall, London; United Kingdom, pp. 157-196.
- Sprent, J. (1974) Evolutionary aspects of immunity in zooparasitic infections. En R. Jackson, R. Herman y I. Singer (Edit.) *Immunity to parasitic animals vol. 1* (pp. 03-62). New York: Appleton-Century-Crofts. Meredith Corporation.
- Smyth, J. y M. Smyth (1980). *Frogs as host-parasite systems. I. An introduction to parasitology through the parasites of Rana temporaria, R. esculenta and R. pipiens*. London: Macmillan.
- Solano, H. (1987) Variations saisonnières du régime alimentaire de *Leptodactylus fuscus* (Anoures: Leptodactylidae) dans les “Llanos” du Venezuela. *Bulletin Soc. Zool. France*, 111 (1-2): 55-63.
- Stumpf, I. (1981) Aspectos biológicos da ciclo de vida de *Cylindrotaenia americana* Jewell, 1916 (Cyclophyllidae: Nematotaeniidae) em *Bufo ictericus* Spix, 1824. *Acta Biologica Paranaense*, 10/11: 31-39.
- Stumpf, I. (1982) Ciclo evolutivo da *Cylindrotaenia americana* Jewell, 1916 (Cyclophyllidae: Nematotaeniidae) em *Bufo ictericus* Spix, 1824. *Acta Biologica Paranaense*, 10/11: 41-52.
- Tavares, O. (2010) *Composição e estrutura das infracomunidades de metazoários endoparasitas em Leptodactylus chaquensis Cei, 1950 e Leptodactylus fuscus (Schneider, 1799) (Anura: Leptodactylidae) no Pantanal de Mato Grosso do Sul, Brasil*. Tesis de Maestría no publicada. Campo Grande: Universidad Federal de Mato Grosso do Sul.
- Thomas, J. (1965) Studies on some aspects of the ecology of *Mesocoelium monodi*, a trematode parasite of reptiles and amphibia. *Journal of Zoology* 145 (4) 471-494.
- Tavares, V. (2008) *Helminthos parasitos de Rhinella fernandaezeae (Gallardo, 1957) (Anura, Bufonidae) do município de Imbe, Rio Grande do Sul, Brasil*. Tesis de Maestría no publicada. Porto Alegre: Universidad Federal de Rio Grande do Sul.
- Travassos, L., J. Freitas y A. Kohn (1969) *Trematódeos do Brasil*. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 67 (fasc. único): 886 pp.
- Van Deusen, E. (1963) *Investigation into the life cycle of Cylindrotaenia quadrijugosa*. Tesis de grado no publicada. Universidad de Michigan.

- Valencia-Aguilar, A.; A. Cortés-Gómez y C. Ruiz-Agudelo (2013) Ecosystem services provided by amphibians and reptiles in Neotropical ecosystems. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 9:3, 257-272.
- Wilson, A. (1974) *The Institute of Biology's Studies in Biology n° 4: An Introduction to Parasitology*. Edward Arnold Publishers Ltd. London.
- Wong M. y A. Bundy (1985). Population distribution of *Ochoterenella digiticauda* (Nematoda: Onchocercidae) and *Mesocoelium monas* (Digenea: Brachycoeliidae) in naturally infected *Bufo marinus* (Amphibia: Bufonidae) from Jamaica. *Parasitology*. 90:457–462.
- Yamaguti, S. (1959) *Systema Helminthum. Vol. II. The Cestodes of Vertebrates*. Interscience publishers. New York.
- _____(1961) *Systema Helminthum. Vol. III. The Nematodes of Vertebrates*. Interscience publishers. New York.

IX. APÉNDICES

APÉNDICE I: Petición escrita al Departamento de Zoología por parte del tutor académico de este trabajo

Caracas, 24 de Enero de 2017

Dra. Cristina Sanoja W.

Jefa del Departamento de Zoología

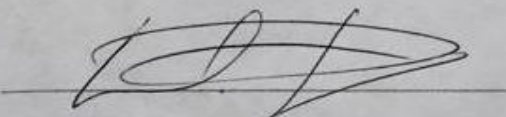
Por medio de la presente, solicito ante usted como jefa del Departamento de Zoología, al cual pertenece el Depósito de Biología Animal, que se ceda al Br. **Juan Nicolás Caraballo Marciano**, titular de la cedula de identidad **V-24720738**, el siguiente material preservado en etanol al 70% y sin codificación que se detalla a continuación:

