



**UNIVERSIDAD VERACRUZANA  
CENTRO DE INVESTIGACIONES TROPICALES**



Universidad Veracruzana

**Efecto del borde selva-pastizal sobre el desarrollo del parásito gastrointestinal  
*Trypanoxyuris* sp. del mono aullador de manto  
(*Alouatta palliata mexicana*) en los Tuxtlas, Veracruz, México.**

**TESIS  
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA EN ECOLOGÍA TROPICAL**

**PRESENTA  
MARIEMMA GUADALUPE ESCORCIA QUINTANA**

**XALAPA, VERACRUZ, ABRIL DEL 2014.**

**Comité Tutorial  
Dra. Cristina Mac Swiney González  
Dr. Jurgi Cristóbal Azkarate  
Dr. Héctor Quiroz Romero**



## **DEDICATORIA:**

A mamá Olga, donde quiera que te encuentres.

A papá Sergio, porque sin ti no sería quién soy, ni haría lo que hago. Gracias por apoyar mis decisiones, aunque eso implique estar lejos; por ser mi consejero y ejemplo de persistencia.

## **AGRADECIMIENTOS:**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, por la beca otorgada para la realización del posgrado.

Al Dr. Jurgi Cristóbal Azkarate, a quien admiro, por su confianza y apoyo durante el desarrollo del proyecto y de la maestría. Por su gran calidad humana y principalmente por sus enseñanzas profesionales y críticas constructivas.

A la Dra. Cristina Mac Swiney, por apoyarme a financiar las salidas a campo, por su apoyo incondicional, por su paciencia para las revisiones y sus valiosas aportaciones que permitieron mejorar el documento. Sin usted concluir la tesis no hubiera sido posible.

Al Dr. Héctor Quiroz Romero, por su asesoría en la parte parasitológica, por permitirme la estancia en el Departamento de Parasitología de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia (FMVZ) de la UNAM; que me permitió desarrollar la metodología de la tesis. Gracias por animarme a concluir el escrito y la titulación; y sobre todo por ser un ejemplo de grandeza profesional y humildad.

A mis ayudantes: Cristian Alavés, Gloria Ponce, al Trompas, al Chango y en especial a Lino Mendoza “El Negro” por su invaluable apoyo en campo.

A la Dra. Irene Cruz Mendoza, por su asesoría técnica durante mi estancia en la FMVZ.

Al Dr. Odilón Sánchez por su apoyo en el análisis de los datos de vegetación.

A mis lectores, al Dr. Ernesto Rodríguez Luna, y a la Dra. Sònia Sánchez López por sus comentarios y críticas que permitieron mejorar el documento y la presentación. En especial a la Mtra. Brenda Solórzano García, con cariño y admiración. Gracias por compartir en los inicios del proyecto, sus conocimientos sobre parasitología de primates y en etapas finales, por sus puntuales y valiosos comentarios al escrito.

Al Dr. Jacob Dunn y la Dra. Leslie Knapp, por permitir mi estancia en Bioanth, en la Universidad de Cambridge. Ha sido una maravillosa experiencia profesional y de vida.

A todos los profesores del posgrado en Ecología Tropical, por sus enseñanzas y conocimientos, que me han servido para forjarme una visión profesional más amplia.

A la Universidad de Barcelona, en especial al Dr. Joaquim Vèa por permitir mi estancia y montar el laboratorio en la casa de Montepío. A mis compañeros de campo, los primatólogos: Olga Domínguez, Mónica y a Goncal Oliveiros, por su grata compañía que hicieron más fácil el trabajo. Olga, gracias por revisar el escrito, la presentación y darme tus comentarios.

A mis compañeros de generación: Isabel Noriega, Fernando Melchor Contreras, Óscar Muñoz Jiménez, Xavier Martínez Esponda y Enrique Mora Heredia, por que la multidisciplinaria que nos caracterizó me permitió aprender de cada uno de ustedes. Gracias por brindarme su cariño y amistad y acompañarme en los altibajos de este camino.

A mis amigas primatólogas y soñadoras, Eréndira Hernández García, y Montse Franquesa Soler, por leer y comentar mi escrito, por escuchar pacientemente mi presentación y por dejar que las mareara con mis dudas y frustraciones. Pero principalmente por inspirarme, y hacerme sentir acompañada en este proceso.

A mis amigas Diana Castelán, Quetzelli Guzmán, Cenyace, Laura Blanco, Alex Domínguez; por estar.

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN .....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
2. MARCO TEÓRICO .....	4
2.1 La fragmentación de la selva y el efecto borde.....	4
2.2. El hospedero: el mono aullador .....	7
2.2.2. Algunas características de la especie .....	9
2.2.2. Estado de Conservación <i>A. palliata mexicana</i> .....	9
2.2.3. La fragmentación de la selva y el mono aullador .....	10
3. Las parasitosis.....	12
3.1. Fragmentación de la selva y parasitosis.....	15
3.2.3 <i>Trypanoxyuris</i> .....	20
4. ESTUDIO .....	24
4.1. OBJETIVO GENERAL DEL ESTUDIO .....	24
4.1.2. Objetivos específicos .....	24
4.2. Hipótesis .....	25
4.3. Predicciones .....	25
4.4. Zona de estudio .....	26
5. DISEÑO EXPERIMENTAL .....	27
5.1 Procedimientos parasitológicos.....	30
5.1.1 Determinación del desarrollo y motilidad larvaria .....	30
5.2. Caracterización de la vegetación en los puntos de colocación de muestras .....	32
5.3. Análisis estadísticos .....	33
6. RESULTADOS .....	34
6.1. Vegetación .....	34
6.2.1. Humedad.....	35

<b>6.2.2. Temperatura .....</b>	<b>38</b>
<b>7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....</b>	<b>45</b>
<b>7. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>54</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.-Distribución conocida de <i>A. palliata mexicana</i> . Fuente: CONABIO .....	8
Figura 2.-A. Hembras de <i>Trypanoxyuris (T.) minutus</i> . A. Región anterior: a) labio dorsal bilobulado; b) labio ventral izquierdo bilobulado;c) papila cefálica. Tomado de Trejo-Macias <i>et al.</i> 2011. ....	22
Figura 3.-Esquema del ciclo evolutivo de <i>Trypanoxyuris sp.</i> .....	23
Figura 4.- Vista satelital de la zona de experimentación en donde se puede observar el borde. Las marcas amarillas representan los puntos seleccionados a diferentes distancias de éste. Imagen Google Earth Fecha: 6/01/2010.En la imagen, -10 corresponde a la distancia en el pastizal, 0,10, 50, 100 y 250 a las distancias correspondientes en metros dentro del fragmento. ....	27
Figura 5.-Esquema de colocación las estaciones de muestreo.....	28
Figura 6.-Muestra homogénea de heces de mono aullador colectadas y positivas a <i>Trypanoxyuris (Aprox. 1 Kg.)</i> .....	28
Figura 7.-Canastas con 7 submuestras muestras de heces para cultivo .....	29
Figura 8.-Desarrollo de <i>Trypanoxyuris sp.</i> A. Embrión en estadio multicelular, B. Embrión en proceso de elongación. C. Huevo larvado .....	31
Figura 9. Clasificación diamétrica de árboles por distancia al borde de selva. Clase 1:vegetación con un DAP de 2.5-10 cm; Clase 2: Árboles pequeños (DAP de 10-20 cm), Clase 3: Árboles medianos (DAP de 20-30 cm); Clase 4: Árboles grandes (DAP de más de 30 cm) .....	34
Figura 10.Frecuencia de palmas a diferentes distancias del borde. ....	35
Figura 11.-Diferencias de la humedad registrada en los termohigrómetros para cada temporada y relación positiva para distancia .....	36
Figura 12.-Variación de humedad por distancia en cada temporada .....	38
Figura 13.- Diferencias de temperatura (en grados centígrados) durante las tres temporadas: secas, lluvias y norte; así como por distancia: matriz, 0, 10, 50, 100 Y 250 metros .....	39
Figura 14.-Variación de Temperatura por distancia en cada temporada.....	40
Figura 15.- Comparación de %E3 (Huevos larvados) y %E3Mov (Huevos larvados móviles) por temporada .....	43

## ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Listado de las especies de parásitos reportados hasta la fecha para la especie <i>A. palliata mexicana</i> .....	19
Cuadro 2.-Estadísticos de MLG para humedad.....	36
Cuadro 3. Diferencias medias de los datos normalizados de log10 Humedad, la distintas distancias de colocación de muestras Los valores con ** indican diferencias significativas con $p=0.000$ . ....	37
Cuadro 4- Estadísticos de MLG para humedad, R cuadrada=0.66 .....	38
Cuadro 5.-Diferencias medias de los datos normalizados de Temperatura (log10), entre distintos puntos de muestreo. Los valores con ** indican diferencias significativas con $p=0.000$ .....	40

## Resumen

Los cambios microclimáticos asociados al efecto de borde, han sido descritos como factores que potencialmente influyen en el desarrollo y sobrevivencia de los parásitos y consecuentemente, inciden en el riesgo de infección en primates. A la fecha, ningún estudio ha corroborado esta hipótesis. En esta tesis, se evalúa el efecto de la distancia de borde en el desarrollo del oxyurido *Trypanoxyuris* sp., que parasita al mono aullador mexicano (*A. palliata mexicana*). Para lo anterior, se diseñó un experimento que consistió en coleccionar las excretas de mono aullador positivas a huevos de *Trypanoxyuris* sp. y colocarlas en canastas, en un borde de selva a 10 m sobre el piso y a 6 distancias diferentes (una en la matriz de pastizal, y el resto dentro del borde a 10, 50, 100 y 250 m, respectivamente). Se hicieron cinco réplicas para cada distancia. Con el fin de relacionar las condiciones microclimáticas, se midieron la temperatura y la humedad con un termohigrómetro. El experimento se realizó durante tres épocas del año (secas, lluvias y nortes). El desarrollo se evaluó por medio de la técnica de flotación.

La humedad y la temperatura influyeron en el desarrollo y motilidad del huevo larvado de *Trypanoxyuris* sp. Se encontró que durante la temporada de nortes no hubo ningún desarrollo a huevo larvado, esto puede ser atribuible a las bajas temperaturas que se presentaron durante esta temporada. Durante la temporada de lluvias, se presentaron las condiciones óptimas para el desarrollo ya que independientemente de la distancia, ocurrió un 100% de desarrollo a huevo larvado, y las larvas se mantuvieron móviles por más tiempo. Durante la temporada de secas, los huevos larvados se mantuvieron móviles por menos días que en lluvias, probablemente debido al efecto negativo de la desecación.

Durante las temporadas de lluvias y de secas, los huevos llegaron a desarrollarse en mayores porcentajes a huevo larvado en distancias mayores o iguales a 10 metros dentro del borde. Esto coincide con la distancia a la cual los efectos de borde sobre temperatura y humedad se estabilizan, lo anterior, sugiere que existe un efecto de borde negativo sobre el desarrollo de embrionario de *Trypanoxyuris* sp.

## 1. INTRODUCCIÓN

La fragmentación y pérdida de hábitat, junto a la deforestación y la cacería, representan las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad (Cowlshaw y Dunbar, 2000). El proceso de fragmentación implica la pérdida de vegetación original en algunas zonas y la formación de parches de vegetación de distinto tamaño, forma y grado de aislamiento (Fahrig, 2003). Éstos se encuentran inmersos en un ecosistema predominante al que se le denomina matriz, la cual está conformada generalmente por pastizales o tierras de cultivo. Las zonas en la periferia del fragmento, conocidas como bordes, son zonas de transición que se caracterizan por presentar cambios estructurales en la vegetación y cambios microclimáticos (ej. disminución de humedad, aumento de temperatura, radiación solar) debido a la influencia de la matriz sobre el fragmento. La intensidad y distancia de penetración del efecto de borde es variable y depende de varios factores pero puede penetrar hasta 150 metros dentro del borde (Murcia, 1995; Laurance, 2007).

Los parásitos juegan un papel importante en los ecosistemas ya que son capaces de influir en la eficacia biológica y en la evolución de sus hospederos (Gillespie y Chapman, 2006). Es por eso que en los últimos años, existe gran interés por determinar si la fragmentación influye negativamente en el estado de salud de los animales silvestres (Wobeser, 2006); incrementándose el número de estudios parasitológicos de mamíferos en hábitats fragmentados y perturbados (Chapman *et al.*, 2005; Trejo-Macías *et al.*, 2007; Hodder, 2009; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2010; Valdespino *et al.*, 2010; González-Hernández, 2011). En estos estudios, los patrones de parasitación se han tratado de relacionar con características del hospedero (ej. densidad de individuos, tamaño grupal, edad, sexo) o del ambiente (ej. variables físicas como tamaño, ubicación y topografía del fragmento y su grado de perturbación), pero hasta ahora los resultados han sido poco concluyentes.

La incapacidad para explicar los patrones de parasitación se debe, en parte, a que no se ha estudiado específicamente cómo los parásitos pudieran desarrollarse y sobrevivir en hábitats fragmentados.

El nematodo del género *Trypanoxyuris* que parasita a primates del Infraorden Platyrrhini, pertenece al grupo de parásitos conocidos como oxyuridos. Este grupo se caracteriza porque las hembras adultas ovopositan en la región perianal del hospedero liberando los huevos al ambiente, aunque también éstos pueden eliminarse por las heces. El desarrollo larvario ocurre fuera del huésped hasta alcanzar la forma infectante (Eckert *et al.*, 2006) y la transmisión ocurre vía fecal-oral, por ingestión del huevo larvado.

El ciclo de vida de *Trypanoxyuris* no ha sido descrito detalladamente, pero como en el caso de otros oxyuridos, su desarrollo y supervivencia larvarios fuera del huésped ocurren dentro del huevo y están condicionados por la temperatura y la humedad ambientales (Stromberg, 1997; Quiroz-Romero, 2005). En este sentido, se ha utilizado el término de “nicho climático” para referirse a la adaptación de los parásitos para cumplir total o parcialmente su ciclo evolutivo en determinados rangos de temperatura y humedad (Estrada-Peña, 2008). Se sabe que los nematodos poseen temperaturas óptimas para su desarrollo y considerando que *Trypanoxyuris* sp. ha coevolucionado junto con sus hospederos (Hugot, 1999), está adaptado a un nicho microclimático característico de la selva. Por lo tanto, es lógico pensar que el cambio en las condiciones microclimáticas asociadas al efecto borde, incidirán sobre su desarrollo y viabilidad (Chapman *et al.*, 2008a). Sin embargo, hasta ahora no existe ningún estudio que haya probado esta hipótesis, que resulta fundamental para entender la forma en que la fragmentación y la ocupación de monos en bordes de selva, podría afectar la ecología del parásito-hospedero.

Con base a lo anterior, en este estudio se analiza si la modificación en las condiciones de temperatura y humedad asociadas a la formación de bordes de selva repercuten de alguna forma sobre el desarrollo y viabilidad del nematodo de ciclo directo *Trypanoxyuris* sp. Para ello, a partir de tres tropas que habitan un fragmento de selva, se colectaron heces de mono aullador (*Alouatta palliata mexicana*) positivas a huevos de *Trypanoxyuris* sp., y se estudiaron el desarrollo de estos huevos a diferentes distancias con respecto al borde en una selva alta perennifolia. Además, se registraron las condiciones microclimáticas de humedad y temperatura en estos puntos. Se predijo que existirá un efecto de borde evidenciado en cambios en la estructura de la vegetación y en las condiciones microclimáticas. Para el caso específico de los parásitos, se observarán diferencias en las tasas de desarrollo y en la supervivencia de las larvas de *Trypanoxyuris* sp. De esta forma, en el pastizal y en el borde de la matriz las tasas de desarrollo y la supervivencia de las larvas disminuirán mientras que en el interior de la selva se incrementarán. Considerando que la precipitación pluvial y la temperatura ambiental varían según la época del año, el experimento se realizó en 3 temporadas: secas lluvias, y nortes, esperándose encontrar diferencias entre temporadas.

## **2. MARCO TEÓRICO**

### **2.1 La fragmentación de la selva y el efecto borde**

Las selvas mexicanas han sufrido una alta fragmentación y deforestación en las últimas décadas. Las causas de este proceso incluyen la implementación de la ganadería extensiva, la inclusión de cultivos como el maíz, la caña de azúcar y café; y la explotación de los recursos forestales. Como resultado, la selva se ha reducido a casi un 90% de su distribución y la vegetación original persiste en numerosos fragmentos (Challenger, 1998).

La fragmentación es un proceso que ocurre a nivel de paisaje, en el que un hábitat extenso se divide, con lo que se reduce su conectividad. Como la pérdida de cubierta vegetal no se presenta de manera homogénea, los fragmentos remanentes tienen diferente tamaño (Fahrig, 2003) y forma (Marsh, 2009); generalmente se encuentran aislados entre sí y rodeados o limitados por una matriz (ecosistema predominante) antropogénica (Fahrig, 2003; Fischner y Lindenmayen, 2007). La matriz puede estar conformada por pastizales, tierras de cultivo, sistemas agroforestales o acahuales (Marsh, 2009).

Se denomina borde a la zona de la periferia del hábitat fragmentado y se considera como una zona de transición que presenta alteraciones microclimáticas y cambios en la composición vegetal y faunística (Harper *et al.*, 2005; Fischner y Lindenmayen, 2007). Se utilizan los términos de “efecto de borde” (Murcia, 1995) o “influencia del borde” (Harper *et al.*, 2005) para referirse a éstos cambios (Murcia, 1995; Fahrig, 2003; Harper *et al.*, 2005; Santos y Telleria, 2006; Fischner y Lindenmayen, 2007). En lo que se refiere a los cambios en las condiciones microclimáticas, la pérdida de vegetación original produce el incremento de la radiación solar y una mayor exposición al viento, lo cual resulta en una reducción en la humedad y un incremento en la temperatura en las zonas adyacentes a la matriz antropogénica (Bannerman, 1998; Fahrig, 2003; Fischner y Lindenmayen, 2007).

Generalmente, la intensidad de estos cambios microclimáticos se reduce conforme la distancia se aleja de la matriz (Harper *et al.*, 2005), pero también influyen otros factores como la altura del dosel, la forma y orientación del borde; el tamaño, forma y edad y grado de aislamiento o conectividad del remanente de vegetación; así como el tipo de matriz que prevalezca (Saunders *et al.*, 1991; Bannerman, 1998; Lindenmayen y Fischner, 2006). Por ejemplo, si el contraste entre la vegetación del fragmento y la matriz es muy marcado (ej. pastizal-selva tropical), la intensidad de la influencia microclimática sería mayor, pero si la matriz es por ejemplo un sistema agroforestal, ésta sería menor (Harper *et al.*, 2005). Finalmente, la época del año y el clima (ej. altas temperaturas ambientales,

condiciones de poca nubosidad, lluvia, humedad, vientos fuertes), pueden influir también en la intensidad y distancia de penetración de los gradientes microclimáticos. Estudios sobre el efecto de borde han determinado su penetración a diferentes distancias de la matriz, evidenciándose en promedio hasta los 30 metros, pero se han registrado cambios incluso hasta 150 metros dentro (Murcia, 1995; Bannerman, 1998; Lindenmayen y Fischner, 2006).

