



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

División de Estudios de Posgrado

FACULTAD DE BIOLOGÍA

Programa Institucional de Maestría en Ciencias Biológicas

Área temática: Ecología y Conservación

**Evaluación de redes de interacción anfibio-parásito en sitios de manglar
con diferentes historias de manejo
TESIS**

Que presenta:

SAMANTHA JOSEFINA RUIZ VEGA

Como requisito para obtener el título profesional de

Maestra en Ciencias Biológicas

Directora de Tesis: Dra. Yvonne Herrerías Diego

Co-Director de Tesis: Dr. Alejandro Salinas Melgoza

Morelia, Michoacán, Marzo 2018



*La disciplina que aprendes y el
carácter que construyes por
establecer y lograr una meta,
pueden ser más valiosos que el logro
de la misma meta.*

Bo Bennett

AGRADECIMIENTOS

- A la UMSNH, la facultad de Biología y el programa institucional en maestría en ciencias biológicas, por todo el apoyo y aprendizaje obtenido.
- A Yvonne y Alex por confiar en mí y brindarme todo el apoyo durante estos dos años, gracias infinitas por este gran conocimiento que me llevo, por su amistad incondicional y aguantarme cuando quería tirar la toalla.
- A mis sinodales el Dr. Arnulfo, el Dr. Jorge y la Dra. Ileri por sus aportaciones y su gran conocimiento
- A David Tafolla y la Dra. Margarita por el apoyo en los parásitos.
- A mis queridos padres y hermanos gracias por nunca dejarme sola y siempre levantarme en todo este procedimiento, sin ustedes no lo hubiera logrado
- A Flor por siempre tener las palabras de aliento que necesitaba, por motivarme y alegrarme en todo momento.
- A mi hermanita Pau y mis amigos Sary, Peri gracias por nunca dejarme sola y sus palabras de aliento.
- A mis compañeros de campo Esme, Celi, Mau, Joss e Isacc por todo el apoyo brindado en el campo y hacer q todas las salidas fueran una experiencia.
- A mis compañeros y amigos Alis, Julio, Levi, gracias por todos sus conocimientos y amiguita Isis gracias por todo tu apoyo y los parotes que me hacías
- A las instituciones que aportaron el recurso: a CONACyT por la beca otorgada, CIC, LANASE (no. de proyecto 280505).

CONTENIDO

RESUMEN	1
SUMMARY	2
INTRODUCCION.....	3
OBJETIVOS	6
OBJETIVO GENERAL.....	6
OBJETIVOS PARTICULARES.....	6
HIPÓTESIS	6
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Área de estudio.....	7
Diseño de muestreo	8
Muestreo de hospederos.....	8
Muestreo de parásitos	8
Análisis de redes	9
RESULTADOS.....	11
Evaluación de hospederos anfibios.....	11
Evaluación de parásitos	14
Redes parásito - anfibio.....	15
Análisis de redes por temporada.	17
Modelos nulos	18
DISCUSIÓN.....	20
Factores limitando la presencia de hospederos	20
Factores limitando la presencia de parásitos.....	20
Efecto de las condiciones del hábitat sobre las redes de interacción.....	22
LECCIONES APRENDIDAS EN EL ESTUDIO DE INTERACCIONES ANFIBIO-PARÁSITO	25
CONCLUSIONES.....	26
BIBLIOGRAFIA.....	28

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Figura 1. Redes de interacción anfibio-parásitos por sitios por anualidad	13
Tabla 1. Resultados de la estructura de redes interacción anfibio-parásito y modelos nulos para tres métricas por sitios anuales y por temporadas	14
Figura 2. Redes de interacción anfibio-parásitos por sitios por temporadas	17
Tabla 2. Resultados del Método de Dunn's de las métricas resultantes de modelos nulos por sitios, anuales y por temporadas.	20

RESUMEN

Las relaciones inter e intraespecíficas entre los individuos son parte importante en la estructura de las comunidades, estableciendo así lo que se llaman interacciones bióticas. Estas interacciones pueden llegar a formar complejas tramas que pueden representarse con redes de interacción, estas redes nos ofrecen una herramienta apropiada para estudiar la complejidad de la naturaleza, además nos permite visualizar y describir los sistemas ecológicos. Existen diversos factores que pueden modificar la estructura y las métricas en las redes de interacción que se producen en la relación parásito-hospedero algunos de estos pueden estar ligados a la riqueza y abundancia de los interactuantes y las variaciones ambientales en los que estas se encuentran como las perturbaciones antropogénicas y las historias de manejo que presente el hábitat. Por tal motivo el objetivo de este trabajo fue ver que efecto tiene las historias de manejo sobre la estructura de las redes. El estudio se realizó en “Laguna Costera El Caimán”, Lázaro Cárdenas, Michoacán. Donde se seleccionaron tres sitios que presentan diferentes historias de manejo. Se extrajeron, endoparásitos y ectoparásitos de las diferentes especies de anfibios bimestralmente a lo largo de un año (febrero 2016-marzo 2017) para cada uno de los sitios. Los parásitos fueron identificados hasta nivel de género. Se realizaron redes de interacción bipartitas por sitio y temporales, se obtuvieron algunas métricas como: número de interacciones, Conectividad y Equitatividad. Se registró una riqueza y abundancia de los interactuantes diferente en cada uno de los sitios. En general los hospederos presentaron una prevalencia alta de las cuales 46.1% presentaron nematodos y el 100% de los anfibios (sapos) presentó ectoparásitos, del género *Amblyomma*. Por sitio, las redes de interacción fueron diferentes en su estructura estas cambiaron dependiendo de la abundancia y riqueza de los hospederos que registró cada uno de los sitios, de igual manera en sus métricas. Por lo tanto, los sitios con condiciones favorables para los anfibios presentaron las redes más grandes y con el valor más alto en las métricas.

Palabras clave: anfibios, parásitos, historias de manejo, redes de interacción, métricas

SUMMARY

Biotic interactions are an important part of communities. These interactions can form complex patterns that can be represented by interaction networks, these networks offer us an appropriate tool to study the complexity of nature, and allow us to visualize and describe ecological systems. Several factors can modify the structure and metrics in the interaction networks that occur in the host-parasite relationship. Some of these factors may be linked to the richness and abundance of the interacting organisms, environmental changes, anthropogenic disturbances, and habitat management history. For this reason the aim of this study was to evaluate if management histories had an effect on the structure of host-parasite network. The study was conducted in "Laguna Costera El Caiman" in Lazaro Cardenas, Michoacan. Three sites with different management histories were selected. Amphibians were bimonthly sampled on each site during February 2016 to March 2017. Endoparasites and ectoparasites were extracted from each amphibian species, and parasites were identified up to gender level. Bipartite interaction networks were made by site and season. Some metrics were obtained such as: number of interactions, connectivity and evenness. We recorded differences in richness and abundance of interacting organisms between sites. Amphibians presented a high infection prevalence, 46.1% of the amphibians presented nematodes and all individuals of Bufonidae family presented ectoparasites of the genus *Amblyomma*. The structure and metrics of the interaction networks were also different on each site, and changed according to the host diversity. Therefore, sites with favorable conditions for amphibians presented the largest networks and the highest value in the metrics.

Key words: Biotic interactions, habitat modification, parasitism, metrics

INTRODUCCIÓN

Las relaciones inter e intraespecíficas entre los individuos es una parte importante de la estructura de las comunidades y mantenimiento de la biodiversidad. Para poder sobrevivir, reproducirse o adquirir recursos los organismos en ocasiones se relacionan con individuos de su misma especie o de diferente, estableciendo así lo que se llaman interacciones bióticas (Alexander 1974; Cagnolo y Valladares 2011). Las interacciones entre especies de una comunidad influyen fuertemente en su composición y estructura de las comunidades (Krause *et al.* 2003). Además, los estudios de las interacciones pueden ayudarnos a entender cómo se estructura el sistema y la importancia de su papel en el mantenimiento de la biodiversidad (Fortuna y Bascompte 2006; Bascompte *et al.* 2006; Bastolla *et al.* 2009).

Las interacciones que se producen en una comunidad pueden llegar a formar complejas tramas que pueden representarse como redes de interacciones biológicas (Jordano 1987; Rico-Gray 2006). Las redes de interacción son representaciones gráficas, que nos indican los interactuantes, representados por los nodos, y las frecuencias de asociación entre ellos, representados por líneas y el grosor de estas (Bascompte 2007; Farine y Whitedead 2015). Estas redes de interacción son consideradas una herramienta apropiada para estudiar la complejidad de la naturaleza (Cagnolo 2011; Lacasa, 2012), y además nos permite visualizar y describir los sistemas ecológicos (Lacasa, 2012; Poisot *et al.* 2016). Los índices utilizados para analizar de mejor manera como las especies interactúan dentro de una red son llamados métricas (Bordes *et al.* 2015). Existen diversos factores que pueden modificar la estructura de la red. Algunos de estos factores pueden estar ligados a la riqueza y abundancia de los interactuantes y las variaciones ambientales en los que estos se encuentran (Pérez y García 2001; Guillén-Hernández *et al.* 2010; Cagnolo 2011).