Familia	Especie	Localidad de colecta	Condición	Cant	Total
Bufo	<i>Bufo granulosus</i>	La iguana	Abiertos	41	111
Bufo	<i>Bufo granulosus</i>	Basurero	Abiertos	31	
Bufo	<i>Bufo granulosus</i>	Calabozo	Cerrados	39	
Leptodactylus	<i>Leptodactylus fuscus</i>	La Iguana	Abiertos	74	74
Leptodactylus	<i>Leptodactylus macrosternum</i>	La Iguana	Abiertos	≈ 282	≈ 317
Leptodactylus	<i>Leptodactylus macrosternum</i>	Calabozo	Cerrados	35	

Este material será utilizado con fines académicos por el Br. Caraballo para desarrollar las habilidades y destrezas propuestas para la asignatura Métodos de Laboratorio y de Investigación en Zoología y extraer datos de interés, necesarios para la realización de su trabajo especial de grado, los cuales llevara a cabo bajo mi supervisión.

Cabe destacar que previamente fue consultado con la prof. Hedelvy Guada la utilidad de este material dentro de la asignatura electiva que dicta y manifestó que dado al estado que presentan (ya disecados) y a que ya tiene un buen número de ejemplares de esas especies en mejor estado, pueden ser donados con fines que pudieran ser de mayor provecho.

Sin más que agregar y agradeciendo de antemano sus buenos oficios, se despide:


Dr. Ricardo Guerrero
Laboratorio de Ecología y Sistemática de Parásitos (J)

APÉNDICE II: Oficio de entrega del material empleado en este trabajo



Caracas, 30 de Enero del 2017

Prof. Ricardo Guerrero
Laboratorio de Ecología y Sistemática de Parásitos
Instituto de Zoología y Ecología Tropical
Facultad de Ciencias
Universidad Central de Venezuela
Presente.-

Estimado Prof. Guerrero:

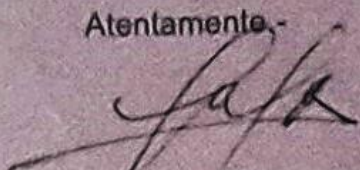
Ante todo un cordial saludo. Por la presente acuso recibo de su solicitud referente a la donación de parte del material biológico preservado en alcohol, existente en el Depósito de Biología Animal, Laboratorios Docentes de la Escuela de Biología e indicado en su oficio recibido el 27 del presente.

En el entendido que el material solicitado no está siendo utilizado, ni será requerido en otras asignaturas del Departamento de Zoología, este queda a su disposición para ser empleado en las asignaturas Métodos de Laboratorio, Métodos de Investigación y Trabajo Especial de Grado (Seminario 1 y Seminario 2) del Br. Juan N. Caraballo Marcano, C.I. 24.720.738, bajo su supervisión.

Me despido, deseándole el mayor de los éxitos en la labor académica emprendida con el Br. Caraballo y esperando culmine dentro del tiempo estipulado según el Reglamento de Seminarios y TEG de la Escuela de Biología.

Sin más que agregar. Queda de usted.

Atentamente,-


Prof. Cristina Sanoja W.
Jefe del Departamento de Zoología

Cc. Prof. Elizabeth Merentes, Coordinadora UDPP Zoología

APÉNDICE III: Glosario con algunos términos parasitológicos en el texto
(Tomados de Gosling, P. (2005) Dictionary of Parasitology. Taylor & Francis group. 394 pp.)

A

Acantor: Primer estadio larval en el ciclo de vida de los acantocéfalos contenido y que eclosiona del huevo.

Acantella: Segundo estadio larval en el ciclo de vida de los acantocéfalos, generalmente fijado al tracto intestinal de artrópodos.

Acetábulo: Ventosa oral de los trematodos.

B

Botridios: Hendiduras presentes en el escólex de algunos cestodos difilobotridos que facilitan la fijación a los tejidos parasitados en el hospedador.

C

Cercaria: Estadio larval acuático y natatorio en el ciclo de vida de los trematodos digeneos que penetra a través de la piel del hospedador definitivo.

Cistacanto: Fase previa a la madurez sexual y ultimo estadio larval de los acantocefalos

Coracidio: Estadio larval ciliado en el ciclo de vida de los difilobotridios.

D

Directo (ciclo de vida): Ciclo de vida de helmintos o cualquier parásito que transcurre sin necesidad de vectores u hospedadores intermediarios.

E

Escolex: Estructura de fijación al hospedador presente en los cestodos provista de ventosas o ganchos.

Esporocisto: Estadio larval de los trematodos digeneticos que se aloja en el caracol tras la penetración del miracidio.

Estenoxeno: Parásito que es capaz de infectar a un rango estrecho de hospedadores.

Eurixeno: Parásito que es capaz de infectar a un rango amplio de hospedadores.

F

Filamentos polares: Estructuras presentes en los extremos del huevo de *Hymenolepis nana* cuya función es promover la ruptura del huevo.

