

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**NEMATODES OXYURIDAE, TRICHURIDAE Y CAPILLARIIDAE EN
ROEDORES AKODONTINI (CRICETIDAE, SIGMODONTINAE)
DE LA CUENCA DEL PLATA (ARGENTINA):
su importancia en la interpretación de las relaciones
parásito-hospedador-ambiente**



María del Rosario Robles

DIRECTOR: Graciela T. Navone
CODIRECTOR: Ulyses F. J. Pardiñas



Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

2008

*A mi papá,
porque supo aprovechar el tiempo juntos
siendo un verdadero amigo y paciente maestro,
colmándome de ternura infinita y atendiendo todas mis inquietudes,
y por asegurarse de dejarme preparada para afrontar la vida*

*A mi mamá,
porque aún se asegura de
brindarme el amor y el apoyo que necesito,
por enseñarme a disfrutar y contemplar la naturaleza,
por mostrarme la sencillez de las cosas y darle paz a mi vida*

*A Marcelo,
por ser mi refugio,
por acompañarme, contenerme y cuidarme siempre,
y por ayudarme a cumplir mis sueños*

*A mi hermana,
por su amistad y constante cariño*

*A todos aquellos que me acompañaron en diferentes etapas de mi vida y a los que aún lo
hacen, a los que forjaron mi personalidad e influyeron en mis decisiones,
porque gracias a todos ellos he logrado hacer realidad muchos de mis anhelos,
que hoy son motivo de una inmensa felicidad*

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

CRÉDITOS

RESUMEN _____ i

ABSTRACT _____ iii

■ *Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL* _____ 1

1.1. INTRODUCCIÓN _____ 1

1.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO Y OBJETIVOS _____ 6

1.3. RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN _____ 7

■ *Capítulo 2: METODOLOGÍA GENERAL* _____ 8

2.1. CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO _____ 8

2.2. CARACTERIZACIÓN DE LOS HOSPEDADORES: ROEDORES
AKODONTINOS _____ 1 4

2.3. TOMA DE MUESTRAS Y PROCESAMIENTO DE LOS HOSPEDADORES _____ 1 9

2.4. RECOLECCIÓN, TRATAMIENTO Y ESTUDIO DE LOS NEMATODES _____ 2 0

■ *Capítulo 3: RESULTADOS* _____ 2 6

NEMATODES OXYURIDAE _____ 2 7

3.1. TAXONOMÍA _____ 2 8

Syphacia alata _____ 2 8

Syphacia carlitosi _____ 3 1

Caroloxuris boliviensis _____ 3 5

3.2. SYPHACIINI _____ 4 8

ANÁLISIS DE CARACTERES DIAGNÓSTICOS _____ 4 8

ESPECIES PRESENTES EN ROEDORES MUROIdeos AMERICANOS _____ 5 3

3.3. ANÁLISIS SUPRAESPECÍFICO E HIPÓTESIS CLASIFICATORIA _____ 6 7

DISCUSIÓN _____ 7 2

NEMATODES TRICHURIDAE _____	7 4
3.4. TAXONOMÍA _____	7 5
<i>Trichuris laeovitestis</i> _____	7 5
<i>Trichuris n. sp</i> _____	7 8
3.5. TRICHURIDAE _____	8 6
ANÁLISIS DE CARACTERES DIAGNÓSTICOS _____	8 6
ESPECIES PRESENTES EN ROEDORES AMERICANOS _____	9 3
3.6. ANÁLISIS SUPRAESPECÍFICO E HIPÓTESIS CLASIFICATORIA _____	1 1 0
DISCUSIÓN _____	1 1 2
NEMATODES CAPILLARIIDAE _____	1 1 5
3.7. TAXONOMÍA _____	1 1 6
<i>Liniscus diazae</i> _____	1 1 6
<i>Eucoleus n. sp.</i> _____	1 1 9
<i>Eucoleus sp.</i> _____	1 2 2
<i>Echinocoleus n. sp.</i> _____	1 2 4
<i>Pseudocapillaria n. sp.</i> _____	1 2 7
3.8. CAPILLARIIDAE _____	1 4 5
ANÁLISIS DE CARACTERES DIAGNÓSTICOS _____	1 4 5
ESPECIES AMERICANAS DE CAPILLARIIDAE _____	1 4 9
3.9. ANÁLISIS SUPRAESPECÍFICO _____	1 6 3
DISCUSIÓN _____	1 6 7
■ Capítulo 4: RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDADOR-AMBIENTE _____	1 6 9
4.1. INTRODUCCIÓN _____	1 6 9
4.2. ANÁLISIS DE LOS DATOS _____	1 7 7
4.3. DISTRIBUCIÓN DE LOS NEMATODES SYPHACIINAE, TRICHURIDAE Y CAPILLARIIDAE _____	1 8 2
DISTRIBUCIÓN EN CADA ECOREGIÓN _____	1 8 2

DISTRIBUCIÓN EN CADA ESPECIE HOSPEDADORA_____	1 8 5
DISCUSIÓN_____	1 9 0
4.4 ESPECIFICIDAD HOSPEDATORIA_____	1 9 9
ESPECIES DEL PRESENTE ESTUDIO_____	1 9 9
NEMATODES SYPHACIINAE, TRICHURIDAE Y CAPILLARIIDAE_____	1 9 9
DISCUSIÓN_____	2 0 1
4.5 DISTRIBUCIÓN DE LOS NEMATODES SYPHACIINAE, TRICHURIDAE Y CAPILLARIIDAE EN LOS ROEDORES DE LA TRIBU AKODONTINI_____	2 2 1
DISCUSIÓN_____	2 2 2
■ <i>Capítulo 5: CONCLUSIONES</i> _____	2 2 8
BIBLIOGRAFÍA_____	2 3 1

ANEXOS

AGRADECIMIENTOS

A Graciela por haberme acompañado y apoyado incondicionalmente desde mis inicios como estudiante de licenciatura. Por enseñarme a preguntar y buscar respuestas con alegría, empeño y paciencia, transmitiéndome su pasión por los parásitos. Por formarme profesionalmente a través de la libertad, del respeto y de la generosidad. Por no dejarme caer en los momentos difíciles. Por tanto cariño recibido.

A Ulyses por todos sus consejos y continuo estímulo. Por acercarme al fascinante mundo de los ratones. Por brindarme apoyo, seguridad y tranquilidad. Simplemente por estar siempre.

A ambos por toda la confianza depositada. Por demostrarme el valor de los resultados logrados con esmero, dedicación y minuciosidad. Por procurarme las herramientas necesarias para continuar mi camino.

Al Centro de Estudio Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), por brindarme el espacio y la infraestructura donde desarrollar este trabajo.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por el otorgamiento de la Beca Doctoral con la cual se realizó esta tesis.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) y la Universidad Nacional de La Plata (UNLP) por el otorgamiento de subsidios que facilitaron la realización de este trabajo.

A Ulyses Pardiñas, Carlos Galliari, Sebastián Cirignoli, Darío Podestá, Graciela Navone, Marcela Lareschi, Juliana Notarnicola, Mariano Merino, Daniel Udrizar Sauthier, Walter Udrizar Sauthier, Agustín Abba, Gladys Calderón, Pablo Teta, Olga Suarez, Santiago Nava y otros colaboradores por los roedores facilitados, sin los cuales este trabajo no hubiera sido posible.

A mis compañeras/os del laboratorio Lorena, Julia, Cecilia C., Lucas, Juliana, Marcela, Cailo, Inés, Cecilia E, Laurita, Maru y Mari por haber contribuido de diferentes maneras en la concreción de este trabajo, por su amistad y por todo su cariño. En particular a Juliana por sus consejos, ayuda y por transmitirme sus experiencias; a Cailito por su constante aliento y apoyo, y por su asesoramiento estadístico; a Marcela por su significativa contención. A los tres por su colaboración con los roedores, por consentirme y por todo lo compartido. A Ceci C. por su apoyo en el estudio de las "capis". Muy especialmente a Julita

por su constante colaboración desinteresada, por orientarme y auxiliarme en todo, por enseñarme con entusiasmo y cariño, por el valioso tiempo dedicado a mi formación.

A Popy (M. C. Estivariz) (CEPAVE) por haber realizado las detalladas ilustraciones. Al Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Museo de La Plata por la toma de fotografías a Rafael Urréjola y en particular a Patricia Sarmiento por todo el apoyo recibido y por compartir el desarrollo de este trabajo con entusiasmo y paciencia. A todos ellos les agradezco por su dedicación y profesionalismo.

A los curadores y colaboradores de las colecciones de Helminología y Mastozoología del Museo de Ciencias Naturales de La Plata.

A Mike Kinsella y a Agustín Jiménez Ruiz por la contribución de material, por la bibliografía facilitada, por atender mis consultas y por todo el apoyo recibido.

A Frank Moravec por sus comentarios y por la corroboración de la determinación de algunos capilláridos.

A Guillermo D'Elía por su importante contribución sobre la filogenia de los roedores Akodontini y por las sugerencias realizadas en el cuarto capítulo.

A Julia y Juliana por sus detalladas correcciones en el texto, y muy especialmente a Guadalupe por sus importantes sugerencias, por su amistad y apoyo incondicional.

A C. Digiani, L. Lunaschi, F. Drago, G. D'Elía, P. Teta, J.P. Hugot, D. Spratt, C. Cutillas, por sus sugerencias y por la bibliografía facilitada.

A todas aquellas personas que en algún momento dedicaron su tiempo a darme consejos, optimismo, confianza o alegría, especialmente a la querida gente del CEPAVE y cátedra de Taxonomía, a Dani US, Pancho B y Pablo D.

Finalmente quiero agradecer a todos mis amigas/os, especialmente a Lu, Vicky, Guada, Sarin, Naty, Moni, Magda, Ceci, Augus, Andreces, Ser, Vicky, Caro, July, Naty, Die, Nico, Ariel, Maxi, Gonza y Juan por estar siempre (sin celos, no es por orden afectivo!).

A la familia.... a cuñada/os, prima/os y tía/o, a aquellos que no se quedaron para abrazarme; y particularmente a mis sobrinitas por alegrarme y dejarme disfrutarlas.

A mamá y Magui por su contención y compañía.

A Marce, simplemente por todo....

CRÉDITOS

Foto ambientes

Campos y Malezales, Esteros del Iberá: J. Notarnicola

Fotos roedores:

Akodon azarae, *Oxymycterus misionalis*, *O. rufus*, *Scapteromys aquaticus*: D. Podestá

Deltamys kempi: G. R. Cueto

Necromys temchuki, C. Galliari

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue estudiar a los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae en roedores Akodontini de la Cuenca del Plata (Argentina), enfatizando sobre su grado de especificidad hospedatoria y distribución geográfica. A partir de estos resultados, se interpretaron las relaciones que tienen lugar entre parásitos, hospedador y ambiente.

Se consideraron 41 localidades, correspondientes a 7 provincias y 7 eco-regiones, comprendidas en la Cuenca del Plata argentina, en donde se capturaron roedores akodontinos pertenecientes a 13 especies. Se prospectaron 825 ejemplares, de los cuales se colectaron más de 3600 nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae.

Diez de las especies de akodontinos examinadas estuvieron parasitadas con diez especies parásitas. De esta forma, se dan a conocer siete nuevas especies de nematodos (*S. carlitosi* -Syphaciini-Oxyuridae-; *Trichuris* n. sp. -Trichuridae- y *Liniscus diazae*, *Eucoleus* sp., *Eucoleus* n. sp., *Echinocoleus* n. sp. y *Pseudocapillaria* n. sp. -Capillariidae-) y se redescubren tres especies (*Syphacia alata* y *Caroloxymyris boliviensis* -Syphaciini-Oxyuridae- y *Trichuris laevitestis* -Trichuridae-), ampliándose su espectro hospedatorio y geográfico.

Se registraron por primera vez a *Akodon azarae*, *A. montensis*, *A. philipmyersi*, *A. serrensis*, *Oxymycterus rufus*, *Necromys benefactus*, *N. temchuki* y *Thaptomys nigrita* como hospedadores de Syphaciini; a *N. benefactus* como hospedador de Trichuridae y a *A. azarae*, *Brucepattersonius* sp., *O. rufus* y *Scapteromys aquaticus* como hospedadores de Capillariidae.

Las especies de Syphaciini constituyen el único registro para la Argentina. Las nuevas especies de *Trichuris* y *Eucoleus* constituyen el segundo registro en roedores y tercer registro en mamíferos de los géneros en Argentina, respectivamente. Los géneros *Echinocoleus* y *Pseudocapillaria* se registran por primera vez para Argentina y *Liniscus* para América del Sur.

Se analizó el valor diagnóstico de los caracteres utilizados en la discriminación de las especies en cada familia estudiada. Se describieron los caracteres utilizados tradicionalmente, se advirtió la importancia de otros, procurando aclarar los posibles puntos de ambigüedad en sus definiciones, proponiéndose una nomenclatura más clara y precisa. Asimismo, se ha reconocido la importancia de la microscopía electrónica para observar la morfología de estos nematodos.

Con la información generada se elaboraron tres claves taxonómicas para la separación de especies pertenecientes a Syphaciini, Trichuridae y Capillariidae.

A nivel supraespecífico, se analizaron y discutieron los antecedentes sistemáticos, sugiriéndose una hipótesis clasificatoria para la tribu Syphaciini y el género *Trichuris*. El conflicto entre los capilláridos no permitió generar un nuevo aporte en este sentido.

Los resultados taxonómicos de los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae se integraron con los aspectos sistemáticos, ecológicos y de distribución de las especies hospedadoras y las características del ambiente en la Cuenca del Plata Argentina. Se observó que las características de los ciclos de vida de estos nematodos afectan su distribución geográfica y hospedatoria. Se relacionó la distribución de las especies de Syphaciini con la distribución de sus especies hospedadoras, las especies de *Trichuris* se asociaron a las características del ambiente y los Capillariidae se relacionaron con la dieta de los hospedadores y la presencia de hospedadores intermediarios.

Las especies de Syphaciini y *Trichuris* tienen un alto grado de especificidad hospedatoria, mayor al de las especies de Capillariidae.

Además, se advirtió que existe una diferencia en la jerarquía taxonómica de los hospedadores potenciales entre los grupos estudiados, estando el rango hospedatorio de Syphaciini acotado a una superfamilia, y el de Trichuridae y Capillariidae a órdenes y clases.

El modelo estudiado permitió indicar posibles eventos evolutivos involucrados en la distribución de los parásitos entre sus hospedadores, sugiriéndose que los Oxyuridae acompañan la diversificación de sus hospedadores, mientras que los Trichuridae y Capillariidae probablemente responden a fenómenos de cambios de hospedador (*host switching*).

Estos resultados indican que las especies del género *Syphacia* serían de utilidad como marcadores taxonómicos de la historia evolutiva de estos hospedadores, mientras que las especies de *Trichuris* y Capillariidae no reflejan relaciones entre sus hospedadores.

En la medida que se propongan filogenias para los parásitos y se cuente con la de sus hospedadores, podrán hacerse aproximaciones más rigurosas sobre esta temática. El presente estudio constituye un punto de partida para el análisis de procesos co-evolutivos. La información generada favorecerá el desarrollo de conceptos y modelos de biología evolutiva, ecología y biogeografía parasitaria.

ABSTRACT

The aim of the present work was to study nematodes of the Families Oxyuridae, Trichuridae, and Capillariidae in Akodontini rodents of the Cuenca del Plata (Argentina), mainly considering their host specificity and geographical distribution. The relationships among parasite, host and environment were interpreted.

Forty-one localities were studied, corresponding to 7 provinces and 7 eco-regions, included in the Argentine Cuenca del Plata, where 13 species of Akodontini rodents were captured. A total of 825 specimens were examined, from which more than 3600 oxyurid, trichurid, and capillariid nematodes were collected.

Ten of the Akodontini species were parasitized with 10 species of parasites. Seven new species of nematodes were described (*S. carlitosi* -Syphaciini-Oxyuridae-; *Trichuris* n. sp. -Trichuridae- and *Liniscus diazae*, *Eucoleus* sp., *Eucoleus* n. sp., *Echinocoleus* n. sp. and *Pseudocapillaria* n. sp. -Capillariidae-) and three others were redescribed (*Syphacia alata* and *Caroloxuris boliviensis* -Syphaciini-Oxyuridae- and *Trichuris laevitestis* -Trichuridae-), extending their host and geographical ranges.

Akodon azarae, *A. montensis*, *A. philipmyersi*, *Oxymycterus rufus*, *Necromys benefactus*, *N. temchuki* and *Thaptomys nigrita* were reported for the first time as hosts of Syphaciini; *N. benefactus* as a host of Trichuridae; and *A. azarae*, *Brucepattersonius* sp., *O. rufus* and *Scapteromys aquaticus* as hosts of Capillariidae.

Species of Syphaciini represent the only records for this tribe in Argentina. The new species of *Trichuris* and *Eucoleus* are the second record in rodents and third record in mammals of the genera in Argentina, respectively. The genera *Echinocoleus* and *Pseudocapillaria* are reported for the first time from Argentina and the genus *Liniscus* is reported for the first time from South America.

In every family studied, the diagnostic value of characters used in the discrimination of species was analyzed. Those characters traditionally used were described and the importance of others was recognized, trying to clarify the possible points of ambiguity in their definitions, and suggesting a clearer and precise nomenclature. The importance of scanning electron microscopy in studying the morphology of these nematodes has been recognized.

Using the obtained data, three dichotomous keys for the species of Syphaciini, Trichuridae and Capillariidae were elaborated.

The systematics of the nematodes at the supra-specific level were analyzed and discussed, suggesting a hypothesis for the classification of the tribe Syphaciini and the genus *Trichuris*. The confused taxonomy among the species of Capillaridae did not allow a new contribution in this respect.

Results of the taxonomy of nematodes in the Oxyuridae, Trichuridae and Capillariidae, were integrated with the systematics, ecology, and distribution of their host species, and the characteristics of the environment of the Cuenca del Plata. It was observed that the characteristics of the life cycles of these nematodes affect their geographical and host distribution. The distribution of the species of Syphaciini was related to the distribution of their particular host species; the species of *Trichuris* were associated with the characteristics of the environment; and species of Capillariidae with the diet of their hosts and the presence of intermediate hosts.

The species of Syphaciini and *Trichuris* have a high degree of host specificity, higher than those observed in species of Capillariidae.

Moreover, a difference in the taxonomical hierarchy of the potential hosts among the studied groups was observed, with the host range of Syphaciini restricted to a superfamily while the other two families of nematodes were restricted only to order or class.

The model studied indicate putative evolutionary events involved in the distribution of the parasites among their hosts, and suggested that speciation in the Oxyuridae follows the diversification of its hosts, whereas speciation in the Trichuridae and Capillariidae probably results from phenomena of host switching.

These results suggest that the species of the genus *Syphacia* are useful as taxonomic stamps of the evolutionary history of these hosts, while those species of *Trichuris* and Capillariidae do not show relationships among their hosts.

When the phylogenies of the studied parasites and their hosts are obtained, we will be able to make more rigorous approaches on this subject. This study will contribute to an analysis of coevolutionary processes. The generated information will contribute to the development of concepts and models of evolutionary biology, ecology and parasite biogeography.

Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. INTRODUCCIÓN

El parasitismo es una de las estrategias de vida más exitosa y diseminada sobre la Tierra (Windsor, 1998) e implica una interacción íntima y permanente entre dos organismos, el hospedador y el parásito, cuyas historias de vida están sincronizadas (Graczyk y Fried, 2001). Para lograr esta asociación, los parásitos han desarrollado adaptaciones para encontrar y explotar a sus hospedadores y éstos, a su vez, han desarrollado mecanismos para evitar o eliminar las infecciones (Hart, 1990; Moore, 2002). La primera línea de defensa de los hospedadores se relaciona con el desarrollo de conductas que eviten potenciales infecciones a partir de sus congéneres o del hábitat. La segunda línea está vinculada con la evolución del sistema inmune (Morand et al., 2006a).

Desde una perspectiva filogenética, las asociaciones parásito-hospedador exhiben principalmente dos tipos de modelos: a) asociación por descendencia donde las especies parásitas y hospedadoras han heredado la asociación desde sus ancestros, la cual además está relacionada con la historia del área. En este caso, la historia filogenética de los parásitos será congruente con la de sus hospedadores y la historia geológica del área (Mitter y Brooks, 1983; Brooks y Mitter, 1984); b) asociación por colonización (*host switching*) donde las especies parásitas y hospedadoras se han asociado por una colonización desde otros hospedadores y áreas. Por lo tanto, la historia filogenética de los parásitos no necesariamente será congruente con la historia filogenética de sus hospedadores o con la historia del área desde donde se han dispersado (Mitter y Brooks, 1983; Brooks y Mitter, 1984). Ambos tipos de patrones pueden estar representados a lo largo de la historia evolutiva, en donde una asociación parásito-hospedador se origina con un cambio de hospedador, pero persiste por medio de una serie de episodios de especiación (Brooks y Mac Lennan, 1993).

Luego de los eventos de especiación, los hospedadores pueden divergir en su amplitud de dieta, rango geográfico u otros rasgos ecológicos. Entonces, la probabilidad de pérdida o adquisición de los parásitos, en un tiempo evolutivo, está directamente relacionado con las características ecológicas del hospedador (Poulin y Morand, 2004).

En este aspecto, las interacciones entre parásitos y hospedadores ocurren dentro de una compleja red de interacciones ecológicas, que dan oportunidad a nuevas adaptaciones y nuevos resultados evolutivos (Morand et al., 2006a). La amplitud y composición de la dieta de los hospedadores influencia directamente la riqueza de parásitos que presentan. Asimismo, las características del hábitat que frecuentan los hospedadores también pueden

explicar la presencia de ciertos parásitos en una población o especie hospedadora. De esta manera, los microhábitats aislados restringen la exposición del hospedador a nuevos parásitos, así como los factores ambientales característicos actúan sobre la supervivencia de los estadios infectivos de huevos o larvas que se encuentran libres en el mismo. Por otro lado, la distribución geográfica que superponen diferentes hospedadores (distribución sintópica o simpátrica), facilita la transferencia de parásitos y como resultado es común hallar mayor riqueza específica en aquellos hospedadores que presentan rangos geográficos amplios, que en aquellos que tienen rangos restringidos (Poulin y Morand, 2004).

En resumen, una vez establecida la relación parásito-hospedador y como resultado de asociaciones filogenéticas y/o ecológicas, se observa que la historia evolutiva de los parásitos puede ser congruente con la historia evolutiva de los hospedadores (Page, 2003). Asimismo, las características particulares del área determinan la instalación de los parásitos en los hospedadores (Poulin y Morand, 2004).

A pesar de estas consideraciones, los parásitos generalmente atraen la atención sólo cuando causan patologías, enfermedades o daños económicos, y por el contrario resultan ignorados en estudios de otra índole (Poulin y Morand, 2004).