Una de las variaciones ambientales más fuertes en los sistemas son las perturbaciones antropogénicas y el cambio de uso de suelo (Lewinsohn *et al.* 2006). Estas perturbaciones están influidas por la historia de manejo de los sitios, y puede cambiar la composición y riqueza en un sitio, además de incrementar o disminuir la

REDES DE INTERACCIÓN

abundancia de los organismos (Tilman *et al.* 2001; Vargas–Salinas *et al.* 2011). Si bien es cierto, que todos los sistemas tienen algún grado de perturbación, algunos de ellos se pueden considerar más vulnerables a las alteraciones antropogénicas. Un caso particular de una alta vulnerabilidad a las alteraciones antropogénicas son los manglares (Jiménez 1999; Rodríguez-Ramírez *et al.* 2004; CONABIO, 2009). En la actualidad, estos sistemas costeros experimentan grandes problemas antropogénicos, generados por la sobreexplotación de su flora y fauna, así como cambios en el uso del suelo e historia de manejo (Carvajal-Cogollo *et al.* 2007). Sin embargo, existen pocos estudios empíricos que evalúen específicamente los efectos de la modificación del hábitat sobre la estructura de las comunidades biológicas y sus interacciones (Cagnolo y Valladares 2011). El estudio de las interacciones parásito-hospedero es un caso particular de huecos de información del impacto de la modificación del hábitat en interacciones bióticas. La importancia de entender el parasitismo es debido al impacto negativo que puede tener el parásito en la adecuación de los hospederos y su impacto en la dinámica poblacional al ser un elemento regulador de poblaciones (Martínez, 1999; Fernández y Cordero del Campillo, 2002). Entender esta interacción biótica en términos de redes de interacción es debido a que nos permite determinar las relaciones parásito-hospedero desde un enfoque de sistemas complejos.

Las perturbaciones antropogénicas pueden modificar la estructura de las redes de interacción huésped-parásito. Ya que estas perturbaciones pueden impactar a los interactuantes en las redes de interacción en términos de su composición y su abundancia (Cagnolo, 2011). Otras formas en las cuales se ha visto que la modificación del hábitat y su historia de manejo puede afectar las redes de interacción es en métricas como por ejemplo tamaño de red, conectividad, y número de interacciones (Wells *et al.* 2007; Hussain *et al.* 2013). Una de estas métricas mejor estudiadas ha sido la conectividad, donde se ha visto que la relación de los enlaces observados con los enlaces esperados de los interactuantes puede cambiar debido a la modificación del hábitat. Es posible encontrar una disminución en los hospederos con un incremento en la modificación del hábitat, lo cual ocasiona un incrementando en las

REDES DE INTERACCIÓN

interacciones que a su vez se ve reflejado en un incremento en la conectividad (Poulin 2007; Mouillot et al., 2008; Dunne et al., 2013)

Los anfibios pueden ser un buen modelo para el estudio de las interacciones hospedero-parásito en sistemas estuarios como los manglares. Este grupo animal ocupan una amplia variedad de hábitats y exhibe diferentes patrones de historia y ciclos de vida. (Aho 1990; Pérez-Ponce de León *et al.*, 2002; Combes 1972; Hernández-Guzmán e Islas-Jesús, 2014 Entre las historias de vida de anfibios se puede destacar aquellos que son predominantemente acuáticos, sub-acuáticos, arborícolas, y predominantemente terrestres). Estas características hacen a los anfibios susceptibles a intervenir en diversas relaciones parásito-hospedero. En la actualidad los anfibios se han reportado como un grupo fuertemente amenazado debido a la contaminación, perturbación, el cambio de uso de suelo, y las historias de manejo de los sitios (Aguilar *et al* 2010; Aguilar *et al*, 2012). Por tal motivo el objetivo de este trabajo es evaluar el impacto de las historias de manejo en zonas de manglar sobre la composición y estructura de las redes de interacción anfibio parásito.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Evaluar las redes de interacción entre parásito-anfibio en tres zonas de manglar con diferentes historias de manejo

OBJETIVOS PARTICULARES

1. Elaborar una lista taxonómica con las especies de anfibios y sus parásitos dentro de los sitios de estudio.
2. Determinar la abundancia de anfibios y sus parásitos.
3. Determinar los parámetros de infección en las diferentes especies de anfibios como prevalencia, intensidad promedio, intervalo de intensidad
4. Establecer la red de interacciones hospedero-parásito en sitios con diferentes historias de manejo.

HIPÓTESIS

1. Debido al efecto que puede tener las historias de manejo sobre los hospederos las redes de interacción anfibio-parásito serán modificadas en su estructura y composición.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio fue realizado en el complejo lagunar “Laguna Costera el Caimán” en el municipio de Lázaro Cárdenas en el Estado de Michoacán, México. El sitio está ubicado de forma paralela a la línea costera de Lázaro Cárdenas-Playa Azul, localizado dentro de las coordenadas máximas 102°38'50.75”O y 18°03'69.68”N. El área presenta un clima cálido subhúmedo, con temperatura media anual de 26.9°C. los meses más calurosos van de junio a octubre. La precipitación promedio anual es de 1,295.3 mm con lluvias en verano y registro nulo de lluvias de febrero y abril (Madrigal – Guridi y Vázquez-Lule, 2009).

La vegetación predominante en esta área es el manglar. Dentro del área de estudio se seleccionaron tres sitios con diferentes historias de manejo. En cada uno de los sitios se estableció un área de muestreo de 20,000 m², a su vez cada una de estas áreas se dividió en dos cuadros con un área de 10,000 m². Esta división de muestreo permitió estandarizar el esfuerzo de muestreo, haciendo comparables los resultados (Heyer *et al.* 1994). El primer sitio fue denominado “Manglar”, el cual presenta las mayores zonas de manglar, aunque estas se presentaron en parches dispersos dentro del área de estudio. No se presentan áreas de cultivo alrededor de este sitio y el agua disponible es perdonantemente salobre. Esta área es la que presenta menos modificaciones inducidas por el hombre. Otro sitio fue denominado “Mixto”, el cual presenta una mezcla de vegetación nativa e inducida. Alrededor de la mitad del área de este sitio es vegetación de mangle y la otra mitad fue remplazada con plantíos de plátano, palmas de coco y algunos árboles de mango. Por lo tanto, esta área tiene disponibilidad agua salobre por el manglar y agua dulce por el riego de los cultivos. Por último, el sitio “Huertas” se caracteriza por haber perdido en su totalidad la cobertura de mangle, la cual fue remplazada completamente con plantíos de plátano. Además, este sitio no hay agua salobre y cuenta con la mayor disponibilidad de agua dulce debido que existe un riego constante por mangueras para el cultivo. Esta área es la que presenta mayores modificaciones inducidas por el hombre.

REDES DE INTERACCIÓN

Diseño de muestreo

Muestreo de hospederos

Los muestreos de hospederos se realizaron bimestralmente a lo largo de un año, de marzo 2016 a febrero 2017. El ciclo anual permitió cubrir los meses de la temporada lluvias que fueron de mayo – junio y temporada de secas noviembre –abril. Se muestreo por dos días, en cada evaluación, en cada uno de los sitios, un día para cada cuadro. El muestreo de los sitios fue alternado de acuerdo a un cuadro latino. El muestreo se realizó por esfuerzo de unidad de área, haciendo un barrido en forma de zigzag; este método es particularmente efectivo en áreas relativamente pequeñas (Calderón- Mandujano, 2011). El recorrido fue realizado por dos personas en cada evaluación bimestral, comenzando a las 9 pm. El tiempo de muestreo entre las diferentes evaluaciones fue en promedio 2:12 hrs \pm 9 minutos (rango: 2:00-2:25 hrs, n=6). Durante los recorridos se capturaron todos los individuos y se le tomaron diferentes medidas morfométricas. Así, obteniendo una estimación de número de individuos por unidad de área para cada uno de los sitios.

Muestreo de parásitos

En este estudio se consideraron endoparásitos y ectoparásitos. Los hospederos fueron revisados externamente, observando la presencia de ectoparásitos, los cuales fueron colectados de manera directa del huésped Para la obtención de los endoparásitos se sacrificaron hasta cinco individuos de cada especie de anfibio en cada inspección bimestral de los sitios. La abundancia de las diferentes especies de anfibios varió dependiendo de los sitios, por lo que en la mayoría de los casos se pudo obtener cinco individuos por especie para sacrificar y en otros casos solo fue posible sacrificar un individuo en todo el periodo de muestreo. Esto indica que existieron muestreos donde algunas especies no fueron colectadas y sacrificadas y otras donde no se pudieron colectar los cinco individuos establecidos como máximo. En el caso de las especies más abundantes se seleccionaron los primeros cinco individuos impares que fueron colectados. Los endoparásitos se obtuvieron realizando una disección del individuo utilizando la técnica de Campos *et al* (2012).