H

Hexacanto: Embrión característico de cestodos ciclofilideos, caracterizado por la presencia de 6 espinas o ganchos.

Hospedador definitivo: Hospedador en el que se hallan los parásitos en estadio adulto y el cual, se lleva a cabo la reproducción sexual.

Hospedador intermediario: Hospedador en el que se hallan los parásitos en estadios larvales y en el cual, se lleva a cabo la reproducción asexual.

Huevo: Estructura quitinosa que contiene al embrio.

I

Indirecto (ciclo de vida): Ciclo de vida de helmintos o cualquier parásito que para llevarse a cabo, es necesaria la presencia de vectores u hospedadores intermediarios.

L

Larva: Cualquier estadio inmaduro móvil o inmóvil previo al estadio adulto.

L3: Larva infectante en el ciclo de vida de los nematodos.

M

Metacercaria: Estadio larval previo a la madurez sexual de los trematodos

Microfilaria: Nombre que reciben las larvas infectantes de los oncocercidos.

Miracidio: Larva ciliada y natatoria que es expulsada del huevo del los trematodos.

O

Oncomiracidio: Estadio larval de vida libre que eclosiona del huevo de los platelmintos monogeneos.

Oncosfera: Embrión contenido en el huevo de cestodos ciclofilideos.

P

Paratenia: Condición en la cual el parásito se encuentra alojado en un hospedador distinto al definitivo por accidente.

Plerocercarioide: Fase larval del ciclo de vida de cestodos difilobotrideos en el segundo hospedador intermediario o paratenico (vertebrado).

Procercarioide: Fase larval del ciclo de vida de cestodos difilobotrideos en el primer hospedador intermediario (crustáceo)

Q

Quiste: Encapsulamiento que en condiciones adversas, es sufrido por algunos helmintos, deteniendo su desarrollo.

T

Tetrahiridium: Larva infectante en el ciclo de vida de algunos cestodos mesocetoideos que consta de un pequeño escólex invaginado en un vesícula globosa llena de liquido.

V

Vector: Hospedador de transporte que al alimentarse del hospedador definitivo, inocula en el estadio infectante del parásito.

Ventosas: Estructura de fijación presentes en los platelmintos y otros animales parásitos o no

APENDICE IV: Resumen de algunas características biológicas consultadas en la bibliografía sobre los helmintos identificados y especies de anuros que las hospedaron

Especie de helminto	Ciclo de vida	Mecanismo de ingreso al hospedador	Hospedadores intermediarios* (o vectores*)	Hospedador Definitivo*	<i>R.b</i>	<i>L.f</i>	<i>Li</i>
<i>Cylindrotaenia americana</i>	I	Ingestión de hospedador intermediario con larva tetratíhridium.*	Ácaros oribatidos, hormigas	Anfibios y reptiles	X	X	-
<i>Plagiorchis</i> sp.	I	Ingestión de hospedador intermediario con metacercarias* enquistadas	1°: Caracoles planorbidos 2°: Náyades de insectos acuáticos, renacuajos.	Anfibios y otros vertebrados	-	-	X
<i>Ochoterenella</i> sp.	I	Picadura de mosquito vector infectado con microfilarias*	Hembra de mosquito hematófago	Anfibios	-	-	X
<i>Oligoacanthorrhynchus</i> sp.	I	Ingestión de artrópodo terrestre infectado con larva acantor*	Artropodos terrestres: Coleopteros, isópodos, miriapodos	Aves rapaces	X	-	-
Larvas de la familia Physalopteridae	I	Ingestión de insectos con larvas en su interior	Insectos terrestres: ortopteroides, hemípteros y coleópteros	Mamíferos, reptiles o aves	X	-	-
Larvas de la superfamilia Acuariiidea	I	Ingestión de insectos con larvas en su interior	Insectos terrestres: ortopteroides, hemípteros y coleópteros	Aves acuáticas (Garzas)	-	X	-
Larva plerocercóide de difilobotrido	I	Ingestión de copépodos con larvas procercoides*	Copépodos del género <i>Cyclops</i>	Reptiles, aves y mamíferos	-	X	-
<i>Cosmocerca</i> sp.	D	Penetración de las larvas a través de la piel del hospedador	Hospedadores paratenicos* (caracoles y babosas)	Anfibios y reptiles	X	X	X
<i>Rhabdias</i> sp.	D	Penetración de las larvas a través de la piel del hospedador	Hospedadores paratenicos* (caracoles y babosas)	Anfibios y reptiles	X	X	X
<i>Aplectana</i> sp.	D	Ingestión de las larvas infectantes	No aplica	Anfibios y reptiles	X	-	X
<i>Raillietnema</i> sp.	D	Penetración de las larvas a través de la piel del hospedador	No aplica	Anfibios y reptiles	-	X	-
<i>Oswaldocruzia</i> sp.	D	Penetración de las larvas a través de la piel del hospedador	No aplica	Anfibios y reptiles	-	X	X
<i>Agamospirura</i> sp. (Quistes*)	I	Ingestión de quistes en insectos	No aplica	Anfibios y reptiles	-	-	X
<i>Polystoma</i> sp.	D	Adhesión de la larva oncomiracidio* a la piel del renacuajo y absorción a través de la piel en estadio adulto	No aplica	Peces y anfibios	X	-	-