La transformación en las condiciones microclimáticas en el borde provoca a su vez un cambio en la composición y diversidad de especies de flora y fauna típicas de interior del hábitat. Es común que ocurra una mayor mortalidad y caída de árboles en el borde, disminuyendo la densidad de árboles grandes (Harper *et al.* 2005), y que con esto se promueva la formación de claros, la invasión de herbáceas y el reclutamiento de especies secundarias (Lindenmayen y Fischner, 2006). Asimismo, el borde y una matriz predominantemente antropogénica, favorecen la introducción de especies exóticas, de depredadores y la presencia de enfermedades en el remanente de vegetación.

La fragmentación y el efecto de borde, afectan también a la fauna provocando disminución en la riqueza y abundancia de especies (Cottontail *et al.*, 2009; With-Daniel y Pavuk, 2011). Por ejemplo algunas especies de artrópodos se ven afectadas porque la modificación de las condiciones microclimáticas influye en su desarrollo y sobrevivencia (Cloudsley-Thompson, 1962; With-Daniel y Pavuk, 2011). Por otro lado, varias especies de vertebrados resultan afectadas porque se reduce el tamaño y la calidad de hábitat disponible y porque las poblaciones que habitan fragmentos, se encuentran aisladas, lo que limita su capacidad de dispersión (González-Soriano *et al.*, 1997).

La presencia y capacidad de sobrevivencia de las especies animales en un hábitat fragmentado depende de su tamaño, del grado de conectividad y de la distancia de influencia del borde (Scott-Mills, 1995; Mascarúa-López *et al.* 2006).

La reducción del tamaño del hábitat disponible afecta principalmente a especies animales con ámbitos hogareños amplios, que utilizan el estrato arbóreo o que tienen preferencias alimenticias particulares (Cowlshaw y Dunbar, 2000).

Aquellas especies con mayor posibilidad de sobrevivir en hábitats fragmentados son las que poseen ámbitos hogareños reducidos o las que tienen capacidad de explotar diversos recursos alimenticios (Lovejoy *et al.*, 1984). Sin embargo, si las subpoblaciones sobrevivientes se mantienen aisladas por varias generaciones, puede ocurrir pérdida de variabilidad genética debido a fenómenos como la endogamia y deriva génica (Radwan *et al.*, 2010). La alteración drástica de los hábitats, provoca su modificación, de manera que ya no admite a las especies que originalmente sostenía (Laurance, 2010). Por esa razón, las poblaciones de plantas y animales desaparecen o son desplazadas, lo que lleva a una pérdida de la biodiversidad (Laurance, 2010). La pérdida y fragmentación de hábitat se considera una de las principales causas de extinción de especies en todo el mundo (Laurance, 2010). Actualmente, algunas especies que tenían amplia distribución en México se encuentran en peligro de extinción, divididas en subpoblaciones dentro de paisajes fragmentados y su futuro dependerá de la capacidad que tengan para sobrevivir en estos hábitats y de que los factores que amenazan su conservación no se intensifiquen.

## **2.2. El hospedero: el mono aullador**

### **2.2.1 Taxonomía y distribución**

Los monos aulladores, del género *Alouatta* pertenecen al Orden Primates, Infraorden *Platyrrhini*, familia Cebidae y subfamilia *Alouattinae*. Dentro de este género se reconocen catorce especies: *A. arctoidea*, *A. discolor*, *A. juara*, *A. macconelli*, *A. seniculus*, *A. sara*, *A. nigerrina*, *A. belzebul*, *A. guariba* (antes *A. fusca*), *A. puruensis*, *A. ululata*, *A. caraya*, *A. pigra* y *A. palliata* (IUCN, 2014). Sus nombres comunes incluyen: mono congo, saraguato, mono aullador, mono aullador zambo y mono pardo.

En México se localizan dos especies de monos aulladores, el mono aullador negro (*Alouatta pigra*) y el mono aullador de manto subespecie mexicana (*Alouatta palliata mexicana*) (Rylands *et al.*, 2006).

La amplia distribución de los monos aulladores (desde el Sur de México hasta el norte de Argentina-IUCN, 2014) y su capacidad para ocupar diversos hábitats, se traduce en su plasticidad para explotar diferentes recursos alimenticios (Bicca-Marques, 2003). La distribución original de la subespecie *A. palliata mexicana*, abarcaba desde el sureste mexicano (excluyendo la Península de Yucatán) hasta el sur de Guatemala, pero actualmente se restringe a zonas altamente fragmentadas en el sureste de Veracruz, Tabasco, Oaxaca y Chiapas (Figura 1-Estrada y Coates-Estrada, 1993; Rodríguez-Luna *et al.*, 2006; Cuarón *et al.*, 2008). La región de Los Tuxtlas en Veracruz se considera como la distribución más noroeste de los primates de América (Baumgarten y Williamson, 2007).



Figura 1.-Distribución conocida de *A. palliata mexicana*. Fuente: CONABIO

### **2.2.2. Algunas características de la especie**

A nivel social, los monos aulladores se han definido como grupos estables y cohesivos (Estrada, 1984). La estructura social de *A. palliata* se ha descrito como un sistema unimacho o multimacho cuyo tamaño grupal puede variar de 8 a 20 individuos (Cortés-Ortiz *et al.*, 1993); hembras y machos migran de sus grupos natales y la edad media de dispersión es a los dos años (Glander, 1980). Los machos emigran de su tropa cuando aún son inmaduros entre los 15 y 36 meses y permanecen solos hasta alcanzar la madurez sexual, cuando se pelean por ingresar a un grupo (Glander, 1992). En el caso de las hembras, éstas emigran entre los 24 y 40 meses de edad. Este intercambio de individuos entre grupos, hace que éstos estén formados por individuos no emparentados (Glander, 1980), lo que favorece la diversidad genética (Pope, 1966).

Por su naturaleza folívora-frugívora (Crockett y Eisenberg, 1987; Espinosa-Gómez 2013) los monos aulladores participan activamente en los procesos ecológicos de los bosques tropicales, actuando como consumidores primarios, reciclando materia, nutrientes y energía. Además, al dispersar semillas participan en las estrategias reproductivas y de regeneración de los árboles (Estrada y Coates-Estrada, 1993; Chapman y Onderdonk, 1998), y resultan importantes para el mantenimiento de otras especies de vertebrados que son depredadores de semillas (*v.g.* los roedores-Challenger, 1998).

### **2.2.2. Estado de Conservación *A. palliata mexicana***

Al ser especies arborícolas (Milton, 1978), los monos aulladores son especialmente vulnerables a la pérdida y fragmentación de su hábitat. Las poblaciones de *A. palliata mexicana* han disminuido en un 70-80% en los últimos años y su distribución actual se encuentra altamente restringida (SEMARNAT-CONANP, 2012). En poco más de 15 años, la subespecie elevó su categoría de "Vulnerable" a en "Peligro Crítico de Extinción" en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2014).

Asimismo, *A. palliata* se encuentra clasificada en el Apéndice I de CITES (Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres), en el que se incluye a especies en peligro de extinción cuya comercialización está prohibida o se permite únicamente bajo circunstancias excepcionales (CITES, 2014).

Para el caso de México, el comercio y aprovechamiento de *A. palliata mexicana* se encuentra restringido por el Art. 87 de la Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente, así como por el Art. 85, de la Ley General de Vida Silvestre (LGVS), y la adición de los Artículos 55 bis y 60 bis mediante Decreto publicado en el Diario Oficial de la Federación el 26 de enero de 2006 (DOF, 2006). Finalmente, de acuerdo a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, *A. palliata mexicana* se cataloga como especie en "Peligro de Extinción" (DOF, 2010) y forma parte del programa de Especies Prioritarias para la Conservación de las Especies Primates (PACE: Primates), programa que pretende establecer e implementar acciones concretas para su conservación dentro y fuera de las Áreas Naturales Protegidas (ANP) (SEMARNAT, CONANP, 2012).

### **2.2.3. La fragmentación de la selva y el mono aullador**

El género *Alouatta* se considera como relativamente tolerante a la perturbación debido a su alta plasticidad conductual y alimenticia, que le hacen factible explotar recursos en diversos hábitats, incluyendo aquellos altamente perturbados (Bicca-Marques, 2003). Sin embargo, debido a la drástica reducción en el tamaño de las poblaciones de *A. palliata mexicana* en México, se reconoce que para poder generar estrategias de conservación, resulta fundamental conocer la forma en que esta subespecie es afectada en este tipo de paisajes (Arroyo-Rodríguez y Días, 2010; Mandujano *et al.*, 2005)

Hasta ahora no se han establecido patrones definidos sobre cómo la fragmentación puede afectar al género *Alouatta*; pero existen varios estudios en los cuales se han intentado relacionar características del paisaje tales como: tamaño, forma, edad o

grado de perturbación del fragmento, con factores demográficos, conductuales o fisiológicos. La abundancia de monos aulladores y la ocupación de los parches están muy relacionadas con el tamaño y el grado de conectividad de estos (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2005, Arroyo-Rodríguez y Días, 2010). Se ha visto que los monos aulladores tienden a distribuirse en fragmentos grandes, ricos en especies vegetales y con abundancia de árboles grandes, fuentes potenciales de alimento (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2005). Por esta razón, la baja disponibilidad y/o calidad de recursos alimenticios en fragmentos pequeños o altamente perturbados, provoca su sobreexplotación (Estrada y Coates-Estrada, 1996), mayor tiempo de desplazamiento y consecuentemente aumento en el tiempo de forrajeo y estrés alimenticio (Dunn *et al.*, 2009).

Algunos trabajos han estudiado los niveles de cortisol como respuesta al estrés en grupos de aulladores y han encontrado mayores niveles de cortisol en grupos que habitan en fragmentos, que en grupos que habitan en selva continua; y en fragmentos pequeños vs fragmentos grandes (Martínez-Mota *et al.*, 2007; Dunn *et al.*, 2009). Por lo anterior, se ha sugerido que los niveles de estrés pueden incrementarse como consecuencia de la fragmentación y de la baja disponibilidad de recursos alimenticios.

Por otro lado, se ha planteado que la cercanía entre dos o más fragmentos favorece el movimiento de aulladores (Estrada y Coates-Estrada, 1996; Mandujano *et al.*, 2005; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2005; Arroyo-Rodríguez, 2007). El aislamiento resultante de la fragmentación, puede limitar el flujo genético entre poblaciones provocando disminución en la variabilidad genética (Arroyo-Rodríguez y Días, 2010). Por último, se ha sugerido que la fragmentación puede afectar la dinámica hospedero-parásito de los primates (Chapman *et al.*, 2008a); por un lado, al afectar la susceptibilidad del hospedero a la infección y por otro, al provocar cambios en los ciclos de transmisión y en la virulencia de los parásitos. Es por eso que el estudio de los parásitos que afectan a los monos aulladores resulta de gran importancia.

### 3. Las parasitosis

*Parásito* se define como un organismo que vive a expensas de otro, pudiendo incluir a virus, bacterias, protozoarios, nematodos, trematodos, cestodos y artrópodos (Mueller, 2007). Se considera como parásitos de ciclo directo, a aquellos organismos que pueden transmitirse de un hospedero a otro sin la intervención de hospederos intermediarios ni vectores, que poseen adaptaciones tales como la presencia de estadios infectantes (quistes o huevos) resistentes a factores ambientales y cuya transmisión se basa en el consumo de éstos. Los parásitos de ciclo indirecto, poseen ciclos de vida más complejos que involucran dos o más hospederos y/o involucra la transmisión por medio de vectores (Phillips, 2012). Las parasitosis se han considerado como indicadores del estado de salud de las poblaciones de sus hospederos (Stuart *et al.*, 1990; Vitazkova y Wade, 2006) ya que pueden incidir en su éxito reproductivo y su sobrevivencia, tanto a nivel individual como poblacional (Irvine, 2006; Vitazkova y Wade, 2006; Tompkins *et al.*, 2009).

En ocasiones, los efectos de las parasitosis son evidentes porque se presentan signos de enfermedad y lesiones patológicas en el hospedero. En otros casos, cursan de manera subclínica (sin signos de enfermedad aparente). Pero aún en estos casos, los hospederos pueden verse afectados por mantener a los parásitos que crecen, viven y se reproducen a expensas de ellos (Choquette, 1956). Por ejemplo, en animales domésticos, los efectos de las infecciones parasitarias aún sin signología, se reflejan claramente en la disminución de su eficiencia productiva (Jithendran y Bhat, 1999). Por ejemplo, las infecciones por coccidias representa un gran problema para la producción avícola a nivel mundial, ya que pueden tener repercusiones en el crecimiento y desarrollo de pollos de engorda en sistemas tradicionales e intensivos (Conway y McKenzie, 2007). Otro ejemplo es el caso del ganado bovino infestado con garrapatas (*Boophilus microplus*), cuya ganancia de peso, producción de leche y fertilidad es menor (Jonsson *et al.*, 1998).

En fauna silvestre los costos de parasitismo resultan difíciles de evaluar (Wobeser, 2007); sin embargo, los individuos parasitados requieren efectuar cambios fisiológicos y conductuales para lidiar con la infección (Wobeser, 2006), lo que repercute en la eficacia biológica, específicamente sobre la sobrevivencia y la reproducción (Irvine, 2006; Wobeser, 2006). Se ha visto que después de administrar tratamiento con antihelmínticos, algunas especies de mamíferos silvestres han incrementado su sobrevivencia (Ives y Murray, 1997) y eficiencia reproductiva (Stien *et al.*, 2002). Por lo anterior, los parásitos juegan un papel importante en los ecosistemas y son capaces de modificar la biología y evolución de las especies que afectan (Gillespie y Chapman, 2006).

La relación parásito-hospedero es dinámica y compleja, y responde a la interacción entre el agente etiológico (en este caso el parásito), el hospedero susceptible y el ambiente (Merill, 2013). Las características del hospedero (*v. g.* la densidad poblacional, el estado nutricional y estado de salud), las del parásito (*v. g.* su capacidad para sobrevivir en el ambiente) y las características del hábitat, (*v. g.* el clima, la diversidad de huéspedes secundarios y vectores) influyen en los mecanismos de transmisión y en la susceptibilidad a la infección.

Los patrones demográficos como la densidad y el número de huéspedes, (Anderson, 1978; Hudson *et al.*, 1998) están fuertemente ligados a patrones conductuales como el número y duración de contactos entre individuos o grupos, el uso del espacio y el ámbito hogareño (Altizer *et al.*, 2003). Por ejemplo, el ámbito hogareño reducido y la consecuente intensidad en el uso del hábitat determina una mayor posibilidad de contacto con sustratos contaminados (Gillespie y Chapman, 2006; Chapman *et al.*, 2008b).

Otros factores que pueden determinar la susceptibilidad de los hospederos a ser infectados son: la edad, el sexo y factores metabólicos como el estrés y la desnutrición. Se sugiere que los individuos infantiles y juveniles son más susceptibles a ser infectados

(Stoner y González Di Pierro, 2005). Sin embargo, algunos estudios han encontrado mayores prevalencias en adultos (Benavides *et al.*, 2012), posiblemente ancianos. Por otro lado, al considerar el efecto inmunosupresor de los andrógenos (Deviche y Cortés, 2005) y su potencial para incrementar la susceptibilidad de los hospederos, se ha planteado que los altos niveles de testosterona en machos resultan en mayores prevalencias e intensidades de infección (Eckert *et al.*, 2006; Trejo-Macías *et al.*, 2007). Sin embargo, varios estudios en primates no han encontrado diferencias en las tasas de infección entre sexos (Chinchilla-Carmona *et al.*, 2005a; Stoner y González Di Pierro, 2005; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2010), o han encontrado mayor prevalencia e intensidad de infecciones en hembras que en machos (Stoner y González Di Pierro, 2005; Benavides *et al.*, 2012).

Otras hormonas con efecto inmunosupresor son los glucocorticoides (Norbiato *et al.*, 1997), conocidas como hormonas del estrés, por lo que se presume que los niveles altos de estrés pueden estar ligados a altas prevalencias y altas tasas de parasitación (Muehlerbein, 2005). Sin embargo, pocos estudios en primates han probado esta hipótesis. Ligado al estrés, se cree que el estado nutricional también puede afectar al funcionamiento del sistema inmune del hospedero, y es por eso que la baja disponibilidad de alimento puede incrementar indirectamente la susceptibilidad a infecciones parasitarias (Chapman *et al.*, 2006; Mueller, 2007). Esta es una hipótesis que no ha sido probada en primates pero sí en otras especies, pues se ha encontrado que la disminución en el estado nutricional en codornices (*Colinus virginianus*), se relaciona con el subdesarrollo de los órganos del sistema inmune (bazo y bolsa de Fabricio) y con la disminución de la inmunidad de tipo celular (Sheldon y Verhulst, 1996).

Por último, pero de gran relevancia para este estudio, las condiciones ambientales pueden aumentar o disminuir las posibilidades de concluir el ciclo de vida de los parásitos, siendo determinantes para la ecología parasitaria, o epizootiología (Quiroz-Romero, 2005), y consecuentemente para la exposición del huésped a las fases infectantes. Esto es fundamental en el caso de los macroparásitos como los helmintos, en los que el ciclo

biológico implica la eliminación de huevos por medio de las heces. Es por eso, que en esta etapa fuera del huésped, los parásitos deben ser capaces de sobrevivir y desarrollarse en el ambiente para alcanzar la fase infectante y parasitar un nuevo huésped (Bush *et al.*, 1997; Eckert *et al.*, 2006, McCallum, 2008). La humedad y la temperatura, determinan su desarrollo, motilidad, sobrevivencia y consecuentemente su capacidad para alcanzar la fase infectante (Stromberg, 1997; McCallum, 2008). Lo anterior, influye directamente sobre la transmisión y los patrones de prevalencias, encontrándose variaciones estacionales (Estrada-Peña, 2008). Algunos autores han encontrado mayores prevalencias o múltiples infecciones de parásitos de ciclo directo en primates durante temporadas de lluvias o bajo condiciones de alta humedad (Eckert *et al.*, 2006; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2010, Valdespino *et al.*, 2010; Trejo-Macías, 2010; Benavides *et al.*, 2012). El efecto de la transformación del hábitat sobre las condiciones microclimáticas y su efecto potencial sobre el desarrollo y mortalidad de los parásitos, será desarrollada en el siguiente apartado.

### **3.1. Fragmentación de la selva y parasitosis**

La estructura y grado de conservación de los paisajes fragmentados influyen sobre la demografía de los hospederos y sus patrones de movimiento, frecuencia de vectores, así como sobre las características microclimáticas y diversidad de especies en los fragmentos, repercutiendo sobre los mecanismos de transmisión y la susceptibilidad de los hospederos a la infección por parásitos.