REDES DE INTERACCIÓN

Posteriormente, los parásitos fueron estudiados en el Laboratorio de Parasitología de la UNMSH. Los endoparásitos fueron identificados hasta nivel de género e indicando el morfotipo de cada género (Bray *et al.* 2008; Schmidt D. G. 1934; Yamaguti 1958) y los ectoparásitos se identificaron a nivel de especie (Krantz y Walter 2009). La identificación de los ectoparásitos fue realizada con la técnica de (Krantz y Walter 2009). Una técnica fue utilizada para endoparásitos cestodos y una para endoparásitos nematodos (Lamothe, 1997).

Análisis de redes

La riqueza y abundancia de anfibios hospederos fue obtenida por temporada y localidad. Se estimó la riqueza específica de parásitos mediante el conteo de las especies de parásitos presentes en cada uno de los hospederos analizados (Terán-Juárez 2011). Los datos sobre parásitos son presentados por especie de anfibio, así como por temporada y localidad. Se determinó la prevalencia siguiendo los conceptos propuestos por Bush *et al.* (1997).

Las interacciones entre anfibio - parásito fueron analizadas usando redes de interacción bipartitas. Estas redes de interacción se caracterizan por indicar dos grupos de entidades interactuando, hospedero y parásitos. Las redes fueron estimadas de dos formas: a) para cada uno de los sitios durante el periodo del estudio y b) por temporadas en cada sitio. En estas redes los nodos de los hospederos indican las especies de anfibios que interactúan con los nodos de los parásitos, conectados entre sí con líneas que representan la interacción entre ellos. (Bordes *et al.* 2015; Poisot *et al.* 2016).

En la actualidad existen varias métricas que se centran para entender cómo están interactuando las especies dentro de las redes (Bordes *et al.* 2015). Se calcularon las siguientes métricas: a) tamaño de la red: multiplicación del número de especies de anfibios por el número de especies de parásitos, b) número de interacciones por red: número total de hospederos infectados con cada uno de los parásitos. c) Número de interacciones por interactuantes; i) especie dominante: ya sea hospedero o parásito, con el mayor número de interacciones dentro de una sola red y

REDES DE INTERACCIÓN

ii) especies exclusivas, tanto hospedero y parásito, con una sola interacción (especialistas) dentro de una sola red. d) grado de conectividad de la red: relación entre los enlaces observados y enlaces esperados entre los hospedadores y los parásitos va de 0 (menor conectividad) a 1 (mayor conectividad) (Dunne *et al.* 2002), e) equitatividad de interacciones: grado de homogeneidad con el cual se encuentran distribuidas las interacciones dentro de la red, f) especialización de la red ($H2'$): mide la desviación entre las interacciones observadas y la interacción esperada para cada especie con respecto a las interacciones posibles totales de la red va de 0 (menor especialización) a 1 (mayor especialización) (Blüthgen *et al.* 2006). Esta métrica es un aspecto importante en las interacciones de las especies ya que la presencia de parásitos especialistas puede tener profundas consecuencias ecológicas y evolutivas (Waser *et al.* 1996; Vázquez y Simberloff 2002). Las especies de hospederos y parásitos que son consideradas especialistas y dominantes están directamente relacionadas con la especialización ($H2'$) puesto que estas especies pueden modificar aumentando o disminuyendo esta métrica (Blüthgen *et al.* 2006).

Se realizaron modelos nulos para determinar si los resultados observados en las diferentes métricas como grado de conectividad, especialización de la red y equitatividad de interacciones fueron resultado de procesos al azar. Los modelos nulos fueron creados utilizando el algoritmo R2dtable. Este algoritmo hace una lista de matrices reacomodando de forma azarosa una matriz cuantitativa de interacciones, manteniendo constante los marginales totales. Esta lista de matrices con las interacciones reacomodadas se realizó 1000 veces, cada vez que se reacomodaron las interacciones se estimó la métrica de interés (Gotelli y Graves 1996). Todos los análisis se realizaron en el programa R (versión R-3.4.1) con el paquete 'bipartite' (versión 2.03, Dormann *et al.* 2009). Se usaron pruebas de Kruskal Wallis en las métricas obtenidas de los modelos nulos de las 1000 interacciones para determinar la presencia de diferencias entre los sitios, una vez que presentó diferencias significativas los sitios, realizamos una comparación entre sitios con el Método de Dunn's en los sitios muestreados, por temporadas y anualidad, el estadístico se realizó por medio del programa SigmaPlot 11.0.

RESULTADOS

Evaluación de hospederos anfibios

Se realizaron un total de 6 salidas durante un año. Se registraron en total de 1392 individuos de anfibios con diez especies en los tres sitios: *Leptodactylus melanonotus*, *Litobathes forreri*, *Tlalocohyla smithii*, *Smilisca baudinii*, *Exerodonta smaragdina*, *Rhinella marina*, *Eleuthelodactylus nitidus*, *Incilius marmoreus*, *Hypopachus ustus* y *Trachycephalus typhonius*. La riqueza y abundancia de anuros cambiaron dependiendo del sitio. De los 1392 individuos registrados, la mayor abundancia se registró en el sitio manglar (50% de los individuos); la especie más abundante en este sitio fue *L. melanonotus* (89.9% de los individuos). El sitio de Manglar fue el que registro la menor riqueza con seis especies. El sitio que registró la segunda mayor abundancia fue el sitio Huertas (38% de los individuos); la especie más abundante fue *E. nitidus* (71.7% de los individuos). Este sitio fue el más rico presentando nueve especies, donde la única que no se registró de las diez especies para los tres sitios fue *L. forreri*. Por último, el sitio Mixto presentó la menor abundancia (12% de los individuos); la especie *L. melanonotus* fue la más abundante en este sitio (65.2%) y con una riqueza de ocho especies. En este sitio no se registró las especies de *L. forreri* y *T. typhonius* (Figura 1).

La abundancia de anfibios para los tres sitios combinados por temporada fue similar para secas (50.9%) y lluvias (49%). Especies como *S. baudinii*, *E. smaragdina* y *T. smithii* fueron registradas en manglar en las secas. Las especies *E. nitidus* y *E. smaragdina* fueron registradas en Mixto en secas, y la especie *T. typhonius* fue registrada en Huertas en secas. Las demás especies se registraron en ambas temporadas (Figura 2).

REDES DE INTERACCIÓN

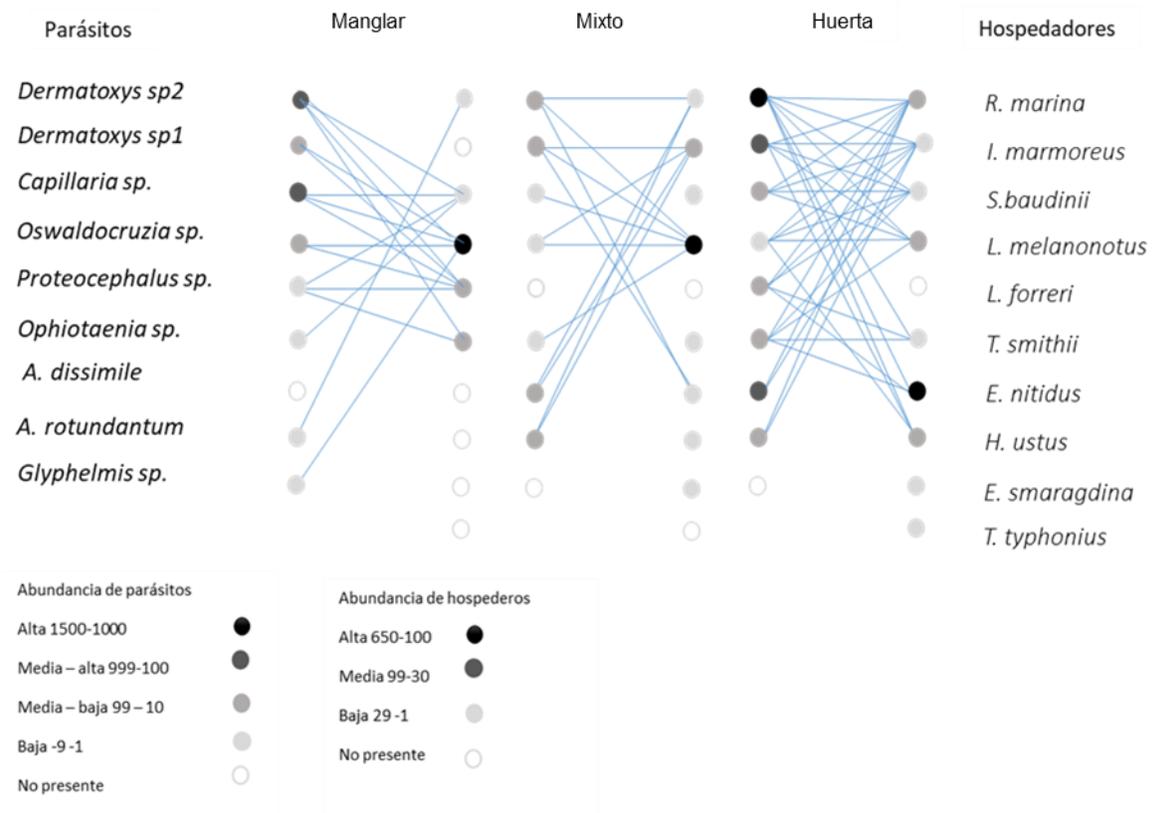


Figura 1: Gráfico bipartito por sitio por anualidad: bordes izquierdos representan los géneros de parásitos y bordes derechos representan los hospederos. Las especies se ordenan de arriba hacia abajo de acuerdo al número de interacciones que presentan. Color de los círculos representa la abundancia de cada uno de ellos.