Leyenda: *R.b* (*Rhinella beebei*), *L.f* (*Leptodactylus fuscus*), *Li* (*Leptodactylus insularum*). -: Ausente, X: Presente. I: Indirecto, D: Directo.

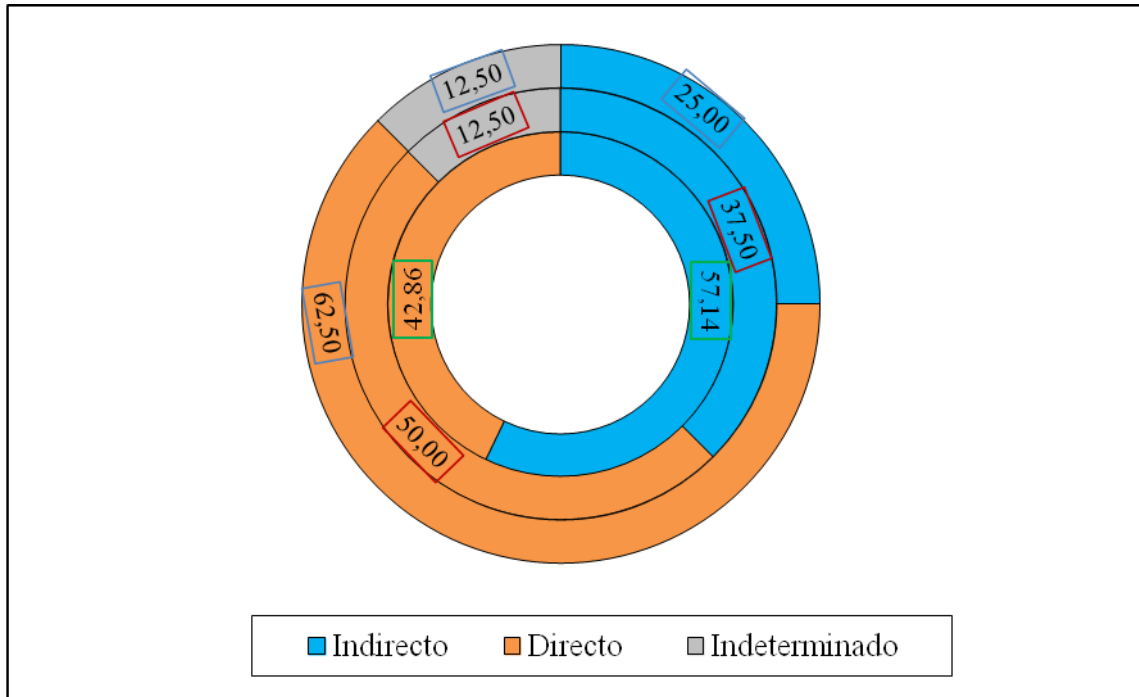


Figura A: Porcentaje de especies de helmintos que por especie de hospedador presentaron ciclos de vida directos o indirectos. Leyenda: (Anillo interno: *R. beebei*, anillo medio: *L. fuscus*, anillo externo: *L. insularum*).