Para el caso de parásitos de ciclo directo que afectan a primates, el uso intensivo del territorio (Nunn y Tae-Won, 2006) y las altas densidades asociadas a la fragmentación, se han relacionado positivamente con altas riquezas parasitarias (Mbora y McKpeek, 2009) y altas prevalencias (Stuart *et al.*, 1990; Chinchilla-Carmona, 2005b; Mbora y McKpeek, 2009; Valdespino *et al.*, 2010). En estos casos, es posible que las altas densidades poblacionales de primates en fragmentos, incrementen la contaminación

ambiental por huevos, larvas u ooquistes, incrementando el riesgo de infección (Chapman *et al.*, 2006). No obstante, algunos estudios no han encontrado esta relación positiva (Trejo-Macías *et al.*, 2007; Gillespie y Chapman, 2008a). Esta inconsistencia puede deberse a que, independientemente de la densidad poblacional, la transmisión se relaciona más bien con el tamaño grupal pues en un grupo con más individuos, las frecuencias de contactos son mayores (Trejo-Macías *et al.*, 2007; González-Hernández *et al.*, 2011). Acorde con esto, González-Hernández *et al.* (2011) encontraron que el tamaño grupal influyó en la intensidad de la infección por parásitos, siendo los grupos más grandes los que estuvieron más infectados.

Se ha planteado también que la conectividad del hábitat puede favorecer la transmisión de agentes etiológicos entre individuos de diferentes grupos; y que por el contrario, la fragmentación pudiera evitar la diseminación (Freeland, 1979; Valdespino *et al.*, 2010). Acorde con esto, la teoría de islas biológicas de Freeland (1979) sostiene que si varios grupos de primates ocupan un mismo fragmento, van a albergar los mismos parásitos y en cada fragmento se mantendrá una riqueza de parásitos específica porque el contacto fuera del grupo es limitado. Sin embargo, ésta hipótesis ha sido rechazada recientemente por Chapman (2011), al encontrar diferentes riquezas parasitarias en primates dentro de un mismo grupo y riquezas similares en primates habitando fragmentos diferentes. Esto podría derivarse de una susceptibilidad individual a las parasitaciones asociada a otros factores como el estrés (Milton, 1996; Chapman *et al.*, 2008b) relacionando altos niveles de cortisol con altas prevalencias de parásitos (Chapman *et al.*, 2008b).

Por otro lado, se ha sugerido que las altas riquezas y diversidad de hospederos provocan un efecto dilutorio en la transmisión de parásitos (Johnson y Thieltges, 2010). Por esta razón la pérdida de diversidad y riqueza de especies asociada a la fragmentación puede favorecer la transmisión de parásitos generalistas (Cottontail *et al.*, 2009) y se ha relacionado con mayores prevalencias en las especies más abundantes (Vaz *et al.*, 2007).

Paradójicamente, con la fragmentación se incrementa la interacción entre especies silvestres con especies domésticas o humanos, sobre todo a la periferia del borde, lo que favorece la transmisión inter-especie y prevalencia de parásitos zoonóticos, pero esto depende mucho de las características de la matriz (Hodder, 2009). Por ejemplo, se ha encontrado una mayor prevalencia de parásitos en fragmentos cercanos a asentamientos humanos (Chapman *et al.*, 2006; Chinchilla-Carmona *et al.*, 2005b). De igual manera, la prevalencia de protozoarios zoonóticos como *Giardia* y *Cryptosporidium* en grandes simios y en monos aulladores, se ha relacionado con el contacto con personas o animales infectados (Vitazkova y Wade, 2006; Vitazkova, 2008; Salzer *et al.*, 2007; Kowaleski *et al.*, 2010).

Las condiciones ambientales, específicamente la humedad y la temperatura tienen efecto directo en la persistencia ambiental de los parásitos, en el número de huéspedes infectados, en la intensidad de las parasitaciones y en la riqueza parasitaria (Hodder, 2009; Stuart y Strier, 1995). Por eso, la perturbación del ambiente y la consecuente modificación de las condiciones microclimáticas, podría estar reduciendo la disponibilidad de nichos para el desarrollo de huéspedes intermediarios (en parásitos de ciclo indirecto) y de vectores, disminuyendo así la riqueza parasitaria (Afrane *et al.*, 2006; Wright *et al.*, 2009). Lo anterior explicaría porque se ha encontrado mayor diversidad de algunos parásitos en selvas continuas que en fragmentos y en fragmentos grandes que en pequeños y con mayor grado de perturbación (Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2010). Algunos estudios han probado que existe un efecto de la transformación del hábitat sobre las condiciones microclimáticas, lo que puede influir en la dinámica parasitaria y la presentación de brotes de enfermedades transmitidas por vectores, como la malaria, al favorecer la reproducción de los vectores (Afrane *et al.*, 2006). Un estudio en primates como el de González-Hernández *et al.* (2011), intentó relacionar las prevalencias de parásitos de *A. pigra* con las condiciones microclimáticas de las áreas utilizadas por las tropas, pero no encontraron diferencias en las temperaturas, y las diferencias en humedad no se reflejaron en mayores prevalencias.

Finalmente, y de gran relevancia para este estudio, la alteración de las condiciones microclimáticas debido a fenómenos como el efecto borde (t *et al.*, 2008) pudieran también influir directamente en el desarrollo y sobrevivencia de las fases infectantes de parásitos nematodos. Se ha sugerido que las condiciones de mayor radiación solar, mayores temperaturas y menor humedad de los bordes, podrían tener un impacto negativo sobre el desarrollo y viabilidad de los parásitos y consecuentemente en las tasas de infección (Chapman *et al.*, 2006). Si el desarrollo en el ambiente de los nematodos gastrointestinales de monos aulladores responde a la adaptación de éstos a un nicho climático específico de selva; al existir una variación en las condiciones micro ambientales entre el interior de la selva y en los bordes (Laurance, 2007), se esperan encontrar diferencias en el desarrollo y viabilidad.

### **3.2. Estudios sobre parasitosis en el mono aullador mexicano**

Stuart *et al.* (1998) fueron de los primeros en realizar y publicar una revisión exhaustiva de los parásitos reportados en el género *Alouatta*. Se han realizado otros estudios sobre parasitosis en aulladores, y aunque la mayor parte de éstos se han hecho en Centro y Sudamérica, existen algunos en México con grupos de *A. palliata mexicana* y *A. pigra* en vida libre (Stuart, 1990; Pastor-Nieto, 1991; Aceves-Rivera, 1993; Bonilla-Moheno, 2002; Rico-Hernández, 2004; Vitazkova y Wade, 2006; Vitazkova, 2008; Trejo-Macías *et al.*, 2007; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2010, Valdespino *et al.*, 2010-Cuadro 1). La mayoría se han limitado a identificar, describir y reportar la presencia de parásitos en monos aulladores mexicanos (Villanueva-Jiménez, 1988; Pasto-Nieto, 1991; García-Serrano, 1994; Castillejos, 1993). Sólo unos cuantos, cuyos ejemplos han sido mencionados en el apartado anterior, han intentado obtener patrones que relacionen las prevalencias y riquezas parasitarias con factores demográficos como la densidad poblacional o el tamaño grupal, con el clima, y características del hábitat (tamaño del fragmento y grado de perturbación) (Trejo-Macías *et al.*, 2007; Valdespino *et al.*, 2010; Cristóbal Azkarate *et al.*, 2010).

**Cuadro 1. Listado de las especies de parásitos reportados hasta la fecha para la especie *A. palliata mexicana*.**

<b>Parásito</b>	<b>Referencia bibliográfica</b>
<b>Nematodo</b>	
<i>Trypanoxyuris</i> sp.	Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2007.
<i>Trypanoxyuris minutus</i>	Villanueva-Jiménez, 1988 (Citado por García-Serrano, 1994); Pastor-Nieto, 1991; Castillejos, 1993; García-Serrano, 1994; Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2011; Cristóbal Azkarate <i>et al.</i> , 2010; Valdespino <i>et al.</i> , 2010.
<i>Enterobius vermicularis</i>	Bonilla-Moheno, 2002.
<i>Enterobius</i> sp.	Stoner y González Di Pierro, 2006.
<i>Strongyloides</i> spp.	Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2007; Cristóbal-Azkarate <i>et al.</i> , 2010
<i>Parabronema</i> spp.	Villanueva-Jiménez, 1988; Pastor-Nieto, 1991; Castillejos, 1993, García-Serrano, 1994; Cristóbal-Azkarate, 2007.
<i>Parabronema bonnei</i>	Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2007; Aceves-Rivera, 1993.
<i>Ascaris</i> spp.	García-Serrano, 1994.
Spiruridae	Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2010; García-Serrano, 1994.
<i>Ancylostoma</i>	Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2010.
<b>Platyhelminthes</b>	
<i>Controrchis billiophilus</i>	Villanueva- Jiménez, 1988 (Citado por García-Serrano, 1994); Pastor-Nieto, 1991; Castillejos, 1993; García-Serrano, 1994; Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2007; Cristóbal Azkarate <i>et al.</i> , 2010; Valdespino <i>et al.</i> , 2010.
<i>Trematodo desconocido I</i>	Trejo Macías <i>et al.</i> 2007.
<i>Trematodo desconocido I</i>	Trejo Macías <i>et al.</i> 2007.
<b>Protozoarios</b>	
<i>Entamoeba coli</i>	Cristóbal-Azkarate <i>et al.</i> , 2010.
<i>Entamoeba</i> , <i>Entamoeba nana</i>	Aceves-Rivera, 1993.
<i>Coccidia no identificada 1</i>	Trejo-Macías <i>et al.</i> , 2007.
<i>Isospora</i> spp	Valdespino <i>et al.</i> , 2010
<i>Cyclospora</i>	Cristóbal-Azkarate <i>et al.</i> , 2010.
<i>Eimeria</i>	García-Serrano, 1994.
<b>Dipteros</b>	
<i>Cuterebra baeri</i> ( <i>Alouattamyia baeri</i> )	Cristóbal-Azkarate <i>et al.</i> 2012; Milton, 1996.

Como el presente trabajo se enfocará en determinar si la distancia dentro del borde, influye en el desarrollo y viabilidad del oxyurido *Trypanoxyuris* sp., a continuación se describen las características del parásito

### 3.2.3 *Trypanoxyuris*

El género *Trypanoxyuris* pertenece a la familia Oxyuridae, y a la subfamilia Enterobiriinae que parasita a primates (Hugot, 1999). Para esta subfamilia, los hospederos y parásitos se han relacionado coevolutivamente debido a que cada género de parásito se asocia con un Infraorden de primates diferente; por ejemplo *Enterobius* con el Parvoorden Catarrhini, *Trypanoxyuris* con Platyrrhini y *Lemuricola* con el Suborden Strepsirrhini, (Hugot, 1985, Goodman *et al.*, 1998; Hugot, 1999). Además, para el género *Trypanoxyuris*, se han reconocido 3 subgéneros que parasitan a diferentes familias o subfamilias de monos: *Trypanoxyuris (Trypanoxyuris)*, que parasita a algunos miembros de las familias Aotidae, Atelidae y Pitheciidae pero principalmente a la subfamilia Cebinae; *Trypanoxyuris (Hapaloxuyuris)*, que parasita a la subfamilia Callitrichinae; y finalmente *Trypanoxyuris (Paraoxyurinema)* que parasita a la familia Atelidae. Hasta el momento, se conocen 18 especies diferentes de *Trypanoxyuris* que parasitan a primates (Hugot *et al.*, 1996; Hugot, 1999).

El *Trypanoxyuris* ha sido reportado en diferentes especies de monos aulladores como: *A. caraya* en Argentina (Pope, 1966; Coppo *et al.*, 1979), *A. guariba* en Brasil (Amato *et al.*, 2002; Souza *et al.*, 2010), *A. fusca* en Venezuela (Rowe, 1996); *A. seniculus* en Colombia (Huggins, 1969), Brasil y en Surinam (Van Thiel, 1925); *A. pigra* en Belice y México (Vitazkova y Wade, 2006), y finalmente en *A. palliata* en Costa Rica (Stuart *et al.*, 1998), Panamá (Thatcher y Porter, 1968) y México (Rico-Hernández, 2004; Trejo-Macías *et al.*, 2007; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2007, 2010; Valdespino *et al.*, 2010). Sin embargo, se tiene registro de que *Trypanoxyuris* puede parasitar también a otros géneros de primates como el mono araña (v.g. *Ateles belzebuth*-Carrasco *et al.*, 2008), el mono nocturno de Nancy (*Aotus nancymae*-Felt y White, 2005; Bentzel *et al.* 2007) y el mono lanudo gris (*Lagothrix cara*-Alves Pinto, 2013).

En México, la única especie identificada ha sido *Trypanoxyuris minutus* en *A. palliata mexicana* y en *A. pigra* (Rico-Hernández, 2004; Trejo-Macías *et al.*, 2007; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2010; Valdespino *et al.*, 2010; González Hernández *et al.* 2011); encontrándose altas prevalencias, incluso hasta del 100% en época de lluvias (Cristóbal-Azkarate *et al.* 2010).

Los *Trypanoxyuris* comparten características morfológicas con otros miembros de la familia Enterobiriinae: los parásitos adultos son nematodos pequeños y blancos y presentan dimorfismo sexual, los machos son más pequeños (2240-2977 micrómetros) que las hembras (3707-7797 micrómetros) (Trejo-Macías *et al.* 2011) y poseen una curvatura en el tercio posterior del cuerpo y dos pares de papilas genitales. En ambos sexos, la estructura cefálica es cuadrada y posee aberturas anfidadas entre las papilas cefálicas dorsales y sub-ventrales (Figura 2), y el labio dorsal se distingue por ser lobulado. Finalmente, las hembras poseen alas laterales con una doble cresta, a diferencia de los machos que poseen una sola (Hugot *et al.*, 1985; Amato *et al.*, 2002; Trejo-Macías *et al.*, 2011).

De manera general, los huevos de los nematodos, proveen un ambiente semicontrolado y contienen suficientes reservas endógenas para permitir llevar a cabo el desarrollo embrionario y desarrollarse hasta larva sin absorber ningún nutrimento. En el caso de los oxyuridos estas larvas se desarrollan dentro del huevo, y las características de su doble membrana, lipídica y poco permeable, le permiten en cierta medida resistir las condiciones del medio hasta ser ingeridos por el hospedero (Morand *et al.*, 1996). Los huevos de *Trypanoxyuris* sp., se caracterizan por poseer un lado plano y otro convexo, y una doble membrana (Trejo-Macías *et al.*, 2011).

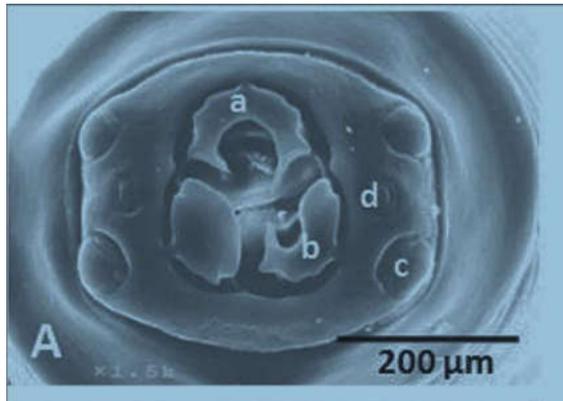


Figura 2.-A. Hembras de *Trypanoxyuris (T.) minutus*. A. Región anterior: a) labio dorsal bilobulado; b) labio ventral izquierdo bilobulado; c) papila cefálica. Tomado de Trejo-Macías *et al.* 2011.

### Ciclo de vida de *Trypanoxyuris*

El ciclo de vida para *Trypanoxyuris* sp. ha sido descrito únicamente a *grosso modo* para *Trypanoxyuris microon* por Baer *et al.* (1994); razón por la cual Trejo-Macías (2010) resalta la necesidad de realizar estudios de desarrollo de los huevos de *Trypanoxyuris* para describirlo con más detalle. Sin embargo, por su cercanía filogenética se asume que es similar al de otros oxyuridos y específicamente al de *Enterobius vermicularis* que afecta a humanos (Chiodini *et al.*, 2003). Así que tomando como modelo a *E. vermicularis*, a continuación se describe presuntamente su ciclo de vida (Figura 4).

La infección se lleva a cabo por la ingestión de huevos larvados en agua o alimentos contaminados (transmisión fecal-oral) o por el contacto con huevos depositados en la región perianal, donde quedan cubiertos por un material gelatinoso. En el ambiente, los huevos se desarrollan a huevo larvado (presuntamente a L3, como en otros oxyuridos), influidos por las condiciones ambientales prevalentes (CDC, 2008) y donde permanecen hasta ser ingeridos por un nuevo hospedero. Una vez ingeridos, los huevos larvados eclosionan dentro del aparato digestivo (ciego) del hospedero, donde la larva se convierte en adulto y se reproduce sexualmente.

Los huevos se liberan al ambiente de dos maneras: cuando la hembra grávida migra hacia la región perianal del huésped donde los deposita, y/o cuando son liberados al exterior con las heces. Fuera del hospedero ocurre el desarrollo embrionario que inicia con un estadio multicelular, para posteriormente el embrión comenzar a elongarse hasta alcanzar el estadio de huevo larvado, que se considera el infectante (Figura 3).

Es importante subrayar que el desarrollo a estado infectante se lleva a cabo dentro del huevo, por lo que las larvas no se liberan al ambiente, de ahí el término huevo larvado (Baer *et al.* 1994). En esta etapa, para que el desarrollo se complete, las condiciones de humedad y temperatura ambientales deben ser las adecuadas (Morand *et al.*, 1996; Stromberg, 1997; Chiodini *et al.*, 2003). Es por eso que la membrana posee una función importante al ayudarlo a soportar las condiciones ambientales (Wharton, 1980). Finalmente, de acuerdo a lo que se ha visto en otros oxyuridos, se presume que la fase infectante podría alcanzarse en 3-5 días (Quiroz-Romero, 2005).