REDES DE INTERACCIÓN

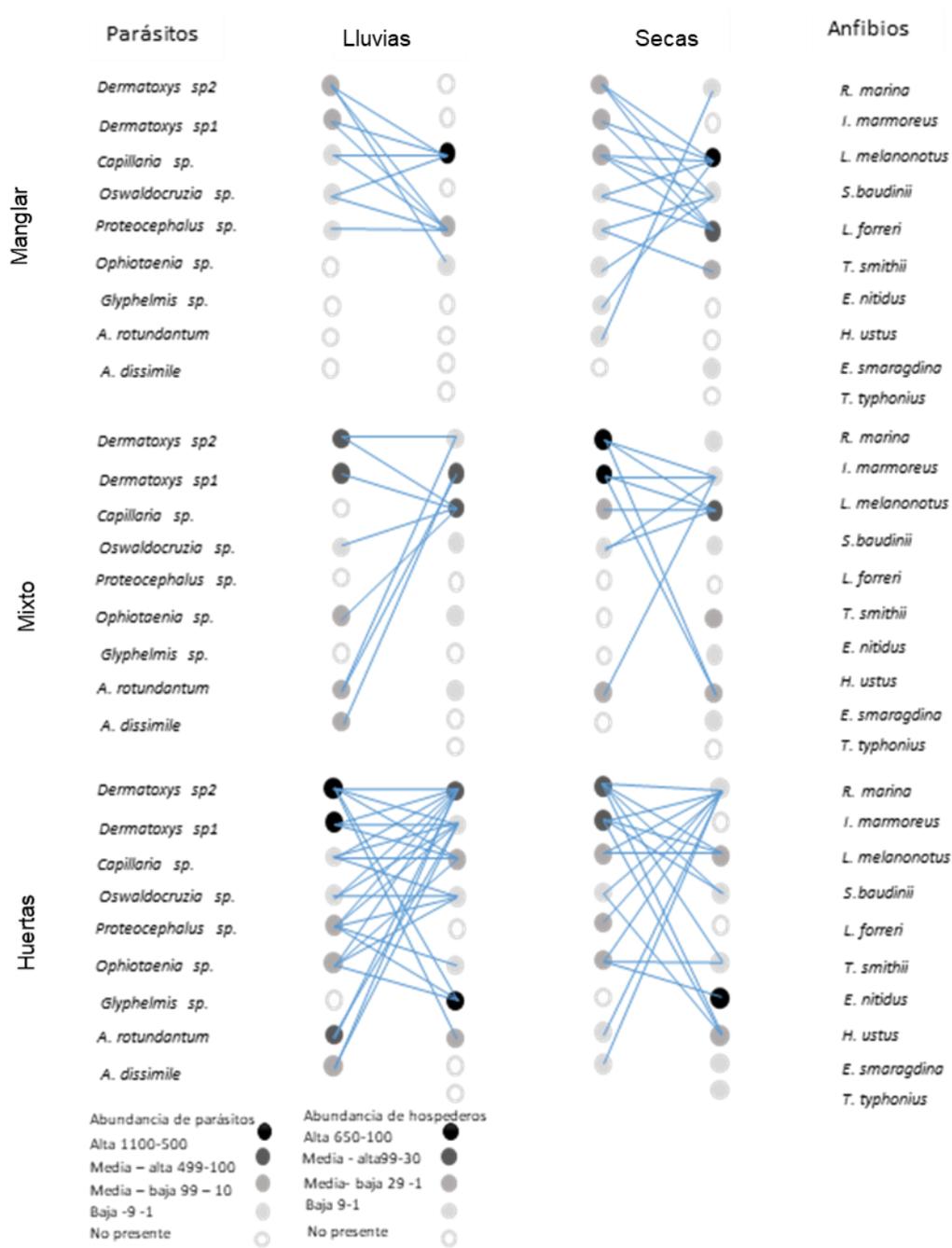


Figura 2: Gráfico bipartito por sitio por temporadas: bordes izquierdos representan los géneros de parásitos y bordes derechos representan los hospederos. Las especies se ordenan de arriba hacia abajo de acuerdo al número de interacciones que presentan Color de los círculos representa la abundancia de cada uno de ellos

REDES DE INTERACCIÓN

Evaluación de parásitos

En la obtención de las muestras de parásitos durante el año de muestreo en los tres sitios fueron sacrificados 201 anuros. Ocho de las diez especies de anfibios presentaron parásitos, las dos especies que no registraron parásitos fueron *E. smaragdina* y *T. typhonius*. Se registró un total de 2659 parásitos, de los cuales se registraron tres grupos de endoparásitos. El grupo de los nematodos fue el más abundante y rico (96.1% de los individuos) con tres géneros: a) género *Dermatoxys* (90.5.1% de los individuos), b) género *Capillaria sp* (3.9% de los individuos) y c) género *Oswaldocruzia sp*, (1.7% de los individuos). De estos, el género *Dermatoxys* presentó dos morfo-especies, *Dermatoxys sp1* (22.4% de los individuos) y *Dermatoxys sp2* (68.1% de los individuos), cabe mencionar que esta última fue la más abundante durante todo el muestreo. Los cestodos (3.4% de los individuos) fueron representados principalmente por dos géneros a) género *Proteocephalus sp* (2.5% de los individuos). y b) género *Ophiotaenia sp* (0.9% de los individuos). El último grupo fueron los Digeneos de los que sólo se registró un género *Glyphelmis sp* (0.5% de los individuos) Para los tres sitios la morfo-especie *Dermatoxys sp2* fue la más abundante anualmente. Por temporadas el sitio Mixto no registró al género *Proteocephalus sp*. y el sitio Huerta y Manglar fueron los únicos que registraron todos los géneros en ambas temporadas. El género *Glyphelmis* fue exclusivo del sitio Manglar ya que sólo se registró en este sitio en temporada de secas (Figura 1) (Figura 2).

Para los Ectoparásitos sólo se registraron garrapatas del género *Amblyomma*, con dos especies: a) *A. rotundatum* (43% de los individuos) y b) *A. dissimile* (57% de los individuos). Este tipo de parásito sólo se encontró en las especies *R. marina* e *I. marmoreus* de la familia Bufonidae. Estas dos especies presentaron una prevalencia de 100% en los tres sitios (Figura 1).

En general más de la mitad de los hospederos anfibios analizados estuvieron parasitados independientemente del sitio. Manglar fue el sitio que registró la prevalencia más alta 68% seguido por Mixto 64% y Huerta 56%. La especie *L. melanonotus* fue la más parasitada en Manglar (93%) y Mixto (100%) mientras que

REDES DE INTERACCIÓN

para Huerta las especies *R. marina* e *I. marmoreus* presentaron una prevalencia de 100%. Por temporadas la prevalencia fue mayor en lluvias en el sitio Manglar (73%) y Huerta (65%) mientras que la mayor prevalencia en el sitio Mixto (68%) fue en secas.

Redes parásito - anfibio

El tamaño de las redes anuales por sitio varió dependiendo del sitio. El sitio Huerta presentó la red más grande por lo cual también presentó el mayor número de interacciones. El sitio Manglar presentó el segundo tamaño de red y de interacciones (Tabla 1). El sitio Mixto presentó la red más pequeña y con menor número de interacciones (Figura 1). Al evaluar las métricas, el sitio Huerta presentó la mayor Conectividad y Equitatividad mientras que el sitio Mixto obtuvo la mayor Especialización (H2) (Tabla 1). Lo cual quiere decir que en el sitio Huerta los hospederos y parásitos están interactuando más y constantemente, mientras que el sitio Mixto presenta hospederos que tienen parásitos especializados en ellos.

En el número de interacciones por interactuante se observaron especies tanto con el mayor número de interacciones como con una sola interacción. *Dermatoxys* sp2 fue determinado como la morfo-especie dominante en las redes de los tres sitios, estando presente en el 28% del total de las interacciones en las redes de los tres sitios. Los demás morfo-especies tuvieron valores por debajo de este valor. Por otro lado, *Glyphlemis* sp fue la única morfo-especie de endoparásito interactuando exclusivamente con un solo hospedero. Esta morfo-especie se registró en Manglar parasitando a la especie *L. melanonotus*. Mientras que los ectoparásitos (garrapatas) interactuaron exclusivamente con especies de la familia Bufonidae, por lo cual las especies de garrapatas se podrían considerar como especialistas de esta familia.