Los micromamíferos ofrecen un extraordinario ejemplo de radiación evolutiva entre los mamíferos modernos. Su ubicuidad y gran tamaño poblacional hacen de estos uno de los modelos favoritos para desarrollar estudios parasitológicos (Morand et al., 2006a). Entre los pequeños mamíferos, los roedores presentan importantes variaciones en su comportamiento como reflejo de la densidad poblacional, de las interacciones intra- e interespecíficas y de las estrategias reproductivas. También, existen diferencias en su dieta, relacionadas con la distribución y abundancia del alimento, y en las características y uso del hábitat que frecuentan (Cueto et al., 1995a, b).

Los roedores de la subfamilia Sigmodontinae Wagner, 1843 (Rodentia: Muroidea: Cricetidae) son elementos fundamentales en la estructuración de las comunidades neotropicales. Esta subfamilia es endémica del continente americano y se distribuye en los más diversos ambientes -desde las islas del Cabo de Hornos hasta el sur de EE.UU- encontrándose también en algunos archipiélagos continentales (e.g. Galápagos; D'Elía, 2003a). La historia de su composición y diversificación ha constituido uno de los debates más controvertidos en la sistemática de los múridos (D'Elía, 2000, 2003a; Pardiñas et al., 2002). La subfamilia Sigmodontinae incluye alrededor de 84 géneros y 377 especies, representando uno de los grupos más diversos y complejos de los mamíferos del Nuevo Mundo (Musser y

Carleton, 2005; D'Elía y Pardiñas, 2007). En América del Sur están presentes virtualmente todos los géneros vivientes de sigmodontinos (excepto *Rheomys*), de los cuales alrededor de 60 son endémicos. En Argentina se distribuyen actualmente alrededor de 105 especies agrupadas en 38 géneros (Galliari et al., 1996, con modificaciones; Pardiñas et al., 2006). Notablemente, estos números siguen variando en América en la medida que nuevos géneros y especies se descubren en investigaciones de campo y en las colecciones de museos. Alrededor de una o dos especies de sigmodontinos son descriptas cada año (Patterson, 2000; Pardiñas et al., 2005; Jayat et al., 2007).

Los géneros de roedores sigmodontinos han sido ubicados en diferentes grupos formalizados como tribus, las cuales han cambiado sus contenidos a lo largo del tiempo y dependiendo de los caracteres tomados en cuenta. Al presente se reconocen ocho tribus y algunos géneros considerados Sigmodontinae incertae sedis (Musser y Carleton, 2005; Pardiñas et al., 2006; D'Elía et al., 2007) (Anexo 1).

La tribu Akodontini es una de las más diversas de la subfamilia Sigmodontinae, con una amplia distribución geográfica desde el norte de América del Sur hasta el norte de la provincia de Santa Cruz (Argentina). En Argentina, ésta es la tribu que presenta la mayor diversidad (42 especies en 10 géneros; Pardiñas et al., 2006). La mayoría de los géneros presentan especies con poblaciones en el territorio argentino (Galliari et al., 1996) y, principalmente en el noreste del país.

El noreste argentino presenta eco-regiones que reflejan características ecológicas predominantes y particulares que se encuentran relacionadas con límites faunísticos.

El número de regiones ecológicas o eco-regiones reconocidas para Argentina varía según los autores desde una docena (Cabrera y Willink, 1973) a 18 (Burkart et al., 1999). Siguiendo la propuesta de Burkart et al. (1999), la Argentina comprende 15 eco-regiones terrestres continentales, dos marinas y la correspondiente al sector antártico argentino.

Desde el punto de vista ecológico y biogeográfico, la Cuenca del Plata despierta gran interés. En el territorio argentino que la comprende se encuentran eco-regiones con algunos de los ambientes más biodiversos de América del Sur y otros importantes por su carácter endémico o semi-exclusivo (Burkart et al., 1999). Las características hidrológicas, climáticas y geomorfológicas permiten el desarrollo de diversos ambientes naturales que albergan un importante número de especies silvestres (Malvárez, 1999; Bertonatti y Corcuera, 2000).

De esta forma, la Cuenca del Plata merece la debida atención y esfuerzo de estudio para incrementar el conocimiento sobre las especies presentes, sus relaciones y su interacción con el ambiente (Bertonatti y Corcuera, 2000).

Entre los helmintos, los nematodos son los parásitos más ubicuos y se han desarrollado en diferentes hospedadores y ambientes. En Argentina, si bien los estudios parasitológicos en roedores sigmodontinos han generado significativos aportes al conocimiento taxonómico de los nematodos, estas contribuciones se han limitado al estudio de especies parásitas aisladas en especies hospedadoras particulares (e.g. Suriano y Navone, 1993; Notarnicola y Navone, 2002; Digiani y Durette-Desset, 2003; Robles et al., 2008). La falta de un exhaustivo conocimiento taxonómico de la helmintofauna de roedores sigmodontinos ha sido un obstáculo para diseñar planes de investigación que contemplen aspectos ecológicos y filogenéticos evolutivos.

Entre los nematodos, las familias Oxyuridae, Trichuridae y Capilariidae, se encuentran frecuentemente representados en los roedores sigmodontinos. Sin embargo, hasta el momento las contribuciones a su conocimiento han sido muy escasas. En este sentido, de las 17 especies de Akodontinos presentes en la Cuenca del Plata, sólo siete han sido registradas como hospedadoras de alguna especie de nematode, principalmente de los órdenes Strongylida y Spirurida (e.g. Sutton et al., 1980; Suriano y Navone, 1996; Notarnicola et al., 2002; Digiani et al., 2003).

Los nematodos Oxyuridae Chabaud, 1974 (Secernentea-Oxyurida) son parásitos principalmente de mamíferos, pero se hallan también en invertebrados, anfibios y aves. Estos nematodos son estrictamente monoxenos, y su transmisión y desarrollo es similar en sus hospedadores invertebrados y vertebrados (Anderson, 2000). Estudios sobre la biología, biogeografía y filogenia de algunos géneros de esta familia y sus hospedadores han mostrado que la distribución de estos parásitos está relacionada con los patrones filogenéticos de sus hospedadores (Hugot, 1990, 1999, 2003).

Los nematodos Trichuridae Ransom, 1911 y Capillariidae Railliet, 1915 (Adenophorea-Enoplida) son parásitos de todos los grupos de vertebrados, principalmente aves y mamíferos. Estos nematodos presentan ciclos monoxenos y heteroxenos (Anderson, 2000). La mayoría de las especies han sido descritas mediante el empleo de caracteres morfométricos y considerando la identidad y la distribución del hospedador (Beer, 1976).

En Argentina, alrededor de cinco especies de Oxyuridae han sido encontradas en roedores (Sutton, 1978; Hugot y Sutton, 1989; Sutton y Hugot, 1993). Mientras que especies de Trichuridae y Capillariidae han sido halladas en humanos, aves y peces (Digiani, 1999; Carballo y Navone, 2007), pocas especies se han registrado en mamíferos y entre los roedores sólo puede mencionarse la presencia de una especie parásita en un sigmodontino de la tribu akodontini (Suriano y Navone, 1994; Navone et al., en prensa).

En este marco, los nematodes Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae ofrecen un campo de estudio prácticamente inexplorado e interesante de ser abordado. De esta manera, se espera que la consideración de un grupo acotado de hospedadores (Akodontinos) en un área geográfica diversa (Cuenca del Plata argentina) aporte al conocimiento de estos parásitos y sus relaciones con los hospedadores y el ambiente.

1.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO Y OBJETIVOS

Hipótesis

- La diversidad de los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae en roedores sigmodontinos de la Argentina es mayor a la conocida hasta el momento.
- Las características de los ciclos de vida de Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae se reflejan en diferentes patrones de distribución hospedatoria y geográfica.
- Los Oxyuridae tienen un mayor grado de especificidad que los Trichuridae y Capillariidae.
- Los Oxyuridae acompañaron la diversificación de sus hospedadores mientras que los Trichuridae y Capillariidae respondieron a fenómenos de cambios de hospedador (*host switching*).

Objetivo

La presente propuesta pretende integrar conocimientos parasitológicos y mastozoológicos a través del estudio de los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae en roedores Akodontini de la porción argentina de la Cuenca del Plata, enfatizando sobre su diversidad taxonómica, grado de especificidad hospedatoria y distribución geográfica. El fin último de esta investigación es interpretar las relaciones que tienen lugar entre parásito, hospedador y ambiente.

El cumplimiento del objetivo propuesto se logrará a través de los siguientes objetivos específicos:

Objetivos específicos

- Ampliar el conocimiento taxonómico de Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae redescubriendo especies conocidas y describiendo nuevas especies.
- Analizar los caracteres morfológicos y establecer aquellos de mayor valor diagnóstico que contribuyan al esclarecimiento de estos grupos de nematodos.
- Realizar una clave para la identificación de las especies presentes en cada grupo.
- Sugerir propuestas clasificatorias para cada grupo de nematodos, basadas en caracteres morfológicos.
- Conocer los rangos de distribución de las especies halladas entre los roedores akodontinos y en el área de estudio.

- Encontrar posibles relaciones entre la presencia de cada especie parásita, los aspectos ecológicos propios de cada especie hospedadora y las características del ambiente.
- Estimar el grado de especificidad de las especies parásitas halladas.
- Distinguir relaciones entre parásito-hospedador producidas por co-especiación de aquellas generadas por otros procesos (e.g. *host switching*).
- Evaluar la utilidad de los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae, como marcadores taxonómicos de la historia evolutiva de los roedores Akodontini, observando especialmente el grado de correspondencia entre las especies de los grupos estudiados y las cinco divisiones informales propuestas por D'Elía (2003b) (*Akodon*, *Bibimys*, *Oxymycterus*, *Blarinomys* y *Scapteromys*).

1.3. RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN

Los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae son parásitos de la mayoría de los vertebrados terrestres (Petter y Quentin, 1976; Anderson y Bain, 1982). Sin embargo, unos pocos especialistas conocen las problemáticas taxonómicas-nomenclaturales que encierran. Por otra parte, la mayoría de las colecciones helmintológicas son pobres en cuanto a su representación, y escasos ejemplares se encuentran en buenas condiciones para estudios taxonómicos, con datos precisos de hospedadores (determinación específica e identificación de la colección dónde se halla depositado) y localidad de procedencia (georeferenciadas).

De esta manera, la información generada en el presente trabajo actualiza el conocimiento referido a Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae y permite realizar un importante aporte de material a las colecciones argentinas de referencia. Al mismo tiempo este estudio pretende conocer el espectro hospedatorio y distribución geográfica de las diferentes especies parásitas, considerando las características del ambiente que favorecen su instalación.

La información obtenida favorecerá el desarrollo de conceptos y modelos de biología evolutiva, ecología y biogeografía parasitaria permitiendo identificar en futuros estudios regiones de endemismo y áreas críticas (hot spots), elevando la importancia de los parásitos en el conocimiento y conservación de la biodiversidad global (Poulin y Morand, 2004).

Capítulo 2: METODOLOGÍA GENERAL

2.1. CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio comprende la región sudoriental de la Cuenca del Plata en la Argentina, aproximadamente entre los 26° y 35° S (Mapa 2.1.1). Políticamente, incluye el oriente de las provincias de Formosa, Chaco y Santa Fe, el norte de la provincia de Buenos Aires y la totalidad de las provincias de Misiones, Corrientes y Entre Ríos (Mapa 2.1.2).

La Cuenca del Plata es uno de los mayores sistemas fluviales de América del Sur, con un área de 3.1 millones de km²; comprende los principales sistemas de los ríos de la Plata, Paraná, Paraguay y Uruguay; e incluye territorios de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (Darrigran, 1997; Baschek y Hegglin, 2002). Se halla sometida a un complejo régimen hidrológico por la interacción de crecientes de distinto origen, tanto fluviales como inundaciones estacionales provocadas por los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, y las mareas y sudestadas características del Río de la Plata. Los principales ríos de la cuenca constituyen el eje fluvial más importante del sistema de humedales sudamericano, que tiene como componentes esenciales al complejo de los Esteros del Iberá y Ñembucú, las zonas ribereñas naturales del Delta del Paraná y del Río de la Plata; y como componente occidental al Chaco, más relacionado con los ríos Pilcomayo y Bermejo (Malvárez, 1993, 1999).

Una eco-región es un territorio geográficamente definido, con determinadas condiciones geomorfológicas y climáticas relativamente uniformes o recurrentes, caracterizado por una fisonomía vegetal de comunidades naturales y seminaturales que comparten especies dominantes y una dinámica indispensable para su persistencia a largo plazo (Burkart et al., 1999).

Seguidamente se caracterizan en forma sintética cada una de las siete eco-regiones comprendidas en la Cuenca del Plata argentina (Mapa 2.1.2, Fig. 2.1.1).

◆ **Chaco Húmedo:** el paisaje predominante es un mosaico de franjas de tierras altas, alternando con interfluvios bajos, de esteros y cañadas, con fisonomías de pastizal, sabana, palmares y pajonal. La concentración estacional de lluvias, los desbordes de los ríos, la escasa pendiente y los suelos arcillosos dan lugar a repetidas inundaciones. El clima es subtropical cálido; la temperatura media anual disminuye de norte a sur, desde 23° a 18° y las lluvias disminuyen de este a oeste (1300 -750 mm medios anuales).

- ◆ **Selva Paranaense:** (o Selva Atlántica Interior) conforma la selva subtropical húmeda que cubre las cuencas altas de los ríos Paraná y Uruguay. El relieve regional y el patrón de drenaje están dominados por una meseta basáltica que alcanza altitudes de 700 msnm en el noreste de Misiones. Los suelos rojos característicos son consecuencia de procesos de transformación del material basáltico. El clima es subtropical; la temperatura media anual es del orden de 20° C y las lluvias varían desde 1600 mm a 2000 mm anuales.
- ◆ **Campos y Malezales:** su paisaje predominante es el de extensos pastizales de llanura con relieve ondulado en el norte, mientras que en el sur la llanura es una planicie sedimentaria de escurrimiento lento, sin cauces definidos y con bañados que desaguan en los ríos Miriñay y Aguapey o directamente en el Uruguay. El clima es subtropical húmedo; con lluvias de alrededor de 1500 mm anuales, uniformes a lo largo del año.
- ◆ **Esteros del Iberá:** cubeta hidromórfica con pendiente general hacia el suroeste y otros esteros menores. Se reconocen diversos componentes del paisaje como lagunas, embalsados de vegetación flotante, esteros y bañados. Los suelos y los albardones son arenosos y con napa freática poco profunda. El clima es subtropical húmedo.
- ◆ **Espinal:** el paisaje predominante es el de llanura plana a suavemente ondulada, ocupada por bosques xeromórficos bajos, sabanas y pastizales, hoy convertidos en gran parte a la agricultura. Las características del suelo son variables. El clima es cálido y húmedo en el norte, templado y seco con déficit hídrico hacia el oeste y sur.
- ◆ **Pampa:** red hidrográfica con poco desarrollo, a excepción de los ríos pertenecientes a las áreas onduladas del norte y a las sierras del sur. El clima es templado y húmedo a sub-húmedo, con veranos cálidos; las lluvias varían desde 600 mm en el suroeste, hasta 1100 mm en el noreste y las temperaturas medias anuales varían de 15° C en el sur a 18° C en el norte.
- ◆ **Delta e Islas del Paraná:** comprende los valles de inundación de los trayectos medios e inferiores de los ríos Paraná y Paraguay. En el tramo austral incluye el delta de Paraná y el cauce del Río de la Plata. Puede ser considerada como azonal, debido a que sus rasgos no responden a los grandes factores continentales, como el clima y la geología de las zonas que atraviesa. Las lluvias ocasionan el desborde de los cauces de los ríos Paraná y Paraguay y la inundación de las islas vecinas. La presencia de grandes cuerpos de agua produce alta humedad y atenuada diferencia entre los extremos de temperatura diarios y estacionales.

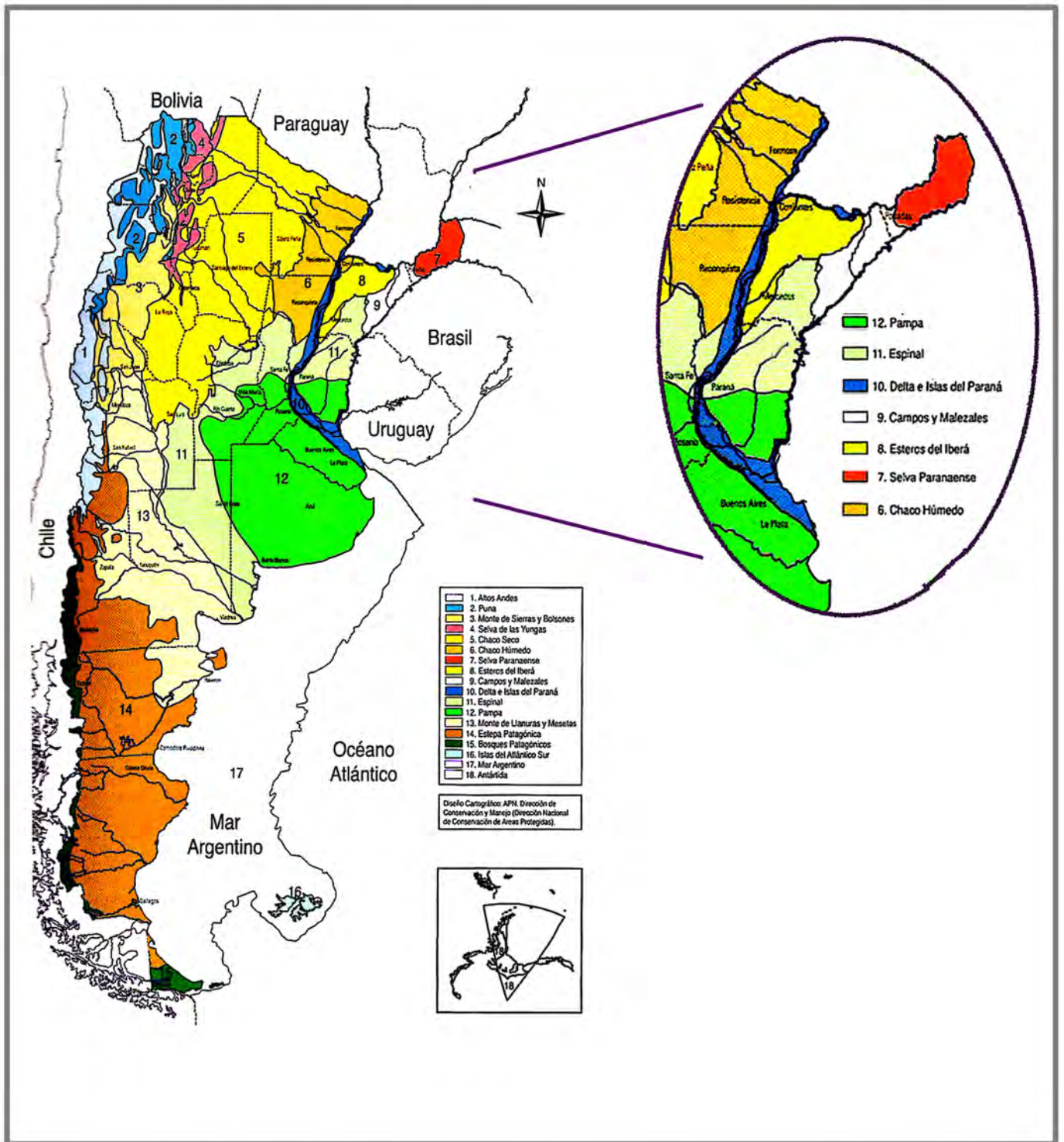
En el área de estudio, la presencia de corredores fluviales de los ríos Paraná y Uruguay ha favorecido la penetración de especies de “linaje subtropical”, “chaqueño” y “paranaense” y su coexistencia con otras provenientes de las llanuras templadas, pampeana y mesopotámica. De esta manera, coexisten distintas comunidades que conforman un ensamble propio de esta región (Malvárez, 1999).

Cuenca del Plata



Mapa 2.1.1. Cuenca del Plata, comprende los principales sistemas de los ríos del Plata, Paraná, Paraguay y Uruguay; e incluye territorios de la Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay.

Mapa de las Eco-regiones Argentinas



Mapa 2.1.2. El área de estudio comprende siete eco-regiones: Chaco Húmedo, Selva Paranaense, Campos y Malezales, Esteros del Iberá, Espinal, Pampa y Delta e Islas del Paraná. Geográficamente corresponde a parte de las provincias políticas de Formosa, Chaco, Santa Fe y Buenos Aires, y la totalidad de las provincias de Entre Ríos, Corrientes y Misiones.



Chaco Húmedo



Selva Paranaense



Campos y Malezales



Esteros del Iberá



Espinal



Pampa



Delta e Islas del Paraná

Figura 2.1.1. Eco-regiones representadas en la Cuenca del Plata argentina

2.2. CARACTERIZACIÓN DE LOS HOSPEDADORES: ROEDORES AKODONTINOS

En la actualidad los géneros *Akodon*, *Bibimys*, *Blarinomys*, *Brucepattersonius*, *Deltamys*, *Juscelinomys*, *Kunsia*, *Lenoxus*, *Necromys*, *Oxymycterus*, *Podoxymys*, *Scapteromys*, *Thalpomys* y *Thaptomys* se encuentran incluidos en la tribu Akodontini (D'Elía, 2003b; Musser y Carleton, 2005; D'Elía et al., 2007) (Anexo 1).

En Argentina, ésta es la tribu que presenta la mayor diversidad, con excepción de *Juscelinomys*, *Podoxymys* y *Thalpomys*, los restantes géneros presentan especies con poblaciones en el territorio argentino y, en particular, en el área de estudio (Galliari et al., 1996).

D'Elía (2003a) a partir del análisis de marcadores moleculares propone cinco divisiones informales dentro de Akodontini: 1) la División *Akodon* que incluye a *Akodon*, *Deltamys*, *Necromys*, *Thalpomys* y *Thaptomys*; 2) la División *Blarinomys* con *Blarinomys*, *Brucepattersonius* y *Lenoxus*; 3) la División *Oxymycterus* que contiene a *Oxymycterus* y *Juscelinomys*; 4) la División *Scapteromys* que incluye a *Scapteromys* y *Kunsia*; y 5) la División *Bibimys* que contiene sólo a *Bibimys*. La propuesta filogenética generada por D'Elía (2003a) resulta de fundamental importancia tanto por contribuir sustancialmente a la elucidación de la historia evolutiva de los roedores sigmodontinos, como por asistir a otras disciplinas que necesitan esta base para sus investigaciones.

En el Mapa 2.2.1 se muestran todas las especies de roedores akodontinos presentes en el área de estudio, indicándose con un asterisco (*) aquellas que no fueron incluidas en este trabajo por carencia de ejemplares. En la Figura 2.2.1 se brindan fotos de algunas de las especies.

A continuación se detallan la distribución geográfica y principales características ecológicas de las 13 especies de akodontinos estudiadas (Redford y Eisenberg, 1992; Musser y Carleton, 2005; Pardiñas et al, 2006).

⊕ ***Akodon azarae* (Fischer, 1829):** es la especie mejor representada en el área de estudio, encontrándose en todas las ecoregiones, excepto en la Selva Paranaense. Frecuenta áreas abiertas, tales como montes de espinales, pastizales altos y humedales y agrosistemas. Su alimentación se basa en artrópodos y vegetales.