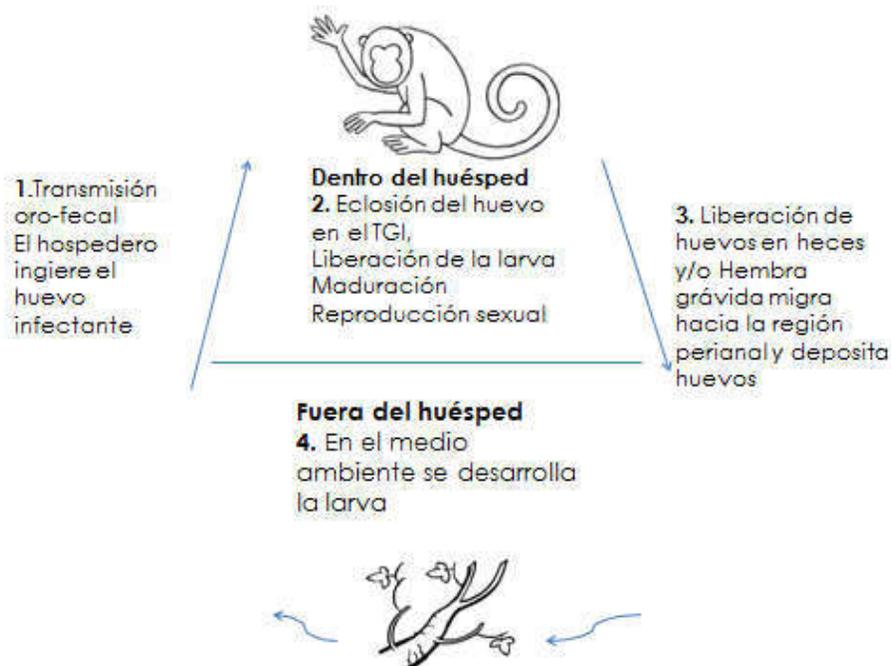


Figura 3.-Esquema del ciclo evolutivo de *Trypanoxyuris sp.*

## **Signología Clínica y Lesiones**

Existen pocos estudios clínicos que describen la signología y lesiones causados directamente por *Trypanoxyuris* en sus hospederos; y en los existentes la información ha sido obtenida a partir de ejemplares en cautiverio de la especie *Aotus nancymae*. La signología incluye prurito e irritación anal, así como cambios conductuales, como irritabilidad y agresividad (Alves-Pinto, 2013; Barros-Monteiro *et al.*, 2009). Por otro lado, se infiere que pudiera causar problemas similares a los reportados en primates humanos infestados con *Enterobius* como son: apendicitis, obstrucción y perforación intestinal, vaginitis, vulvovaginitis e infecciones urinarias asociadas a la migración errática de las larvas en la cavidad peritoneal (Chiodini *et al.*, 2003). *Trypanoxyuris minutus* ha sido reportado como causante de mortalidad en un ejemplar de *Alouatta guaribans*; en el que los hallazgos a la necropsia incluyeron lesiones macroscópicas como hiperemia intestinal, distensión y adelgazamiento de las paredes del ciego (Amato *et al.*, 2002).

## **4. ESTUDIO**

### **4.1. OBJETIVO GENERAL DEL ESTUDIO**

El objetivo general de este estudio es evaluar la influencia del efecto de borde en el desarrollo dentro del huevo del parásito *Trypanoxyuris* sp. que afecta al mono aullador *Alouatta palliata mexicana* en un borde de selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

#### **4.1.2. Objetivos específicos**

- Evaluar si existen diferencias estructurales en la vegetación a distintas distancias del borde hacia el interior del remanente.
- Evaluar si existen variaciones microclimáticas (en la humedad y en la temperatura) en la matriz y a distintas distancias del borde hacia interior del remanente.

- Determinar si existen diferencias en el desarrollo larvario y motilidad de *Trypanoxyuris* sp. en la matriz y a distintas distancias del borde hacia interior del remanente.
- Determinar el efecto de la estacionalidad en los objetivos anteriores.

#### **4.2. Hipótesis**

- La mayor temperatura, mayor radiación solar y humedad reducida que caracterizan a los bordes de selva, influirán negativamente en el desarrollo y viabilidad del nematodo *Trypanoxyuris* sp. en el borde de un remanente de selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

#### **4.3. Predicciones**

- Existirá mayor abundancia de árboles grandes en el interior del remanente en comparación con el borde.
- La temperatura será progresivamente más baja y la humedad más alta conforme se vaya avanzando al interior del remanente.
- El incremento en la temperatura y la reducción en la humedad, en el pastizal y a menores distancias del borde, tendrán un efecto negativo sobre el desarrollo y viabilidad de los huevos larvados de *Trypanoxyuris* sp.
- Las condiciones microclimáticas variarán entre temporadas; con un mayor desarrollo y viabilidad de los huevos larvados de *Trypanoxyuris* sp., en la temporada de lluvias.

#### 4.4. Zona de estudio

El estudio se realizó en La Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas, Veracruz, México (18°37'-18°35'N, 95°05'O; 0-400 msnm). La sierra de Los Tuxtlas, constituye uno de los puntos de distribución más norteña para la vegetación tropical. Además de la selva alta perennifolia, es posible encontrar vegetación costera al nivel del mar, selva alta subperennifolia de montaña, bosque de liquidámbar y selva baja perennifolia (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997).

Se ha descrito extensamente la vegetación selvática existente en ésta zona, que se caracteriza por que la composición de árboles y arbustos corresponden a la mayor parte (55%) de la diversidad, seguida por las palmas; las lianas forman también un elemento estructural y contribuyen a la densidad de la selva (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1997). El clima en la región es cálido-húmedo con una temperatura promedio anual de 25°C y una precipitación promedio de 4,900 mm. Las estaciones son muy marcadas; la época de secas se presenta de marzo a mayo y la época de lluvias de junio a octubre. Durante los meses de noviembre a febrero, la Región de los Tuxtlas es afectada por un fenómeno meteorológico particular denominado "Nortes". Este fenómeno se origina por invasiones de masas de aire frío provenientes del Norte de Estados Unidos y del sur de Canadá que al cruzar las aguas del Golfo de México, provocan lluvias y disminución de la temperatura (Soto y Gama, 1997). Esta región, se ha distinguido por poseer una gran riqueza biológica, pero en la actualidad las actividades antrópicas en la zona se reflejan en la pérdida y degradación de la selva, resultando en un paisaje fundamentalmente fragmentado (Mendoza *et al.*, 2005; Dirzo *et al.*, 2009).

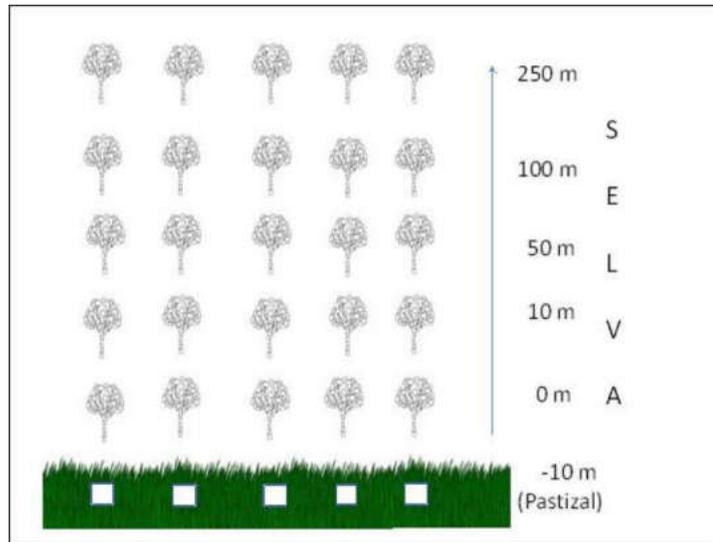
## 5. DISEÑO EXPERIMENTAL

La zona que se eligió para realizar el experimento fue un remanente de selva alta perennifolia, con un borde homogéneamente orientado hacia el oeste y que no presentaba diferencias marcadas en su desnivel. Además, hacia la parte del borde donde se realizó el experimento, el fragmento de selva más cercano se encontraba a una distancia mayor a 300 metros, por lo que asumimos que su efecto sobre éste fue insignificante, ya que se ha visto que los cambios microclimáticos asociados a efecto de borde no son evidentes a más de 250 metros (Harper *et al.*, 2005).



**Figura 4.-** Vista satelital de la zona de experimentación en donde se puede observar el borde. Las marcas amarillas representan los puntos seleccionados a diferentes distancias de éste. Imagen Google Earth Fecha: 6/01/2010. En la imagen, -10 corresponde a la distancia en el pastizal, 0, 10, 50, 100 y 250 a las distancias correspondientes en metros dentro del fragmento.

El diseño del experimento se hizo de la siguiente manera: Considerando la distancia como variable, se definieron 6 diferentes distancias, una en el pastizal y las otras 5 dentro del borde alejándose progresivamente de éste hacia el interior de la selva a 0, 10, 50, 100 y 250 metros dentro (en la distancia de 250 metros se asume que no existirá efecto borde). En cada una de las distancias se colocaron 5 réplicas, separadas por 15 metros cada una, para un total de 30 estaciones (Figura 5).



**Figura 5-Esquema de colocación las estaciones de muestreo.**

Para poder realizar el experimento; se colectó aproximadamente 1 kg. de heces de mono aulladora partir de diferentes individuos (Figura 6). Para ello, el día previo a los experimentos, se visitaron tres tropas de mono aullador que habitan un fragmento de selva cercano a la zona de experimentación y se recogieron las excretas de sus integrantes. Inmediatamente después de la defecación, las muestras depositadas sobre las hojas y el suelo, fueron colectadas con guantes, evitando la parte en contacto con el sustrato, con el fin de reducir el riesgo de contaminación por formas libres de nematodos.



**Figura 6.-Muestra homogénea de heces de mono aullador colectadas y positivas a *Trypanoxyuris* (Aprox. 1 Kg.)**

Con el fin de mantener viables a los huevos y detener el desarrollo de los parásitos, inmediatamente después de la colecta, las muestras de heces frescas se mantuvieron en hieleras para su transporte y en refrigeración entre 2 a 4°C. Se tomó una submuestra para confirmar la presencia de *Trypanoxyuris* sp. y evaluar el estado de desarrollo en el día cero antes de someterse a cualquier tratamiento.

El día siguiente a la colecta, y después de homogeneizar de nuevo la muestra, ésta se dividió en 210 submuestras del mismo tamaño, que fueron colocadas en vasos de plástico individuales dentro de 30 canastas de malla (7 submuestras por charola, Figura 7).



Figura 7.-Canastas con 7 submuestras muestras de heces para cultivo

Dichas canastas con las submuestras fueron a continuación transportadas a la zona de experimentación, cubiertas con gasa y colocadas en las distintas distancias. Como los monos aulladores son especies arborícolas caracterizadas por vivir en el dosel medio y alto (Milton, 1980), a fin de emular las condiciones naturales en las que los huevos de *Trypanoxyuris* sp. se desarrollan, se colocaron las canastas de experimentación a 10 metros de altura del suelo. Además de los vasos con muestras de heces de aullador, dentro de las charolas de experimentación se colocaron termohigrómetros Avali<sup>®</sup> de mínimos y máximos (+/- 1°C de precisión), cuyos valores se registraron diariamente durante el periodo que duró el experimento.

Las estaciones fueron visitadas con intervalos de dos días por un periodo de 14 días. En cada visita, se extrajo una submuestra, de cada una de las 30 canastas que se colocaron. Todas las muestras, se guardaron de una bolsa ziplock en una hielera refrigerada. Considerando que la precipitación pluvial y la temperatura ambiental varían según la época del año, el experimento antes descrito, se realizó durante un periodo de 14 días y repitiéndose en 3 temporadas: secas (marzo-mayo), lluvias (junio-noviembre), y nortes (diciembre-febrero).

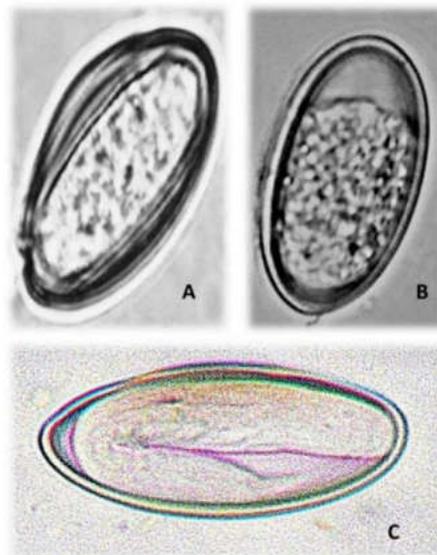
## **5.1 Procedimientos parasitológicos**

### **5.1.1 Determinación del desarrollo y motilidad larvaria**

El día de la colecta, la muestra se analizó en fresco por la técnica de flotación con solución de Sheather. El fundamento de la técnica de flotación se basa en las diferencias de gravedad específica de los huevos, quistes y larvas de los parásitos, en relación a la materia fecal. La mayoría de los huevos, poseen una gravedad específica de alrededor de 1.2, por lo que para flotar, necesitan un líquido con mayor gravedad específica que ellos. Para realizar el procedimiento de flotación, se utilizó solución glucosada.

Se colocaron alrededor de 2 gr. de muestra de materia fecal en un vaso con 30 ml de agua, y revolvió con una cuchara hasta formar una mezcla homogénea. En otro vaso se colocó una coladera, se filtró el contenido por la misma y se vació el líquido. Después de dejar reposar durante 15 minutos, con un asa de cultivo se tomaron de la superficie 3 gotas de diferentes zonas, colocándolas en el portaobjetos, y se observó al microscopio Motic Images con el objetivo seco débil (10X). Una vez localizados los huevos, éstos se observaron con el objetivo seco fuerte (40X). Se revisaron dos laminillas por muestra con 3 gotas cada una.

Para observar los huevos de *Trypanoxyuris* sp. y determinar el estadio de desarrollo se diferenci3 en tres etapas: E1, que correspondi3 al huevo con embri3n en estado multicelular; E2, correspondiente al huevo con embri3n definido en proceso de elongaci3n y con presencia de m3ltiples c3lulas epid3rmicas; y finalmente E3, huevo larvado con la larva flexionada (Figura 8). Para evaluar la viabilidad se registr3 la motilidad de los huevos en estadio E3 clasific3ndolos como m3viles (E3 mov) e inm3viles.



**Figura 8.-Desarrollo de *Trypanoxyuris* sp. A. Embri3n en estadio multicelular, B. Embri3n en proceso de elongaci3n. C. Huevo larvado**

Para cada muestra se cont3 el n3mero de huevos en los diferentes estadios y los huevos larvados m3viles. A partir de estos datos, se determinaron los porcentajes de huevos en cada estadio y el porcentaje de huevos larvados m3viles por muestra (E3mov). Se obtuvieron datos de las 5 r3plicas por las 6 distancias.

## 5.2. Caracterización de la vegetación en los puntos de colocación de muestras

Para la determinación de la estructura de la vegetación donde se realizó el experimento, se llevó a cabo el procedimiento siguiente: considerando un cuadrante de 10 X 10 metros, en cada sitio de colocación de las charolas (por distancia y por réplica) se determinó la densidad de vegetación contando y registrando los principales elementos estructurales en este caso: estructuras árboles y palmas.

Se midió el Diámetro a la altura del pecho (DAP) de las estructuras arbóreas mayores a 2.5 cm, el cual se midió a 1.30 metros del suelo, se consideró a un individuo como árbol cuando este poseía un diámetro a la altura del pecho (DAP) igual o mayor a 10 cm (Gentry, 1991; Arroyo-Rodríguez *et al.*, 2007). En el caso de especies arbóreas con ramas múltiples, el diámetro de cada rama se midió de manera individual, los valores obtenidos para cada rama se sumaron y se obtuvo un valor único (Mueller, 2007). Únicamente se realizó un registro cuantitativo de las demás formas (Gentry, 1991).

Para cada punto, se calculó la abundancia absoluta de árboles, y de árboles grandes (mayores a 30 cm de DAP) y palmas. Para evaluar la distribución diferencial en las diferentes distancias de los individuos arbóreos con respecto a su clase diamétrica, se clasificó a los individuos en categorías diferentes de acuerdo al DAP (Sánchez, 1999): Clase 1: DAP de 2.5 a 10 cm; clase 2: Árboles chicos, con un DAP de 10 a 20 cm; Clase 3: árboles medianos, con un DAP de 20 a 30 cm; Clase 4: Árboles grandes, con un DAP mayor a 30 cm.

### 5.3. Análisis estadísticos

Se probó la normalidad de los datos con el programa SPSS. Debido a que los datos de las variables temperatura y humedad no presentaban distribución normal (Shapiro Wilk test  $p < 0.05$ ), fue necesaria la conversión logarítmica para normalizarlos. Posteriormente, para el caso de la temperatura máxima y la humedad mínima se realizaron Modelos Lineales Generalizados tomando como predictores a la temporada y la distancia, para determinar si éstos predecían significativamente los valores de temperatura y humedad obtenidos. En estos casos, se realizó la Prueba de Tukey como Posthoc para establecer las diferencias entre temporadas y distancias.

Para el caso de los parásitos, los análisis estadísticos se realizaron únicamente para los porcentajes de huevo larvado (E3) y huevos larvados móviles (E3mov). Como no fue posible normalizar los datos de huevos en estadio larvario y estadio larvario móviles, se realizaron pruebas no paramétricas (Kruskal Wallis y Mann-Whitney U test). La prueba de Kruskal Wallis, es una alternativa no paramétrica al ANOVA, que sirve para contrastar hipótesis de igualdad de medias. Para este caso, se utilizó para comparar los porcentajes de huevos larvados y huevos larvados móviles por temporada y por distancia.

Al reconocer las diferencias microclimáticas en zonas más expuestas y hasta diez metros dentro de la matriz, los datos de porcentajes de desarrollo de huevos larvado y porcentaje de huevos larvados móviles, se agruparon para la distancia de la matriz y del límite del borde por un lado, y para el resto de las distancias por otro. Considerando estos dos grupos se realizó Prueba de Mann-Whitney U test, la contraparte no paramétrica de la prueba t de Student, para realizar comparaciones pareadas. Todos los análisis se realizaron con el Software IBM SPSS considerando una significancia del 95% y los gráficos se realizaron con el Software Statística.

## 6. RESULTADOS

### 6.1. Vegetación

En el análisis de las estructuras arbóreas se observó un patrón similar en relación a la proporción de clases diamétricas descritas. Los árboles grandes dominaron en todas las distancias, seguida de los árboles medianos y árboles chicos (Figura 9). En la distancia de cero metros, se registró una mayor proporción de individuos de talla pequeña (Clase 1) que en el resto de las distancias. La mayor cantidad de árboles grandes se presentó en la distancia de 50 m y la menor cantidad en la de cero y 250 metros.