REDES DE INTERACCIÓN

Tabla 1: Resultados de la estructura de redes de interacción anfibio-parásito y de modelos nulos para tres métricas por sitio anuales y por temporadas

Sitio	# de hospedador	# de parásito	Tamaño de la red	# de interacciones	Conectividad			Equitatividad			Especialización (H2')		
					Observado	Esperado	P	Observado	Esperado	P	Observado	Esperado	P
ANUAL													
Manglar	5	8	40	17	0.45	0.48	0.165	0.64	0.67	0.005*	0.19	0.09	0.003*
Mixto	4	7	28	14	0.50	0.52	0.463	0.62	0.64	0.05	0.23	0.12	0.065
Huerta	7	8	56	35	0.62	0.65	0.219	0.78	0.71	0.29	0.21	0.11	0.234
LLUVIAS													
Manglar	5	3	15	10	0.60	0.61	0.389	0.70	0.71	0.29	0.16	0.12	0.284
Mixto	6	3	18	8	0.44	0.48	0.315	0.64	0.68	0.12	0.51	0.28	0.07
Huerta	8	7	56	28	0.50	0.55	0.063	0.76	0.81	0.005*	0.28	0.16	0.004*
SECAS													
Manglar	8	5	40	15	0.37	0.44	0.006	0.64	0.68	0.005*	0.27	0.11	0.005*
Mixto	5	3	15	10	0.60	0.65	0.322	0.67	0.69	0.15	0.24	0.14	0.158
Huerta	8	6	48	19	0.41	0.42	0.439	0.96	0.69	0.40	0.20	0.18	0.348

*=datos no resultando significativamente de un proceso al azar

REDES DE INTERACCIÓN

Por su lado, los hospederos con el mayor número de interacciones dentro de la red cambiaron dependiendo del sitio. No se registró ninguna especie de anfibios con interacciones exclusivas. *L. melanonotus* y *L. forreri* fueron los hospederos dominantes registrando igualmente el mayor número de interacciones dentro de la red en el sitio Manglar (29% de interacciones en la red). El hospedero dominante para el sitio Mixto fue *L. melanonotus*, presente en el 36% de interacciones de la red. Mientras que la especie hospedero dominante en el sitio Huertas fue *R. marina*, presente en el 23% en la red (Figura 1).

El número de interacciones presentó un patrón mixto con la abundancia de los hospederos por sitio. Por ejemplo, *L. melanonotus* presentó una abundancia alta en los sitios Manglar y Mixto, lo que resultó en un mayor número de interacciones (5 interacciones). *R. marina* también presentó una abundancia alta en el sitio Huerta y registró ocho interacciones. Por otro lado, también se observó hospederos con alta abundancia y bajo número de interacciones como *E. nitidus* (tres interacciones) en el sitio Huerta. En este mismo sitio, la especie *S. baudinii* presentó una abundancia baja pero su número de interacciones fue alto (seis intenciones). Además en los tres sitios se registraron especies dominantes que presentaron parásitos durante todo el muestreo como fueron *L. melanonotus*, *R. marina*, *I. mamoreus* y *S. baudinii* (Figura 1).

Análisis de redes por temporada.

Las redes por temporada en Manglar y Mixto fueron más pequeñas en tamaño en comparación a las redes anuales por sitio. Estas redes por temporada presentaron menos interactuantes hospederos, y por lo tanto redes con menor tamaño y menor número de interacciones. El sitio Huertas no presentó una disminución en el tamaño de la red en temporada de lluvias pero si en secas (Figura 2, Tabla 1).

Modelos nulos

Al evaluar las métricas por medio de modelos nulos, el sitio Manglar fue el único cuya métrica de Equitatividad ($P=0.005$) y Especialización (H2) ($P=0.003$) fueron significativamente diferentes de procesos al azar. Esto quiere decir que los parásitos no están presentes homogéneamente en los hospederos en general a lo largo del año solo para este sitio. Mientras que, por temporada la métrica Especialización sólo en el sitio Huerta difirió significativamente de un proceso al azar en temporada de lluvias ($P=0.004$). En temporada de secas, el sitio manglar difirió significativamente de un proceso al azar tanto para Equitatividad ($P=0.005$) como Especialización (H2) ($P=0.005$) (Tabla 1). Con esto podemos decir que al considerar las temporadas estacionales la homogeneidad de las interacciones cambia dependiendo del sitio y la temporada.

En el Método de Dunn's para la comparación de los sitios en las métricas obtenidas de los modelos nulos, indicaron que los tres sitios fueron significativamente diferentes en sus procesos al azar. Estas diferencias estuvieron presentes por anualidad y en las dos temporadas (Tabla 2).

REDES DE INTERACCIÓN

Tabla 2 Resultados del Método de Dunn's de las métricas resultantes de modelos nulos por sitios, anuales y por temporadas.

Comparación	Conectividad (q)	Equitatividad (q)	Especialización (H2') (q)
ANUAL			
Huerta vs Mixto	45.915*	68.721*	5.493*
Huerta vs Manglar	63.228*	40.806*	10.632*
Manglar vs Mixto	17.313*	27.915*	16.125*
LLUVIAS			
Manglar vs Mixto	62.497*	17.978*	36.701*
Manglar vs Huerta	31.476*	45.774*	15.628*
Huerta vs Mixto	31.021*	63.752*	21.072*
SECAS			
Mixto vs Huerta	64.501*	4.09*	21.753*
Mixto vs Manglar	44.988*	21.917*	13.441*
Manglar vs Huerta	19.513*	26.007*	35.193*

* = P<0.05

DISCUSIÓN

Factores limitando la presencia de hospederos

Se encontró que el sitio Huertas registró la mayor riqueza de hospederos, mientras que el sitio Manglar registró la menor riqueza. Una posible explicación esto es que el sitio Huertas presenta las mejores condiciones para la supervivencia de los anfibios. Algunas de las condiciones que pudieran ser mejor en comparación con otros sitios es la nula disponibilidad de agua salobre, el aumento de agua dulce por el riego de los cultivos, la presencia de charcas de agua dulce efímeras por el tipo de riego que se utiliza, la disminución de la radiación solar por el tipo plantío y así permitiendo el desarrollo tanto de los estadios larvarios como de los adultos de un mayor número de especies. Algunas de estas condiciones son mencionadas en general favorables para anfibios (Crump 1974; Duellman y Trueb 1986; Halliday y Adler 2007). Mientras que el agua salobre es identificada como factor importante que limita el crecimiento de las poblaciones de anfibios (Daneri *et al.* 2007; Hopkins y Brodie Jr 2015).

La especie de hospedero *L. melanonotus* fue la más abundante en el sitio Manglar. Esto se puede deber a que esta especie es considerada adaptable a ambientes salinos como los manglares, además esta especie es comúnmente considerada abundante en los sitios donde se registra (Van Meter *et al.* 2011; UICN 2018). Por su lado, la especie más abundante del sitio Huerta fue *E. nitidus*, esta especie presenta desarrollo directo (Dunn 1944; Halliday y Adeler 2007; UICN 2018), por lo cual las condiciones de disponibilidad de agua dulce por el riego de los cultivos en este sitio podrían favorecer su supervivencia. Por lo tanto, las características locales de los sitios son importantes ya que pueden definir la riqueza y abundancia de las diferentes especies de anfibios que estarán presentes y así definir la estructura de las redes de interacción anfibio-parásito.

Factores limitando la presencia de parásitos

En este estudio se registró en general un recambio bajo de géneros de parásitos entre los tres sitios, ya que sólo el género *Glyphelmis sp.* fue exclusivo del

REDES DE INTERACCIÓN

sitio Manglar en la especie *L. melanonotus*. Esta evidencia indica que las diferentes especies de parásitos están presentes independientemente de la historia de manejo que presentó cada sitio, y la riqueza y abundancia de parásitos puede estar relacionada positivamente con la riqueza y las características ecológicas de los hospederos (Poulin 1995; Bodes *et al.* 2015)

En este estudio se registraron siete morfo-especies de endoparásitos que incluyeron tres géneros. En comparación con otros estudios realizados en bosques tropicales y subtropicales secos de México (Terán-Juárez 2011; Pulido-Flores *et al.* 2015) nosotros registramos un número menor de géneros de parásitos y con menor número de individuos. Las condiciones locales podrían estar influyendo en la presencia de hospederos (Van Meter *et al.* 2011), y por lo tanto definir que parásitos se pueden presentar y por ende las interacciones parásito-hospedero que presentarán los sitios. El sitio de Manglar presentó menor riqueza de anfibios, así como un menor número de interacciones. Las diferencias de este estudio con el de los estudios realizados en México sobre anfibios-parásitos podrían deberse a que nuestra zona de estudio dominada por Manglar presenta condiciones menos favorables para anfibios. Sin embargo, en estos estudios previos sobre anfibio-parásito en México, el grupo de los nematodos fue el mayormente representado como en este estudio. Esto se puede deber a que este grupo en particular presenta un ciclo de vida que es considerado no complejo que puede estar latente en el medio acuoso por más tiempo en comparación a los demás grupos, lo cual puede propiciar su amplia distribución (Aho 1990; Aguilar-Aguilar, 2008).