⊕ ***Akodon montensis* Thomas, 1913:** se distribuye principalmente en la Selva Paranaense, aunque ocasionalmente puede ser encontrada en el Chaco Húmedo, Campos y Malezales y

Esteros del Iberá. Frecuenta selvas y ecotonos de bosques. Se alimenta principalmente de artrópodos.

✦ ***Akodon philipmyersi* Pardiñas, D'Elía, Cirignoli et Suarez, 2005:** especie endémica de los campos del sur de Misiones. Frecuenta áreas de pastizales dentro de Campos y Malezales. Es una de las especies de mamíferos más recientemente descritas. No hay registros sobre su alimentación.

“*Akodon*” *serrensis* Thomas, 1902: es una especie pobremente conocida y se halla únicamente en la Selva Paranaense. Sólo se han obtenido recientemente dos ejemplares de áreas selváticas. Análisis filogenéticos basados en evidencia molecular sugieren la exclusión de esta especie del género *Akodon* (D'Elía, 2003a). Pardiñas et al. (2003) han discutido en detalle la probable ubicación taxonómica de esta forma, cuya resolución depende de la obtención de nuevos ejemplares.

✦ ***Bibimys chacoensis* (Shamel, 1931):** se encuentra en el noreste de país, en las ecoregiones Chaco Húmedo, Selva Paranaense, Campos y Malezales. Esta especie es conocida por pocos ejemplares de localidades aisladas en pastizales periselváticos de la región oriental chaqueña y del centro-sur de Misiones. Su dieta es desconocida.

✦ ***Brucepattersonius* sp.:** se distribuye únicamente en la Selva Paranaense. No hay registros sobre su alimentación. Su identificación específica es actualmente compleja y sería deseable que el estatus de las poblaciones misioneras fuera re-evaluado mediante el estudio integral de una mayor cantidad de ejemplares y caracteres (véase Pardiñas et al., 2006).

✦ ***Deltamys kempii* Thomas, 1917:** se distribuye en el Delta e Islas del Paraná y Pampa. Esta especie es poco conocida en Argentina, restringida al sector isleño y ribereño del delta del Paraná y selva marginal. Frecuentan bordes de humedales, campos inundados, pajonales y cañaverales. Es probablemente fosorial y principalmente insectívora (González y Pardiñas, 2002; D'Elía et al., 2003, Teta et al., 2007).

✦ ***Necromys benefactus* (Thomas, 1919):** se encuentra en el Chaco seco, Espinal y Pampa. Frecuenta pastizales abiertos y campos húmedos. Aunque se han hallado artrópodos como parte de su dieta, la misma se compone principalmente de semillas.

✦ ***Necromys temchuki* (Massoia, 1982):** se distribuye en el Chaco Húmedo, Selva Paranaense, Campos y Malezales. Frecuenta pastizales abiertos y campos húmedos. Dieta desconocida.

Estudios actualmente en desarrollo, que incluyen análisis filogenéticos y de variación morfológica (D'Elía et al., en prensa), sugieren que *N. temchuki* y *N. benefactus* posiblemente sean sinónimos de *N. lasiurus*. Hasta tanto esta propuesta sea fundada in extenso, aquí ambas especies serán tratadas como plenas.

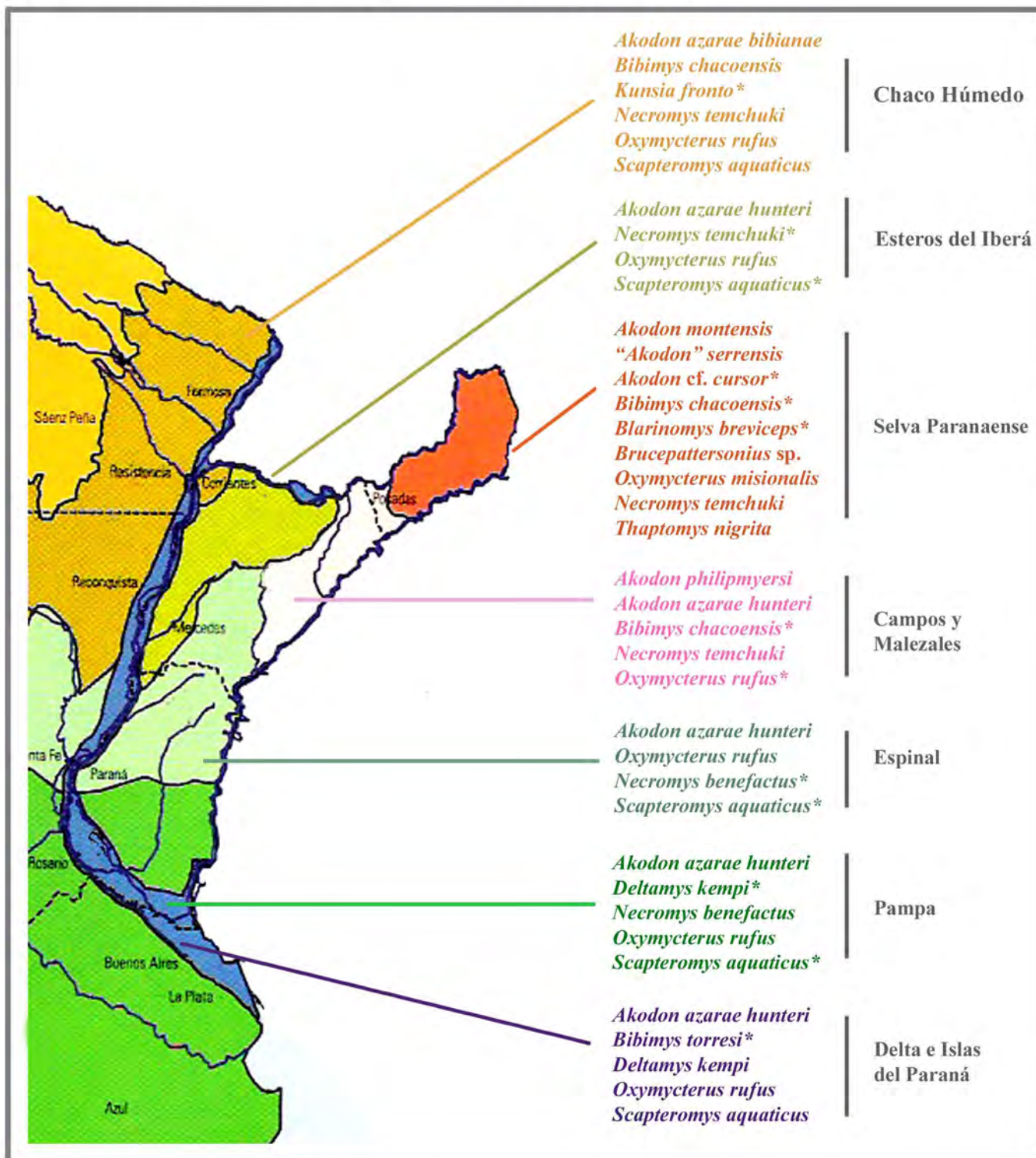
⊕ ***Oxymycterus misionalis* Sanborn, 1931:** es una especie endémica y poco abundante de la Selva Paranaense. Frecuenta el sotobosque, bordes de caminos y “picadas” (Massoia, 1980; Crespo, 1982). Es principalmente insectívora.

⊕ ***Oxymycterus rufus* (Fischer, 1814):** se encuentra en Esteros del Iberá, Espinal, Pampa, Delta e Islas del Paraná, y minoritariamente en Chaco Húmedo (norte de Corrientes). Frecuenta pastizales húmedos y áreas cubiertas de arbustos. Insectívora, principalmente mirmecófaga y ocasionalmente se alimenta de restos de animales.

⊕ ***Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920:** se distribuye en Esteros del Iberá, Espinal, Pampa, Chaco Húmedo y Delta e Islas del Paraná. Frecuenta suelos anegadizos, con vegetación semi-acuática en los bordes de arroyos y ríos (Massoia y Fornes, 1964). Con hábitos semiacuáticos, polífaga, aunque con marcada predilección por los oligoquetos.

⊕ ***Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829):** se halla únicamente en la Selva Paranaense. Vive en túneles, debajo de troncos y hojarasca y frecuenta selvas húmedas. No hay registros sobre su alimentación que posiblemente es animalívora e incluya hongos.

Akodontinos distribuídos en la Cuenca del Plata argentina



Mapa 2.2.1. Especies de akodontinos presentes en cada ecoregión del área de estudio. Las especies o aquellas poblaciones según eco-regiones que no fueron estudiadas se indican con asterisco (*).



Akodon azarae



Brucepattersonius sp.



Deltamys kempi



Necromys temchuki



Oxymycterus misionalis



Oxymycterus rufus



Scapteromys aquaticus



Thaptomys nigrita

Figura 2.2.1. Algunas de las especies de akodontinos estudiados.

2.3. TOMA DE MUESTRAS Y PROCESAMIENTO DE LOS HOSPEDADORES

Un total de 825 roedores akodontinos pertenecientes a 8 géneros y 13 especies fueron prospectados. Estos roedores procedieron de 41 localidades, representantes de 7 eco-regiones y 8 provincias (Tabla 2.3.1, Mapa 2.2.1).

Este estudio se inició sobre la base de roedores akodontinos capturados entre 1993 y 2004. Complementariamente, entre 2005 y 2007 se llevaron a cabo capturas en nuevas localidades (Anexo 2).

Para la realización de los muestreos se contó con los permisos pertinentes. Desde el punto de vista de conservación, la extracción del número limitado de ejemplares tuvo un efecto nulo sobre la estructuración de las poblaciones.

Los roedores fueron capturados mediante el uso de trampas de captura viva tipo jaulas de 8x15x8 cm y de 15x15x30 cm y trampas Sherman bajo normas de bioseguridad (Fig. 2.3.1). Los cebos consistieron en grasa animal, mantecol, avena arrollada y chocolate embebido en algodón o pan, o envuelto en papel.

Los ejemplares obtenidos fueron sacrificados bajo procedimientos de manejo animal incruento aprobado por pautas internacionales¹, procesados según protocolo estándar (incluyendo mediciones, sexado, pesado, registro de condición reproductiva, características del ambiente, preparación de pieles y esqueletos, resguardo de muestras de tejidos para estudios moleculares) y conservados en formol 10 % o alcohol 96%. En la mayoría de los casos las vísceras fueron extraídas en el campo y fijadas en formol al 10% o en alcohol al 96% para realizar luego la prospección helmintológica en el laboratorio (Fig. 2.3.1).

Los roedores fueron identificados en su mayoría por Ulyses Pardiñas y, subsidiariamente, por Carlos Galliari, Sebastián Cirignoli y Mariano Merino.

Los especímenes fueron depositados en colecciones de referencia: Colección de Mastozoología del Museo de La Plata, La Plata (MLP), Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn (CNP) y Colección del Instituto de Limnología de La Plata "Raúl Ringuelet", Florencio Varela (ILPLA).

Algunos ejemplares se mencionan con los números de campo, se indica a continuación la colección en la cual se encuentran a la espera de recibir el correspondiente número de colección:

¹ **Animal Care y Use Committee. 1998.** Guidelines for the capture, handling, and care of mammals as approved by the American Society of Mammalogists. *Journal of Mammalogy*, 79:1416--1431.

UP=catálogo de campo de Ulyses Pardiñas (CNP).

LTU=catálogo de campo del proyecto “Roedores sigmodontinos de Argentina: clarificación taxonómica, nomenclatural y sistemática a partir de series topotípicas” (CNP).

SD=catálogo de campo de Sebastián Cirignoli (CNP).

JN=catálogo de campo de Juliana Notarnicola (MLP y CNP).

2.4. RECOLECCIÓN, TRATAMIENTO Y ESTUDIO DE LOS NEMATODES

Para su estudio las vísceras fueron separadas en pulmones, corazón, estómago, intestino delgado (dividido en dos partes), intestino grueso, ciego, riñones y glándulas anexas. Los órganos extraídos fueron colocados en cápsulas de Petri y analizados bajo microscopio binocular estereoscópico (Leica MZ6) (Fig 2.3.1).

Los parásitos fueron colectados y conservados en alcohol 70%. Algunos especímenes se fijaron en alcohol 100% para la realización de estudios moleculares.

El número de parásitos de cada localización fue contabilizado durante la prospección. Para su identificación, los nematodos colectados fueron aclarados en alcohol glicerinado o lactofenol y observados al microscopio óptico (MO) (Olympus BX51). Se realizaron dibujos con cámara clara y las medidas fueron tomadas sobre los mismos o desde el microscopio a través del empleo de ocular micrométrico.

Algunos ejemplares fueron deshidratados y tratados con la técnica de punto crítico para su estudio al microscopio electrónico de barrido (MEB) (Jeol JNMT 100® y Jeol JSMT 6360 LV®) (Fig 2.3.1, Anexo 3)

Los ejemplares estudiados fueron depositados en la Colección Helmintológica del Museo de La Plata, La Plata (CHMLP).

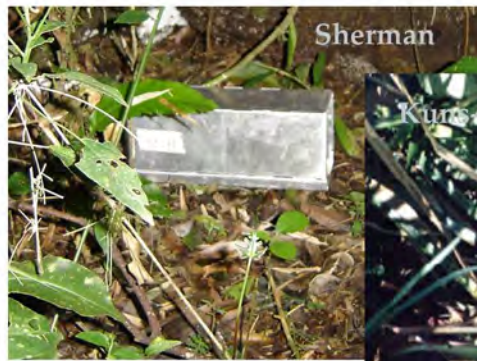
Esta investigación sigue las últimas clasificaciones propuestas para nematodos, y reconoce a Oxyuridae en Oxyuroidea y a Capillariidae y Trichuridae en Trichinelloidea (Moravec, 2001; Morand et al., 2006b).

La identificación de los diferentes taxones se realizó siguiendo las claves de Petter y Quentin (1976) y Anderson y Bain (1982) y trabajos taxonómicos específicos para cada grupo de Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae.

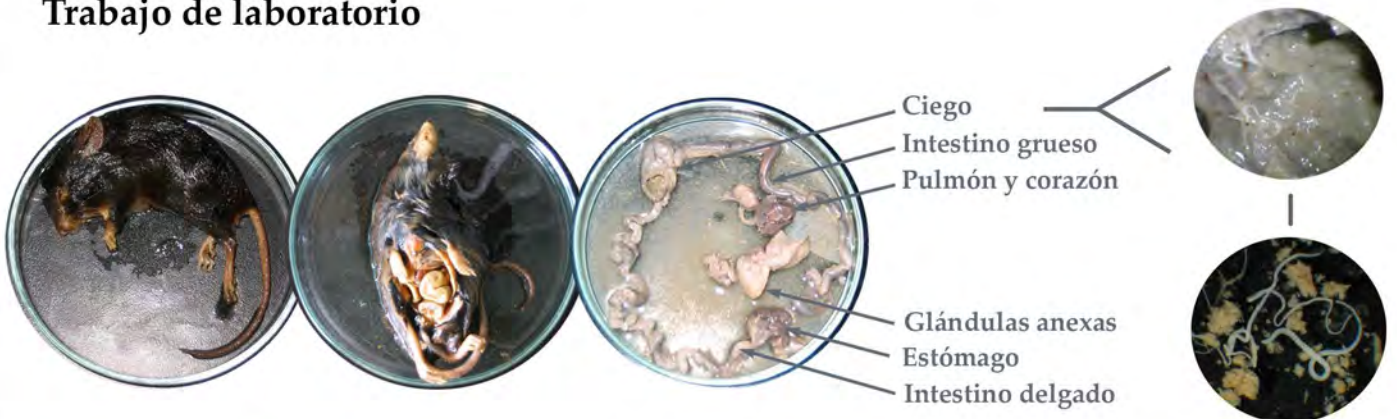
Las medidas de cada taxón incluyen la media y el desvío estándar seguido del rango entre paréntesis. En los casos de las nuevas especies las medidas de holotipo y alotipo son mencionadas al comienzo. Para Oxyuridae las medidas son dadas en micrómetros, excepto cuando se indica (mm), mientras que para Trichuridae y Capillariidae se expresan siempre

en milímetros. Se provee además para cada descripción un resumen taxonómico: distribución hospedatoria y geográfica, sitio de infección, n° de individuos medidos y material depositado.

Trabajo de campo



Trabajo de laboratorio



Estudio al microscopio óptico



Estudio al microscopio electrónico de barrido

Figura 2.3.1. Obtención de hospedadores, recolección y tratamiento de los nematodes

Tabla 2.3.1. Roedores akodontinos prospectados.

Localidad (incluyendo departamento/partido y provincia)	Coordenadas	Hospedador	N
CHACO HUMEDO: provincias de Chaco, Formosa y Corrientes			
Selvas del Río de Oro, Dto. Libertador General San Martín, Chaco	26°47'16"S, 58°57'24"O	<i>Akodon azarae bibiana</i>	1
		<i>Scapteromys aquaticus</i>	2
Cancha Larga, Dto. Bermejo, Chaco	27°04' S, 58°43' O	<i>Bibimys chacoensis</i>	1
17 km O-SO de Colonia Villafañe, Dto. Pirané, Formosa	26°12'57"S, 59°15'38"O	<i>Akodon azarae bibiana</i>	5
		<i>Necomys temchuki</i>	13
		<i>Scapteromys aquaticus</i>	3
Margen izquierda río Bermejo, confluencia con el arroyo Correntoso, Dto. Pirané, Formosa	26°19'45"S, 59°06'43"O	<i>Akodon azarae bibiana</i>	13
Finca La Adelita, Laguna Paiva, Dto. Capital, Corrientes	27°28'42"S, 58°44'40"O	<i>Necomys temchuki</i>	4
		<i>Oxymycterus rufus</i>	1
Estación Biológica Corrientes, Dto. Capital, Corrientes	27°33'01"S, 58°40'42"O	<i>Akodon azarae bibiana</i>	2
		<i>Necomys temchuki</i>	1
		<i>Oxymycterus rufus</i>	4
Subtotal			50
SELVA PARANAENSE: provincia de Misiones			
Puerto Península, Dto. Iguazú, Misiones	25°40' S, 54°38' O	<i>Akodon montensis</i>	8
Balneario Municipal de Aristóbulo del Valle sobre el arroyo Cuña Pirú, 10 km al NNO de Aristóbulo del Valle, Dto. Caingúas, Misiones	27°05'17"S, 54°57'09"O	<i>Akodon montensis</i>	86
		<i>Brucepattersonius</i> sp.	7
		<i>Oxymycterus misionalis</i>	8
		<i>Necomys temchuki</i>	3
		<i>Thaptomys nigrita</i>	15
Club de Pesca A° Pararay-Guazu, Caraguatay, Dto. Montecarlo, Misiones	26°40'32"S, 54°48'51"O	<i>Akodon montensis</i>	10
2 km aguas abajo desembocadura del A° Pararay-Guazú, Caraguatay, Dto. Montecarlo, Misiones	26°40'39"S, 54°50'08"O	<i>Akodon montensis</i>	7
		<i>Thaptomys nigrita</i>	3
Arroyo Salamanca, Reserva Natural Solar del Che, Caraguatay, Dto. Montecarlo, Misiones	26°36'53"S, 54°46'51"O	<i>Akodon montensis</i>	4
		<i>Thaptomys nigrita</i>	1
Salto El Paraíso, A° Paraíso, Dto. Guaraní, Misiones	27°13'49"S, 54°02'24"O	<i>Akodon montensis</i>	4
		<i>Brucepattersonius</i> sp.	1
6 km NE A° Paraíso sobre RP 2, Dto. Guaraní, Misiones	27°12'47"S, 54°01'59"O	<i>Akodon montensis</i>	5
		<i>Akodon serrensis</i>	1
		<i>Brucepattersonius</i> sp.	1
Posada "Las Malvinas", RP 2 km. 4, Dto. Guaraní, Misiones	27°14'17"S, 54°01'10"O	<i>Akodon montensis</i>	2
		<i>Thaptomys nigrita</i>	1
Subtotal			167

Localidad (incluyendo departamento/partido y provincia)	Coordenadas	Hospedador	N
CAMPOS Y MALEZALES: provincias de Misiones y Corrientes			
Estancia Santa Inés RP 105 km 10, Dto. Capital, Misiones	27°31'32"S, 55°52'19"O	<i>Akodon philipmyersi</i>	2
		<i>Necromys temchuki</i>	2
Estación Experimental del INTA Villa Miguel Lanas, Dto. Capital, Misiones	07°25'53"S, 55°53'43"O	<i>Necromys temchuki</i>	9
Paraje Atalaya, Dto Santo Tomé, Corrientes	28°30'05"S, 56°02'04"O	<i>Akodon azarae</i>	2
Subtotal			15
ESTEROS DEL IBERÁ: provincia de Corrientes			
Estancia San Juan Poriahú, Dto. San Miguel, Corrientes	27°42'06"S, 57°12'14"O	<i>Akodon azarae</i>	2
		<i>Oxymycterus rufus</i>	9
Subtotal			11
ESPINAL: provincias de Corrientes y Entre Ríos			
A° Feliciano, Dto. Feliciano, Entre Ríos	30°22' S, 58°45' O	<i>Akodon azarae</i>	4
Villa Elisa, Dto. de Colón, Entre Ríos	32°08' S, 58°24' O	<i>Akodon azarae</i>	24
Puente Yunque, Dto. Esquina, Corrientes	29°09' S, 59°15' O	<i>Oxymycterus rufus</i>	2
Subtotal			30
PAMPA: provincias de Buenos Aires, Entre Ríos y Santa Fe			
Costa Rio Uruguay, Dto. Colón, Entre Ríos	32°04'16"S, 58°10'23"O	<i>Oxymycterus rufus</i>	4
A° Caraballo, Dto. Colón, Entre Ríos	32°05'06"S, 58°10'30"O	<i>Akodon azarae</i>	4
		<i>Oxymycterus rufus</i>	3
J.B. Molina, Dto. Constitución, Santa Fe	33°29' S, 60°57' O	<i>Akodon azarae</i>	1
Máximo Paz, Dto. Costitución, Santa Fe	33°29' S, 60°57' O	<i>Akodon azarae</i>	1
Maciel, Dto. San Jerónimo, Santa Fe	32°28' S, 60°53' O	<i>Akodon azarae</i>	1
		<i>Necromys benefactus</i>	2
Oliveros, Dto. Iriondo, Santa Fe	32°34' S, 60°51' O	<i>Akodon azarae</i>	1
		<i>Necromys benefactus</i>	4
Uranga, Dto. Rosario, Santa Fe	33°16' S, 60°42' O	<i>Necromys benefactus</i>	23
Cerro de la Gloria, Pdo. de Catelli, Buenos Aires	36°06' S; 57°46' O	<i>Akodon azarae</i>	38
Rojas, Pdo. de Rojas, Buenos Aires	34°11' S, 60°44' O	<i>Akodon azarae</i>	6
		<i>Necromys benefactus</i>	8
Pergamino, Pdo. de Pergamino, Buenos Aires	33°53' S, 60°34' O	<i>Akodon azarae</i>	5
		<i>Necromys benefactus</i>	17
San Nicolás, Pdo. de San Nicolás de los Arroyos, Buenos Aires	33°19' S, 60°13' O	<i>Akodon azarae</i>	2
Subtotal			120

Localidad (incluyendo departamento/partido y provincia)	Coordenadas	Hospedador	N
DELTA E ISLAS DEL PARANA: provincia de Buenos Aires y Entre Ríos			
Reserva Natural de Hudson, Pdo. de Berazategui, Buenos Aires	34°45´S; 58°06´O	<i>Akodon azarae</i>	7
		<i>Deltamys kempfi</i>	1
		<i>Oxymycterus rufus</i>	31
		<i>Scapteromys aquaticus</i>	11
Reserva Selva Marginal de Punta Lara, Pdo. de Ensenada, Buenos Aires	34°47´S; 58°01´O	<i>Akodon azarae</i>	6
		<i>Deltamys kempfi</i>	1
		<i>Oxymycterus rufus</i>	26
		<i>Scapteromys aquaticus</i>	8
Balneario Bagliardi, Pdo. de Berisso, Buenos Aires	34°54´S; 57°48´O	<i>Akodon azarae</i>	2
		<i>Deltamys kempfi</i>	2
		<i>Oxymycterus rufus</i>	1
		<i>Scapteromys aquaticus</i>	38
Palo Blanco, Pdo. de Berisso, Buenos Aires	34°53´S; 57°50´O	<i>Scapteromys aquaticus</i>	35
La Balandra, Pdo. de Berisso, Buenos Aires	34°56´S; 57°42´O	<i>Akodon azarae</i>	22
		<i>Deltamys kempfi</i>	6
		<i>Oxymycterus rufus</i>	81
		<i>Scapteromys aquaticus</i>	50
Punta Indio, Pdo. de Punta Piedras, Buenos Aires	35°16´S, 57°15´O	<i>Akodon azarae</i>	11
Zárate, Pdo. de Campana, Buenos Aires	34°10´S, 58°55´O	<i>Akodon azarae</i>	11
Reserva Natural de Otamendi, Pdo. de Campana, Buenos Aires	34°09´S; 58°57´O	<i>Akodon azarae</i>	35
		<i>Oxymycterus rufus</i>	39
		<i>Scapteromys aquaticus</i>	4
Reserva Costanera sur, Ciudad autónoma de Buenos Aires, Buenos Aires	34°36´S, 58°27´O	<i>Deltamys kempfi</i>	4
Subtotal			432
Total general			825

Capítulo 3: RESULTADOS

En los roedores Akodontini analizados se hallaron 10 especies de nematodos de las familias objeto de estudio. Tres especies de Oxyuridae y dos de Trichuridae fueron colectados del ciego, y cinco especies de Capillaridae se obtuvieron del estómago, intestino, vejiga y riñón.