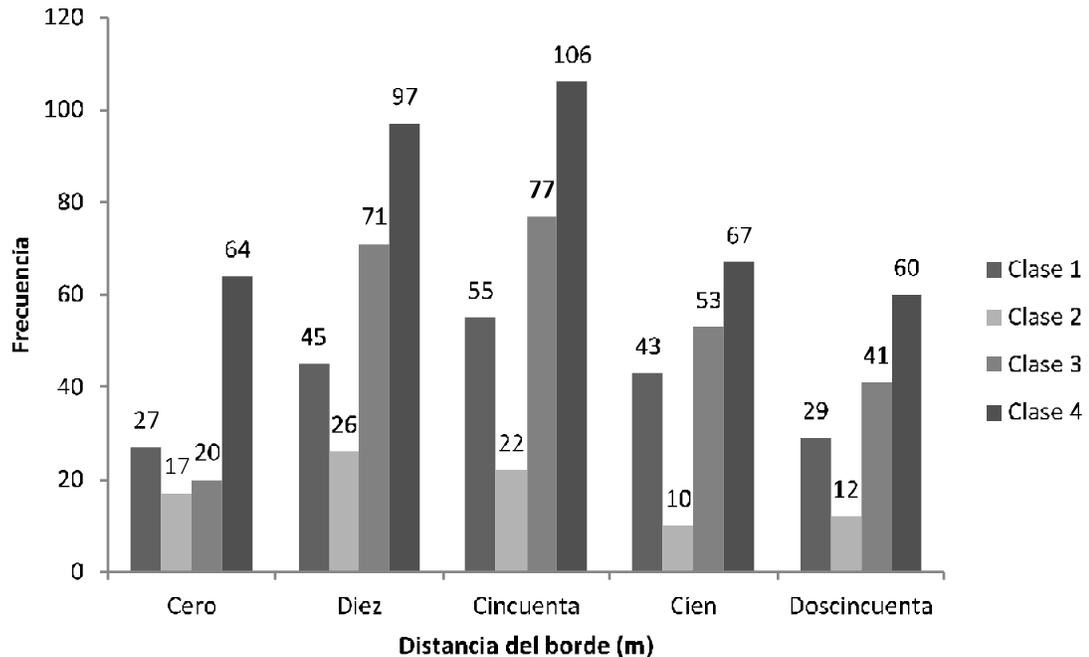
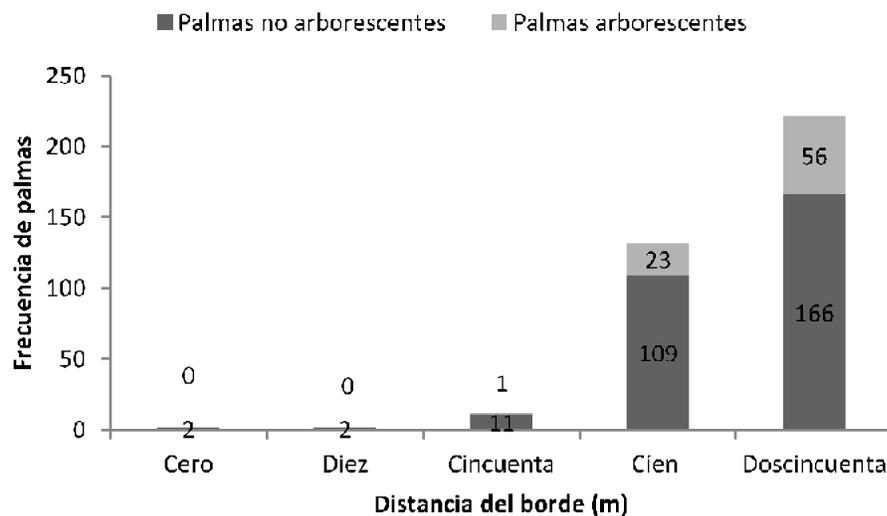


Figura 9. Clasificación diamétrica de árboles por distancia al borde de selva. Clase 1: vegetación con un DAP de 2.5-10 cm; Clase 2: Árboles pequeños (DAP de 10-20 cm), Clase 3: Árboles medianos (DAP de 20-30 cm); Clase 4: Árboles grandes (DAP de más de 30 cm)

Por otro lado, se observaron diferencias en relación a la presencia de palmas después de los 50 metros, siendo su frecuencia menor a 5 individuos en los cero y diez metros e incrementándose hasta 222 individuos en la distancia de 250 metros. Asimismo, la proporción de palmas arborescentes varió conforme la distancia se alejó del pastizal llegando a contribuir entre un 9.21% hasta un 25.50 % del total de palmas para las distancias entre 50 y 250 metros (Figura 10).



**Figura 10.** Frecuencia de palmas a diferentes distancias del borde. Los números indican la frecuencia de palmas y palmas arborescentes en cada distancia.

## 6.2. VARIABLES MICROCLIMÁTICAS

### 6.2.1. Humedad

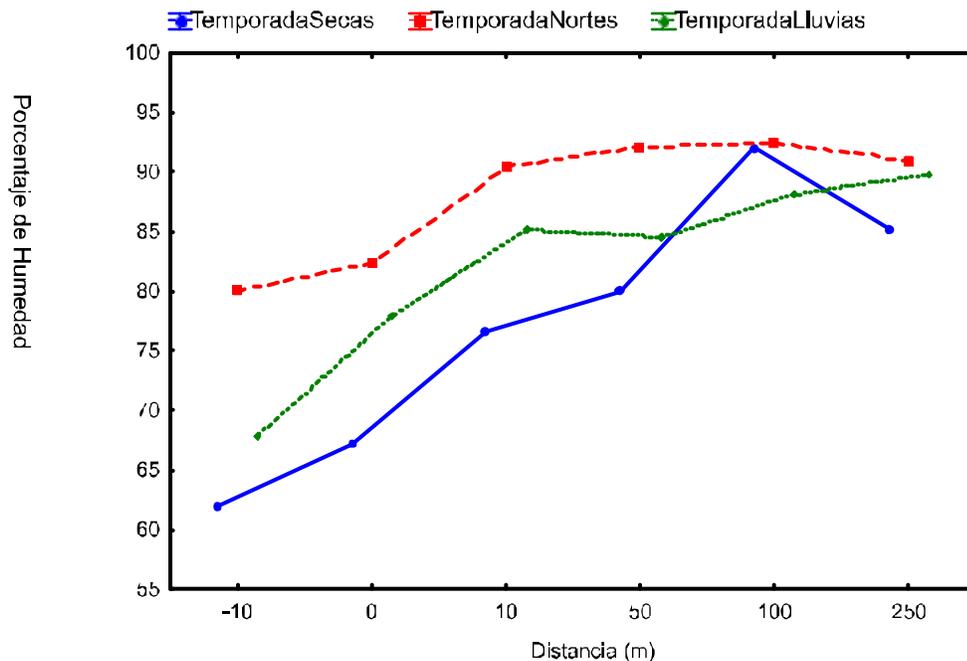
El Modelo Lineal Generalizado fue significativo ( $F=5.84$ ,  $p=0.00$ ,  $R^2=0.44$ ) para las temporadas ( $F=12.75$ ,  $p=0.000$ ) y distancias ( $F=13.64$ ,  $p=0.000$ ); tanto la variable temporada como distancia respecto al borde, predicen significativamente la humedad en los puntos de muestreo (Cuadro 2). El modelo fue capaz de explicar un 44% de los casos.

**Cuadro 2.-Estadísticos de MLG para humedad**

Fuente	df	F	Sig.
Modelo corregido	17	5.838	0.000
Intercepto	1	140579.574	0.000
Temporada	2	12.753	0.000
Distancia	5	13.640	0.000
Temporada * Distancia	10	0.929	0.509

**R cuadrada =0.44**

En los resultados de la prueba de Tukey se obtuvo que la humedad fue significativamente diferente entre temporadas ( $p < 0.001$ ), encontrándose diferencias entre las temporadas de secas vs nortes ( $p = 0.000$ ), entre nortes vs lluvias ( $p = 0.010$ ), y entre secas vs lluvias ( $p = 0.037$ ). Los valores de humedad más altos se registraron durante la temporada de nortes (Figura 11).



**Figura 11.-Diferencias de la humedad registrada en los termohigrómetros para cada temporada y relación positiva para distancia**

Las temporadas de nortes y de lluvias mostraron mayor variación en los registros de humedad, a diferencia de la de secas donde los registros fueron más estables (Figura 12). De manera general, se observó una mayor variación en los porcentajes de humedad en las distancias -10 (pastizal) y cero metros, y una menor variación en las demás distancias (10, 50, 100 y 250 m) durante las temporadas nortes y lluvias.

Para las tres temporadas, se registraron menores porcentajes de humedad en el pastizal y en la distancia de cero metros y los valores tendieron a incrementarse una vez 10 metros dentro el borde (Figura 11). Se observó la formación de dos grupos, siendo significativas las diferencias entre las distancias de -10 (pastizal) y cero metros en comparación con el resto de las distancias (10, 50, 100 y 250 metros –Cuadro 3; Figura 12).

	-10	0	10	50	100	250
-10		-0.04	-.0853**	-.0912**	-.1047**	-.1049**
0	0.04		-0.04*	-.0505*	-.0639**	-.0642**
10	0.0853*	0.04*		-0.01	-0.02	-0.02
50	0.0912**	0.0505*	0.01		-0.01	-0.01
100	0.1047**	0.0639**	0.02	0.01		0.00
250	0.1049**	0.0642**	0.02	0.01	0.00	

**Cuadro 3. Diferencias medias de los datos normalizados de log10 Humedad, la distintas distancias de colocación de muestras Los valores con \*\* indican diferencias significativas con p=0.000.**

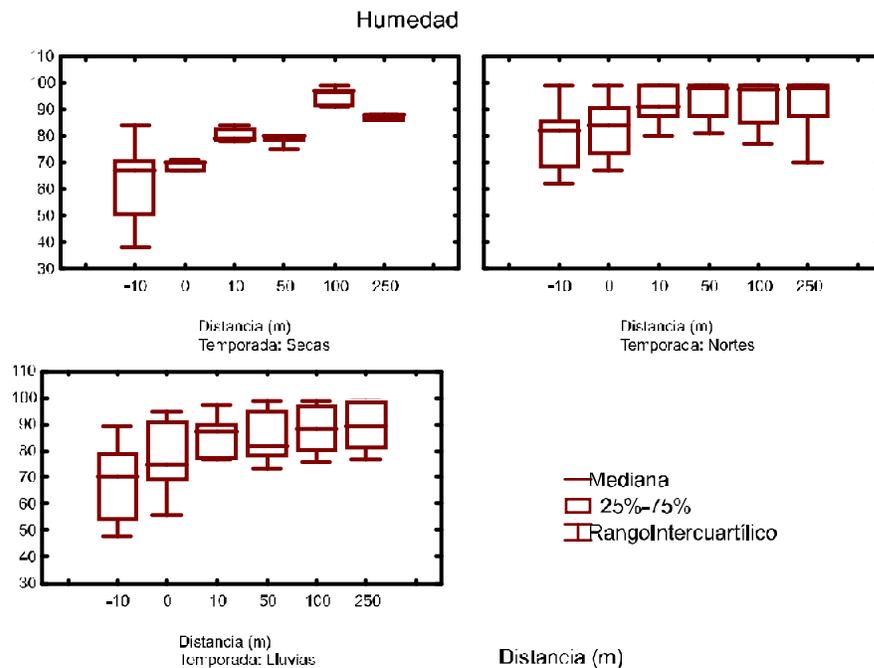


Figura 12.-Variación de humedad por distancia en cada temporada

El eje y representa el porcentaje de humedad

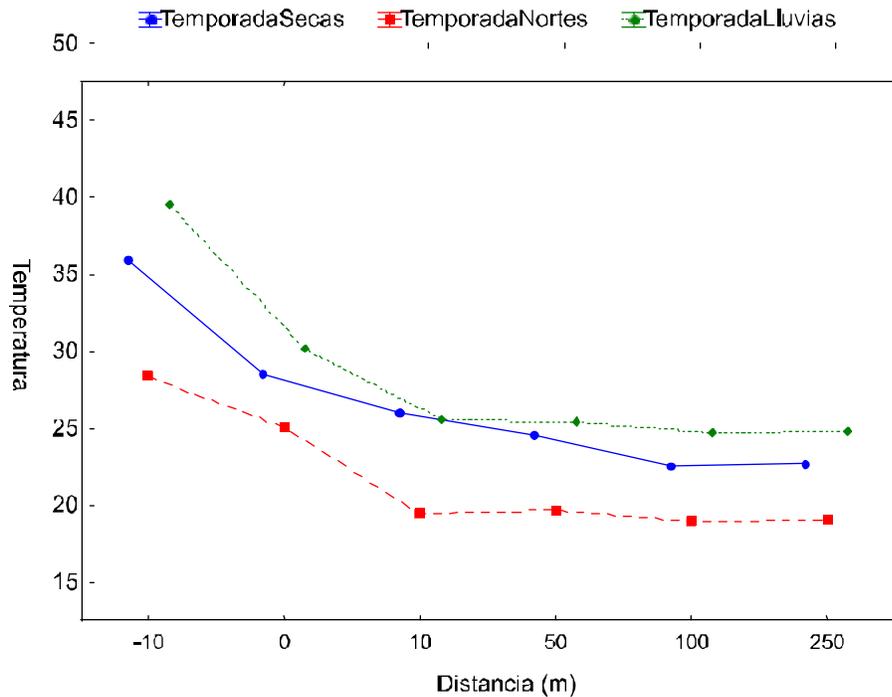
### 6.2.2. Temperatura

El modelo Lineal Generalizado para la variable temperatura fue significativo para temporada ( $F=54.6$ ,  $p=0.000$ ), y distancia ( $F=16.32$ ,  $p=0.00$ ); tanto la variable temporada como distancia respecto al borde predicen significativamente la humedad en los puntos de muestreo. El modelo fue capaz de explicar un 66% de los casos.

Fuente	df	F	Sig.
Modelo corregido	17	16.321	0.000
Intercepto	1	79945.395	0.000
Temporada	2	54.656	0.000
Distancia	5	28.865	0.000
Temporada *	10	0.436	0.927
Distancia			

Cuadro 4- Estadísticos de MLG para humedad, R cuadrada=0.66

En la Prueba de Tukey se obtuvo que la temperatura fue significativamente diferente entre temporadas, encontrándose diferencias entre las temporadas de secas vs. Nortes ( $p=0.000$ ) y entre nortes vs lluvias ( $p=0.000$ ). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas las temporadas de secas vs. Lluvias ( $p>0.05$ ). Las temperaturas más altas y más bajas se registraron en la temporada de lluvias y nortes respectivamente (Figura 13).



**Figura 13.- Diferencias de temperatura (en grados centígrados) durante las tres temporadas: secas, lluvias y norte; así como por distancia: matriz, 0, 10, 50, 100 Y 250 metros**

Al igual que para la humedad, la temperatura mostró una mayor variación en las distancias -10 (pastizal) y cero metros y fue más estable en las distancias de 10, 50, 100 y 250 metros dentro del remanente durante las temporadas de nortes y lluvias. Pero para la temporada de secas, los valores de temperatura fueron más estables en el pastizal (Figura 13).

La temperatura disminuyó conforme la distancia se adentraba al fragmento. Se observó la formación de dos grupos, siendo significativas las diferencias únicamente para las distancias de -10 y cero metros contra el resto dentro de las distancias dentro del fragmento (10, 50, 100 y 250 metros-Cuadro 5). Los rangos de temperatura registrados en cada temporada variaron muy poco de 28.46°C a 25.4°C en secas, de 32.67°C a 27.33°C en lluvias y de 21.87°C a 21.46°C en nortes (Figura 14).

	-10	0	10	50	100	250
-10		0.0761**	0.1554**	.1515**	.1650**	.1625**
0	-.0761**		.0793**	.0754*	.0889**	.0865**
10	-.1554**	-.0793**		0.00	0.01	0.01
50	-.1515**	-.0754**	0.00		0.01	0.01
100	-.1650**	-.0889**	-0.01	-0.01		0.00
250	-.1625**	-.0865**	-0.01	-0.01	0.00	

Cuadro 5.-Diferencias medias de los datos normalizados de Temperatura (log10), entre distintos puntos de muestreo. Los valores con \*\* indican diferencias significativas con p=0.000.

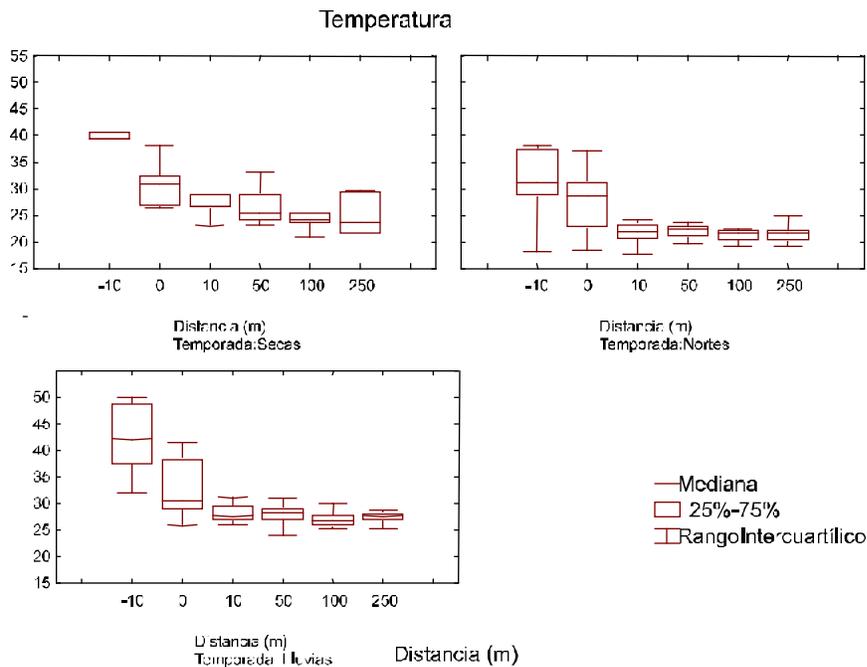


Figura 14.-Variación de Temperatura por distancia en cada temporada  
El eje de las X representa la temperatura en Grados Centígrados.

### 6.3. Desarrollo y motilidad larvarias

#### 6.3.1 Huevo larvado

Se encontraron diferencias significativas en la motilidad de los huevos larvados por temporada ( $p < 0.001$ ). En la temporada de nortes, ningún parásito alcanzó el estadio de huevo larvado independientemente de la distancia dentro del borde o en la matriz de pastizal. Por esta razón, la temporada de nortes se excluyó del análisis individual por temporada (Figura 15). Se encontraron diferencias en los porcentajes de huevos larvados entre temporadas ( $p < 0.001$ ) de secas y lluvias y se observó un comportamiento similar entre distancias para los diferentes días de muestreo.

- **Secas**

Al realizar el análisis Kruskal Wallis se encontró que el porcentaje de huevos larvados no difirió estadísticamente por distancia ( $p = 0.64$ ) (Figura 15). Las larvas eran móviles en el día dos pero ninguna de éstas continuó siéndolo para el día seis. Sin embargo, al observar que se alcanzaron los porcentajes más bajos de desarrollo para las distancias -10 y cero metros (6.67% y 17.78%, respectivamente), se realizó la Prueba U de Mann Whitney para agrupar los datos en función de si se encontraban a una distancia menor, o mayor a 10 metros del pastizal. En este caso, las diferencias se hicieron significativas en el día 6 ( $p = 0.025$ ) indicando que la distancia de influencia del efecto de borde es solo hasta los 10 metros.

#### **Lluvias**

Durante la temporada de lluvias los huevos de *Trypanoxyuris* también comenzaron a desarrollarse a huevo larvado a partir del día 2; pero para este día, su número fue significativamente más alto que en secas ( $p < 0.003$ ). De igual manera, para esta temporada, los resultados del análisis Kruskal-Wallis indicaron que el porcentaje de huevos larvados no difirió estadísticamente al comparar todas las distancias entre sí

( $p=0.79$ ). Posteriormente, se realizó la Prueba U de Mann Whitney para agrupar los datos en función de si se encontraban a una distancia menor o mayor de 10 metros dentro del borde, y también en este caso, las diferencias se hicieron significativas en el día 2 ( $p=0.021$ ), indicando que la distancia de influencia del efecto de borde es solo hasta los 10 metros. En la época de lluvias, para el día 12 el 100% de los huevos alcanzaron el estadio de huevo larvado, independientemente de la distancia (Figura 15).