En el caso de los ectoparásitos nosotros registramos las garrapatas del género *Amblyomma* exclusivamente en las especies *R. marina* e *I. marmoreus* de la familia Bufonidae. Estos ectoparásitos han sido mencionados frecuentemente en sapos de la familia Bufonidae (Boero 1954; Adis 1981; Woehl 2002; Smith *et al.* 2008; Guglielmone y Nava 2010). Por lo cual en este estudio podemos considerar a las garrapatas exclusivas de la familia Bufonidae. Esto puede ser debido al tipo de piel que presentan estas especies, piel gruesa y rugosa, facilitando así la mordedura de las garrapatas en comparación con las otras especies de ranas que

REDES DE INTERACCIÓN

tiene una piel lisa y delgada. Esta exclusividad se vio reflejado en las redes de interacción en la métrica Especialización

Efecto de las condiciones del hábitat sobre las redes de interacción.

Los sitios Huerta y Mixto presentaron las redes más grandes. Dependiendo del sitio también se observó que las métricas podrían ser diferentes. Esto podría deberse a que las condiciones de los sitios influyen en la riqueza y abundancia de los hospederos y podrían estar influyendo en las redes de interacción. No sólo las condiciones del sitio, sino las características biológicas de los anfibios podrían estar influyendo en conjunto en esta modificación de las redes.

Dentro de las características que no son propias de los sitios y que influyen en las redes de interacción hospedero-parásito podrían incluirse el ciclo de vida del hospedero. Estudios con especies de anfibios con ciclo de vida predominantemente terrestre como *R. marina* e *I. marmoratus* ha encontrado una riqueza media y una abundancia alta de especies de parásitos dominantes (Lamothe-Argumedo *et al.* 1997; Galicia-Guerrero *et al.* 2000). La riqueza media de parásitos podría significar un número reducido de interacciones (Vázquez y Aizen 2005). Mientras que una abundancia alta de especies de parásitos dominantes implicaría que métricas de la red como Especialización ($H2'$) fueran altas, indicando la presencia de parásitos especialistas (Vázquez y Aizen 2005). La especialización más alta se presentó en el sitio Mixto, esto puede deberse a que en este sitio se registró la mayor abundancia de hospederos parasitados por ectoparásitos exclusivos de *R. marina* e *I. marmoratus* en comparación con los demás sitios (Blüthgen *et al.* 2006).

La abundancia y presencia de los hospederos a lo largo del tiempo podrían también son considerados como factores que influyen en las tendencias de las interacciones. Una de estas tendencias es si la interacción es azarosa. Al momento de evaluar nuestras métricas con los modelos nulos obtuvimos que el sitio Manglar fue el único que presentó diferencias significativas en Equitatividad y Especialización. Esto indica que las interacciones fueron dirigidas en particular a especies de hospederos que fueron persistentes a lo largo del tiempo. Este sitio

REDES DE INTERACCIÓN

registro la menor riqueza, y la abundancia de las especies *L. melanonotus*, *S. baudinii* y *L. forreri* fue homogénea durante todo el muestreo. Esto ocasiona que estas especies tengan la misma probabilidad de ser parasitados en comparación de las demás especies del mismo sitio que se presentaron muy esporádicamente y tuvieron menor probabilidad de ser parasitadas. En comparación, las abundancias de los hospederos en los otros dos sitios estuvieron cambiando a lo largo del tiempo, por lo cual la probabilidad de ser parasitado va cambiando de igual manera y evita que se desarrolle una especialización de hospedero.

Otro ciclo de vida de los hospederos que influye en las redes de interacción anfibio-parásito, son las especies con ciclo de vida predominantemente semi-acuático. Estudios con especies con este tipo de ciclo de vida como *L. forreri* y *L. melanonotus* se ha encontrado que tienden a albergar una riqueza alta y una abundancia baja de parásitos dominantes (Lamothe-Argumedo *et al.*, 1997, Guillén-Hernández *et al.* 2000; Pérez-Ponce de León *et al.* 2000). Una riqueza alta de parásitos interactuantes podría significar un mayor número de interacciones que se reflejaría en una conectividad alta en la red (Murakami *et al.* 2008)

El sitio Huerta presentó la mayor Conectividad y Equitatividad en la red, influenciado por una riqueza alta y una abundancia constante de anfibios. Esto indica que el sitio Huerta fue el más diverso en hospederos, y comunidades más diversas normalmente tienden a tener Conectividad alta (Murakami *et al.* 2008, Sabatino *et al.* 2010). Algunos estudios han encontrado que las modificaciones del hábitat pueden reducir la diversidad de hospederos, y por lo tanto reducir la conectividad de las redes (Poulin 2007; Dunne *et al.* 2013). En el presente estudio se encontró que el sitio Huertas fue el que registró valores altos y constantes de diversidad de hospederos, así como Conectividad y Equitatividad más alta, a pesar de presentar una historia de manejo que ocasionó más cambios en el hábitat. Indicándonos que no todas las modificaciones del hábitat en los sitios son negativas para todas las especies. Algunos hospederos pueden beneficiarse, posiblemente por cambios donde se incrementa la disponibilidad de áreas de refugio y

REDES DE INTERACCIÓN

reproducción o se incrementa el alimento. Además, podrían darse cambios en condiciones como la humedad, la disponibilidad de agua dulce, la exposición a vientos y la disminución a la radiación solar que favorezcan la presencia de unas especies (Cáceres-Andradre y Urbina-Cardona 2009; Daneri *et al.* 2007; Vargas-Salinas *et al.* 2011; Hopkins y Brodie 2015). Entonces la disminución en la disponibilidad de agua salobre en el sitio Huertas, donde se registró la Conectividad y Equitatividad más altas, podría entonces estar creando condiciones propicias para incrementar la riqueza y abundancia de los hospederos e influir en las métricas de la red.

Otro factor potencial que puede influir el número de interacciones es la riqueza y abundancia de los hospedadores (Bascompte *et al.* 2003; Vázquez y Aizen 2004 Vázquez y Aizen 2005). Se observó que la mayoría de las especies de hospederos que tuvieron una abundancia alta como *L. melanonotus* en los sitios Manglar y Mixto o *R.marina* en Huerta resultaron con un número alto de interacciones. Esta propiedad de estas especies en la red nos permite denominarlas como hospedero dominante, cabe mencionar que estas especies dominantes registraron una prevalencia alta en los tres sitios.

Una potencial debilidad de este trabajo es que se tuvo un tamaño de muestra no homogéneo entre especies de anfibios capturados por muestreo para la obtención de sus parásitos. El número de individuos muestreados para ciertas especies de anfibios fue menor al definido debido a diferencias en abundancia de especies de hospederos. Algunas especies registraron abundancias muy altas, mientras que otras presentaron abundancias muy bajas. Dentro de estas especies con abundancias bajas se destaca *T. typhoni* y *E. smaragdina*, de los cuales fue posible coleccionar un solo individuo, y ninguno de ellos estuvieron parasitados. Este sesgo de muestreo podría estar influyendo en la baja Conectividad y Equitatividad registradas en los sitios Mixto y Manglar. Una explicación de esto es que una abundancia menor del hospedero puede afectar negativamente la transmisión de los parásitos, por lo tanto, afectando la estructura de la red (Bordes *et al.* 2015). Sin

REDES DE INTERACCIÓN

embargo, se aplicó un esfuerzo de muestreo constante y sistemático para los tres sitios sin importar que las especies de hospederos presentaran abundancias diferentes.

Se observó que géneros de parásitos dominantes tienden a asociarse con hospederos exclusivos. Además, se observó que hospederos que presentan una baja incidencia parasitaria están asociados a parásitos dominantes. Este tipo de patrón es definido como un patrón “anidado”. (Vázquez y Aizen 2004; Cagnolo y Valladares 2011). Este tipo de patrón anidado puede ser explicado por la influencia de las abundancias de ambos interactuantes, ya que las especies abundantes dominante tienden a tener más interacciones y que las especies raras (exclusivas) tienen menos interacciones (Bascompte *et al.* 2003; Vázquez y Aizen 2004 Vázquez y Aizen 2005). Por lo tanto, las especies dominantes tienden a asociarse con especies raras especialistas, como sucedió con la especie *R. marina* (abundante dominante) esta interactuando con el género *Oswaldocruzia sp.* (raras exclusiva) en el sitio Huertas. Otro ejemplo es el del género *Glyphelimis sp* (rara exclusiva) con la especie *L. melanonotus* (abundante dominante) en el sitio Manglar.

LECCIONES APRENDIDAS EN EL ESTUDIO DE INTERACCIONES ANFIBIO-PARÁSITO

Un desafío importante en las redes de interacciones es la dificultad de comparar las redes en diferentes sitios ya que varios factores pueden influir en las métricas de la red. Uno de estos factores es que existan diferencias naturales en riqueza de los hospederos entre sitios ya que el tamaño de las redes no será equitativo entre ellas (Croft, *et al.* 2008). Además, para poder comparar las redes por temporadas tenemos que tener en cuenta que estas pueden tener una reducción en la riqueza de hospederos disponibles al realizar la separación por temporada debido a especies que se presentan solo en una de ellas. Esto puede ocasionar que redes con riqueza igual entre sitios se hagan desiguales en las temporadas o que las redes en temporadas ya no sean equiparables con la red anual. Por lo tanto no

REDES DE INTERACCIÓN

es recomendable hacer comparaciones entre ellas (Martínez, 1992; Novotny y Basset 2005).