En este capítulo se dan a conocer siete nuevas especies y se redesciben otras tres. Algunos de estos resultados fueron publicados en el transcurso de la presente investigación.

Se analizan y discuten los caracteres diagnósticos de cada familia y se provee una clave para la identificación de las especies.

Además, se evalúa la sistemática de cada grupo y se sugieren nuevas hipótesis clasificatorias.

NEMATODES OXYURIDAE

Esta familia parasita principalmente mamíferos, aunque también se halla en invertebrados, anfibios y aves. Se han realizado numerosos estudios sobre especies de la subfamilia Syphaciinae Railliet, 1916, la cual se encuentra en roedores y lagomorfos (Hugot, 1988, 1990).

En América se han reportado nueve géneros de Syphaciinae representantes de cuatro tribus diferentes (Passaluriini, Protozoophagini, Hilgertiini, Syphaciini) (Quentin, 1971; Hugot, 1981, 1988; Jiménez Ruiz y Gardner, 2003) (Anexo 4). En Argentina fueron registradas cinco especies en cuatro familias de roedores; *Helminthoxys caudatus* Freitas, Lent et Almeida, 1937 parásita de *Microcavia australis* (Geoffroy et d'Orbigny, 1833), *H. effilatus* Schuurmans-Stekhoven, 1951 parásita de *Lagidium viscacia* (Molina, 1907), *H. gigantea* (Quentin, Courtin et Fortecilla, 1975) parásita de *Octodon "bridgesi"* Waterhouse, 1845; *Wellcomia dolichotis* Sutton et Hugot, 1987 parásita de *Dolichotis patagonum* (Zimmermann, 1780) y *Syphacia oryzomae* Sutton, 1978 parásita de *Oligoryzomys* sp. (Sutton, 1978; Hugot y Sutton, 1989; Sutton y Hugot, 1993). De estas especies sólo la última parasita a un roedor sigmodontino (Sutton, 1978).

Todos los nematodes Syphaciinae hallados en roedores sigmodontinos pertenecen a la tribu Syphaciini Railliet, 1916. Hasta el momento, se encontraron 12 especies comprendidas en dos géneros: *Syphacia* (*Syphacia*) *venteli* Travassos, 1937; *S. (Sy.) samorodini* Erickson, 1938; *S. (Sy.) alata* Quentin, 1968; *S. (Seuratoxyuris) criceti* Quentin, 1969; *S. (Se.) megadeiros* Quentin, 1969; *S. (Se.) sigmodoni* Quentin et Kinsella, 1972; *S. (Se.) oryzomyos* Quentin et Kinsella, 1972; *S. (Se.) phyllotios* Quentin, Babero et Cattán, 1979; *S. (Sy.) odilbainae* Hugot et Quentin, 1985; *S. (Se.) evaginata* Hugot et Quentin, 1985; *Caroloxyrus boliviensis* Jiménez Ruiz et Gardner, 2003 y la especie mencionada anteriormente para la Argentina, *S. oryzomae* (Travassos, 1937; Quentin, 1968, 1969, Quentin y Kinsella, 1972; Sutton, 1978; Quentin et al., 1979; Hugot y Quentin, 1985; Hugot, 1988; Jiménez Ruiz y Gardner, 2003) (Anexo 4).

En el presente estudio los nematodes Oxyuridae hallados en los roedores Akodontini de la Cuenca del Plata, pertenecieron a la tribu Syphaciini y a los géneros *Syphacia* Seurat, 1916 y *Caroloxyrus* Jiménez Ruiz et Gardner, 2003.

El género *Syphacia* comprende alrededor de 70 especies que parasitan roedores Cricetidae, Muridae y Sciuridae, mientras que el género *Caroloxyluris* es monotípico y parasita dos especies de roedores sigmodontinos.

Los nematodos Syphaciinae son cortos y aguzados. Presentan una boca rodeada por tres labios y un esófago con bulbo bien diferenciado. El macho tiene espícula simple, gubernáculo con un gancho accesorio y mamelones ventrales. La hembra tiene cola larga y aguzada. Los huevos son elipsoides con opérculos de dimensión variable. Existen grandes diferencias de tamaño entre los machos y las hembras (Yamaguti, 1961; Anderson, 2000).

3.1. TAXONOMÍA

Syphacia alata Quentin, 1968

● Redescripción

Figura 3.1.1 (A-U)

General

Cutícula con estriaciones transversales finas, alternadas con depresiones longitudinales de poca profundidad que comienzan inmediatamente después del cuello cuticular. Plato cefálico redondeado en el macho y alargado lateralmente en la hembra. Papilas submedianas y ánfidos no observados en vista apical. Placa porosa situada inmediatamente por debajo del ánfido (Fig. N). Distancia entre ánfidos (diámetro lateral del plato cefálico) 39-45 en el macho y 66-90 en la hembra (Figs. O, P). Labios no delimitados y boca tri-radiada. Deiridos ausentes. Hembra con alas cervicales (Figs H, S). Alas laterales ausentes. Pliegue cuticular lateral en la hembra (Fig. T). Poro excretor con borde grueso festoneado, posterior a la unión esofágico-intestinal (Figs. C, I). Macho con tres mamelones ventrales equidistantes (Figs. A, D). Gancho accesorio del gubernáculo totalmente ornamentado (Figs. E, Q, R). Tres pares de papilas caudales pedunculadas: 1 par pre-cloacal, 1 par ad-cloacal, y 1 par post-cloacal grande, localizados lateralmente (Figs. F, R).

Macho (n=40)

Largo del cuerpo 1.16 ± 0.10 (0.85-1.57) mm y ancho del cuerpo 140 ± 30 (87-210) (Fig. A). Largo total del esófago 243 ± 56 (133-327), largo del bulbo esofágico 68 ± 16 (27-100) (Fig. B). Distancia del anillo nervioso y poro excretor al extremo anterior 82 ± 20 (37-125) y 350 ± 60 (270-470), respectivamente (Fig. C). Longitud del primer mamelón 60 ± 14 (31-87); del

segundo mamelón 57 ± 13 (31-87) y del tercer mamelón 69 ± 17 (31-93) (Fig. D). Distancia de los bordes anteriores de cada mamelón al extremo anterior 474 ± 91 (300-630); 587 ± 112 (360-760) y 735 ± 138 (500-1000), respectivamente. Distancia entre el borde anterior del primer mamelón y el borde anterior del segundo mamelón 120 ± 41 (40-220); distancia entre el borde anterior del segundo mamelón y el borde anterior del tercer mamelón 150 ± 45 (100-300) (Fig. A). Largo de la espícula 76 ± 6 (70-95). Largo del gubernáculo 35 ± 3 (30-45). Ancho del gubernáculo 9.7 ± 8 (7.6-10.4). Dimensiones del gancho accesorio del gubernáculo 12 ± 4 (10-13) \times 7 ± 4 (6-10) (Figs. E, Q, R). Largo de la cola 197 ± 30 (130-250), y punta caudal 162 ± 26 (120-240) (Figs. F, R). Largo total del cuerpo/largo de la cola 6.06 ± 1.35 (3.6-10). Largo total del cuerpo/largo del esófago 4.96 ± 0.66 (3.6-5.2). Largo total del cuerpo/ancho del cuerpo 8.5 ± 2.2 (4.85-12.5). Largo total del cuerpo/largo de la espícula 15.85 ± 2.7 (10.6-20.4). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 3.4 ± 0.38 (2.7-4.3).

Hembra (n=40)

Largo del cuerpo 6.12 ± 0.8 (4.5-7.7) mm y ancho del cuerpo 223 ± 70 (125-370) (Fig. G). Alas cervicales bien desarrolladas, comienzan aproximadamente a 59 ± 6 (50-66) del extremo apical, con 499 ± 60 (400-625) de largo y 38 ± 4 (40-45) de ancho (Figs. H, S). Pliegue cuticular lateral extendido hasta aproximadamente la mitad del cuerpo (Figs. T, U). Largo total del esófago 490 ± 40 (416-595), largo del bulbo esofágico 134 ± 21 (90-190) (Fig. H). Distancia de anillo nervioso, poro excretor y vulva al extremo apical 139 ± 19 (93-187), 628 ± 70 (500-900) y 913 ± 118 (630-1180), respectivamente (Figs. G, H, I). Vulva no protrusiva (Figs. J, K). Largo de la cola 897 ± 136 (680-1300) (Figs. L, U). Huevos elípticos y operculados 95 ± 8 (75-106) \times 28 ± 3 (20-31) (Fig. M). Largo total del cuerpo/largo de la cola 6.96 ± 0.94 (4.07-8.8). Largo total/largo del esófago 12.52 ± 1.9 (9.01-15.7). Largo total del cuerpo/ancho del cuerpo 29.44 ± 7.7 (18.53-42.62). Largo total del cuerpo/distancia de la vulva al extremo apical 6.83 ± 1.09 (4.55-8.85). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 9.89 ± 1.47 (5.9-12.42).

● Resumen taxonómico

Hospedador tipo: *Necromys lasiurus* (Lund, 1840) (Sigmodontinae: Akodontini) (ver Quentin, 1968).

Otros hospedadores: *Oligoryzomys nigripes* Olfers, 1818 y *Sigmodontomys alfari* (Allen, 1897) (ver Quentin, 1968, 1969).

Nuevos hospedadores: *Necromys temchuki* (Massoia, 1982) (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: CNP 561; UP 218, 234, 236, 238 (Formosa), LTU 327 (Misiones) y LTU 421, 427, 443 (Corrientes). *Necromys benefactus* (Thomas, 1919) (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: MLP 1.I.03.29, 1.I.03.30, 1.I.03.32, 1.I.03.33, 1.I.03.48 (Sta. Fe) y MLP 1.I.03.43, 1.I.03.47, 1.I.03.51, 1.I.03.52, 1.I.03.55 (Buenos Aires.). *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829) (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: LTU 356, JN 85, 481, 429, 542, 584, 596 (Misiones).

Localidad tipo: Pernambuco, Brasil (ver Quentin, 1968).

Nuevas localidades: 17 km O-SO de Colonia Villafañe (26°12'57" S; 59°15'38" O-Departamento Pirané) Formosa, Argentina. Balneario Municipal de Aristóbulo del Valle sobre el arroyo Cuña Pirú, 10 km al NNO de Aristóbulo del Valle (27°05'17" S, 54°57'09" O-Departamento Cainguaés), Estación Experimental del INTA Villa Miguel Lanús (27°25'53" S, 55°53'43" O-Departamento Capital), 2 km aguas abajo desembocadura del A° Parana-Guazú, Caraguatay (26°40'39" S, 54°50'08" O-Departamento Montecarlo), Misiones, Argentina. Finca La Adelita, Laguna Paiva (27°28'42" S, 58°44'40" O-Departamento Capital), Corrientes, Argentina. Oliveros (32°34' S, 60°51' O-Departamento Belgrano), Uranga (33°16' S, 60°42' O-Departamento Rosario), Maciel (32°28' S, 60°53' O-Departamento San Jerónimo), Santa Fe, Argentina. Pergamino (33°53' S, 60°34' O-Partido de Pergamino), Rojas (34°11' S, 60°44' O-Partido de Rojas), Buenos Aires, Argentina.

Sítio de infección: ciego.

Especímenes estudiados: 40 machos y 40 hembras (MO)-10 machos y 10 hembras (MEB).

● Diagnósis

Syphacia alata se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: plato cefálico redondeado en el macho y alargado lateralmente en la hembra, tres labios no delimitados y reducidos, y ánfidos dispuestos a cada lado del plato, próximos a las papilas cefálicas; alas cervicales bien desarrolladas en la hembra (comienzan 50-66 µm del extremo anterior) y ausentes en el macho; alas laterales ausentes; hembra con un pliegue cuticular que se extiende hasta la mitad del cuerpo; tres mamelones cuticulares equidistantes; espícula y gubernáculo simple, gancho accesorio del gubernáculo totalmente ornamentado; vulva no protrusiva.

Entre las especies de *Syphacia* que parasitan a roedores sigmodontinos, *S. alata* puede ser distinguida de *S. criceti*, *S. megadeiros*, *S. sigmodoni*, *S. oryzomyos*, *S. phyllotios*, *S. evaginata* y

S. odilbainae por la ausencia de deiridos. La presencia de alas bien desarrolladas en la hembra diferencia a *S. alata* de todas las especies con excepción de *S. sigmodoni* (Quentin, 1969; Quentin y Kinsella, 1972; Quentin et al., 1979; Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

La presencia de ornamentación en el gancho accesorio del gubernáculo distingue a *S. alata* de *S. venteli* y *S. odilbainae* que carecen de ornamentación (Travassos, 1937; Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

Syphacia alata tiene una espícula más corta que aquellas de *S. criceti* y *S. oryzomyos*. El largo de la cola del macho de *S. alata* es similar al de *S. venteli* y claramente mayor que en las restantes especies. Por otro lado, *S. venteli*, *S. sigmodoni* y *S. odilbainae* pueden ser diferenciadas de *S. alata* por tener colas más cortas en las hembras (Travassos, 1937; Quentin, 1969; Quentin y Kinsella, 1972; Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

● Comentarios

La presente redescrición se basó en un gran número de especímenes procedentes de tres especies hospedadoras (*Necromys temchuki*, *N. benefactus* y *Thaptomys nigrita*) y 10 localidades pertenecientes a cinco provincias (Formosa, Misiones, Corrientes, Santa Fe y Buenos Aires), ampliándose la distribución hospedatoria y geográfica de *S. alata* y dándose a conocer nuevas ilustraciones y fotos al MEB, que amplían su descripción original.

Los especímenes colectados en los hospedadores de los géneros *Necromys* y *Thaptomys* mostraron diferencias morfométricas mínimas, así como también en la forma del gancho accesorio del gubernáculo. Por el momento, esta variación se considera intra-específica.

Syphacia carlitosi Robles et Navone, 2007

● Descripción

Figura 3.1.2 (A-U)

General

Cutícula con estriaciones transversales finas, alternadas con depresiones longitudinales de poca profundidad que comienzan inmediatamente después del cuello cuticular. Plato cefálico redondeado en el macho y alargado lateralmente en la hembra. Papilas submedianas y ánfidos no observados en vista apical. Placa porosa situada inmediatamente por debajo del ánfido (Fig. N). Distancia entre ánfidos (diámetro lateral del plato cefálico) 25-35 en el macho y 45-87 en la hembra (Figs. O, P). Labios no delimitados y boca tri-radiada. Deiridos ausentes. Hembra con alas cervicales (Figs. H, S). Alas laterales

ausentes. Pliegue cuticular lateral en la hembra (Fig. T). Poro excretor localizado en una depresión, posterior a la unión esofágico-intestinal (Figs. C, I). Macho con tres mamelones ventrales no equidistantes (Figs. A, D). Gancho accesorio del gubernáculo con ornamentación limitada a los bordes laterales (Figs. E, Q, R). Tres pares de papilas caudales pedunculadas: 1 par pre-cloacal, 1 par ad-cloacal, y 1 par post-cloacal grande, localizados lateralmente (Figs. F, R).

Macho (n=60)

Largo del cuerpo 1.39, 1.28 ± 0.18 (0.9-1.5) mm y ancho del cuerpo 150, 140 ± 30 (84-187) (Fig. A). Largo total del esófago 274, 240 ± 40 (125-311), largo del bulbo esofágico 87, 71 ± 14 (39-93) (Fig. B). Distancia del anillo nervioso y poro excretor al extremo anterior 100, 86 ± 11 (62-100) y 280, 289 ± 42 (200-300), respectivamente (Fig. C). Longitud del primer mamelón 62, 60 ± 11 (31-75); del segundo mamelón 77, 61 ± 15 (30-87) y del tercer mamelón 87, 74 ± 18 (31-120) (Fig. D). Distancia de los bordes anteriores de cada mamelón al extremo anterior 370, 420 ± 59 (300-540); 500, 550 ± 68 (440-720) y 800, 813 ± 127 (560-1200), respectivamente. Distancia entre el borde anterior del primer mamelón y el borde anterior del segundo mamelón 130, 130 ± 30 (80-220); distancia entre el borde anterior del segundo mamelón y el borde anterior del tercer mamelón 300, 263 ± 110 (180-500) (Fig. A). Largo de la espícula 75, 69 ± 7 (60-85). Largo del gubernáculo 35, 35 ± 4 (30-45). Ancho del gubernáculo 9.7, 9.5 ± 7 (8-10.2). Dimensiones del gancho accesorio del gubernáculo 18, 18 ± 4 (15-20) x 8, 8.5 ± 4 (7-12) (Figs. E, Q, R). Largo de la cola 270, 248 ± 28 (190-297), y punta caudal 220, 206 ± 31 (125-260) (Figs. F, R). Largo total del cuerpo/largo de la cola 5.17 ± 0.68 (3.93-6.37). Largo total del cuerpo/largo del esófago 5.43 ± 0.86 (5.18-8.64). Largo total del cuerpo/ancho del cuerpo 10.10 ± 2.12 (6.85-16.6). Largo total del cuerpo/largo de la espícula 18.45 ± 2.25 (12.85-23.33). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 4.47 ± 0.59 (3.29-5.6).

Hembra (n=60)

Largo del cuerpo 5.31, 5.50 ± 0.7 (4.20-7.67) mm y ancho del cuerpo 250, 239 ± 33 (170-350) (Fig. G). Alas cervicales bien desarrolladas, comienzan aproximadamente a 40, 35 ± 7 (25-40) del extremo apical, con 450, 416 ± 64 (275-550) de largo, y 35, 35 ± 2 (31-37) de ancho (Figs. H, S). Pliegue cuticular lateral extendido hasta la cola (Figs. T, U). Largo total del esófago 460, 463 ± 35 (360-550), largo del bulbo esofágico 150, 130 ± 18 (90-180) (Fig. H). Distancia de anillo nervioso, poro excretor y vulva al extremo apical 125, 134 ± 26 (80-187), 560, 531 ± 73 (340-680) y 875, 851 ± 110 (650-1200), respectivamente (Figs. G, H, I). Vulva no

protrusiva (Figs. J, K). Largo de la cola 940, 910 ± 93 (700-1125) (Figs. L, U). Huevos elípticos y operculados, 100, 91 ± 8 (70-100) x 37, 29 ± 3 (20-37) (Fig. M). Largo total del cuerpo/largo de la cola 6.07 ± 1.05 (4.24-8.6). Largo total del cuerpo/largo del esófago 11.62 ± 1.16 (8.96-13.59). Largo total del cuerpo/ancho del cuerpo 23.55 ± 4.33 (16.8-34.66). Largo total del cuerpo/distancia de la vulva al extremo apical 6.52 ± 0.99 (4.47-10). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 10.44 ± 1.85 (6.93-15.77).

● Resumen taxonómico

Hospedador tipo: *Akodon azarae bibianae* Massoia, 1971 (Sigmodontinae: Akodontini) macho, CNP 557. Otros especímenes depositados: CNP 559, 580, LTU 400, 405 (Corrientes).

Otros hospedadores: *Akodon azarae hunteri* Thomas, 1917 (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: CNP 523, 525, 526, 528, 530 (Entre Ríos), MLP 1.I.03.58 (Santa Fe) y MLP 31.XII.02.36, 1.VIII.00.13, 1.I.03.26, 1.I.03.35, 1.I.03.42 (Bs. As.). *Akodon montensis* Thomas, 1913 (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: MLP 24.VIII.00.17, LTU 346, 351, 352; 365, 367, 369, UP 745, 746, JN 287 (Misiones). *Akodon philipmyersi* Pardiñas, D'Elía, Cirignoli y Suárez, 2005 (Sigmodontinae: Akodontini) espécimen depositado: CNP 742 (Misiones).

Localidad tipo: El Colorado-sobre margen izquierda río Bermejo, confluencia con el arroyo Correntoso- (26°19'45" S; 59°06'43" O-Departamento Pirané), Formosa, Argentina.

Otras localidades: Balneario Municipal de Aristóbulo del Valle sobre el arroyo Cuña Pirú, 10 km al NNO de Aristóbulo del Valle (27°05'17" S, 54°57'09" O-Departamento Caingúas), Puerto Iguazú (25°40' S, 54°38' O- Departamento Iguazú), Club de Pesca A° Paranay-Guazú (26°40'32" S, 54°48'51" O-Departamento Montecarlo), 2 km aguas abajo desembocadura del A° Paranay-Guazú (26°40'39" S, 54°50'08" O-Departamento Montecarlo), Arroyo Salamanca, Reserva Natural Solar del Che (26°36'53" S, 54°46'51" O-Departamento Montecarlo) Misiones, Argentina. Paraje Atalaya (28°30'05" S, 56°02'04" O-Departamento Santo Tomé), Corrientes, Argentina. Colonia Villa Elisa (32°08'22" S; 58°24'27" O-Departamento Colón), Entre Ríos, Argentina. J. B. Molina (33°29' S, 60°57' O-Departamento Constitución), Santa Fe, Argentina. Punta Piedras (35°16' S, 57°15' O-Partido de Punta Indio), Reserva Natural de Hudson (34°45' S; 58°06' O-Partido de Berazategui), Zárate (34°10' S, 58°55' O-Partido de Campana) y Rojas (34°11' S, 60°44' O-Partido de Rojas), Buenos Aires, Argentina.