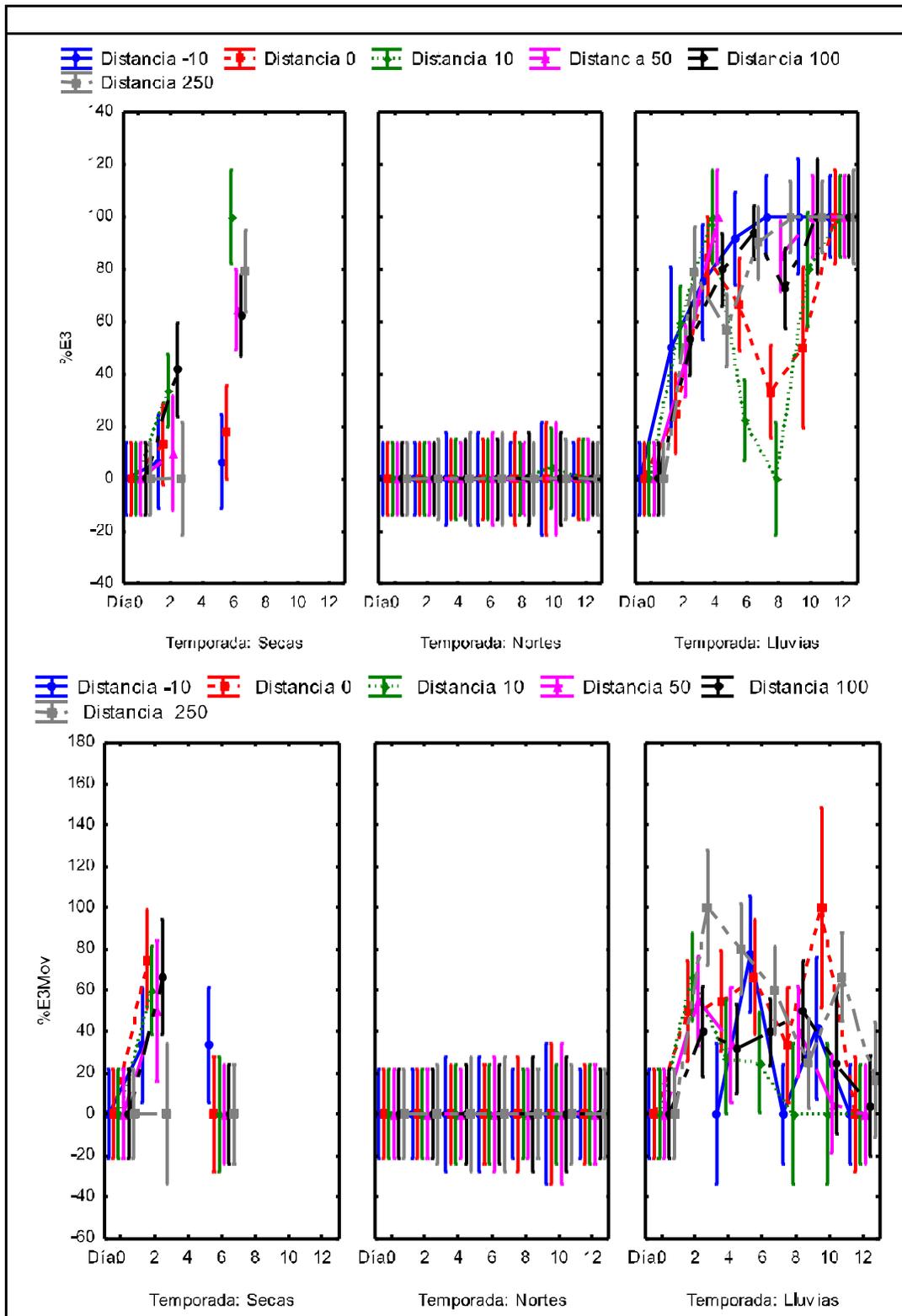


Figura 15.- Comparación de %E3 (Huevos larvados) y %E3Mov (Huevos larvados móviles) por temporada

### **6.3.2. Motilidad**

Se encontraron diferencias significativas en la motilidad de los huevos larvados por temporada ( $p < 0.001$ ). Sin embargo, en la temporada de Nortes, ningún parásito alcanzó el estadio de huevo larvado por lo que no se consideró en el análisis. Al considerar individualmente las temporadas de secas y lluvias se obtuvieron los siguientes resultados:

- **Secas**

Durante esta temporada, las larvas eran móviles en el día 2 pero ninguna continuó siéndolo hasta el día 6. Al realizar las pruebas Kruskal Wallis y U de Mann Whitney se encontró que el porcentaje de huevos larvados móviles no difirió estadísticamente por distancia ( $p = 0.46$  y  $p = 0.71$  respectivamente-Figura 15).

- **Lluvias**

Durante la temporada de lluvias, al realizar las Pruebas Kruskal Wallis y U De Mann Whitney se encontró que el porcentaje de huevos larvados tampoco difirió por distancia ( $p = 0.35$  y  $p = 0.16$  respectivamente). Durante la temporada de lluvias las larvas se mantuvieron móviles por más tiempo, concretamente hasta el día 12 del estudio (Figura 15).

## 7. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 7.1. Vegetación y cambios microclimáticos

Se esperaba encontrar diferencias en las características microclimáticas y estructurales que distinguiera zonas de “borde” y de interior. Para determinar la distancia e intensidad de penetración del efecto de borde, se registraron la estructura de la vegetación y las condiciones microclimáticas en el pastizal y conforme la distancia se alejaba de éste. Aunque se esperaba encontrar menor cantidad de árboles grandes conforme más cercanos al borde, la vegetación presentó un patrón similar en las clases diamétricas de los árboles en las distintas distancias. Sin embargo, se observó una mayor proporción de individuos de talla más pequeña en el límite del pastizal, lo que indicaría un efecto de borde.

La categoría de árboles grandes utilizada es muy amplia, y puede incluir diferencias en clases diamétricas desde 30 hasta más de 100 cm. En ocasiones, el tamaño de los árboles parece no verse afectado por el efecto de borde; esto coincide con otro estudio en el que se evaluaron las diferencias estructurales en los árboles, a diferentes distancias del borde, en un bosque tropical deciduo y tampoco se encontraron diferencias significativas en los diámetros de los árboles a diferentes distancias de la matriz (Harper *et al.* 2005). Es posible que al igual en la mayoría de los estudios realizados en los bordes, se hubieran encontrado diferencias respecto a la composición de especies arbóreas, en la altura de los árboles y en la cobertura, pero éstas no fueron evaluadas, por lo que se sugiere medirlas si se realizan estudios similares, y así hacer posible determinar diferencias a nivel de biomasa.

Las diferencias estructurales en la vegetación entre las distancias establecidas, evidencian claramente una mayor abundancia de palmas a partir de los 50 metros dentro con respecto al borde. La presencia del elemento palma, resulta clave para explicar el gradiente de temperatura y humedad respecto a la distancia, sugiriendo que los

elementos del sotobosque contribuyen a contribuir a la estabilidad de los parámetros ambientales (Oyama *et al.*, 1990; Scariot *et al.*, 1999), ya que actúan como un sistema de amortiguamiento contra las variaciones de humedad y temperatura. Otros estudios han utilizado las palmas, incluyendo las del género *Astrocaryum* como indicadores de un buen estado de conservación (Arroyo *et al.*, 2007); mientras que la disminución de algunos taxa de palmas se ha asociado al efecto borde (Oyama *et al.*, 1990; Scariot *et al.*, 1999). Las palmas arborescentes del género *Astrocaryum*, altamente distribuidas en la región de Los Tuxtlas (Ibarra-Manríquez *et al.* 1997; Arroyo *et al.*, 2007) fueron el género de palma arborescente más abundante a partir de la distancia de 100 metros.

En relación a las condiciones microclimáticas, la hipótesis planteaba una disminución en la temperaturas e incremento en la humedad conforme la distancia se alejaba del borde, y también que existirían diferencias entre temporadas. De manera general, se encontró disminución de la temperatura e incremento en la humedad a medida que la distancia se alejaba de la matriz, pero este cambio dejó de ser significativo a partir de los 10 metros. Lo anterior coincide con un estudio en que las temperaturas fueron más altas, más extremas y más variables en zonas más expuestas y en la matriz y dentro del borde (Pinto *et al.*, 2010). Similar a este estudio, en dos bosques mesófilos en Illinois, EUA, se midieron las condiciones microclimáticas a diferentes distancias del borde; y como en este caso, se registró un incremento en la humedad y disminución de la temperatura conforme la distancia se alejaba del borde, pero en este caso las diferencias entre distancias no fueron significativas (Gelhausen *et al.*, 2000).

Se ha visto que los bordes rodeados por una matriz arbórea, tienden a mostrar variaciones menos extremas en las condiciones microclimáticas (Gelhausen *et al.*, 2000). Sin embargo, en el caso de este estudio, al presentar una matriz de pastizal, se esperaba un efecto de penetración mayor en el borde, aunque es posible que la presencia de árboles grandes permita estabilizar las condiciones microclimáticas, lo cual demuestra la

importancia de los ecosistemas boscosos; y el efecto amortiguador del sotobosque (Pinto *et al.*, 2010).

Las variables microclimáticas dependen de varios factores como la estructura de la vegetación, la configuración, orientación, edad, tamaño, forma y orientación del borde así como tipo de matriz. (Murcia, 1995; Gelhausen *et al.* 2000). En el presente estudio se encontró que las variaciones microclimáticas del borde se extiende a una corta distancia del mismo, muy probablemente porque el fragmento selvático estudiado era considerablemente grande. Esto coincide con un estudio en Los Tuxtlas en el que se encontró que la distancia de penetración del efecto de borde (denotado por las condiciones microclimáticas), está influida por la extensión del remanente de vegetación. Para este caso, el efecto de borde penetró a menores distancias en los fragmentos grandes que en los fragmentos pequeños (a 30 y 100 metros respectivamente-Mendoza *et al.*, 2005).

## **7.2. Parásitos**

Hasta el momento, no se había desarrollado ningún estudio que puntualmente caracterizara las condiciones microclimáticas necesarias para el desarrollo y motilidad de los huevos de *Trypanoxyuris* sp., el cual posee altas prevalencias en grupos de monos aulladores presentes en hábitats conservados y fragmentados con diferentes características (Stuart *et al.*, 1990; Trejo-Macías *et al.*, 2007; Cristóbal-Azkarate *et al.*, 2010; Valdespino *et al.*, 2010; González-Hernández *et al.*, 2011). Varios estudios con primates han sugerido que las condiciones ambientales en sitios específicos o las variaciones estacionales pueden influir en las infecciones parasitarias (Stuart *et al.*, 1990; Stuart and Strier, 1995; Stoner y González Di Pierro, 2005; Chapman *et al.*, 2006; Nunn y Altizer, 2006). En este sentido, aunque los huevos de los oxyuridos (embrionados y no embrionados) se consideran bastante resistentes a las condiciones ambientales (Gates,

1987) para llevar a cabo un desarrollo óptimo, poseen requerimientos específicos de humedad y temperatura que promueven su sobrevivencia y desarrollo (Wildford, 1986).

Se trató de probar que si los *Trypanoxyuris* sp. se encontraban adaptados a un nicho climático específico de selva, su desarrollo y viabilidad (la última determinada a partir de la motilidad) variarían conforme la distancia se alejara de la matriz y de acuerdo a la estación del año. Se infiere que las condiciones microclimáticas imperantes influyeron sobre el desarrollo y motilidad de *Trypanoxyuris* sp., ya que la disminución en la humedad y el incremento de la temperatura en el pastizal y en el límite del borde son consistentes con la disminución en el desarrollo en estas distancias. Dadas las singularidad de cada borde y los factores que influyen en la distancia de penetración del efecto de borde, resulta arriesgado generalizarlos con los resultados obtenidos. Es posible que la influencia negativa del efecto de borde sobre los parásitos fuera más evidente en un borde con mayores variaciones microclimáticas y cambios más marcados de la estructura florística.

Por otro lado, es importante considerar el efecto protector que posiblemente ejerce la doble membrana de *Trypanoxyuris* sp. El efecto de borde hubiera sido más evidente en nematodos que ejercen una fase de vida libre y la larva es liberada del huevo antes de ser ingerida. Chapman *et al.* (2008) sugirieron que el efecto de borde en los parásitos pudiera repercutir en sus prevalencias en grupos que habitaban el borde. Sin embargo, existen estudios en los que no se encontraron diferencias significativas en la prevalencia del parásitos *Trychuris* sp. En colobos que utilizaban bordes con aquellos que utilizaban un hábitat "interior" (Chapman *et al.*, 2006, 2008; Hodder, 2009). En otro estudio realizado en *A. pigra* por González-Hernández *et al.* (2011), tampoco se encontró relación de las condiciones microclimáticas de las áreas utilizadas por las tropas de monos con las prevalencias de *Trypanoxyuris*, pero su estudio se realizó en una sola época del año y las mediciones microclimáticas realizadas no fueron continuas.

De mi conocimiento no existen estudios que hayan evaluado el efecto de las condiciones microclimáticas en parásitos de ciclo directo en fauna silvestre. Aunque existen algunos en los que se ha evaluado la sobrevivencia y el desarrollo de nematodos del ganado como *Cooperia curtireis*; y *Haemonchus contortus* en pastizales (Qayyum y Miller, 2008)

Ya que los parásitos requieren condiciones óptimas de temperatura y de humedad para su desarrollo y viabilidad (Rossanigo y Gruner, 1995), las variaciones climáticas estacionales pueden ser adversas o favorables a éstos, tal como se ha observado en otros nematodos (Milton, 1996; Larsen and Roepstorff 1999; Nunn y Altizer 2006). En este caso las diferencias en el desarrollo y motilidad larvaria de *Trypanoxyuris* son claras entre temporadas coinciden con las diferencias estacionales en el microclima.

En la época de secas, cuando se registraron temperaturas mayores a 38°C y los valores mínimos de humedad (60%), se registraron menores porcentajes de desarrollo a huevo larvado y éste permaneció móvil por menor tiempo (6 días) que en época de lluvias (hasta 12 días). En base a sus hallazgos con *Ostertagia*, Stromberg (1997) sostiene que los requerimientos de humedad son mayores conforme la temperatura aumenta. Esto ocurre incluso en aquellos parásitos que se supone pueden ser más resistentes como los de *Ascaris sp.* (Wharton, 1980). Estudios experimentales en éste parásito asociaron sus altas mortalidades a la desecación; en este sentido, la reducción de la humedad hasta en un 75% fue capaz de producir mortalidad del 100% en sus huevos en un lapso de 8 días. Por el contrario, al mantener la humedad en un 96% la mortalidad larvaria se redujo hasta el 2% (Wharton, 1980).

En relación a los requerimientos de humedad, otros estudios en nematodos (*Ascaris suum* y *Trichuris suis*) de animales domésticos, han encontrado que éstos no se

desarrollaron cuando se mantuvieron en cuartos secos, a temperaturas de 21°C a 24°C (Larsen y Roespstorff, 1999). En el caso de *Trypanoxyuris*, la desecación y muerte larvaria asociada a la disminución de la humedad (Stromberg, 1997) disminuiría el riesgo de infección en la época de secas, inhibiendo los mecanismos de transmisión y determinando patrones estacionales de infección.

Aunque en algunos nematodos se ha visto que el mayor desarrollo larvario en el menor tiempo se obtiene en rangos de temperatura de entre 18 y 26°C y con una humedad del 100% (Taylor *et al.*, 2007). Los mayores porcentajes de desarrollo y de motilidad de *Trypanoxyuris* se registraron entre temperatura de 25°C y 28°C y porcentajes de humedad de entre el 78% y el 89%. Entonces, dichos rangos registrados para la época de lluvias, pudieran considerarse como óptimos para este parásito. Estudios con otros nematodos han mostrado que la humedad puede predecir el desarrollo y sobrevivencia embrionarios (Ng'ang'a *et al.*, 2004); o mayores prevalencias de éstos en pastizales durante épocas húmedas y cálidas (Jonsson *et al.*, 1998). En el caso de los oxyuridos se ha encontrado que temperaturas mayores a 30°C provocan tasas de desarrollo más altas (Anyá, 1966). Lo anterior podría explicar porque algunos estudios han encontrado mayores prevalencias de *Trypanoxyuris minutus*, incluso del 100%, en época de lluvias (Cristóbal Azkarate *et al.*, 2010, Valdespino *et al.*, 2010). Los hallazgos anteriores sugieren una clara influencia de la temperatura cálida y de la humedad en el desarrollo y en la motilidad larvarias.

Debajo de ciertas temperaturas, el desarrollo y la motilidad de algunos parásitos se restringe. En la época de nortes, cuando se encontró una disminución significativa de la temperatura e incremento de la humedad respecto a las otras temporadas, ningún parásito alcanzó el estadio de huevo larvado. Se sabe que el frío provoca estupor, cese de la motilidad, coma y muerte larvarias (Wharton, 1980) y también se ha reportado un desarrollo extremadamente lento en algunos nematodos a temperaturas menores de 15°C (Larsen y Roepstorff, 1999) o 10°C (Taylor *et al.*, 2007). Aunque la temperatura más

baja registrada en nortes fue de 21°C, cada parásito posee una temperatura óptima de desarrollo (Rossanigo y Gruner, 1995; y Chappe, 1999);y dicha disminución de temperatura parece ser suficiente para detener el desarrollo y motilidad de *Trypanoxyuris* sp. Esto afecta la generación de estadios infectantes y tendría un efecto claro en su transmisión; aunque no hay estudios que hayan descrito prevalencias específicamente para esta temporada.

Para todas las temporadas, no hay que olvidar que el ciclo evolutivo de *Trypanoxyuris* sp. comprende también la ovoposición de huevos en la región perineal del hospedero y este factor puede ser condicionante de la transmisión favoreciendo la autoinfección. Es importante destacar que para este estudio se consideró la inmovilidad como sinónimo de inviabilidad; pero suponemos que estos cambios pudieran ser potencialmente reversibles, ya que algunos parásitos pueden ser capaces de permanecer en un estado de dormancia o desarrollo detenido hasta que las condiciones favorables vuelvan. Debajo de los 5°C, el metabolismo y motilidad de algunas larvas se minimiza hasta casi desaparecer (Tinsley y Chappe, 1999; Taylor *et al.*, 2007). Entonces, este cese de la motilidad pudiera ser estacional y reactivarse si las condiciones mejoran (Schad, 1977). Lo anterior, no se determinó en éste estudio, pero se sugiere que en caso de realizar estudios similares, se pueda prolongar el monitoreo por más días durante la temporada de nortes, con el fin de determinar si es posible reactivar la motilidad de las larvas.