CONCLUSIONES

El presente estudio es el primero en caracterizar la arquitectura de las interacciones parasitismo, entre parásito – anfibio, en zonas de manglar con diferentes historias de manejo de igual manera presenta un paso importante en el entendimiento en la arquitectura de las redes en un ambiente tan venerable, como lo son estas zonas.

En este estudio se observó como la riqueza y abundancia de los hospederos cambio de acuerdo a la historia de manejo que presentaron los sitios, estos a pesar de tener un grado de perturbación presentaron características favorables para la supervivencia de los anfibios.

Sitios con las mejores características presentaron la mejor riqueza y abundancia de anfibios, aunque para ciertas especies como *Leptadactylus melanonotus* su comunidad se ve favorecida independientemente de sitio ya que fue la más abundante durante todo el muestro.

Por otro lado, la riqueza y abundancia de los parásitos está directamente relacionada por dos razones una por la riqueza y abundancia que presenten los hospederos y sus características ecológicas como las historias de vida.

En este estudio la mayoría de las especies presentaron parásitos a excepción de dos *Trachycephalus typhonius* y *Exerodonta smaragdina*, además de que se registró una prevalencia alta en la mayoría de las especies y para los tres sitios.

Durante el año de muestreo que analizamos estas interacciones anfibio – parásito, hemos demostrado que la estructura de la red está directamente relacionada con las historias de manejo que presentaron los sitios ya que los sitios

REDES DE INTERACCIÓN

con mayor riqueza y abundancia de anfibios, presentaron las redes más grandes y con mayor número de interacciones

Sitios con riqueza baja y abundancias de anfibios contantes durante el año de muestreo presentan la misma probabilidad de ser parasitados, por lo tanto la incidencia parasitaria en este tipo de sitios no fue de manera azarosa

Las especies tanto de hospederos como de parásitos dominantes y los parásitos especialistas como las garrapatas, en este estudio, influyeron de manera directa en las métricas que calculamos como la Conectividad, Equitatividad y Especialización ($H2'$) ya que estas especies registraron una abundancia alta en los sitios, de tal manera que pueden variar el valor de las métricas. Además, estas especies estructuran la red de tal manera que nuestras redes presentaron un patrón de anidamiento, especies dominantes-abundantes interactúan con especies especialistas-raras

BIBLIOGRAFIA

- Adis, J. 1981. **Observações eco-entomológicas da Amazonia**: I. Um carrapato ectoparasito da Boa constrictor. *Acta Amazonica*, 11(2), 407-407.
- Aguilar, C. Gamarra, R. Ramírez, C. Suarez, J. Torres, C. y Siu-Ting, K. 2012. **Anfibios andinos y estudios de impacto ambiental en concesiones mineras de Perú**. *Alytes*, 29.
- Aguilar, C., Ramírez, C. Rivera, D. Suarez, J. Torres, C. y Siu-Ting, K. 2010. **Anfibios andinos del Perú fuera de Áreas Naturales Protegidas: amenazas y estado de conservación**. Revista peruana de Biología, vol.17, pp. 5-28
- Aguilar-Aguilar, R. 2008. **Gusanos parásitos de fauna silvestre algunas formas de estudio**. *Elementos: Ciencia y Cultura* 15:55-61.
- Aho J. M. 1990. **Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes**. En: Esch, G. W., A. O. Bush, y J. M. Aho (Eds.): *Parasite communities: Patterns and processes*. Chapman and Hall, London, United Kingdom. pp. 157-196.
- Alexander, R. D. 1974. **The evolution of social behavior**. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325e383
- Bascompte J. 2007. **Networks in ecology**. *Basic and Applied Ecology* 8:485-490.
- Bascompte, J. Jordano, P. Melián, C. J. y Olesen, J. M. 2003. **The nested assembly of plant-animal mutualistic networks**. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 100, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P. y Olesen, J. M. 2006 **Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance**. *Science*, 312, 431–433.
- Bastolla, U., Fortuna, M. A. Pascual-García, A. Ferrera, A. Luque, B. y Bascompte, J. 2009 **The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity**. *Nature*, 458, 1018–1020.
- Blüthgen, N., Menzel, F. y Blüthgen, N. 2006. **Measuring specialization in species interaction networks**. *BMC ecology*, 6(1), 9.

REDES DE INTERACCIÓN

- Boero, J. J. 1954. **Los ixodoideos de la República Argentina y sus huéspedes.** Rev. Fac. Agron. Vet. (Buenos Aires), 13: 505-514.
- Bordes, F., Morand, S. Pilosof, S. Claude, J. Krasnov, B. R. Cosson, J. F. y Herbreteau, V. 2015. **Habitat fragmentation alters the properties of a host-parasite network: rodents and their helminths in South-East Asia.** *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1253-1263.
- Bray, R., A. Gibson D. I. y Jones, A. 2008. **Keys to the Trematoda.** Volume 3. The Natural History Museum, London, UK. 824 pp.
- Bush, A., O. Lafferty, K. D. Lotz, J. M. y Shostak, A. W. 1997. **Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited.** *The Journal of parasitology*, 575-583.
- Cáceres-Andrade, S., P. y J. N. Urbina-Cardona. 2009. **Anuran ensembles inhabiting productive systems and forests at the Piedemonte Llanero, Meta department, Colombia.** *Caldasia*, 175-194.
- Cagnolo, L. y G Valladares. 2011. **Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas.** *Revista Ecosistemas*, 20 (2-3) Pp 67.
- Calderón-Mandujano R. R. 2011. **Estrategia para el manejo de anfibios sujetos a uso en México.** Temas sobre conservación de vertebrados silvestres en México. México: Conservación de vertebrados silvestres en México, 71-82.
- Campos, J., Martins, I. Haddad, C. y Kasahara, S. 2012. **The karyotype of *Holoaden luederwaldti* (anura, strabomantidae), with report of natural triploidy.** *Folia Biologica*, 58:144-150.
- Carvajal-Cogollo, J., E. Castaño-Mora, O. V. Cárdenas-Arévalo, G. y Urbina-Cardona, J. N. 2007. **Reptiles de áreas asociadas a humedales de la planicie del departamento de Córdoba, Colombia.** *Caldasia*, 29(2), 427-438.
- Combes C. 1972. **Influence of the behaviour of amphibians on helminth lifecycles.** En: **E.V. Canning and C.A. Wright (eds.).** Behavioural Aspects of Parasite Transmission. Linn. Soc. London Academic Press: 151-170.
- CONABIO. 2009. **Manglares de México: Extensión y distribución.** 2ª ed. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 99 pp.

REDES DE INTERACCIÓN

- Croft, D., P. James, R. y Krause, J. 2008. **Exploring animal social networks**. Princeton University Press.
- Crump M. L. 1974. **Reproductive strategies in a Tropical Anuran Community**. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas Miscellaneous Publication No. 61. Lawrence.
- Daneri, M., F. Papini, M. R. y Muzio, R. N. 2007. **Common toads (*Bufo arenarum*) learn to anticipate and avoid hypertonic saline solutions**. *Journal of Comparative Psychology*, 121(4), 419.
- Dormann, C., F. Fründ, J. Blüthgen, N. y Gruber, B. 2009. **Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks**. *Open Ecology Journal*, 2, 7–24.
- Duellman, W., E. y L. Trueb. 1986. **Biology of amphibians McGraw-Hill**. New York.
- Dunne, J., A. Lafferty, K. D. Dobson, A. P. Hechinger, R. F. y Kuris, A. M. 2013. **Parasites affect food web structure primarily through increased diversity and complexity**. *PLoS Biology*, 11, e1001579.1
- Dunne, J., A. Williams, R. J. y Martinez, N. D. 2002. **Food-web structure and network theory: the role of connectance and size**. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 99, 12917–12922
- Dunne, J., A. Williams, R. J. y Martinez, N. D. 2002. **Food-web structure and network theory: the role of connectance and size**. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 12917–12922.
- Farine, D. R. y H. Whitehead, 2015. **Constructing, conducting and interpreting animal social network analysis**. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1144-1163.
- Fernández, A. R., & M. Cordero del Campillo. 2002. **El parasitismo y otras asociaciones biológicas**. *Parásitos y hospedadores*. Cordero del Campillo, M., Vazquez, FA, Fernandez, AR, Acedo, MC, Rodriguez, SH, Cozar, IN, Baños, PD, Romero, HQ & Varela, MC *Parasitología Veterinaria*, 22-38.
- Fortuna, M. A. y J. Bascompte. 2006 **Habitat loss and the structure of plant–animal mutualistic networks**. *Ecology Letters*, 9, 281–286.