Sítio de infección: ciego.

Especímenes estudiados: 71 machos y 75 hembras (MO)-10 machos y 10 hembras (MEB).

Especímenes depositados: holotipo macho, alotipo hembra y 30 paratipos (10-Formosa, 10-Entre Ríos y 10-Buenos Aires) depositados: CHMLP 5625, 5626, 5627, 5628, 5629.

Etimología: En homenaje a “Carlitos” Robles, padre del primer autor de la especie.

● Diagnósis

Syphacia carlitosi se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: plato cefálico redondeado en el macho y alargado lateralmente en la hembra, tres labios no delimitados y reducidos, y ánfidos dispuestos a cada lado del plato, próximos a las papilas cefálicas; alas cervicales bien desarrolladas en la hembra (comienzan 25-40 μm del extremo anterior) y ausentes en el macho; alas laterales ausentes; hembra con un pliegue cuticular que se extiende hasta la cola; tres mamelones cuticulares no equidistantes; espícula y gubernáculo simple, ornamentación del gancho accesorio del gubernáculo limitada a los bordes laterales; vulva no protrusiva.

Entre las especies de *Syphacia* que parasitan a roedores sigmodontinos, *S. carlitosi* puede ser diferenciada de *S. criceti*, *S. megadeiros*, *S. sigmodoni*, *S. oryzomyos*, *S. phyllotios*, *S. evaginata* y *S. odilbainae* por la ausencia de deiridos. *Syphacia carlitosi* se asemeja a *S. alata* y *S. sigmodoni* por presentar alas cervicales bien desarrolladas en las hembras, carácter que la distingue del resto de las especies (Quentin, 1969; Quentin y Kinsella, 1972; Quentin et al., 1979; Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

La presencia de ornamentación en el gancho accesorio del gubernáculo limitada a los bordes laterales distingue a *S. carlitosi* de *S. venteli* y *S. odilbainae* que carecen de ornamentación y de *S. alata*, *S. criceti*, *S. oryzomyos*, *S. phyllotios* y *S. evaginata* que tienen un gancho accesorio totalmente ornamentado (Travassos, 1937; Quentin, 1968; Quentin y Kinsella, 1972; Quentin et al., 1979; Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

Syphacia carlitosi tiene una espícula más corta que aquellas de *S. criceti* y *S. oryzomyos*. El largo de la cola del macho de *S. carlitosi* es similar a lo observado en *S. alata* y *S. venteli*, pero mayor que en las restantes especies. Por otro lado, *S. venteli*, *S. sigmodoni* y *S. odilbainae* pueden ser diferenciadas de *S. carlitosi* por tener colas más cortas en las hembras (Travassos, 1937; Quentin, 1968, 1969; Quentin y Kinsella, 1972; Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

Syphacia carlitosi es la especie morfológicamente más similar a *S. alata*. Sin embargo, los machos de estas dos especies difieren en la distancia entre ánfidos (aproximadamente 25-35 vs. 39-45), el tamaño y la ornamentación de la pieza accesorio (15-20/7-12 vs. 10-13/6-10), la distancia entre los mamelones (inequidistante en *S. carlitosi* y equidistante en *S. alata*) y la

relación entre el largo total y el largo del esófago (5.2-8.64 vs. 3.6-5.0). Las hembras muestran diferencias respecto a la distancia de las alas cervicales al extremo apical (25-40 vs. 50-66), el ancho de las mismas (31-35 vs. 40-45) y la extensión de los pliegues laterales hallados en el lugar de las alas laterales (Quentin, 1968) (Tabla 3.2.1).

● **Comentarios**

La descripción de *S. carlitosi* se basó en un gran número de especímenes procedentes de tres especies hospedadoras (*Akodon azarae*, *A. montensis* y *A. philipmyersi*) y 11 localidades pertenecientes a seis provincias (Formosa, Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Santa Fe y Buenos Aires).

Caroloxuris boliviensis Jiménez Ruiz et Gardner, 2003

● **Redescripción**

Figura 3.1.3 (A-U)

General

Cutícula con estriaciones transversales finas. Plato cefálico alargado en ambos sexos. Papilas submedianas y ánfidos no observados en vista apical. Placa porosa situada inmediatamente por debajo del ánfido (Fig. N). Distancia entre ánfidos (diámetro lateral del plato cefálico) 30-40 en el macho y 45-55 en la hembra (Figs. O, P). Labios débilmente delimitados y boca tri-radiada. Deiridos y alas cervicales ausentes. Alas laterales presentes en ambos sexos, comenzando a nivel del anillo nervioso en el macho y detrás de la capsula bucal en la hembra (Figs. B, H, S). Poro excretor en una depresión, posterior a la unión esofágico-intestinal (Figs. C, I). Macho con dos mamelones ventrales (Figs. A, D). Gancho accesorio del gubernáculo totalmente ornamentado (Figs. E, Q, R). Tres pares de papilas caudales pedunculadas: 1 par pre-cloacal, 1 par ad-cloacal, y 1 par post-cloacal grande, localizados lateralmente (Figs. F, R).

Macho (n=30)

Largo del cuerpo 1.34 ± 0.30 (0.93-1.8) mm y ancho del cuerpo 118 ± 31 (75-160) (Fig. A). Alas laterales bien desarrolladas, comienzan aproximadamente a 55 ± 7 (40-65) del extremo apical. Largo total del esófago 200 ± 50 (137-290), largo del bulbo esofágico 53 ± 10 (37-75) (Fig. B). Distancia del anillo nervioso y poro excretor al extremo anterior 77 ± 16 (40-97) y 319 ± 78 (200-487), respectivamente (Fig. C). Longitud del primer mamelón 75 ± 21 (31-

106) y del segundo mamelón 71 ± 26 (37-110) (Fig. D). Distancia de los bordes anteriores de cada mamelón al extremo anterior 637 ± 96 (430-880) y 837 ± 112 (600-1200), respectivamente. Distancia entre el borde anterior del primer mamelón y el borde anterior de segundo mamelón 200 ± 72 (110-400). Largo de la espícula 104 ± 8 (90-120). Largo del gubernáculo 44 ± 3 (40-50). Dimensiones del gancho accesorio del gubernáculo 16 ± 4 (15-18) \times 6 ± 4 (5-7) (Figs. E, Q, R). Largo de la cola 253 ± 24 (190-300), y punta caudal 202 ± 24 (137-250) (Fig. F, R). Largo total del cuerpo/largo de la cola 5.29 ± 1.18 (3.8-8.3). Largo total del cuerpo/largo del esófago 6.54 ± 0.8 (4.8-8.6). Largo total del cuerpo/ancho del cuerpo 11.2 ± 1.9 (8.0-14.25). Largo total del cuerpo/largo de la espícula 12.92 ± 2.63 (8.25-17.6). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 4.5 ± 0.92 (3.12-7.95).

Hembra (n=21)

Largo del cuerpo 4.52 ± 0.6 (3.3-5.43) mm y ancho del cuerpo 194 ± 23 (160-250) (Fig. G). Alas laterales bien desarrolladas, comienzan aproximadamente a 59 ± 6 (50-66) del extremo apical (Figs. H, S). Largo total del esófago 336 ± 37 (250-400), largo del bulbo esofágico 87 ± 21 (60-125) (Fig. H). Distancia de anillo nervioso, poro excretor y vulva al extremo apical 109 ± 22 (160-250), 368 ± 53 (300-500) y 536 ± 86 (370-687), respectivamente (Figs. G, H, I). Vulva no protrusiva (Figs. J, K). Largo de la cola 1000 ± 120 (750-1250) (Figs. L, U). Huevos elípticos y operculados 89 ± 10 (75-100) \times 29 ± 5 (27-37) (Fig. M). Largo total del cuerpo/largo de la cola 4.51 ± 0.47 (3.69-5.31). Largo total del cuerpo/largo del esófago 13.6 ± 2.34 (9.87-19.2). Largo total del cuerpo/ancho del cuerpo 23.36 ± 3.12 (18.71-27.7). Largo total del cuerpo/distancia de la vulva al extremo apical 8.94 ± 2.35 (5.32-14.67). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 12.75 ± 2.62 (9.24-17.51).

● Resumen taxonómico

Hospedador tipo: *Oxymycterus paramensis* Thomas, 1902 (Sigmodontinae: Akodontini) (ver Jiménez Ruiz y Gardner, 2003).

Otro hospedador: *Oxymycterus inca* Thomas, 1900 (Sigmodontinae: Akodontini) (ver Jiménez Ruiz y Gardner, 2003).

Nuevo hospedador: *Oxymycterus rufus* Fischer, 1814 (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: MLP 26.XII.01.6, 26.XII.01.8, LTU 410, 419, 420 (Corrientes) y SD 001 (Entre Ríos).

Localidad tipo: 2 km al sudoeste del Departamento de Chuquisaca (19°49'S; 63°58'O), Bolivia

Otras localidades: 16.5 km al noroeste de Colomi (17°13'38"S; 65°57'26" O), 13 km al norte de Colomi (17°13'29"S; 65°53'30"), 17 km al este de Totorá (17°45'S; 65°02'O), 7.5 km al sudeste de Rodeo (17°40'31"S; 65°36'04"O), Departamento de Chuquisaca. 3 km al sudeste de Cuyambuyo (22°16'S; 64°33'O), Departamento de Tarija. 6 km al oeste de Asunción (15°43'S; 63°09'O), Departamento de Santa Cruz, Bolivia.

Nuevas localidades: Ea. San Juan Poriahú (27°42'06" S, 57°12'14" O-Departamento San Miguel), Corrientes y Puente Yunque (29°09' S, 59°15' O-Departamento Esquina) y A° Feliciano (30°22' S, 58°45' O-Departamento Feliciano), Entre Ríos, Argentina.

Sitio de infección: ciego.

Especímenes estudiados: 30 machos y 21 hembras (MO)-8 machos y 8 hembras (MEB). Paratipos: 4 machos y 4 hembras (Harold Manter Laboratory).

• Diagnósis

Caroloxuris boliviensis se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: plato cefálico alargado lateralmente, tres labios no delimitados y ánfidos dispuestos a cada lado del plato, próximos a las papilas cefálicas; alas cervicales y deiridos ausentes; alas laterales bien desarrolladas en ambos sexos (comienzan a 30-40 en el macho y 45-55 en la hembra del extremo anterior); dos mamelones cuticulares; espícula y gubernáculo simple, gancho accesorio del gubernáculo fino, alargado y totalmente ornamentado; vulva no protrusiva.

Teniendo en cuenta todas las especies de Syphaciini que parasitan a roedores muroideos, *S. darwini* Hugot et Quentin, 1985 parásita de *Melomys cervinipes* Gould, 1852 es la especie más similar a *C. boliviensis*, debido a que presenta alas laterales en ambos sexos, 2 mamelones y morfometría similar y no presenta alas cervicales, ni deiridos. Sin embargo, *C. boliviensis* presenta el plato cefálico alargado y achatado en ambos sexos y labios reducidos a un reborde cuticular, mientras que en *S. darwini* el plato cefálico del macho es redondo y los labios de la hembra están claramente definidos. La distancia entre los ánfidos de *C. boliviensis* es mayor que la encontrada en *S. darwini* (30-40 vs. 22 en el macho, 45-55 vs. 38 en la hembra). Además, en la hembra de *C. boliviensis* la distancia al poro excretor y a la vulva es menor que la hallada en *S. darwini* (325-495 vs. 750; 541-827 vs. 930, respectivamente) (Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

Syphacia okuensis Hugot et Quentin, 1985 parásita de *Lamottemys okuensis* Petter, 1986 también presenta ala lateral en ambos sexos, pero se distingue de *C. boliviensis* por presentar

ala cervical en la hembra y 3 mamelones, entre otros caracteres (Hugot y Quentin, 1985) (Tabla 3.2.1).

Caroloxyluris se diferencia de las especies de *Syphacia*, *Sypharista* y *Syphatineria* por el número de mamelones, el desarrollo de las alas laterales, la ausencia de alas cervicales y deiridos, la forma del plato cefálico, las características del gancho accesorio, el desarrollo de los labios y la distribución hospedatoria y geográfica.

- **Comentarios**

La presente redescipción de *C. boliviensis* se basó en un gran número de especímenes hallados en *O. rufus* procedentes de dos provincias (Corrientes y Entre Ríos), ampliándose la distribución hospedatoria y geográfica, y dándose a conocer nuevas ilustraciones y fotos al MEB. Además, se registra la localidad más austral conocida para el género.

Mediante la comparación entre *S. darwini* y *C. boliviensis* se observaron escasas diferencias que deberían ser consideradas con el objeto de revisar la ubicación de *S. darwini* en el género *Syphacia*. Futuros estudios indicarán si esta especie debe ser transferida al género *Caroloxyluris*.

Debido a que en este estudio se proveen nuevos detalles y comparaciones entre géneros y especies, en la sección 3.3 se realiza una redefinición del género *Caroloxyluris*.

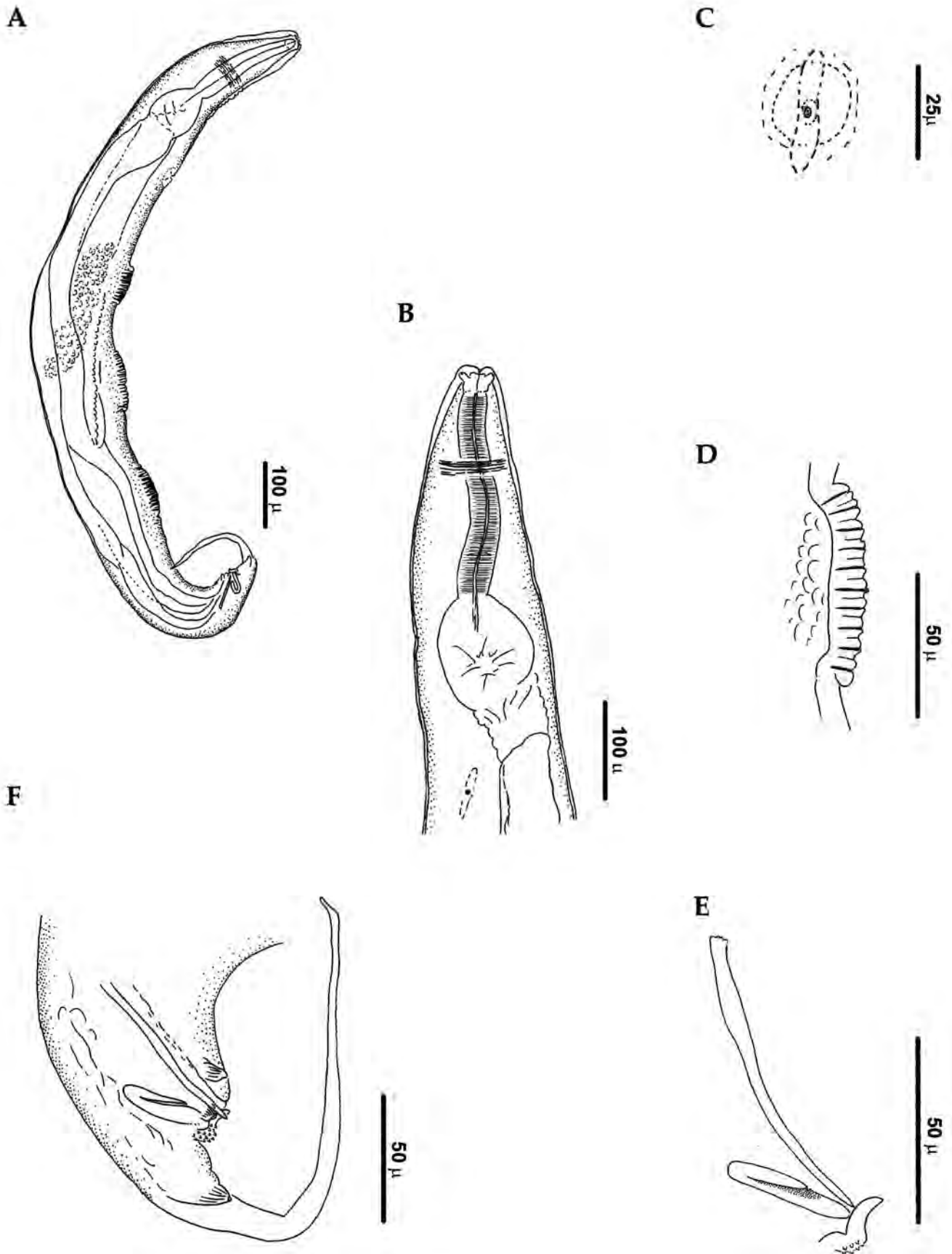


Figura 3.1.1 (A-F). *Syphacia alata*. (A) Macho, vista lateral. (B) Extremo anterior, vista ventral. (C) Detalle del poro excretor. (D) Detalle del mamelón, vista lateral. (E) Detalle de la espícula, gubernáculo y gancho accesorio del gubernáculo, vista lateral. (F) Extremo posterior, vista lateral.

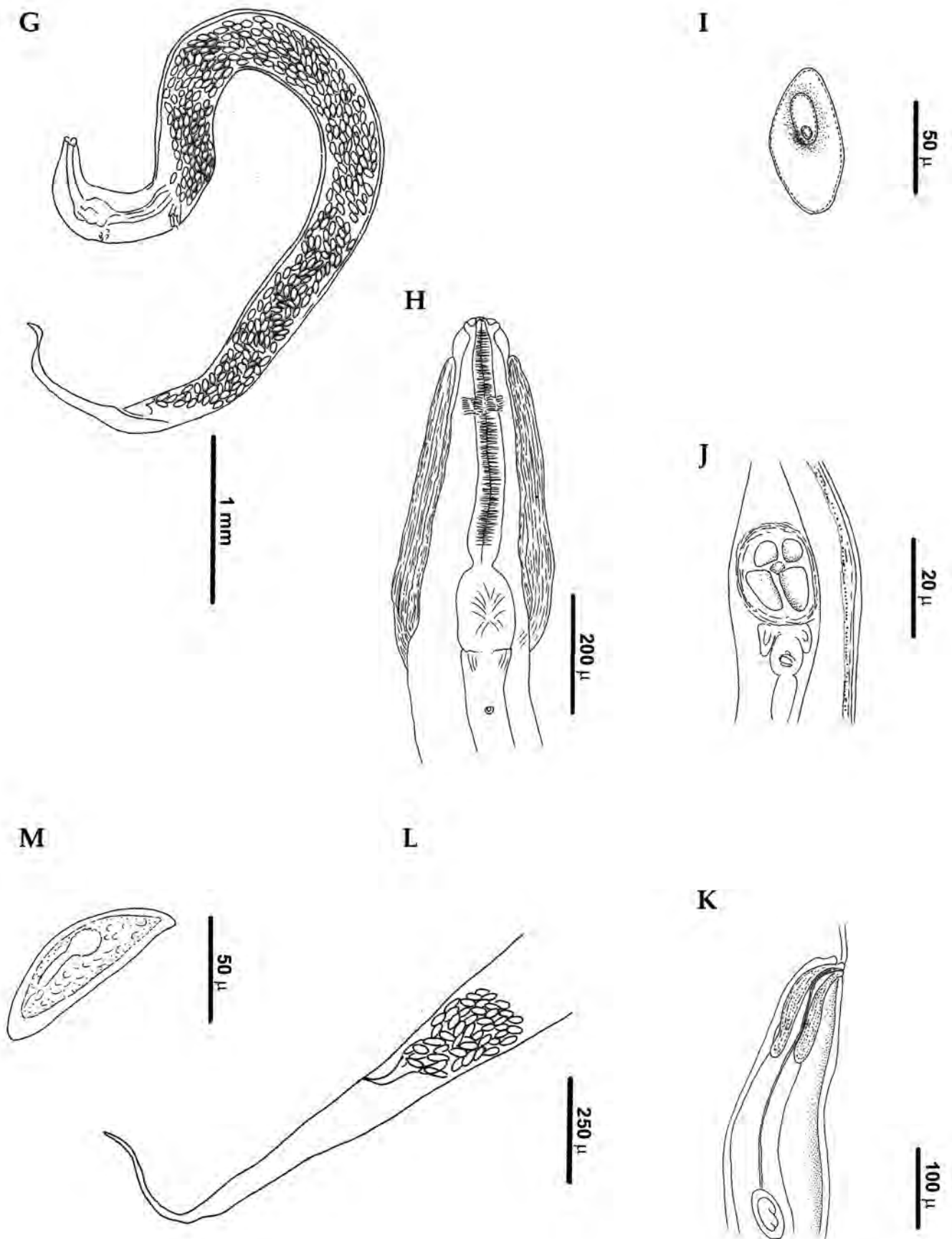


Figura 3.1.1 (G-M). *Syphacia alata*. (G) Hembra, vista lateral. (H) Extremo anterior, alas cervicales, vista ventral. (I) Detalle del poro excretor. (J) Detalle de la vulva, vista ventral. (K) Detalle de la vulva, vista lateral. (L) Extremo posterior, vista lateral. (M) Huevo.