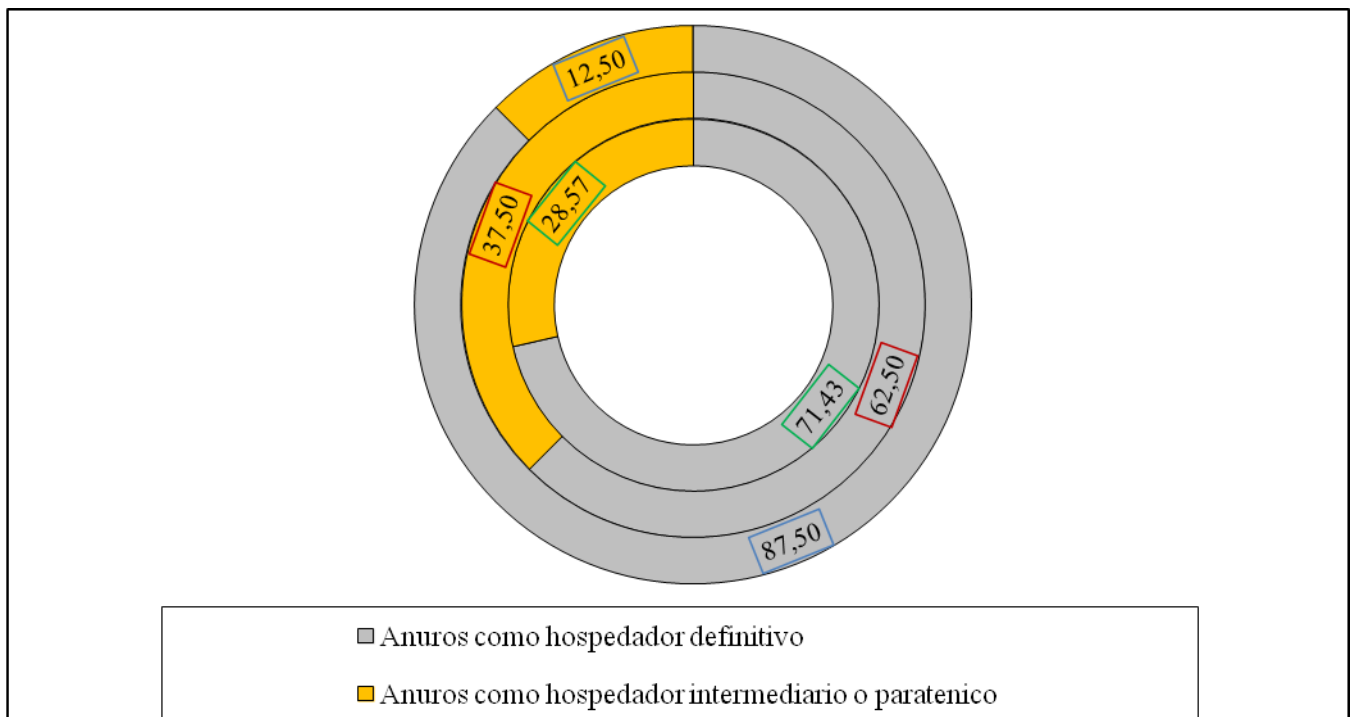


Figura B. Porcentaje de las especies de helmintos identificadas en las especies de hospedador evaluadas que son parásitos de anfibios de forma definitiva o de forma intermediaria (Leyenda: Anillo interno: *R. beebei*, Anillo medio: *L. fuscus*, anillo externo: *L. insularum*).