REDES DE INTERACCIÓN

- Galicia-Guerrero, S. Burse, C. Goldberg, S. y Salgado-Maldonado G. 2000. **Helminths of two sympatric toad species, *Bufo marinus* (Linnaeus) and *Bufo marmoratus* Wiegmann, 1833 (Anura: Bufonidae) from Chamela, Jalisco, Mexico.** *Comparative Parasitology* 67, 129–133.
- Gotelli, N. J. y G. R. Graves, 1996. **Null Models in Ecology.** Smithsonian Institution Press, Washington, DC, USA.
- Guglielmo, A. A. y S. Nava. 2010. **Hosts of *Amblyomma dissimile* Koch, 1844 and *Amblyomma rotundatum* Koch, 1844.** *Zootaxa* 2548: 27-49.
- Guillén-Hernández, S., V. M. Vidal-Martínez, M. L. Aguirre Macedo, y R. Rodríguez-Canul. 2010. **Helminths.** En: Durán R. y M. Méndez (Eds.): **Biodiversidad y Desarrollo HManglar en Yucatán.** CICY, PPD-FMAM, CONABIO, SEDMANGLAR. pp. 209-212
- Halliday, T. y K. Adler. 2007. **La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles.** Libsa, Madrid. 240 p.
- Hernández-Guzmán, J. e Islas-Jesús, R. E. 2014. **Malformation in tadpoles and presence of helminths in the frog *Lithobates vaillanti* (Anura: Ranidae) from Tabasco, Mexico.** *The Biologist* (Lima), 12: 407-411.
- Heyer, W., R. Donnelly, M. A. McDiarmid, R. W. Hayek, L. C. y Foster, M. S. 1994. **Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians.** Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hopkins, G., R. y E. D. Brodie Jr. 2015. **Occurrence of amphibians in saline habitats: a review and evolutionary perspective.** *Herpetological Monographs*, 29(1), 1-27.
- Hussain, S., Ram, M. S. KManglarr, A. Shivaji, S. y Manglarpathy, G. 2013 **HManglarn presence increases parasitic load in endangered Lion-Tailed Macaques (*Macaca silenus*) in its fragmented rainforest habitats in Southern India.** *PLoS ONE*, 8, e63685
- Jiménez J. A. 1999. **Ambiente, distribución y características estructurales en los manglares del Pacífico de Centro América: contrastes climáticos.** Ecosistemas de manglar en América Tropical. Instituto de Ecología, AC Xalapa México, UICN/ORMA Costa Rica, NOAA/NMFS Silver Spring MD EUA. p, 51-70.

REDES DE INTERACCIÓN

- Jordano P. 1987. **Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution.** *American Naturalist* 129:257-677.
- Krantz, G., W. y D. E. Walter. 2009. **A Manual of Acarology.** 3a ed. Texas Tech University Press. Lubbock, TX, EEUU. 807 pp.
- Krause, A. E. Frank, K. J. Mason, D. M. Ulanowicz, R. E. y Taylor, W. W. 2003 **Compartments revealed in food web structure.** *Nature*, 426, 282–285.
- Lacasa, L. 2012. **Redes, Interacciones, Emergencia.** Perspectivas de la Física para el Siglo XXI (Miramontes, O. & K. Volk editores). Coplt Arxives. México, DF.
- Lamothe A. R. 1997. **Manual de Técnicas para preparar y estudiar los parásitos de animales silvestres.** México ISBN: 968-463-088-3
- Lamothe-Argumedo, R. García-Prieto, L. Osorio-Sarabia, D. y Pérez-Ponce de León, G. 1997 **Catálogo de la Colección Nacional de Helminos. Instituto de Biología.** UNAM-CONABIO, México, DF.
- Lewinsohn, T., M. Jordano, P. Bascompte, J. 2006. **Structure in plant-animal interaction assemblages.** *Oikos* 113, 174–184.
- Madrigal-Guridi, X. y Vázquez-Lule, A. D. 2009. **Caracterización del sitio de manglar Laguna El Caimán, en Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).** Sitios de manglar con relevancia biológica y con necesidades de rehabilitación ecológica. CONABIO, México, D.F.
- Martínez F. A. 1999. Capítulo 2: **El parasitismo y otras asociaciones biológicas. Parásitos y hospedadores. Parasitología Veterinaria.** Mc Graw-Hill. Interamericana. pp 22-38
- Mouillot, D., Krasnov, B. R. Shenbrot, G. I. y Poulin, R. 2008. **Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs.** *Ecography*, 31, 16–20.
- Murakami, M., Hirao, T. y Kasei, A. 2008. **Effects of habitat configuration on host–parasitoid food web structure.** *Ecological Research* 23:1039-1049.

REDES DE INTERACCIÓN

- Novotny, V. y Y. Basset. 2005. **Host specificity of insect herbivores in tropical forests**. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 272(1568), 1083-1090.
- Pérez Ponce de León, G., García-Prieto, L. y Razo-Mendivil, U. 2002. **Species richness of helminth parasites in Mexican amphibians and reptiles**. Diversity and Distributions. 8: 211-218.
- Pérez-Ponce de León, G. y L. García Prieto. 2001. **Los parásitos en el contexto de la biodiversidad y la conservación**. Biodiversitas 37: 11-14.
- Poisot, T., Stouffer, D. B. y Kéfi, S. 2016. **Describe, understand and predict: why do we need networks in ecology?**. Functional Ecology, 30(12), 1878-1882.
- Poulin R. 2007. **Are there general laws in parasite ecology?**. Parasitology, 134, 763–776.
- Poulin, R. 1995. **Phylogeny, ecology and the richness of parasite communities in vertebrates**. Ecological Monographs 65: 283-302.
- Pulido-Flores, G., Monks, S. Falcón-Ordaz, J. y Violante-González, J. 2015. **Helminths parasites of fauna silvestre en las costas de Guerrero, Oaxaca y Chiapas, México**. Estudios en Biodiversidad, 11, 52
- Rico-Gray V. 2006. **El análisis de redes complejas y la conservación de la biodiversidad**. Cuadernos de Biodiversidad. CIBIO, Universidad de Alicante 22:3-6.
- Rodríguez-Ramírez, A., Nivia-Ruíz, J. y Garzón-Ferreira, J. 2004. **Características estructurales y funcionales del manglar de Avicenia germinas en la bahía de Chengue (Caribe Colombiano)**. Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, 33(1), 223-244.
- Sabatino, M. Maceira, N. y Aizen, M. A. 2010. **Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs**. Ecology 20:1491-1497.
- Schmidt D. G. 1934. **Handbook of tapeworm identification**. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida. 675 pp.
- Smith, R., L. Schnack, J. A. Schaefer, E. F. y Kehr, A. I. 2008. **Ticks, *Amblyomma rotundatum* (Acari: Ixodidae), on toads, *Chaunus***

REDES DE INTERACCIÓN

- schneideri* and *Chaunus granulatus* (Anura: Bufonidae), in Northern Argentina.** *Journal of Parasitology* 94: 560-562.
- Terán-Juárez S. 2011. **Helmintos parásitos en cinco especies de anuros en el sur de Quintana Roo, México.** Licenciatura. Instituto Tecnológico de Chetumal. Pp 53
- Tilman, D., Fargione, J. Wolff, B. D'Antonio, C. Dobson, A. Howarth, R. y Swackhamer, D. 2001. **Forecasting agriculturally driven global environmental change.** *Science*, 292(5515), 281-284.
- UICN. 2018, **Lista Roja de Especies Amenazadas de la UICNE.** *Leptodactylus melanonotus* disponible en <http://www.iucnredlist.org/details/summary/57144/0> (consultado: 15 de enero de 2018)
- Van Meter, R., J. Swan, C. M. Leips, J. y Snodgrass, J. W. 2011. **El estrés salino del camino induce nuevas interacciones e estructura de la red trófica.** *Humedales*, 31 (5), 843-851.
- Vargas-Salinas, F., Delgado-Ospina, I. y López-Aranda, F. 2011. **Mortalidad por atropello vehicular y distribución de anfibios y reptiles en un bosque subandino en el occidente de Colombia/Amphibians and reptiles killed by motor vehicles in a Sub-Andean forest in western Colombia.** *Caldasia*, 121-138.
- Vázquez, D., P. y M. A. Aizen. 2004. **Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions.** *Ecology*, 85, 1251–1257.
- Vázquez, D., P. y M. A. Aizen. 2005. **Community-wide patterns of specialization in plant–pollinator interactions revealed by null-models.** In: *Specialization and Generalization in Plant–Pollinator Interactions* (eds N.M. Waser & J. Ollerton),
- Vázquez, D., P. y Simberloff, D. 2002. **Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations.** *American Naturalist*, 159, 606–623.
- Waser, N., M. Chittka, L. Price, M. V. Williams, N. M. y Ollerton, J. 1996. **Generalization in pollination systems, and why it matters.** *Ecology*, 77, 1043–1060.

REDES DE INTERACCIÓN

- Wells, K., Smales, L. R. Kallo, E. K. V. y Pfeiffer, M. 2007 **Impacts of rain-forest on helminth assemblages in Small mammals (Muridae, Tupaiidae) from Borneo**. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 35–43.
- Woehl Jr., G. 2002. **Infestação de *Amblyomma rotundatum* (Koch) (Acari, Ixodidae) em sapos *Bufo ictericus* (Spix) (Amphibia, Bufonidae): novo registro de hospedeiro**. *Revista Brasileira de Zoologia* 19: 329-333
- Yamaguti S. 1958. **Systema Helminthum**. Vol. I. The Digenetic Trematodes of Vertebrates-Part II. *Systema Helminthum*. Vol. I. The Digenetic Trematodes of Vertebrates-Part II.

REDES DE INTERACCIÓN

REDES DE INTERACCIÓN