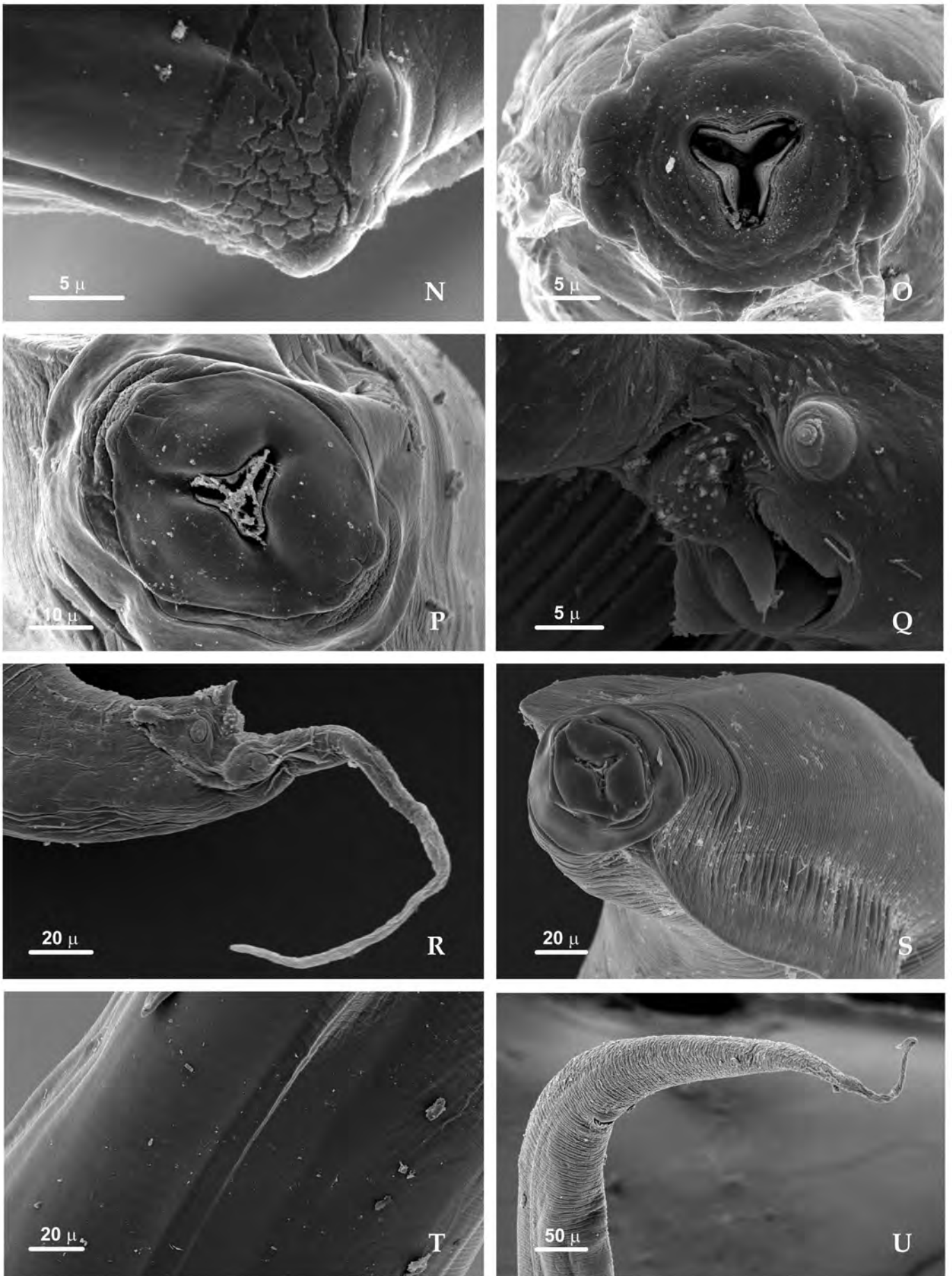


Figura 3.1.1 (N-U). *Syphacia alata* - MEB. (N) Hembra, papilas submedianas, ánfigo y placa porosa. (O) Macho, plato cefálico. (P) Hembra, plato cefálico. (Q) Macho, detalle del gancho accesorio del gubernáculo. (R) Macho, extremo posterior. (S) Hembra, alas cervicales. (T) Hembra, pliegue cuticular. (U) Hembra, extremo posterior.

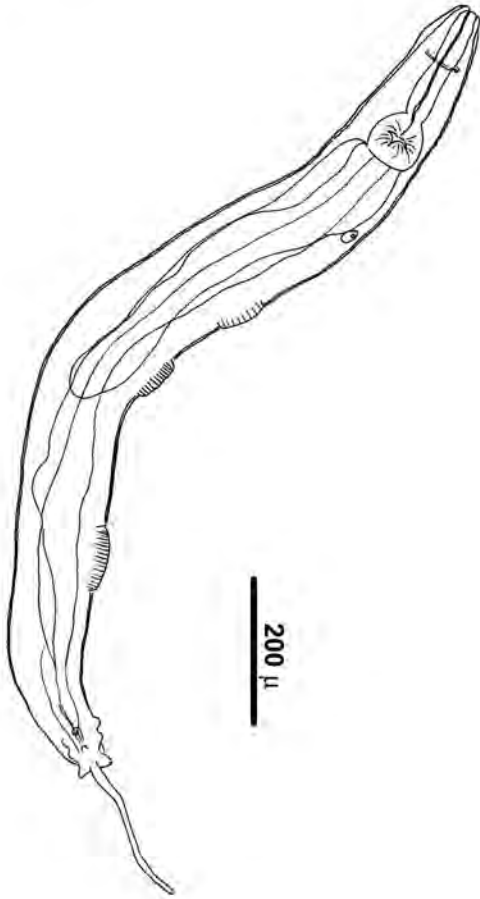
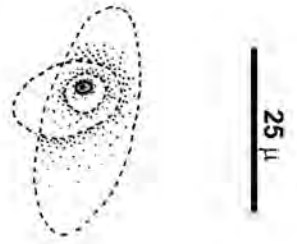
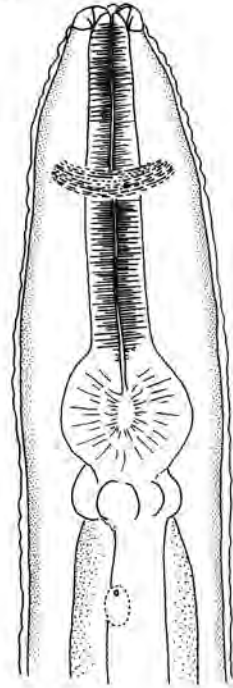
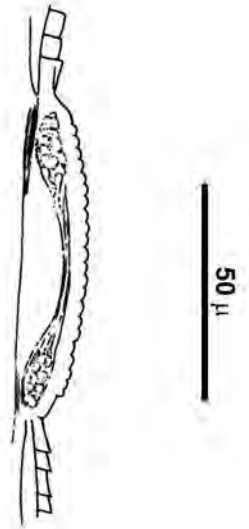
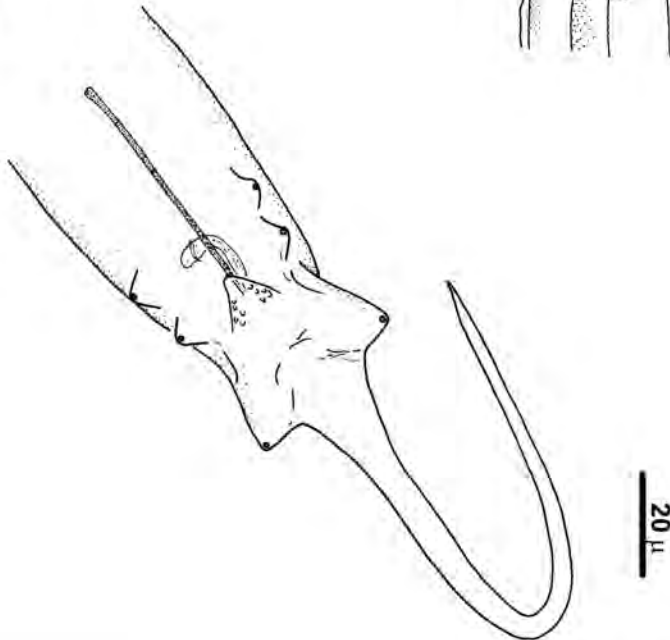
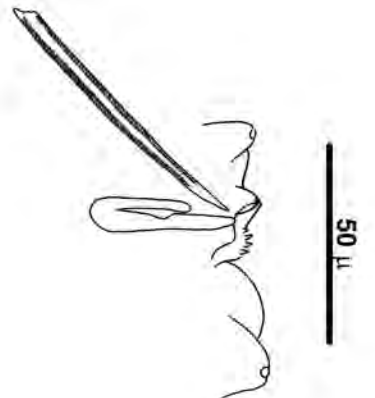
A**C****B****D****F****E**

Figura 3.1.2 (A-F). *Syphacia carlitosi*. (A) Macho, vista lateral. (B) Extremo anterior, vista ventral. (C) Detalle del poro excretor. (D) Detalle del mamelón, vista lateral. (E) Detalle de la espícula, gubernáculo y gancho accesorio del gubernáculo, vista lateral. (F) Extremo posterior, vista ventral.

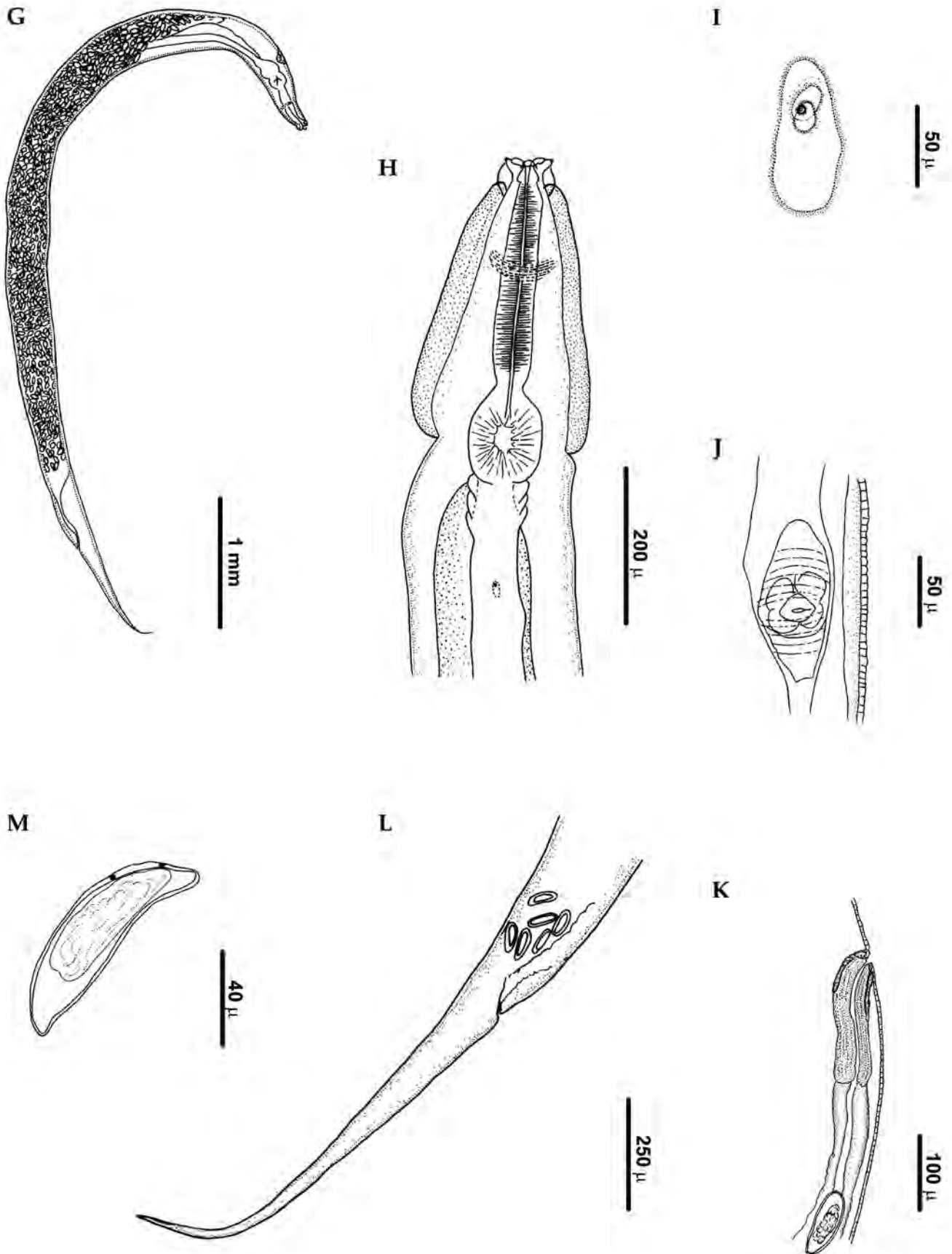


Figura 3.1.2 (G-M). *Syphacia carlitosi*. (G) Hembra, vista lateral. (H) Extremo anterior, alas cervicales, vista ventral. (I) Detalle del poro excretor. (J) Detalle de la vulva, vista ventral. (K) Detalle de la vulva, vista lateral. (L) Extremo posterior, vista lateral. (M) Huevo.

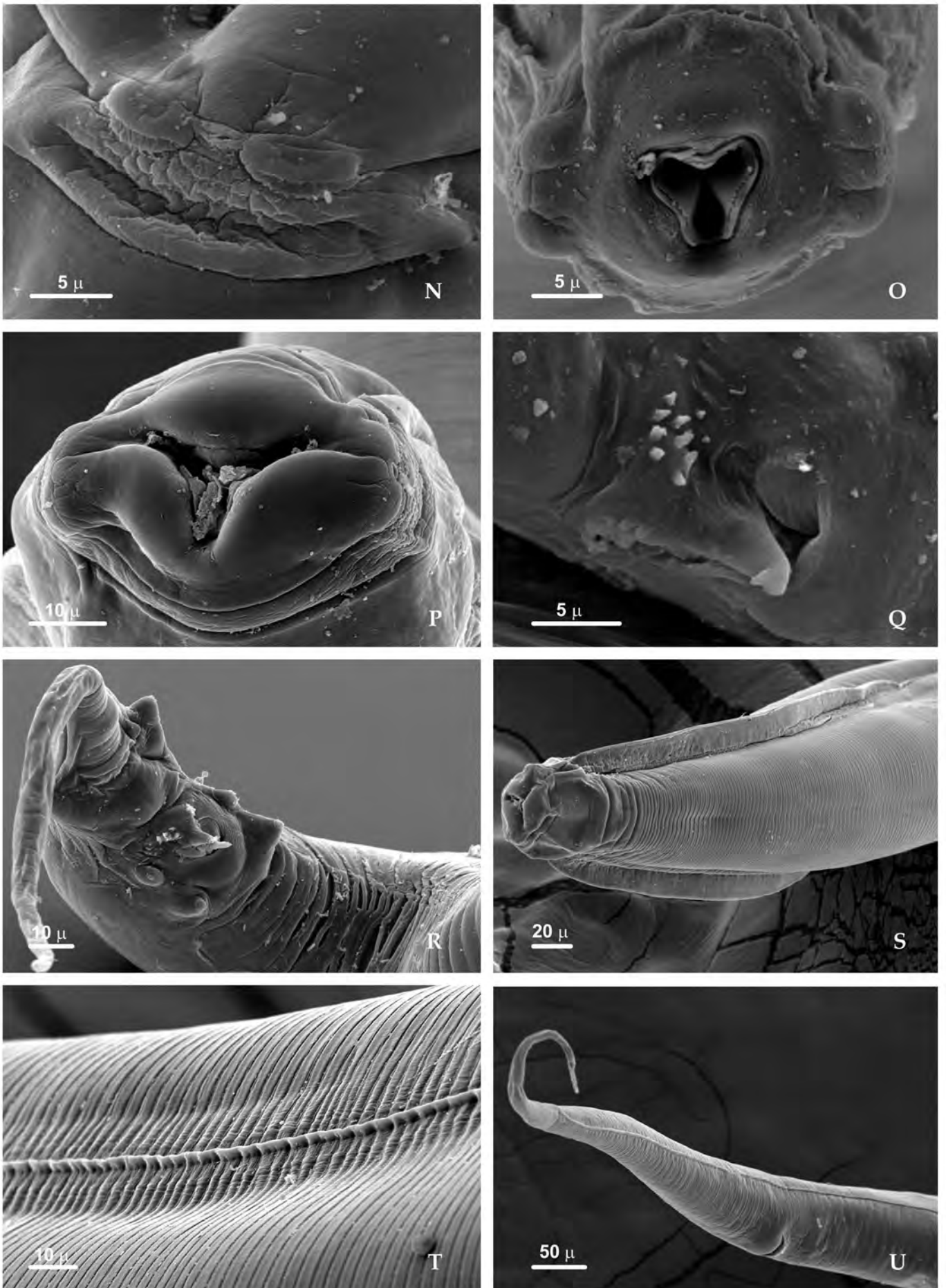


Figura 3.1.2 (N-U). *Syphacia carlitosi* - MEB. (N) Hembra, papilas submedianas, ánrido y placa porosa. (O) Macho, plato cefálico. (P) Hembra, plato cefálico. (Q) Macho, detalle del gancho accesorio del gubernáculo. (R) Macho, extremo posterior. (S) Hembra, alas cervicales. (T) Hembra, pliegue cuticular. (U) Hembra, extremo posterior.

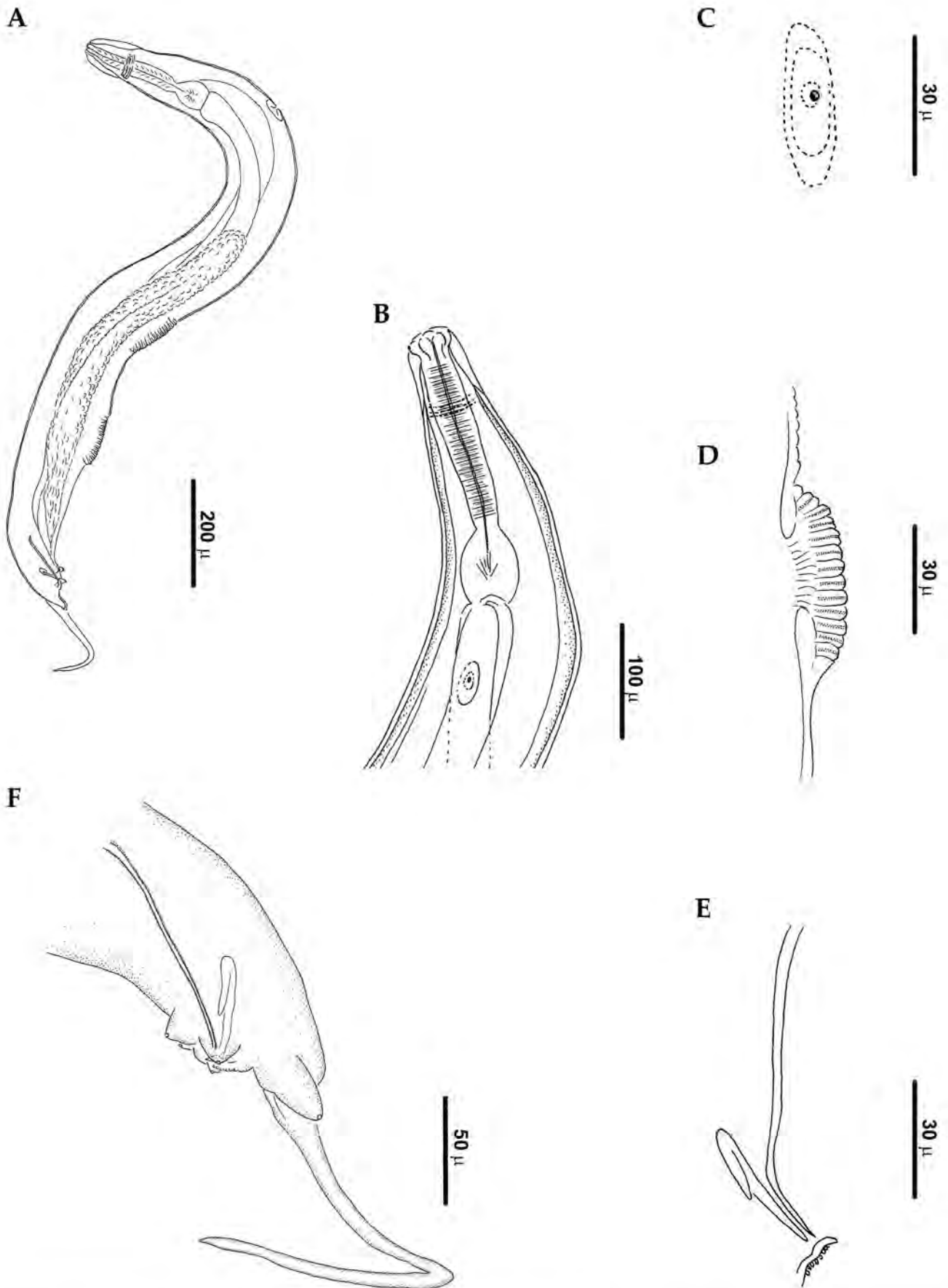


Figura 3.1.3 (A-F). *Caroloxuris boliviensis*. (A) Macho, vista lateral. (B) Extremo anterior, vista ventral. (C) Detalle del poro excretor. (D) Detalle del mamelón, vista lateral. (E) Detalle de la espícula, gubernáculo y gancho accesorio del gubernáculo, vista lateral. (F) Extremo posterior, vista lateral.

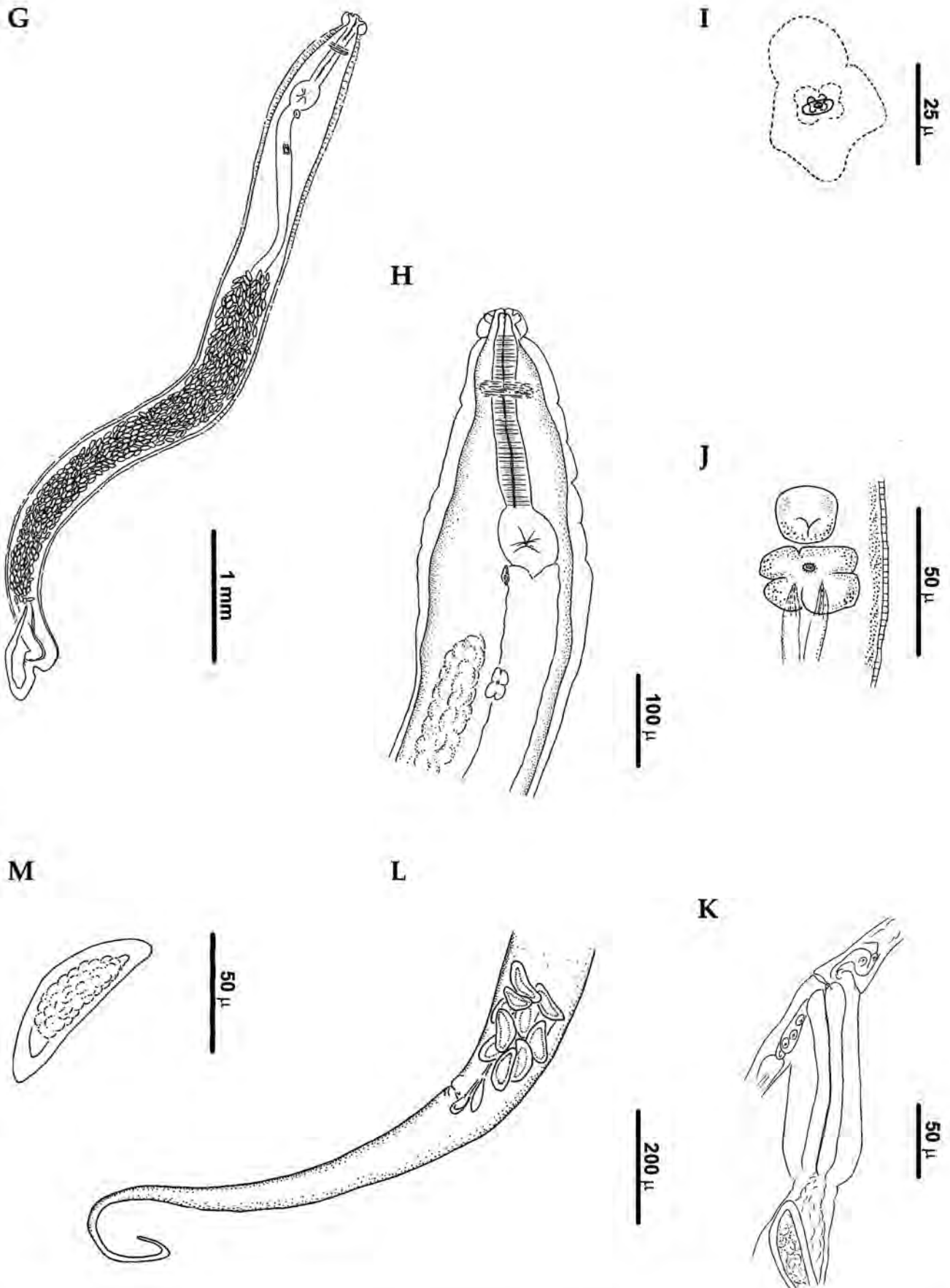


Figura 3.1.3 (G-M). *Caroloxuris boliviensis*. (G) Hembra, vista lateral. (H) Extremo anterior, alas laterales, vista ventral. (I) Detalle del poro excretor. (J) Detalle de la vulva, vista ventral. (K) Detalle de la vulva, vista lateral. (L) Extremo posterior, vista lateral. (M) Huevo.