En este estudio se consideró, de acuerdo a la descripción del ciclo de vida de *Trypanoxyuris*, el huevo larvado como el infestante; sin embargo, no se diferenció en qué fase de muda se encontraba la larva. Algunos autores resaltan la dificultad de registrar las mudas ya que algunas veces la cutícula se reabsorbe durante el proceso, pero suponemos que como en otros oxyuridos, la larva dentro del huevo, evoluciona hasta larva estadio tres (Adamson, 1981). Por otro lado, hay que considerar que además de los medios físicos señalados, hay una serie de factores biológicos como ácaros, hongos, plantas o virus, así como asociaciones con artrópodos, que influyen en el desarrollo y sobrevivencia de

algunos parásitos (v.g. se ha visto que la presencia de hormigas disminuye las tasas de parasitación en un 60% (Bartlett, 1961; Leuschener *et al.*, 1990). Aunque durante la época de lluvias se registró la presencia de artrópodos y hongos en algunas muestras, no se consideró el efecto que pudieran tener sobre los parásitos, ya que incluso fue en esta época cuando se dieron las condiciones óptimas para su desarrollo. Por último, si bien el objetivo de este estudio no fue medir la capacidad de infección de los huevos larvados, está claro que su capacidad de infestar al huésped y eclosionar dentro de su aparato digestivo, es muy importante en la dinámica parasitaria. Finalmente, resulta de gran importancia describir el desarrollo larvario bajo condiciones controladas para aportar información puntual sobre el desarrollo embrionario.

La importancia de llevar a cabo estudios de este tipo radica en que el periodo de desarrollo fuera del huésped y la capacidad de las larvas para sobrevivir, son imperativos para el desarrollo de la infestación en nematodos e influyen en los mecanismos de transmisión. Dada la complejidad de la ecología parasitaria, el poder identificar las condiciones que pueden favorecer o detener el desarrollo o sobrevivencia parasitarios fuera del hospedero, resulta sumamente relevante para comprender su persistencia ambiental, parte fundamental de la infección, y aportar información para explicar porque se han encontrado mayores prevalencias en determinadas épocas del año y en determinados ambientes; todo esto directamente desde el punto de vista del parásito. En este estudio se estableció que el desarrollo y supervivencia larvarios fuera del huésped de *Trypanoxyuris* sp., están condicionados por la temperatura y la humedad ambientales (Stromberg, 1997; Quiroz-Romero, 2005).

En la temporada de lluvias con temperaturas medias de 25°C y 80-90% de humedad, se presentaron las condiciones óptimas para el desarrollo y mayor tiempo de sobrevivencia. Finalmente, de acuerdo a la hipótesis planteada, se probó la existencia de efecto de borde en el desarrollo de *Trypanoxyuris* sp. únicamente hasta los 10 metros

dentro del mismo, resultados que coinciden con el efecto borde que evaluado a partir de los cambios estructurales en la vegetación y de los cambios microclimáticos.

El presente trabajo, representa una aproximación novedosa al estudio del efecto de borde en de los parásitos en un borde de selva alta perennifolia; y si bien se llevó a cabo únicamente en un solo borde, representa una primera aproximación de lo que pudiera estar ocurriendo con otros nematodos de ciclo directo y específicamente en otros oxyuridos *v.g. Enterobius, Lemuricola*, que parasitan a primates y que pudieran estar habitando en bordes y/o en ambientes fragmentados.

## 7. LITERATURA CITADA

Aceves-Rivera M.A. 1993. Identificación de nematodos en monos aulladores (*A. palliata*) en la Isla de Agaltepec: PPS en la modalidad de Fauna Silvestre, Facultad de Medicina Veterinaria UNAM. México.

Adamson M. L. 1981. Development and transmission of *Gyrinicola batrachiensis* (Walton, 1929) Adamson, 1981 (Pharyngodonidae: Oxyuroidea). *Canadian Journal of Zoology* 59: 1351 - 1367.

Afrane A.Y., Zhou G., Lawson W.B., Githeko K.A. Yan G. 2006. Effects of microclimatic changes caused by deforestation on the survivorship and reproductive fitness of *Anopheles gambiae* in western Kenya highlands. *The American Society of Tropical Medicine* 74: 772-778.

Altizer S., Nuun L.C., Lindenfors P. 2003. Do threatened host have fewer parasites? A comparative Study in primates. *Journal of Animal Ecology* 76:304-314

Alves-Pinto H., Ferreira Junior F.C., Tenório Mati L.V., Lance de Melo A. 2013. *Trypanoxyuris lagothricis* (Paraoxyurinema) (Nematoda: Oxyuridae) in *L. cana* (Primates. Atelidae) from Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinaria* 22: 307-311.

Amato J.F.R., Amato S.B., Calegari-Marques C., Bicca-Marques J.C. 2002. *Trypanoxyuris (minutus)* associated with the death of a wild southern wild howler monkey *Alouatta guariba clamitans*, in Rio Grande do sul Brasil. *Arquivos do Instituto Biológico* 69: 99-102.

Anderson R.M. 1978. The regulation of host populations growth by parasite species. *Parasitology* 76: 119-157.

Anya A.O. 1966. Studies on the biology of some Oxyurid nematodes. Factors in the development of eggs of *Aspiculuris tetraptera* (Schulz). *Journal of Helminthology* 40: 253-260.

Arroyo-Rodríguez V., y Mandujano S. 2005. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 27: 1079-1096.

Arroyo-Rodríguez V. 2007. Calidad del hábitat y distribución de Monos aulladores en tres paisajes fragmentados en Los Tuxtlas, México. Tesis de Doctorado Instituto de Ecología A.C. Xalapa, México.

Arroyo-Rodríguez V., Aguirre, A., Benítez-Malvido, J. y S. Mandujano. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, México. *Biological Conservation* 138: 198-206.

Arroyo-Rodríguez V., Días A.P. 2010. Effects of Habitat Fragmentation and Disturbance on Howler Monkeys: A Review. *American Journal of Primatology* 72:1-16

Baer, J.F. 1994. Husbandry and medical management of the owl monkey. pp. 113–132 In *Aotus: the owl monkey* Baer, J.F., Weller, R.E.& Kakoma, I. Eds San Diego, Academic Press.

Bannerman S. 1998. Bio.diversity and interior habitats: The need to minimize edge effects. Extension note 21. Ministry of forest Research program, British Columbia. In *Biodiversity management concepts in Landscape Ecology*. British Columbia, Vancouver, B.C., Canadá. 8 p.

Barros-Monteiro F.O., Coutinho L.N., de Araujo K.F., Barros Monteiro M.V., de Castro P.H.G., da Silva K.S.M., Benigno R.N.M., Vicent W.R.R. 2009. Biochemical and haematological parameters in owl monkeys infected and uninfected with *Trypanoxyuris* sp. *Journal of Helminthology* 83: 225-229

Bartlett B.R. 1961. The influence of ants upon parasites, predators and scale insects: *Annals of the Entomological Society of America* 54: 543-551.

Baumgarten A y Williamson B. G. 2007. The distributions of howling monkeys (*Alouatta pigra* and *Alouatta palliata*) in southeastern Mexico and Central America. *Primates*: 48(4): 310-315.

Benavides A.J., Huchard E., Petteorelli N., King J.A., Brown E.M., Colleen E. Archer E., Appleton C.C., Raymond M., Cowlshaw G. 2012. From Parasite Encounter to Infection: Multiple-Scale Drivers of Parasite Richness in a Wild Social Primate Population. *American Journal of Physical Anthropology* 147: 52-63.

Bentzel E.D., Lescano G.A., Lucas C., Bacon J.D. 2007. Evaluation of Two Fecal Examination Techniques for Detection of *Trypanoxyuris* spp. Infection in Owl Monkeys (*Aotus nancymae*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* 46(5): 50-53.

Bicca-Marques J.C. 2003. How do howler monkeys cope with habitat fragmentation? In: Marsh LK, editor. *Primates in fragments: ecology and conservation*. New York: Kluwer Academics/Plenum Publishers. pp.283–303.

Bonilla-Moheno M. 2002. Prevalencia de parásitos gastroentéricos en primates *A. pigra* y *A. geoffroyi yucatanensis* localizados en hábitat conservado en Quintana Roo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Broabent E.N., Asner G.P., Keller M., Knapp D.E., Paulo J.C. Oliveiraa J. Silva N. 2008. Forest fragmentation and edge effects from deforestation and selective logging in the Brazilian Amazon. *Biological Conservation* 141: 1745-1757

Bush A.O, Lafferty, JM, Lotz. AW., Shosta. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited: *The Journal of Parasitology* 83(4): 575-583.

Carrasco F., Tantaleán M., Gibson K.N., Gibson N. 2008. Prevalencia de helmintos intestinales de una población de monos maquisapas silvestres *Ateles belzebuth chamek* en el Parque Nacional de Manu – Perú. *Neotropical Helminthology* 2: 19-26.

Castillejos M. 1993. Identificación de parásitos gastrointestinales en monos aulladores (*Alouatta palliata*) en la reserva del Zapotal, Chiapas. Tesis de Licenciatura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UV. México

Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Instituto de Biología de la UNAM y Agrupación Sierra Madre S.C., México.

Chapman C.A. y Onderdonk A.D. 1998. Forest without primates: Primate/plant codependency. *Amer. Journal of Primatology* 45:127-141.

Chapman C.A., Speirs M.L., Gillespie T.H., Goldverg L.T. 2005. Primates and the Ecology of Their Infectious Diseases: How will Anthropogenic Change Affect Host-Parasite Interactions? *Evolutionary Anthropology* 14: 134-144.

Chapman C.A., Speirs M.L., Gillespie T.H., Austad K.M. 2006. Life on the edge: Gastrointestinal Parasites from the forest Edge and Interior Primate Groups. *American Journal of Primatology*. 68:397-409

Chapman C.A., Hodder M.A.S., Rothman M.J. 2008a. Host- parasite dynamics: Connecting primate field data to theory. *Primate Parasite Ecology. The Dynamics and Study of Host-Parasite Relationships*, ed. Michael A. Huffman and Colin A. Chapman. Cambridge University Press.

Chapman C.A., Michael a. Huffman A.M., Ryan J.S., Sengupta R., Goldberg T. 2008b. Ways forward in the study of disease Ecology. In *Primate Parasite Ecology. The Dynamics and*

Study of Host-Parasite Relationships, ed. Michael A. Huffman and Colin A. Chapman. Cambridge University Press.

Chapman C.A., Dwight D. B., Ghai R., Gogarten F.J., Goldberg L.T., Rothman M.J., Twinomugisha D., Walsh C. 2011. Protozoan Parasites in Group-Living Primates: Testing the Biological Island Hypothesis, *American Journal of Primatology* 73:1-8.

Chinchilla-Carmona M.O., Guerrero G.A. Gutiérrez-Espeleta, Gutiérrez G.A., Sánchez R., Rodríguez B. 2005a. Parásitos intestinales en monos congo *A. palliata* de Costa Rica, *Revista de Biología Tropical* 53: 437-445.

Chinchilla-Carmona. M. O., Guerrero O., Valeir-Campos I. 2005b. Parásitos en monos carablanca *Cebus capucinus* (Primates: Cebidae) de Costa Rica. *Parasitolog.*62 n.3-4

Chiodini P.L., Moody H.A., Monser W.D. Atlas of Helminthology & Protozoology, 4th Edition 91 pp

Choquette O.P.L. 1956. Significance of Parasites of Wildlife. *Canadian Journal of Comparative Medicine and Veterinary Science* 20(11): 418-422.

Center of Disease Control (CDC). 2014. Parásitos: Enterobiasis. Consulta: 1 abril, 2014 [www.cdc.gov/parasites/pinworm/biology/html](http://www.cdc.gov/parasites/pinworm/biology/html).

Cites 2014. Apéndices I, II y III. En vigor a partir del 1ro de junio del 2013. Consultado el 1 de abril del 2014. <http://www.cites.org/esp/app/appendices.php>

Cloudsley-Thompson J.L. 1962. Microclimates and the distribution of terrestrial arthropods. *Annual Review of Entomology* 7: 199-222.

Conway .D.P., McKenzie, M.E. 2007. Poultry Coccidiosis, Diagnosis and Procedures. Third Edition. Blackwell Publishing.

Coppo, J. A., Moriena A.R., Lombardero O. J. 1979. El parasitismo en los primates del CAPRIM. *Acta Zoologica Lilloana* 35: 9-12.

Cortés Ortiz L. y Rodríguez Luna E. 1993. Reproductive parameters and sexual behaviour of the howler monkey (*Allouata palliata mexicana*). AAZPA (AM ASSOC ZOOL PARKS AQUARIUMS) REGIONAL CONFERENCE PROCEEDINGS, Pittsburgh, Pennsylvania, USA, pp.775–782.

Cottontail V.M., Wellinghausen N., Kalko. V.K.E. 2009. Habitat fragmentation and haemoparasites in the common fruit bat, *Artibeus jamaicensis* (Phyllostomidae) in a tropical lowland forest in Panama. *Parasitology* 136: 1133-1145.

Cowlishaw G, Dunbar R. 2000. *Primate Conservation Biology*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.

Cristóbal-Azkarate J., Veà J.J; Asensio N., Rodríguez-Luna E. 2005. Biogeographical and Floristic Predictors of the Presence and Abundance of Mantled Howlers (*Alouatta palliata mexicana*) in Rainforest Fragments at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology* 67: 209-222.

Cristóbal-Azkarate J y Arroyo-Rodríguez V. 2007. Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: Effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology* 69: 1013–1029.

Cristóbal-Azkarate J. Hervier Blanca H., Vegas-Carrillo S., Osorio-Sarabia., Rodríguez-Luna E., Veà J.J. 2010. Parasitic infections of three Mexican howler monkey groups (*Alouatta palliata mexicana*) living in forest fragments in Mexico. *Primates* 51: 231-239.

Crockett, C.M., Eisenberg, J.F. 1987. Howlers variation in group size and demography In: *Primate Societies* eds. BB.Smuts, D.L. Cheney.,R.M. Seyfart., R.W. Wrhangam, T.T. StruthSaker.University of Chicago Press.

Cuarón, A.D., Shedden, A., Rodríguez-Luna, E., de Grammont, P.C., Link, A. 2008. *Alouatta palliata* spp. *mexicana*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species.Version 2010.4.<[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 24 March 2011.

Deviche P., Cortés L. 2005. Androgen Control of immunocompetence in the male house finch *Carpodacus mexicanus* Müller. *Journal of Experimental Biology*. 208: 1287-1295.

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2006.Decreto para la adición de los Artículos 55 bis y 60 bis.el 26 de enero del 2006.

Diario Oficial de la Federación (DOF). 2010. NOM-059-2010.Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo.

Dirzo R., Aguirre A., López J.C. 2009. Diversidad florística de las selvas húmedas en paisajes -antropizados.INECC, Gaceta-Diversidad. 1(1): 17-22.

Dunn J. C., Cristóbal-Azkarate J., Veà J. 2009. Differences in diet and activity pattern between two groups of *Alouatta palliata* associated with the availability of big trees and fruit of top food taxa. *American Journal of Primatology* 71: 654–662.

Eckert K.A., Hahn N.E., Genz A., Kitchen M.D., Stuart D.M.,Averbeck G.A.,Stromberg B.E., Markowitz H. 2006. Coprological Surveys of *Alouatta pigra* in two sites in Belize: *International Journal of Primatology* 27: 227-238.

Estrada A. 1984. Resource use by howler monkeys (*Alouatta palliata*) in the rainforest of Los Tuxtlas, Veracruz, México. *International Journal of Primatology* 3(2): 105-131.

Estrada A. y Coates-Estrada R. 1993. Aspects of ecological impact of howling monkeys (*Alouatta*) on their habitat: a review. In *Estudios Primatológicos en México*. Universidad Veracruzana, Xalapa, México. 372 p.

Estrada A., Coates-Estrada R. 1996. Tropical Rain Forest Fragmentation and Wild Populations of Primates at Los Tuxtlas, México. *International Journal of Primatology*. 17(5): 759-783.

Estrada-Peña A. 2008. Climate, niche, ticks, and models: what they are and how we should interpret them. *Parasitology Research* 103: S87–S95.

Espinosa-Gómez F., Gómez-Rosales S., Wallis Ian, Canales-Espinosa D., Hernández-Salazar L. 2013. Digestive strategies and food choice in mantled howler monkeys *Alouatta palliata mexicana*: bases of their dietary flexibility. *Journal of Comparative Physiology* 183(8): 1089-1100.

Fahrig L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. [Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics](#) 34:487-51.

Felt S.A., White C.E. 2005. Evaluation of a timed and repeated perianal tape test for the detection of pinworms (*Trypanoxyuris microon*) in owl monkeys (*Aotus nancymae*). *Journal of Medical Primatology*, 34(4): 209-14.

Fischner J., Lindenmayer D. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a Synthesis, *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.

Freeland W.J. 1979. Primate social-groups as biological islands. *Ecology* 60:719–728.

García-Serrano O.G. 1994. Identificación de nematodos en Monos aulladores (*Alouatta palliata*) cautivos en el estado de Veracruz: PPS en la modalidad de Fauna silvestre Facultad de Medicina Veterinaria. UNAM, México.

Gates H.A.T. 1987. The development and hatching of the eggs of *Aspiculuris tetraptera* (Nematoda :Oxyuridae). Biological Sciences Thesis .The University of Edinburgh.

Gelhausen M.S., Schwartz W.M., Augspurger K.C. 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147: 21-35.

Gentry A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. En: En: F.E. Putz & H.A. Mooney, eds. *The Biology of Vines*. Pp. 3-52. Cambridge University Press.

Gillespie T.R., Chapman C.A. 2006. Prediction of Parasite Infection Dynamics in Primate Metapopulations Based on attributes of Forest Fragmentation. *Conservation Biology* 20 (2): 441-448

Gillespie R.T., Chapman A.C. 2008. Forest Fragmentation, the Decline of an Endangered Primate, and Changes in Host-Parasite Interactions Relative to an Unfragmented Forest. *American Journal of Primatology* 70: 222-230.

Glander K.E. 1980. Reproduction and Population Growth in free ranging mantled howling monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 53: 25-36.

Glander K.E. 1992. Dispersal patterns in Costa Rican Mantled Howling Monkeys. *International Journal of Primatology* 13: 415-436.

Goodman, M. Porter, C.A., Czelusniak, J., Página, S.L., Schneider, H., Shoshani, J., Groves, C.P. 1998. Hacia una clasificación filogenética de los primates en base a las pruebas de ADN complementa con la evidencia fósil. *Molecular Filogenia y Evolución*, 9(3):585-598.

González-Hernández M. 2011. Efecto del uso de hábitat y la socialidad sobre las parasitosis gastrointestinales de monos aulladores (*Alouatta palliata* y *Alouatta pigra*) en Tabasco. Tesis de Doctorado en Neuroetología. Instituto de Neuroetología Universidad Veracruzana.