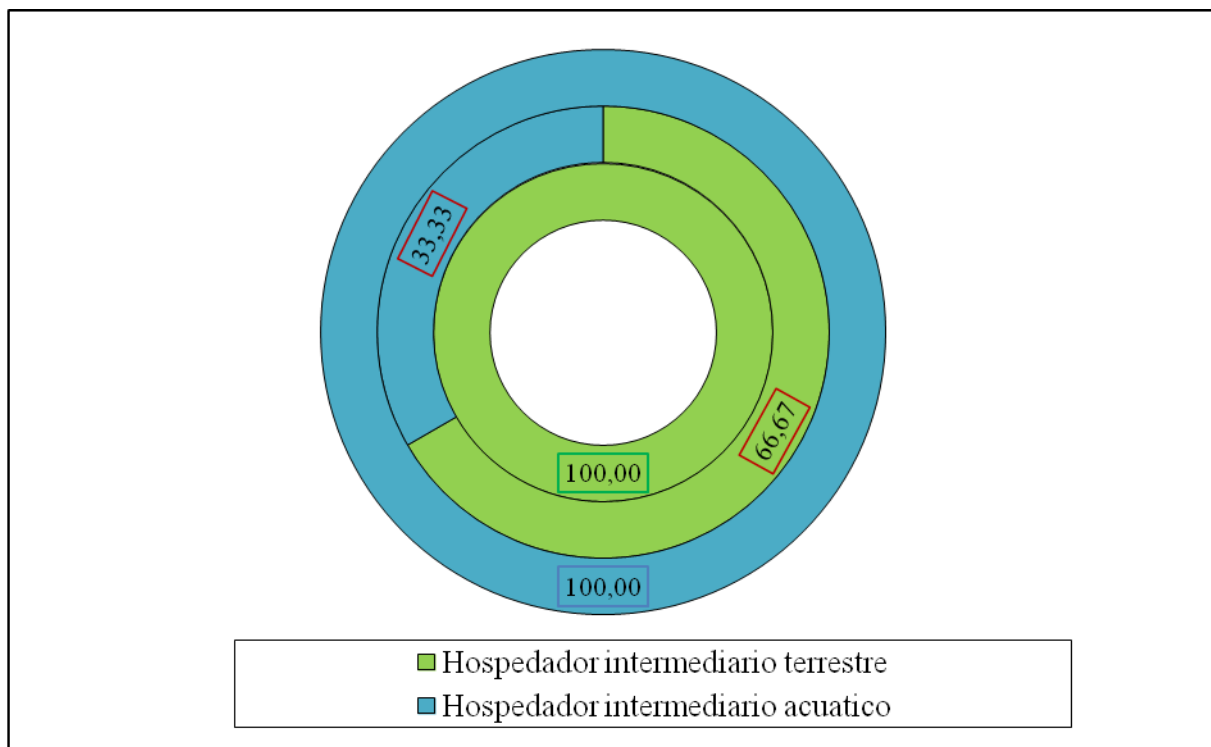


Figura C: Porcentaje de las especies de helmintos endoparásitos de ciclo de vida incompleto que por especie de anuro hospedador que utilizaron hospedadores intermediarios asociados al hábitat acuático o terrestre. (**Leyenda:** Anillo interno: *R. beebei*, Anillo medio: *L. fuscus*, anillo externo: *L. insularum*).