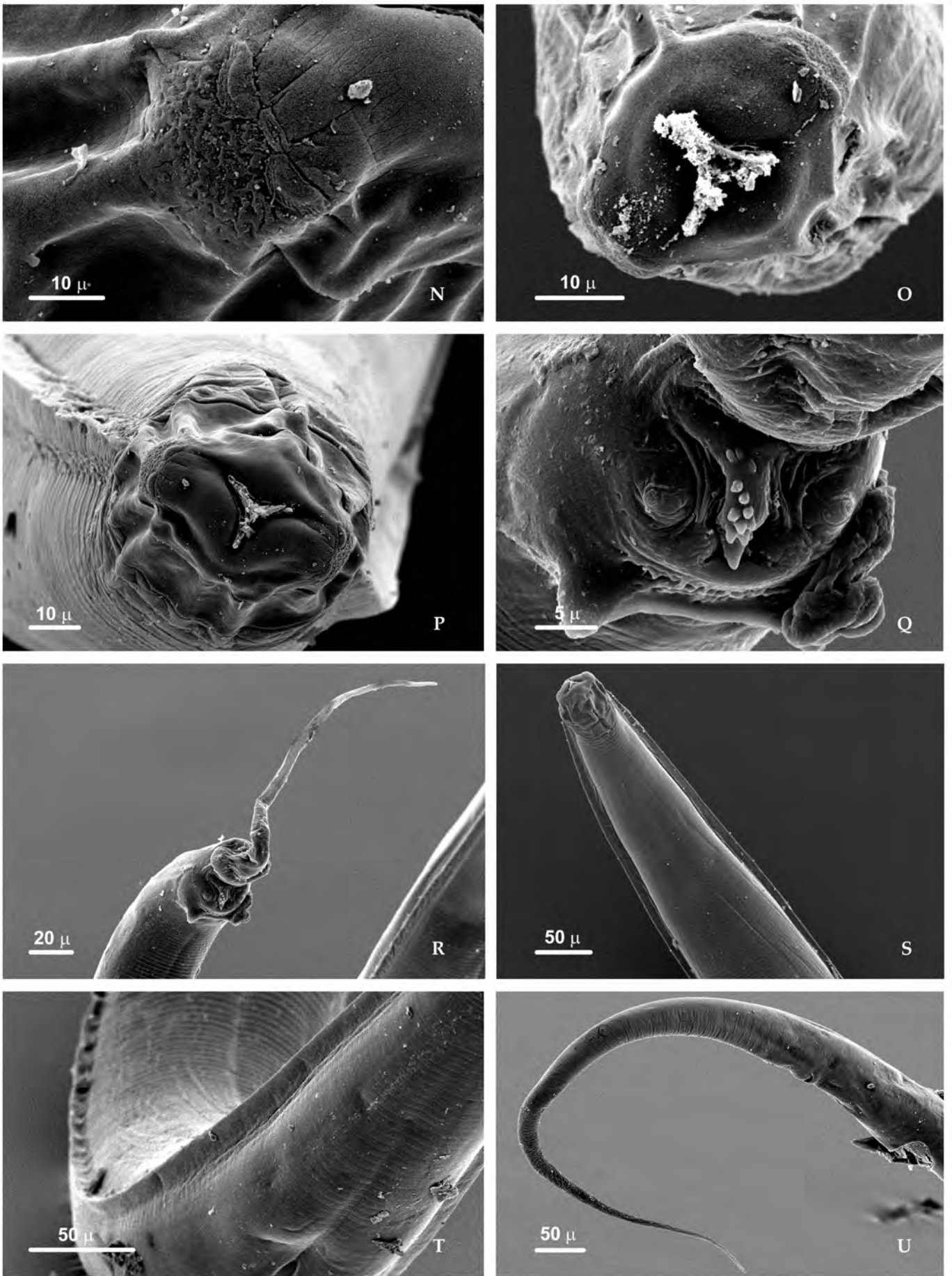


Figura 3.1.3 (N-U). *Caroloxyrus boliviensis* - MEB. (N) Hembra, papilas submedianas, ánfido y placa porosa. (O) Macho, plato cefálico. (P) Hembra, plato cefálico. (Q) Macho, detalle del gancho accesorio del gubernáculo. (R) Macho, extremo posterior. (S) Hembra, alas laterales. (T) Hembra, detalle ala lateral. (U) Hembra, extremo posterior.

3.2. SYPHACIINI

ANÁLISIS DE CARACTERES DIAGNÓSTICOS

Quentin (1971) y Hugot (1981, 1988) realizaron la caracterización más completa de los nematodos Syphaciinae. Estos autores basaron sus estudios en caracteres morfológicos observados al microscopio óptico. Sin embargo, se advierte que algunos caracteres correlacionados entre sí fueron tratados independientemente, así como otros relevantes no fueron incorporados o han sido erróneamente interpretados.

En el género *Syphacia* los caracteres que permiten realizar una clara separación de las especies son difíciles de observar al microscopio óptico. Sólo los estudios realizados sobre especies no americanas incorporaron a la información habitual, estudios obtenidos mediante MEB -*S. obvelata* (Rudolphi, 1802); *S. stroma* (Linstow, 1884); *S. nigeriana* Baylis, 1928; *S. frederici* Roman, 1945; *S. emilromani* Chabaud, Rausch et Desset, 1963 y *S. petrusewiczii* Bernard, 1966- (Ogden, 1971; Dick y Wright 1973 a, b; Dick et al., 1973; Wiger et al., 1978). El género *Caroloxuris* presenta una diagnosis incompleta que no permite una clara separación morfológica con respecto a los géneros *Syphacia* y *Syphatineria*.

La situación expuesta demuestra la necesidad de evaluar y discutir los caracteres empleados en la discriminación de las especies dentro de la tribu Syphaciini.

A partir de las observaciones se establecen y describen a continuación los caracteres morfológicos y métricos que contribuyen a una adecuada identificación de las especies americanas de Syphaciini (Figs. 3.1.1-3.1.3, 3.2.1, 3.2.2) (Quentin, 1971; Hugot, 1988).

◆ **Forma del plato cefálico:** resulta de la forma que adopta la cutícula peribucal, la cual puede ser cuadrangular (e.g. *S. muris* (Yamaguti, 1935), *S. venteli*, *S. oryzomyos*), redondeada (e.g. *S. sigmodoni*, machos de *S. carlitosi* y *S. alata*), oval o alargada (e.g. *S. kinsellai* Robles y Navone, 2007), *S. alata*, *S. carlitosi*, *C. boliviensis*) (Fig. 3.2.2 A). En este plato se hallan los ánfidos dispuestos lateralmente en la línea media, los cuales pueden ubicarse sobre la superficie apical (e.g. *S. kinsellai*) o en los bordes laterales (no visibles apicalmente), encontrándose debajo de éstos una placa porosa (Fig. 3.2.2 A). Además, se hallan 4 papilas submedianas bien desarrolladas y las papilas labiales que generalmente no son visibles.

En algunas especies se ha observado dimorfismo sexual, por lo cual se sugiere que para la separación de géneros y especies se compare principalmente el estado de este carácter en las hembras donde es fácilmente observable.

◆ **Cuello:** corresponde a la primera porción de la cutícula por debajo del plato y del límite inferior de la placa porosa. Se diferencia del resto de la cutícula porque no presenta estriaciones de ningún tipo como lo observado en el resto de la cutícula (Fig. 3.2.2 A). Está presente en muy pocas especies y frecuentemente se halla en la zona inmediatamente anterior a las alas cervicales o laterales (Figs. 3.1.1 S, 3.1.3 S).

◆ **Posición de las papilas submedianas:** la posición de las papilas con respecto a los ánfidos puede evaluarse a través de la división del plato cefálico. Trazando una línea que pase por los ánfidos y secundariamente dividiendo en 3 porciones equivalentes por encima de la misma, puede indicarse la posición de las papilas submedianas en el primer, segundo o tercer tercio (1^o: inmediatas a los ánfidos, 2^o: separadas de estos o 3^o: al límite del plato, respectivamente) (Fig. 3.2.1 D, 3.2.2 A). Con fines comparativos se sugiere tomar la porción dorsal; sin embargo, esto debería ser indistinto en la mayoría de las especies, excepto en *S. muris* que es la única especie que registra asimetrías en la distancia de las papilas al ánfido entre las porciones dorsal y ventral (Fig. 3.2.2 A).

Generalmente se observa una relación entre la forma del plato cefálico y la posición de las papilas submedianas respecto a los ánfidos. Así, las especies que presentan las papilas en el tercer tercio poseen platos cuadrangulares. Mientras que aquellas que tienen papilas en el primer y segundo tercio presentan platos usualmente alargados u ovalados. Se observan algunas excepciones en machos y hembras de *S. sigmodoni*, y machos de *S. alata* y *S. carlitosi* debido a que muestran un plato redondo con papilas en el primer tercio (sobre las mismas superficies circulares o proyectadas hacia afuera del círculo) (Figs. 3.1.1 O, 3.1.2 O, 3.2.2 A).

Quentin (1971) y Hugot (1988) sugieren una migración evolutiva de las papilas submedianas en los Syphaciinae, desde papilas localizadas en el 3^o tercio hacia el 1^o tercio cuando se juntan finalmente con el ánfido (Fig. 3.2.2 A, e.g. *S. muris*, *S. kinsellai*, *S. carlitosi*).

Es importante resaltar que ambos sexos, en cada especie del género *Syphacia*, presentan la misma distribución de papilas, elevando su valor como carácter diagnóstico.

◆ **Placa porosa:** se encuentra debajo de los ánfidos y puede presentar diferente tamaño, forma y disposición sobre el plato cefálico (Fig. 3.2.2 A).

Se observó que el grado de desarrollo se relaciona con la posición de los ánfidos laterales o apicales, coincidiendo la presencia de placas bien desarrolladas con ánfidos apicales (Fig. 3.2.2 A, e.g. *Syphacia kinsellai*).

◆ **Labios:** pueden presentar distintos grados de diferenciación y desarrollo. Hugot (1988) sugiere la existencia de una tendencia evolutiva, entre los géneros de Syphaciini, desde simples rebordes a labios muy desarrollados por un lado (*Sypharista*, *Syphabulea* y *Syphatineria*) y a labios poco desarrollados por el otro (*Syphacia*).

En el género *Syphacia* se pueden distinguir labios con bordes posteriores bien delimitados (Fig. 3.2.2 A, e.g. *S. oryzomyos*), con bordes posteriores poco definidos (Fig. 3.2.2 A, e.g. *S. kinsellai*), reducidos a un reborde cuticular (Fig. 3.2.2 A, e.g. *S. carlitosi*, *S. alata*, *C. boliviensis*) o no delimitados (ausentes) (Fig. 3.2.2 A, e.g. *S. sigmodoni*). Se sugiere describir los labios de esta forma para lograr una mejor comparación interespecífica.

◆ **Esófago:** en su parte final forma un bulbo cuyo largo está correlacionado con el largo total del esófago. El largo total del esófago es una medida muy estable a nivel específico (Fig. 3.2.1 E).

Se sugiere incorporar una proporción entre el largo total del cuerpo y el largo total del esófago (Fig. 3.2.1 A, C, E).

◆ **Poro excretor:** se ubica aproximadamente en la mitad ventral del cuerpo. Generalmente es conspicuo y puede presentar diferentes tamaños. A través de su estudio al MEB, se observan diferentes morfologías a nivel específico (Fig. 3.2.2 B).

La distancia entre el poro excretor y el extremo anterior es una medida habitualmente obtenida y muy estable a nivel específico. Se sugiere incorporar una relación entre el largo total del cuerpo y la distancia desde el poro excretor al extremo anterior (Fig. 3.2.1 A, C, E).

◆ **Alas laterales:** son espesamientos de la cutícula de la línea media lateral a lo largo de todo el cuerpo o aproximadamente hasta la mitad. En corte transversal pueden ser redondeadas, cónicas o rectangulares (Hugot, 1988).

El ala lateral puede comenzar a distintas distancias del extremo anterior y presentar diferentes anchos. No hay un criterio establecido para definir el estado correspondiente al grado de desarrollo de las alas laterales. De esta forma, se proponen tres estados: ala lateral desarrollada y conspicua (ancha y visible al MO) (Figs. 3.1.3 B, H, 3.2.2 C (c)), formando un pliegue cuticular lateral (difícilmente visible al MO) (Fig. 3.2.2 C (d-f)) o ausente con un surco o un cambio en la morfología de la cutícula (Fig. 3.2.2 C (g, h)).

Se sugiere describirlas de esta forma y proveer la medida de la distancia desde el comienzo del ala al extremo apical (Fig. 3.2.1 E).

◆ **Alas cervicales:** corresponden a una diferenciación de las alas laterales de la región cervical en las hembras, que se corresponde con la porción ocupada por el esófago. Se proponen cuatro estados para describirlas: alas extendidas y ornamentadas (e.g. *S. peromysci* Harkema, 1936), alas extendidas y de poco espesor (delgadas) (Figs. 3.1.1 H, 3.1.2 H, 3.2.2 C (b)), alas estrechas y gruesas (Fig. 3.2.2 C (a)), o ausentes (Fig. 3.2.2 C (h)).

Además, el ala cervical puede comenzar a distintas distancias del extremo anterior y presentar diferentes extensiones y anchos, por lo cual se sugiere tomar estas medidas para la posterior comparación interespecífica (Fig. 3.2.1 E).

◆ **Deiridos:** son dos papilas que se distinguen en la superficie de la línea lateral, asociadas a terminaciones nerviosas cercanas al anillo nervioso. Presentan diferente grado de desarrollo y en algunos casos se localizan sobre las alas laterales.

Se proponen tres estados: presentes y conspicuos (Fig. 3.2.2 D, e.g. *S. kinsellai*), presentes y difícilmente observables (e.g. *S. phyllotios*) y ausentes (e.g. *S. venteli*).

Las características superficiales de los deiridos deben ser analizadas mediante el empleo del MEB.

◆ **Mamelones:** estas estructuras son especializaciones de la cutícula ventral del macho que facilitan su acoplamiento durante la cópula. Presentan una forma de peine y pueden variar en número. Entre los Syphaciini se encuentran entre 1 y 4 mamelones, en este estudio se observaron especímenes con 2 ó 3 mamelones (Figs. 3.1.1 A, 3.1.3 A).

Mediante el uso del MEB, se observa la presencia de pequeñas micropapilas en la mitad de las bandas cuticulares sobresalientes; cada banda está separada de la siguiente por un surco (Fig. 3.2.2 E). Es necesario un estudio más exhaustivo que registre y compare el número de bandas presentes en cada mamelón y permita reconocer posibles patrones en la distribución de las micropapilas.

Estudios previos han empleado las distancias de algunos de los mamelones al extremo anterior o posterior del cuerpo indistintamente, haciendo difícil la comparación de este carácter entre especies. Por esta razón, se propone obtener únicamente la distancia desde el extremo anterior hasta el comienzo de cada mamelón (Fig. 3.2.1 A). En los casos con 3 mamelones, se observaron distribuciones equidistantes e inequidistantes mediante la comparación entre las distancias de estas estructuras entre sí (límite anterior del 1º mamelón-límite anterior del 2º mamelón; límite anterior del 2º mamelón-límite anterior del 3º mamelón) (Figs. 3.1.1 A, 3.1.2 A).

Se sugiere considerar estas medidas y además el ancho de cada mamelón en especímenes que no se encuentren demasiado curvados ventralmente.

◆ **Vulva:** la observación, desde una vista ventral, mostró algunas diferencias interespecíficas y notable estabilidad intra-específica (Figs. 3.1.1 J, 3.1.2 J, 3.1.3 J).

La distancia entre la vulva y el extremo anterior, es una medida considerada frecuente y estable a nivel específico. Se sugiere incorporar una relación entre el largo total del cuerpo y la distancia de la vulva al extremo apical (Fig. 3.2.1 C).

◆ **Cola:** las colas son medidas desde el ano (hembra) o la cloaca (macho) al extremo caudal. Esta medida es habitualmente considerada en las descripciones.

Los machos de la tribu Syphaciini presentan 3 pares de papilas pedunculadas: 1 par precloacal, 1 adcloacal y 1 postcloacal. Este último se encuentra más separado de los otros 2 pares anteriores y su grado de desarrollo está relacionado con el largo de la cola (Fig. 3.2.2 F).

Hugot (1988) propone distinguir entre dos tipos de cola: cónica-corta y fina-larga; sin embargo, estos estados pierden utilidad ante la carencia de definiciones precisas para caracterizarlos. Por lo tanto, se sugiere tomar como límite 110 μm , considerándose cola cónica-corta ≤ 110 y fina-larga ≥ 110 (Fig. 3.2.2 F, e.g., *S. sigmodoni* y *S. carlitosi*, respectivamente).

Además, se sugiere incorporar una relación entre el largo total del cuerpo y la cola (Fig. 3.2.1 A).

◆ **Punta caudal:** es la porción de la cola que comienza a partir de la base de las últimas papilas. Esta medida es habitualmente considerada en las descripciones (Fig. 3.2.2 F).

◆ **Espícula:** es una estructura única y relacionada al gubernáculo. Su longitud no presenta variaciones intra-específicas por lo cual es empleada en la separación de especies.

Se propone la incorporación de una relación con el largo total del cuerpo (Fig. 3.2.1 B).

◆ **Gubernáculo y pieza accesoria:** el gubernáculo presenta una forma característica entre los Syphaciini, debido a que en vista lateral se encuentra plegado y puede presentar pequeños denticulos en la porción curvada. Se encuentra asociado a una estructura denominada pieza accesoria, que es el resultado de la esclerotización del margen posterior de la cloaca.

Esta pieza puede adoptar diferentes formas, principalmente relacionadas con el eje en el cual se desarrolla, siendo más ancha que larga y adoptando una forma triangular (Fig. 3.2.2 G, e.g. *S. carlitosi*) o más larga que ancha, formando una pieza cónica alargada (Fig. 3.2.2 G, e.g. *C. boliviensis*). El largo, ancho y espesor de esta pieza es frecuentemente medido. Además, la pieza accesoria puede presentar ornamentación en forma de pequeños denticulos, los cuales pueden cubrir toda la superficie (Fig. 3.2.2 G, e.g. *S. alata*, *Syphacia* sp.), localizarse sólo sobre los bordes laterales (Fig. 3.2.2 G, e.g. *S. carlitosi*) o no presentar ninguna ornamentación (superficie desnuda) (Fig. 3.2.2 G, e.g. *S. venteli*).

Estos detalles son difíciles de observar al MO, pero puede obtenerse una clara descripción de la forma y ornamentación mediante el uso del MEB.

◆ **Huevo:** los huevos son alargados y presentan una superficie cóncava y otra convexa. El opérculo puede ser pequeño o grande y se encuentra generalmente sobre la superficie convexa (Figs. 3.1.1 M, 3.1.2 M, 3.1.3 M). Las medidas del largo y ancho del huevo son importantes en la diferenciación específica.

ESPECIES PRESENTES EN ROEDORES MUROIDEOS AMERICANOS

En forma paralela a esta investigación fueron prospectadas otras especies de roedores orizominos simpátricas de las especies de roedores akodontinos, encontrándose dos especies de *Syphacia*. Esto permitió describir una nueva especie, *Syphacia kinsellai* Robles et Navone, 2007 y redescubrir otra *S. venteli* Travassos, 1937, lográndose una perspectiva más amplia de la distribución hospedatoria de los Syphaciinae presentes en la Cuenca del Plata (Travassos, 1937; Robles y Navone, 2007b; Robles et al., enviado).

En la Tabla 3.2.1 se proveen datos completos, caracteres diagnósticos y medidas de las 20 especies de Syphaciini parásitas de roedores muroideos americanos.

El análisis de los caracteres y el estudio detallado de estas especies ha permitido la elaboración de una clave que se presenta a continuación.

Del total de especies de Syphaciini presentes en roedores muroideos americanos no se consideraron a *Syphacia obvelata* y *S. muris* por hallarse principalmente en roedores múridos introducidos y a *S. arctica* y *S. samorodini* por la carencia de datos precisos de machos y hembras. Las especies incluidas en esta clave pueden ser identificadas con relativa facilidad debido a que se han considerado principalmente caracteres observables al MO.