González-Hernández, M., Díaz, P.A.D., Romero-Salas, D., Canales-Espinosa, D. 2011. Does home range use explain the relationship between group size and parasitism? A test with two sympatric species of howler monkeys. *Primates*, 52: 211-216.

Gonzalez-Soriano E., Dirzo R., Vogt R. C. 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, UNAM, Mexico, D.F.

Harper A.K., MacDonald E., Burton J.P., Chen J., Brososke K.D., Saunders S.C., Eukirchen S.E., Roberts D., Jaiteh S.M., Esseen A.P. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19(3): 768-782.

- Hodder A.M. 2009. Do colobus monkeys on humanized forest edges exhibit more severe parasite infections than those non-humanized forest edges? Master thesis McGill University, Canada.
- Hudson P. J., Dobson, A. P. and Newborn, D. 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. *Science* 282: 2256-2258.
- Hughins E. J. 1969. Spirurid and Oxyurid nematodes from a red howler monkey in Columbia. *Journal of Parasitology* 55:680.
- Hugot J.P. Sur le genre *Trypanoxyuris* (Oxyuridae, Nematoda) III. 1985. Sous-genre *Trypanoxyuris* parasite de primates Cebidae et Atelidae. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle Sect A: Zoology* 7(1): 131-155.
- Hugot J.P., Gardner S.L., Morand S. 1996. The Enterobiinae Subfam. Nov. (Nematoda, Oxyurida) Pinworm Parasites of Primates and Rodents. *International Journal of Parasitology* 26(2): 147-159.
- Hugot J.P. 1999. Primates and Their Pinworm Parasites: The Cameron Hypothesis Revisited. *Systematic Biology* 48(3): 523–546
- Ibarra-Manríquez G.M., Martínez-Ramos M., Dirzo R. Nuñez-Farfán J. 1997. La vegetación. en: González-Soriano E. Gonzalez-Soriano E., Dirzo R., Vogt R. C. 1997. *Historia Natural de Los Tuxtlas*, UNAM, Mexico, D.F.
- IUCN 2014. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 28 January 2014.
- Irvine R. J. 2006. Parasites and the dynamics of wild mammals populations. *Animal Science* 78: 775-782.
- Ives, A. R. and Murray, D. L. 1997. Can sublethal parasitism destabilize predator-prey population dynamics? A model of snowshoe hares, predators and parasites. *Journal of Animal Ecology* 66: 265-278.
- Jithendran P.K. y Bhat K.T. 1999. Epidemiology of Parasitoses in Dairy Animals in the NorthWest Humid Himalayan Region of India with Particular Reference to Gastrointestinal Nematodes. *Tropical Animal Health and Production* 31: 205-214.
- Johnson J.T.P. y Thielges W.D. 2010. Diversity, decoys and dilution effect: how ecological communities affect disease risk. *The Journal of Experimental Biology* 213(6): 961-970.

Jonsson N.N., Mayerb G.D., Matschossa L.A., Greenb E.P., Ansella J. 1998. Production effects of cattle tick (*Boophilus microplus*) infestation of high yielding dairy cows. *Veterinary Parasitology* 78 (1):65-77.

Kowalewski M. M., Salzer J.S., Deutsch D.J., Raño M., Kuhlenschmidt S.M., Gillespie R.T. 2010. Black and Gold Howler Monkeys (*Alouatta caraya*) as Sentinels of Ecosystem Health: Patterns of Zoonotic Protozoa Infection Relative to Degree of Human–Primate Contact. *American Journal of Primatology* 71:1–9

Larsen M.N., Roepstorff A. 1999. Seasonal variation in development and survival of *Ascaris suum* and *Trichuris suis* eggs on pastures. *Parasitology*, 119:209–220

Laurance W.F. 2007 Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: Implications for Conservation. In Tschardtke (eds), *The stability of tropical rainforest margins, linking ecological, economic and social constraints of land use and conservation*, Springer Verlag Berlin, pp 11-37

Laurance W. F. 2010. Habitat destruction: death by a thousand cuts, en Sodhi N.S. (Ed). *Conservation Biology for all*. Oxford University. pp. 73-88.

Leuschner C, Zeller M, Guhardja E, BidinA., Lawrence H.M., Clifford S.S. 1990. The effect of ants on nymphal survivorship of *Coccus viridis* (Homoptera: Coccidae). *Biotropica* 22(2): 210-213.

Lindenmayen y Fischner. 2006 *Habitat fragmentation and Landscape Change (An ecological and conservation Perspective)*. Island Press, USA.

Lovejoy T.E, Rankin J.M., Bierregaard R.O., Brown K.S., Emmons L.H., VoorstM.E. 1984. Ecosystem decay of Amazon forest remnants. In: Nitecki MH (ed) *Extinctions*. Chicago University Press, Chicago, pp 295–325.

Mandujano S., Escobedo-Morales A.L., Palacios-Silva E., Arroyo-Rodríguez V., Rodríguez-Toledo M.E. 2005. A metapopulation approach to conserving the howler monkey in a highly fragmented landscape in Los Tuxtlas, Mexico in: *New Perspective sin the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecolog, Behaviour, and Conservation*, Edited by Alejandro Estrada, Paul Garber, Mary S.M. Pavelka and LeAndra L. Springer, 2006, USA

Marsh K.L. 2009. *The nature of fragmentation Primates in Fragments: Ecology in Conservation*. Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, Boston, Dordrecht, London, Moscow Publishing Ltd

Martínez-Mota R.C., Valdespino C., Sánchez-Ramos M.A., Serio-Silva J.C. 2007. Effects of Forest fragmentation on the physiological stress, *Animal Conservation*. 10: 374-379.

Mascarúa-López L.E., Karen A. Harper K.A., Drapeau P-. 2006. Edge influence on forest structure in large forest remnants, cutblock separators, and riparian buffers in managed black spruce forests. *Ecoscience* 13(2): 226-233.

Mbora M.N.D, McPeck. 2009. Host density and human activities mediate increased parasite prevalence and richness in primates threatened by habitat loss and fragmentation. *Journal of Animal Ecology* 78:210-218.

McCallum H. 2008. Host-Pathogen and Host-Parasite Model In Population Parameters: Estimation for Ecological Model, Wiley.

Mendoza E., Fay J., Dirzo R. 2005. A quantitative analysis of forest fragmentation in Los Tuxtlas forest South east Mexico: Patterns and Implications. *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 451-467.

Merill M.R. 2013. Introduction to Epidemiology, Jones and Barlet Learning, USA.

Milton, K. 1978. Behavioral Adaptations of Leaf-eating by the Mantled Howler Monkey (*Alouatta palliata*). In: The ecology of arboreal folivores. Smithsonian Institution Press: Washington D.C., USA.

Milton K. 1996. Effects of bot fly (*Alouattamyia baeri*) parasitism on a free-ranging howler (*Alouatta palliata*) population in Panama. *Journal of Zoological Society of Londo*, 239:39–63.

Morand S., Legendre P., Gardner L.S., Hugot P.J. 1996. Body Size and evolution of Oxyurid (Nematoda) parasites: The role of host. *Oecologia* 107:274-284.

Mueller B. 2007. Determinants of the Diversity of intestinal- parasite diversity in sympatric New World Primates (*Saguinus myxtax*, *Saguinus fuscicollis*, *Callicebus cupreus*). Inaugural Dissertation Dr. Vet. Med Tierärztliche Hochschule Hannover

Muehlenbein M.P. 2005. Parasitological analyses of the male chimpanzees *Pan troglodytes schweinfurthii* at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *American Journal of Primatology* 65: 167–179.

Murcia C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58–62.

Ng'ang'a CJ, Maingi N, Kanyari PW, Munyua WK. 2004. Development, survival and availability of gastrointestinal nematodes of sheep on pastures in a semi-arid area of Kajiado District of Kenya. *Veterinary Research Communications* 28(6): 491-501.

- Norbiato G., Bevilacqua M., Vago T., Taddei A., Clerici M. 1997. Glucocorticoids and the immune function in the human immunodeficiency virus infection: A study in hypercortisolemic and cortisol-resistant patients. *Journal of Clinical Endocrinology and Metabolism*. 82: 3260-3263.
- Nunn, C.L., Alitzer, S. 2006. *Infectious Diseases in Primates Behavior Ecology and Evolution: Oxford Series in Ecology and Evolution*. Oxford University Press.
- Nunn C.L., Tae-Won D.A. 2006. Ranging patterns and parasitism in primates. *Biology Letters* 2: 351-354
- Oyama K. 1990. Variation in growth and reproduction in the Neotropical dioecious palm *Chamaedora tepejilote*. *Journal of Ecology* 78: 648-663.
- Pastor-Nieto R. 1991. Identificación de Helmintos del Mono Aullador (*Alouatta palliata*). Tesis de Licenciatura, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia. UNAM, México
- Pope. 1966. Some parasites of the howler monkey in northern Argentina: *The Journal of Parasitology* 52: 166-168
- Phillips S.R. 2012. *Parasitism: Life Cycle and Host Defences against Parasites*. Wiley Online Library, SEP
- Pinto S. R. R., Mendes G., Santos A. M. M., Dantas M., Tabarelli M., Melo, F. 2010. Landscape attributes drive complex spatial microclimate configuration of Brazilian Atlantic forest fragments. *Tropical Conservation Science*. 3(4):399-402.
- Qayyum M., Miller J.E. 2008. Development and survival of *Haemonchus contortus* infective larvae derived from sheep faeces under sub-tropical conditions in the Potohar region of Pakistan. *Tropical Animal Health and Production* 40(2): 85-92.
- Quiroz-Romero H. 2005. *Parasitología y Enfermedades Parasitarias de los Animales Domésticos*. Editorial Limusa, México.
- Radwan, J., Biedrzycka, A., & Babik, W. 2010. Does reduced MHC diversity decrease viability of vertebrate populations? *Biological Conservation* 143: 537-544.
- Rico-Hernández-. 2004. Riqueza e Intensidad de endoparásitos de monos aulladores (*A. palliata mexicana*) presentes en fragmentos en la sierra de Sta. Martha. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología. A.C. Xalapa, Veracruz.

Rodríguez-Luna E., Solórzano-García B., Shedden A., Rangel-Negrin A; Dias P.A.D; Cristóbal-Azkarate J., Cortés-Ortiz L., Dunn J.C., Domingo Balcells C., Sánchez S., Veá Baró J., Cornejo J. 2006. Conservation Assessment and management plan for Mexican Primates. Workshop Report. Universidad Veracruzana. 142 pp.

Rossanigo C.E., Gruner, L. 1995. Moisture and temperature requirements in faeces for the development of free-living stages of gastrointestinal nematodes of sheep, cattle and deer. *Journal of Helminthology* 69: 357-362.

Rowe, N., 1996. The pictorial guide to the living primates. East Hampton, New York: Pogonias Press.

Rylands A.B. Groves P.C. Mittermeier R.A., Cortés-Ortiz L., Hines H.J. 2006. Taxonomy and Distributions of Mesoamerican Primates in. *New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation*, edited by Alejandro Estrada, Paul A. Garber, Mary S. M. Pavelka, and Le Andra Luecke. Springer, New York

Salzer, J.S., Rwegu, I.B., Goldberg, T.L., Kuhlenschmidt, M.S., Gillespie, T.R.. 2007. *Giardia* sp. and *Cryptosporidium* sp. infections in primates in fragmented and undisturbed forest in western Uganda. *Journal of Parasitology* 93(2):439-440.

Sánchez, S. O., Islebe, G. 1999. Hurrican Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography*. 8: 29-38.

Santos T., Tellería J.L. 2006. Pérdida y Fragmentación del Habitat, efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas Asociación Española de Ecología Terrestre*. Alicante España 2: 3-12.

Saunders D.A., Hobbs, R.J., y Margules C.R. 1991. Biological Consequences of Ecosystem fragmentation: A review. *Conservation Biology* 5: 18-32,

Scariot A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-76.

Schad A.G. 1977. The Role of Arrested Development in the regulation of Nematode Populations in Regulation of Parasite Populations, Esch. G.. Academic Press Inc. NYC, USA.

Scott-Mills L. 1995. Edge Effects and Isolation: Red-Backed Voles on Forest Remnants, *Conservation Biology* 9(2): 395-40.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (SEMARNAT, CONANP). 2012. Programa de Acción para la

Conservación de las Especies: Primates, Mono Araña (*Ateles geoffroyi*) y Monos Aulladores (*Alouatta palliata*, *Alouatta pigra*). Patricia Oropeza Hernández y Eduardo Rendón Hernández (Eds.) 1a Ed, México.

Sheldon C.B. y Verhulst S. 1996. Ecological Immunology: Costly parasite defenses and trade-offs in evolutionary ecology. Review. *Trends in Ecology and Evolution* 8(11): 317-321.

Soto, M. y Gama, L. 1997. Climas, En: Historia Natural de Los Tuxtlas; González-Soriano E. González-Soriano E., Dirzo R., Vogt R. C. 1997., UNAM, Mexico, D.F.

Souza D.P., Magalhães C.M.F.R., Vieira F.M., Souza Lima S. 2010. Ocorrência de *Trypanoxyuris* (*Trypanoxyuris*) *minutus* (Schneider, 1866) (Nematoda, Oxyuridae) em *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940 (Primates, Atelidae) em Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinaria* 19(2): 124-126.

Stien A., Irvine, R. J., Ropstad, E., Halvorsen, O., Langvatn, R. and Albon, S. D. 2002. The impact of gastrointestinal nematodes on wild reindeer: experimental and cross – sectional studies. *Journal of Animal Ecology* 71: 937-945.

Stoner E.K., González Di Pierro A.M. 2005. Infections in *Alouatta pigra* in Tropical Rainforest in Lacandona, Chiapas, Mexico: Implications for Behavioral Ecology and Conservation in New Perspectives in the Study of Mesoamerican Primates: Distribution, Ecology, Behavior, and Conservation, edited by Alejandro Estrada, Paul A. Garber, Mary S. M. Pavelka, and Le Andra Luecke. Springer, New York.

Stromberg E.B. 1997. Environmental factors influencing transmission. *Veterinary Parasitology*. 72:247-264

Stuart D.M., Greenspan L.L., Glander K.E., Clarke, 1990. A coprological survey of parasites of wild howling Monkeys. *Journal of Wildlife Diseases* 26(4): 547-549.

Stuart, D.M., and Strier, K. B. 1995. Primates and parasites: A case for a multidisciplinary approach. *International Journal of Primatology* 16: 577–593.

Stuart, D.M. Pendergast V., Rumfelt S. Pierbert S., Greenspan L. Glander K. Clarke M. 1998. Parasites of Wild Howlers (*Alouatta* spp.) *International Journal of Primatology*. 19: 493-512.

Taylor M.A., Coop. R.L., Wal R.L. 2007. *Veterinary Parasitology*, Third Edition, Blackwell Publishing.

Thatcher V.E., Porter J.A. 1968. Some helminth parasites of Panamian primates. *Transactions of the American Microscopical Society* 87: 186-196.

Tinsley R.C., Chappe H.L. 1999. Parasite Adaptation to Environmental Constraints. Cambridge University Press.

Tompkins M.D., Dobson P.A., Arneberg P., Begon E.M. Cattadori M.I., Greenman V.J., Hesterbeek P.A., Hudson J.P., Newborn D., Pugliese A., Rizzoli P.A. Rosà R., Rosso F., Wilson K. 2009. Parasites and host population dynamics in The Ecology of Wildlife Diseases Edited by Peter Hudson, Annapaola Rizzoli, Grenfell B.T., Heesterbeek Hans, Dobson P. Andy. Oxford University Press, UK.

Trejo-Macías G., Estrada A., Cabrera MA., 2007. Survey of helminth parasites in populations of *Alouatta palliata mexicana* and *A. pigra* in continuous and in fragmented habitat in southern Mexico. *International Journal of Primatology* 28:931–945

Trejo-Macías G. 2010. Estacionalidad y fragmentación de la selva: Efectos sobre los parásitos gastrointestinales en poblaciones silvestres de monos aulladores: (*Alouatta palliata*) y (*Alouatta pigra*) en el sureste de México. Tesis de Maestría. Instituto de Biología. UNAM.

Trejo-Macías G., Mosqueda–Cabrera A.M., Luis García–Prieto L., Estrada A. 2011. *Trypanoxyuris* (*Trypanoxyuris*) *minutus* (Nematoda: Oxyuridae) in the two howler monkeys species (Cebidae) from México. *Nota Científica, Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 293-299.

Van Thiel P. H. 1925. Deux nématodes nouveaux d'un singe hurleur de Suriname. *Annals of Parasitology*. 3: 171-180.

Valdespino C., Rico G., Mandujano S. 2010. Gastrointestinal parasites of howler monkeys (*A. palliata mexicana*) inhabiting forest fragments. *American Journal of Primatology* 72: 539-548.

Vaz C.V., D'Andrea S.P., Jansen M.A. 2007. Effects of habitat fragmentation on wild mammal infection by *Trypanosoma cruzi*. *Parasitology*, 134:1585-1793.

Villanueva-Jiménez E.A. 1988. Identificación de helmintos del tracto digestivo del mono aullador (*Alouatta palliata*) en poblaciones silvestres. Tesis de Licenciatura, Universidad Veracruzana. Veracruz, México.

Vitazkova K.S., Wade E.S. 2006. Parasites of Free-Ranging Black Howler Monkeys (*Alouatta pigra*) From Belize and Mexico. *American Journal of Primatology* 68: 1089-1097.

Vitazkova K.S. 2008. Overview of parasites infecting howler monkeys, *Alouatta* sp., and potential consequences of human-howler interactions in: *Primate Parasite Ecology*. The

Dynamics and Study of Host-Parasite Relationships, ed. Michael A. Huffman and Colin Chapman.

Wharton A.D.1980. Studies on the function of the Oxyurid egg shell. *Parasitology* 81(1): 103-113.

Wildford O. 1986. *Animal Parasites: Their life Cycles and Ecology*. Dover Public Inc. pp.562.

With Daniel K.A. y Pavuk M.D. 2011. Habitat area trumps fragmentation effects on arthropods in an experimental landscape system. *Landscape Ecology* 26(7): 1035-1048

Wobeser G. A. 2006. *Essential of Disease in Wild Animals*. 1st Ed. Blackwell Publishing. USA

Wobeser G. A. 2007. *Disease in Wild Animals: Investigation and Management*. 2nd Ed. Blackwell Publishing. USA

Wright C.P., Arrigo-Nelson J.S., Hugg L.K., Bannon, B., Morelli E.T. Wyatt J., Harivelo L.A., Ratelology F. 2009. Habitat disturbance and seasonal fluctuations of lemur parasites in the rainforest of Ranomafana National Park, Madagascar, in: *Primate Parasite Ecology. The Dynamics and Study of Host-Parasite Relationships*, ed. Michael A. Huffman and Colin Chapman.