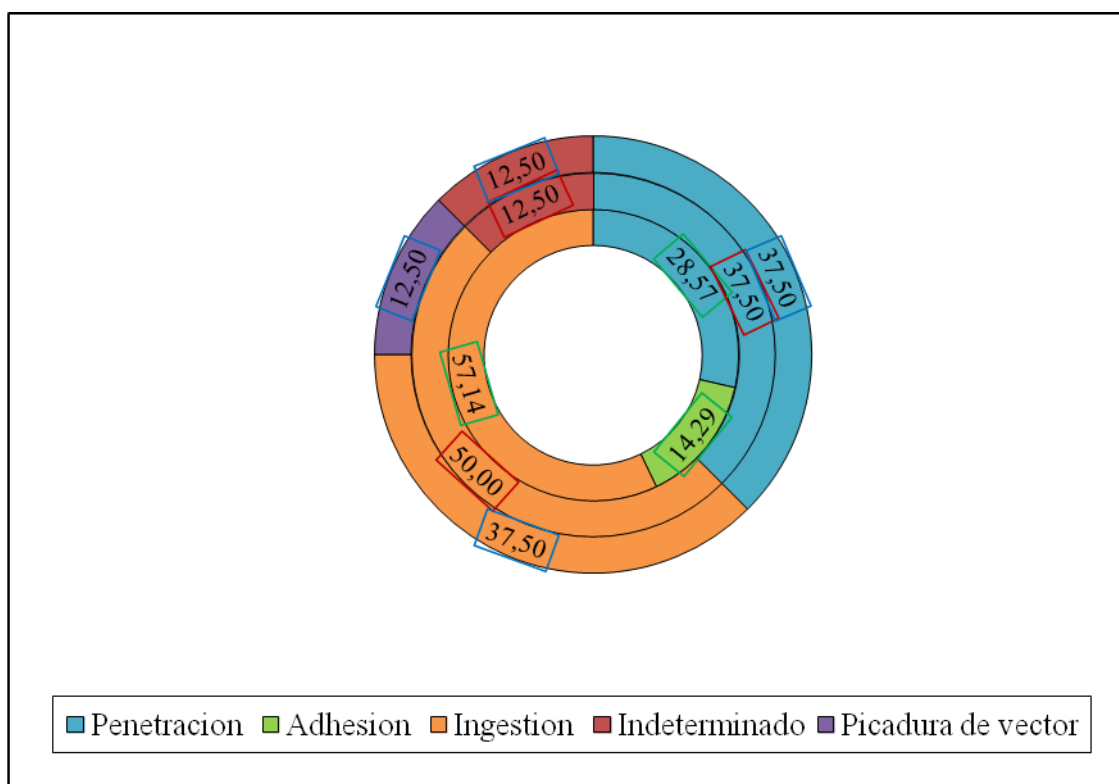
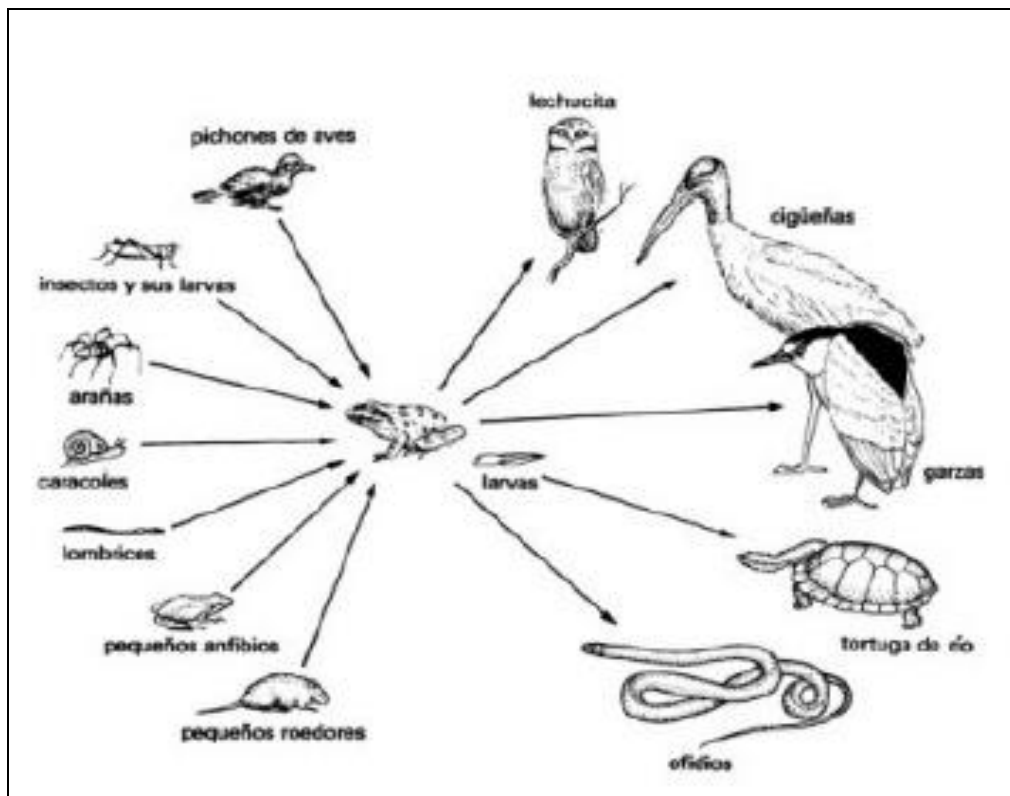
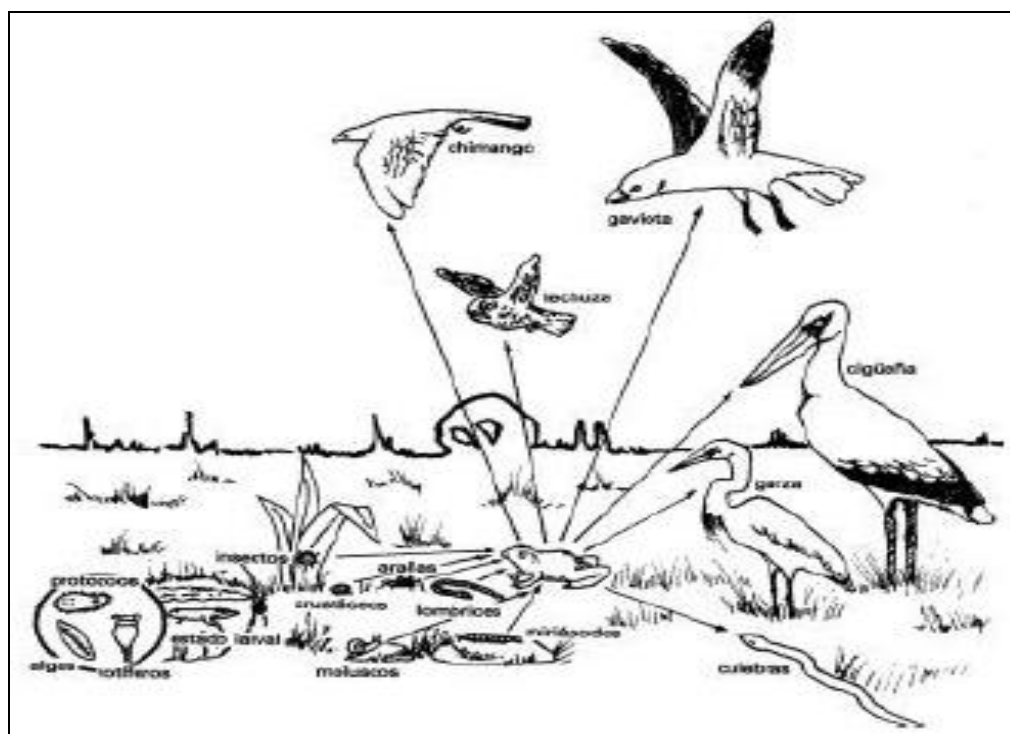


Figura D: Porcentaje de las especies de helmintos endoparásitos que utilizaron distintos mecanismos de ingreso al hospedador (**Leyenda:** Anillo interno: *R. beebei*, Anillo medio: *L. fuscus*, anillo externo: *L. insularum*).

APÉNDICE V: Relaciones tróficas reportadas en anuros similares a los estudiados en regiones de la Argentina



A: Presas y depredadores de especies de leptodactilidos (tomado de Basile y col, 2007)



B: Presas y depredadores de especies de bufonidos (tomado de Basile y col, 2007)

APÉNDICE VI: Nidos de espuma de los distintos complejos de especies a los cuales pertenecían los hospedadores del género *Leptodactylus* evaluados en este trabajo. Amplexo de *Rhinella* complejo *granulosa*



A: Nidos de espuma elaborados por anuros del complejo “*fuscus*” del género *Leptodactylus* (tomado de Pereira, 2015)

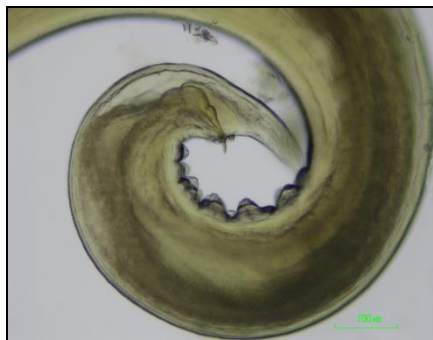


B: Nidos de espuma elaborados por anuros del complejo “*latrans*” del género *Leptodactylus*. Escuelas de renacuajos y cuidado de la progenie por los padres. (tomado de Pereira, 2015)



C: Amplexo en bufónidos (tomado de Pereira, 2015)

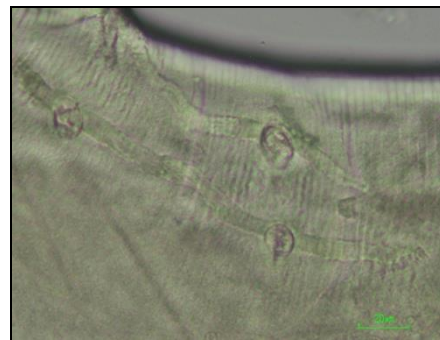
APÉNDICE VII: Algunos de los helmintos endoparásitos y sus características diagnósticas (por Caraballo y Guerrero, 2018).



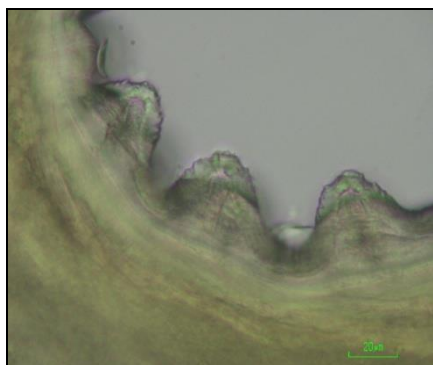
Cosmocerca sp. (♂).
Extremo posterior
(Aumento: 100X, barra: 100µm)



Raillietnema sp. (♀)
Detalle del esófago
(Aumento: 100X, barra: 50 µm)



Cosmocerca sp. (♂).
Plectanes en vista ventral
(Aumento: 400X, barra: 20µm)



Cosmocerca sp. (♂).
Plectanes en vista lateral
(Aumento: 400X, barra: 20µm)



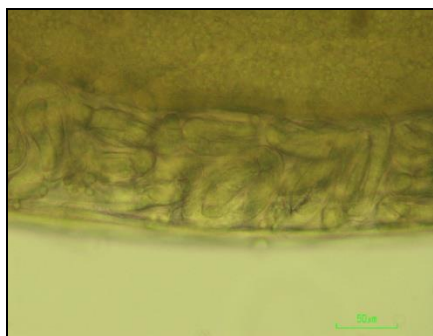
Raillietnema sp. (♀)
(Aumento: 100X, barra: 50 µm)



Aplectana sp.
Extremo anterior
(Aumento: 400X, barra: 20 µm)



Aplectana sp. (♂)
(Aumento: 100X, barra: 250 µm)



Rhabdias sp. (♀)
Huevos larvados
(Aumento: 400X, barra: 50 µm)



Rhabdias sp. (♀)
Extremo anterior
(Aumento: 400X, barra: 50 µm)



Plagiorchis sp.
Región anterior
(Aumento: 100X, barra: 250 µm)



Quiste de *Abreviata* sp.
(Aumento: 100X, barra: 250 µm)



Ochoterella sp.
Extremo anterior
(Aumento: 400X, barra: 50 µm)