Clave para la identificación de especies

- 1: Macho- con 2 mamelones _____ *Caroloxuris boliviensis*
- 1': Macho- con 3 mamelones _____ 2
- 2: Hembra- con alas cervicales bien desarrolladas _____ 3
- 2': Hembra- sin alas cervicales _____ 4
- 3: Hembra- con alas ornamentadas _____ 5
- 3': Hembra- sin alas ornamentadas _____ 6
- 4: Hembra- con deiridos _____ 7
- 4': Hembra- sin deiridos _____ 8
- 5: Hembra- comienzo del ala cervical anterior a 30 μ del ápice y dimensiones del huevo 85 x 25 μ _____ *Syphacia peromysci*
- 5': Hembra- comienzo del ala cervical posterior a 42 μ del ápice y dimensiones del huevo 100x 37 μ _____ *Syphacia petrusewiczii rauschi*
- 6: Hembra- con alas cervicales estrechas y gruesas, labios no delimitados (ausentes) _____ *Syphacia sigmodoni*
- 6': Hembra- con alas cervicales extendidas y delgadas, labios presentes _____ 9
- 7: Macho- deiridos muy conspicuos, visibles desde la superficie de la cutícula _____ *Syphacia kinsellai*
- 7': Macho- deiridos poco conspicuos, no visibles desde la superficie de la cutícula _____ 10
- 8: Macho- con cola cónica y corta _____ *Syphacia nigeriana*
- 8': Macho- con cola fina y larga _____ 11
- 9: Hembra- comienzo del ala cervical entre 50-66 μ del ápice. Macho- con mamelones equidistantes y relación entre largo total y largo de esófago 3.6-5.2 _____ *Syphacia alata*
- 9': Hembra- comienzo del ala cervical entre 25-40 μ del ápice. Macho- con mamelones inequidistantes y relación entre largo total y largo de esófago 5.2-8.6 _____ *Syphacia carlitosi*
- 10: Hembra- con vulva protrusiva _____ *Syphacia evaginata*
- 10': Hembra- con vulva no protrusiva _____ 12
- 11: Macho- con espícula menor a 65 μ _____ *Syphacia venteli*

- 11'**: Macho- con espícula mayor a 65 μ _____ *Syphacia mesocriceti*
- 12**: Hembra- con ala lateral. Macho- sin deiridos _____ **13**
- 12'**: Hembra- sin ala lateral. Macho- con deiridos _____ **14**
- 13**: Hembra- con cola menor a 600 μ y una distancia a la vulva menor a 800 μ _____ *Syphacia odilbainae*
- 13'**: Hembra- con cola mayor a 600 μ y una distancia a la vulva mayor a 800 μ _____ *Syphacia megadeiros*
- 14**: Hembra- con un reborde lateral cuticular doble _____ *Syphacia phyllotios*
- 14'**: Hembra- sin reborde lateral cuticular doble _____ **15**
- 15**: Macho- con cola menor a 150 μ y distancia al poro excretor menor a 250 μ _____ *Syphacia criceti*
- 15'**: Macho- con cola mayor a 150 μ y distancia al poro excretor mayor a 250 μ _____ *Syphacia oryzomyos*

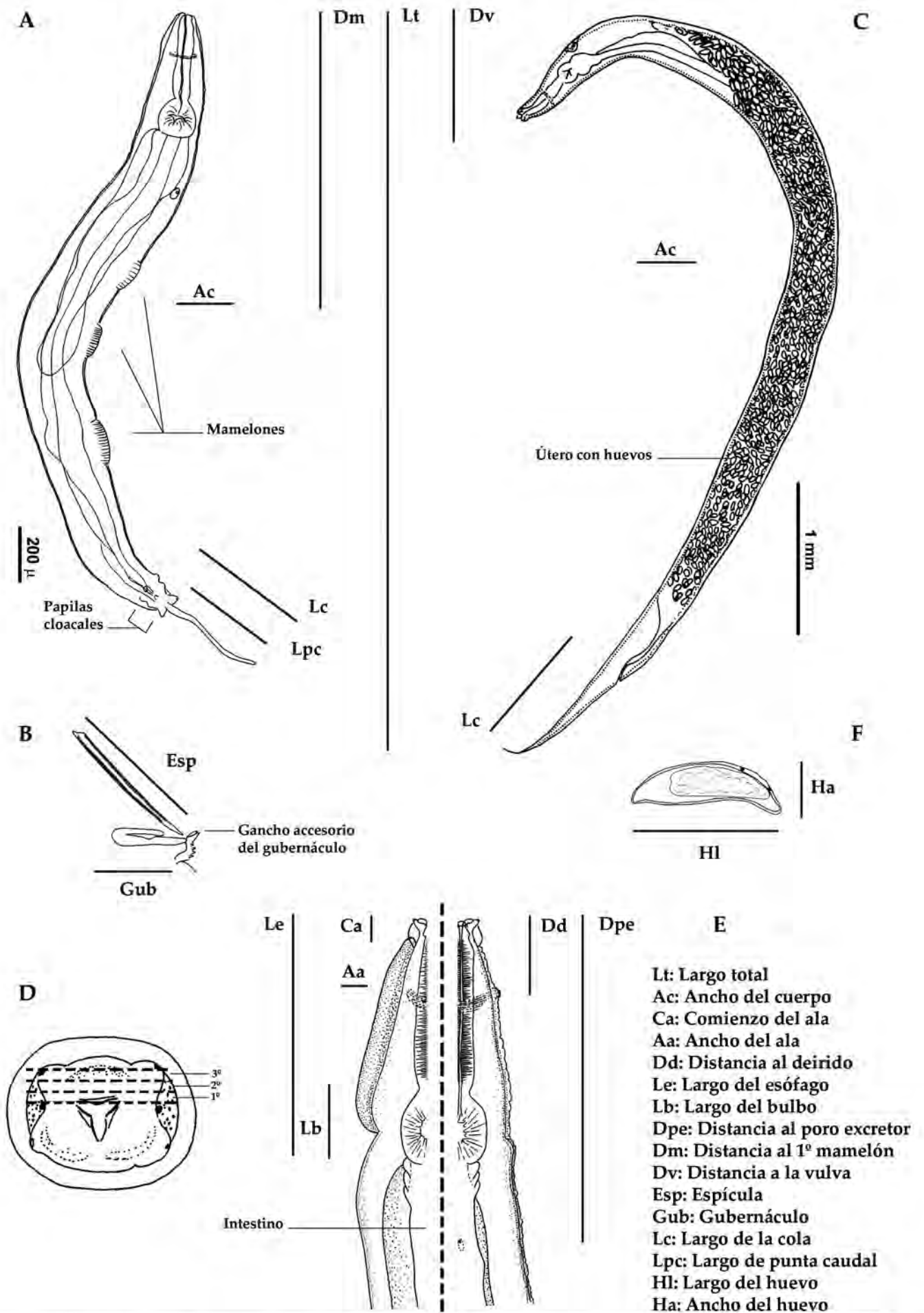


Figura 3.2.1 (A-F). Caracteres morfométricos empleados para definir especies de Syphaciini. Dibujos esquemáticos de *Syphacia*. (A) Macho. (B) Detalle de espícula, gubernáculo y gancho accesorio. (C) Hembra. (D) Plato cefálico, posición de las papilas. (E) Hembra, detalle del extremo anterior. (F) Huevo.

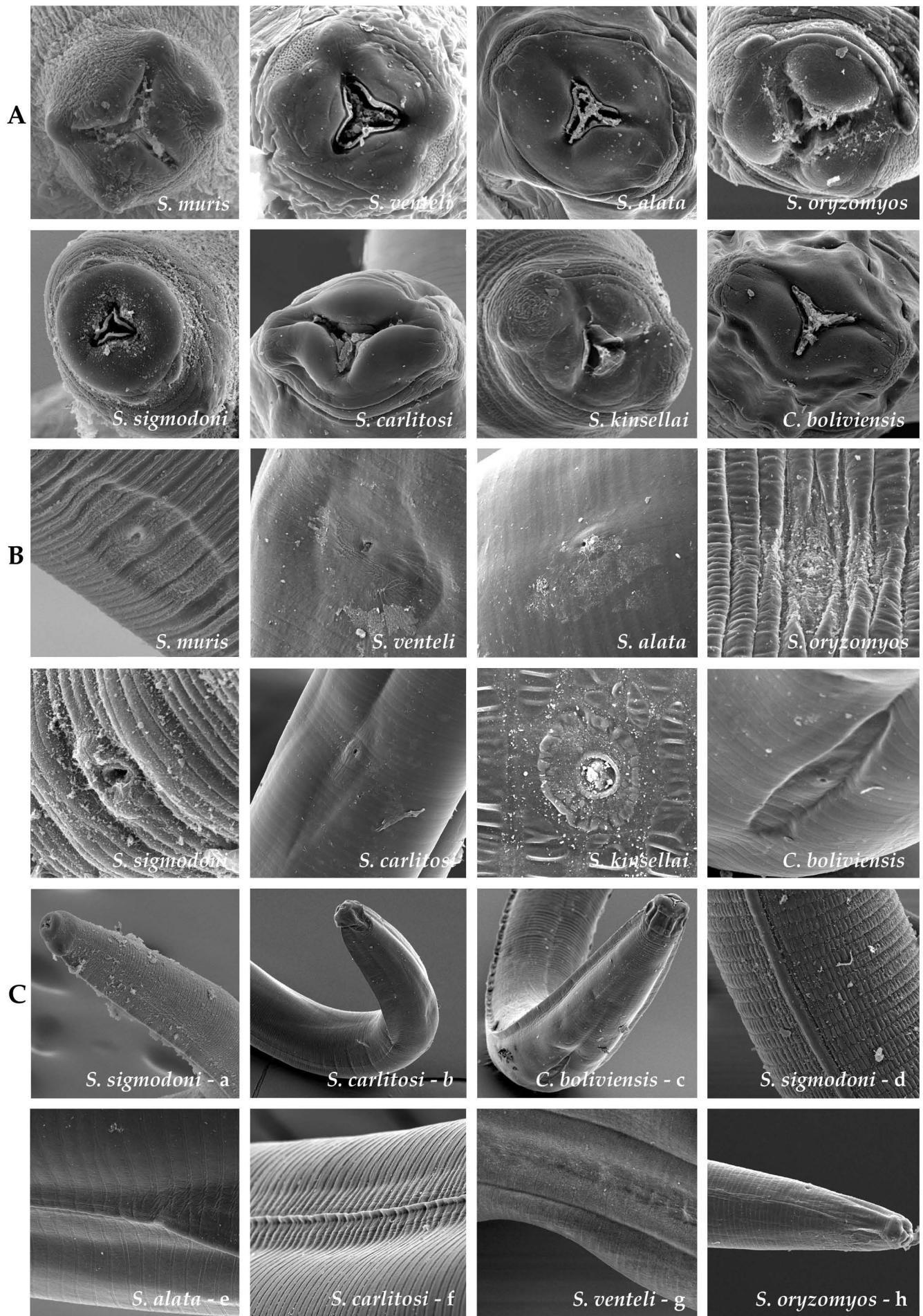


Figura 3.2.2 (A-C). Caracteres morfológicos observados al MEB en las hembras de las especies de Syphaciini. (A) Plato cefálico, papilas y labios. (B) Poro excretor. (C) Ala cervical (a, b), ala lateral (c), pliegue cuticular lateral (d-f), modificaciones de la cutícula lateral (g, h).

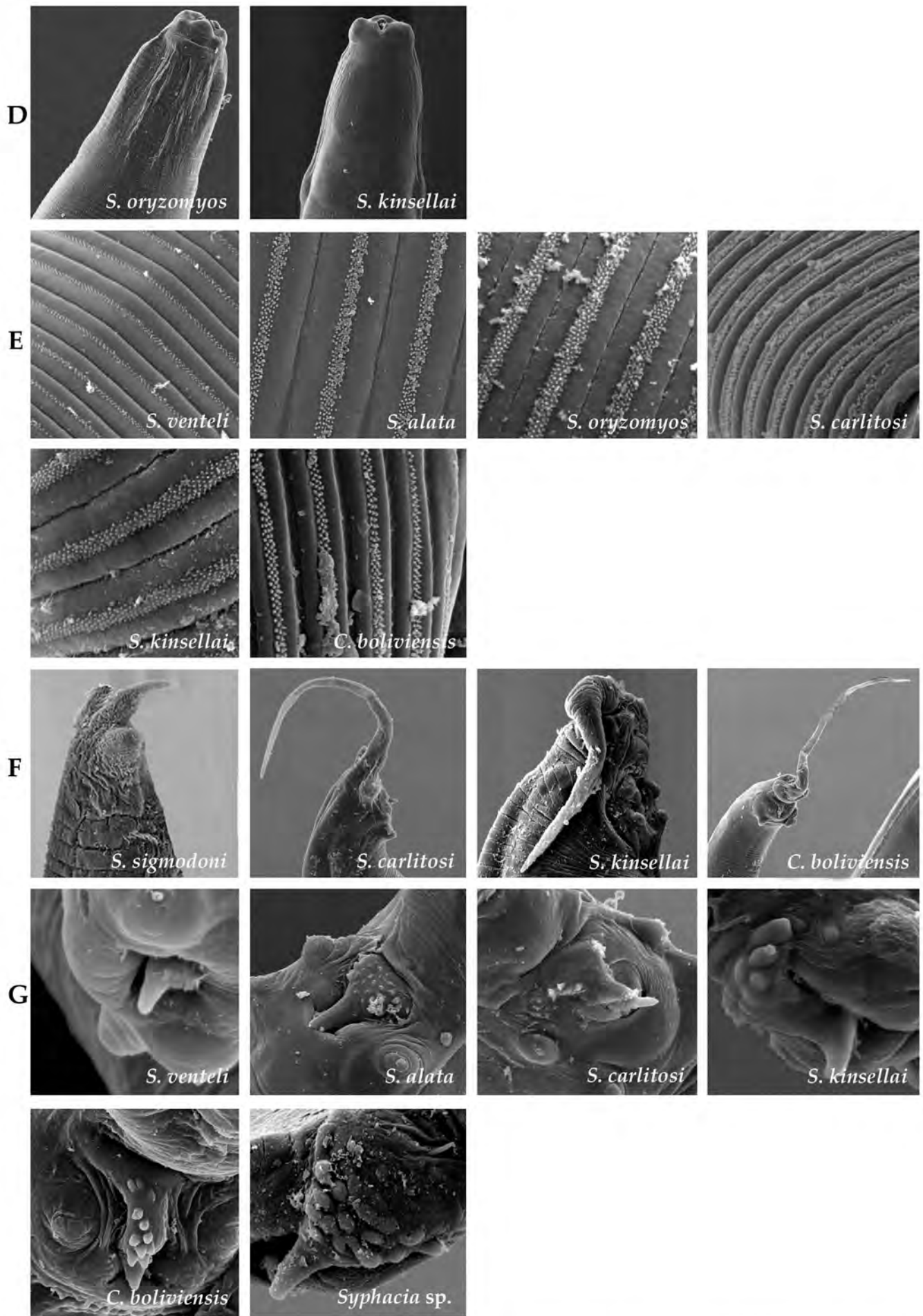


Figura 3.2.2 (D-G). Caracteres morfológicos observados al MEB en las especies de Syphaciini. (D) Hembras, deiridos. (E) Detalle de las bandas cuticulares del mamelón. (F) Machos, colas. (G) Gancho accesorio del gubernáculo.

Tabla 3.2.1. Cuadro comparativo de las 20 especies de Syphaciini (Syphaciinae) registradas en roedores muroideos americanos.

Especies	<i>S. obvelata</i> (Rudolphi, 1802)	<i>S. nigeriana</i> Baylis, 1928	<i>S. muris</i> (Yamaguti, 1935)	<i>S. peromysci</i> Harkema, 1936
Referencias	Erickson, 1938; Hussey, 1957; Quentin, 1972; Magalhaes et al., 1994; Vicente et al., 1997; Landaeta- Aqueveque et al., 2008	Baylis, 1928; Quentin, 1971; Ogden, 1971; Wiger et al., 1978; Hugot, 1988	Vicente et al., 1997; Smales, 1997; Pinto et al., 2001; Quentin, 1972; Hugot y Quentin, 1985; Robles et al, 2008	Harkema, 1936; Kruidenier et al., 1961; Quentin y Kinsella, 1972
Hospedador tipo	<i>Mus musculus</i>	<i>Taterillus gracilis</i> <i>angelus</i>	<i>Rattus</i> <i>norvegicus</i>	<i>Peromyscus</i> <i>leucopus.</i> <i>leucopus</i>
Otros hospedadores	<i>Abrothrix</i> <i>olivaceus,</i> <i>Microtus</i> <i>pennsylvanicus,</i> <i>Myodes gapperi,</i> <i>Peromyscus</i> <i>nasutus,</i> <i>Praomys</i> <i>jacksoni</i> <i>Onychomys</i> <i>leucogaster,</i> <i>Stochomys</i> <i>longicaudatus</i>	<i>Arvicola</i> <i>sapidus</i> <i>tenebricus,</i> <i>Gerbilliscus</i> <i>valida*</i> , <i>G</i> <i>kempfi</i> [†] , <i>Hylomyscus</i> <i>stella,</i> <i>Lemniscomys</i> <i>striatus,</i> <i>Mastomys</i> <i>erythroleucus,</i> <i>Microtus gragalis</i> <i>murici, M.</i> <i>mexicanus; M.</i> <i>oeconomus</i> <i>operarius, M. p.</i> <i>pennsylvanicus,</i> <i>M. p.</i> <i>drummondi,</i> <i>Myodes</i> <i>glareolus</i> [‡] , <i>Praomys</i> <i>jacksoni, P.</i> <i>morio, P.</i> <i>tulbergi,</i> <i>Stochomys</i> <i>longicaudatus,</i>	<i>R. fuscipes, R.</i> <i>rattus, R.</i> <i>sordidus, R.</i> <i>tunneyi</i>	<i>P. maniculatus</i> <i>bairdii, P. m.</i> <i>rufinus</i>
Familias hospedadoras	Murinae (Muridae), Sigmodontinae, Neotominae (Cricetidae)	Arvicolinae (Cricetidae), Gerbillinae, Murinae (Muridae)	Murinae (Muridae)	Neotominae (Cricetidae)
Distribución geográfica	Cosmopolita	Nigeria- República centroafricana- Francia- <u>Alaska,</u> <u>EEUU-Canadá-</u> <u>México</u>	Cosmopolita	Durham County, Minnesota, Wisconsin, Utah, Arizona-EEUU; Québec-Canadá

Macho (N) (μm)	35+	?	30+	44 +
Largo del cuerpo (mm)	1-1.33	1.2-1.5	1.14-1.8	0.64-1.5
Ancho del cuerpo	70-190	140	70-140	85
Anillo nervioso (ddea)	90-120	120	70	64-90
Deiridos (ddea)	-	-	-	80
Poros excretor (ddea)	170-302	340	290	132-274
Ala cervical (ddea)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Ala lateral	Ausentes	Ausentes, pliegue cuticular	Ausentes	Ausentes
Largo total del esófago	144-260	250	130-242	132-230 [¶]
Diámetro del bulbo esofágico	50-67	60	40	40-80
Largo del primer mamelón	40-60	-	500	39-60
Largo del segundo mamelón	40-63	-	-	39-52
Largo del tercer mamelón	45-68	-	-	44-68
Primer mamelón (ddea)	280-470	-	590-1665 [†]	270
Segundo mamelón (ddea)	330-618	-	670-1490 [†]	365
Tercer mamelón (ddea)	500-800	-	788-1665 [†]	480
Largo de la espícula	55-85	70-95	36-58	58-70
Largo del gubernáculo	25-40	35-38	18-29	26-38
Ancho del gubernáculo	-	-	-	4.5-5
Forma de la pieza accesorio	-	-	-	15-19
Cola	110-170	100-110	115	64
Punta caudal	75-118	-	93	23-32
Hembra (N) (μm)	35+	?	30+	88+
Largo del cuerpo (mm)	3.7-5.2	5.3	1.5-3.0	2.1-4
Ancho del cuerpo	312-400	250-300	170-200	120-172
Anillo nervioso (ddea)	82-125	180	110-130	97-160
Deiridos (ddea)	-	-	-	160
Poros excretor (ddea)	250-523	600	390-450	300-500
Ala cervical (ddea)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	26.2 [¶]
Largo del ala cervical	-	-	-	430-477
Ancho del ala cervical	-	-	-	28
Ala lateral	Ausentes	Ausentes, pliegue cuticular	Ausentes	Presentes
Largo total del esófago	320-400	350-420	280-310	400 [¶]
Diámetro del bulbo esofágico	85-126	90-100	69-87	100
Vulva (ddea)	430-874	700-800	640-790	500-700
Cola	518-770	850-950	300-550	650
Largo del huevo	118-140	113-125	63-72	85
Ancho del huevo	31-50	35-40	27-30	25

*: Mencionado como *Tatera valida* por Hugot, 1988.

†: Mencionado como *Taterona kempi* por Baylis, 1928.

‡: Mencionado como *Clethrionomys glareolus* por Quentin, 1971.

Especies	<i>S. venteli</i> Travassos, 1937	<i>S. samorodini</i> Erickson, 1938	<i>S. arctica</i> Tiner et Rausch, 1950	<i>S. alata</i> Quentin, 1968 presente estudio
Referencias	Travassos, 1937; Quentin, 1969; Robles et al., enviado	Erickson, 1938; Kruidenier et al., 1961; Quentin, 1971; Quentin y Kinsella, 1972	Tiner y Rausch, 1950; Quentin, 1971	Quentin, 1968; 1969, 1971
Hospedador tipo	<i>Nectomys</i> <i>squamipes</i>	<i>Peromyscus</i> <i>leucopus</i>	<i>Dicrostonyx</i> <i>groenlandicus</i> <i>ribricatus</i>	<i>Necromys</i> <i>lasiurus</i> [†]
Otros hospedadores	<i>Melanomys</i> <i>caliginosus</i> *	<i>Peromyscus</i> <i>maniculatus</i>		<i>Oligoryzomys</i> <i>nigripes</i> [‡] , <i>N. temchuki</i> , <i>N.</i> <i>benefactus</i> ; <i>Thatomys nigrita</i>
Familias hospedadoras	Sigmodontinae (Cricetidae)	Neotominae (Cricetidae)	Arvicolinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)
Distribución geográfica	Angra dos Reis- Brasil; Buenaventura, Pichiude- Colombia; Misiones- Argentina	Minesota-EEUU	Ohio, Wisconsin, Illinois, Wyoming, Alaska-EEUU	Pernambuco- Brasil; Depto Valle del Cauca- Colombia; Formosa, Corrientes, Misiones, Santa Fe-Argentina
Macho (N) (µm)	30+	7	?	40
Largo del cuerpo (mm)	0.5-1.47	5-7	1.52-2.01	0.85-1.57
Ancho del cuerpo	75-150	72	103-147	87-210
Anillo nervioso (ddea)	60-87	42	98-121	37-125
Deiridos (ddea)	-	-	-	-
Poros excretor (ddea)	220-340		310-410	270-470
Ala cervical (ddea)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Ala lateral	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Largo total del esófago	150-190	124-175	250-280	133-327
Diámetro del bulbo esofágico	45-62	36-42	72-85	27-100
Largo del primer mamelón	36-75	31-42	95-104	31-87
Largo del segundo mamelón	33-65	31-42	83-95	31-87
Largo del tercer mamelón	45-87	29-56	107-129	31-93
Primer mamelón (ddea)	360-580	-	920-1060 [^]	300-630
Segundo mamelón (ddea)	438-720	-	1040-1210 [^]	360-760
Tercer mamelón (ddea)	510-870	-	1407-1881 [^]	500-1000
Largo de la espícula	39-67	58-68	80-94	70-95
Largo del gubernáculo	21-50	27-31	33-48	30-45
Ancho del gubernáculo	5	3.8	-	7.6-10.4
Forma de la pieza accesorio	13 x 8	-	-	10-13x6-10
Cola	130-220	40	180	130-250
Punta caudal	110-180	-	150	120-240
Hembra (N) (µm)	50+	7	?	40
Largo del cuerpo (mm)	2.2-3.45	2.7-3.4	5.41-5.55	4.5-7.7
Ancho del cuerpo	212-330	160-192	300-320	125-370
Anillo nervioso (ddea)	90-160	116-120	120-152	93-187
Deiridos (ddea)	-	-	-	-

Poros excretor (ddea)	267-510	320	450-540	500-900
Ala cervical (ddea)	Ausentes	Presentes	Ausentes	50-66
Largo del ala cervical	-	-	-	400-625
Ancho del ala cervical	-	-	-	40-45
Ala lateral	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes, pliegue cuticular
Largo total del esófago	187-343	320-352	360-410	416-595
Diámetro del bulbo esofágico	54-100	70-75	104-110	90-190
Vulva (ddea)	400-750	424-480	640-780	630-1180
Cola	400-750	576-648	900-1010	680-1300
Largo del huevo	75-87	86-96	91-96	75-106
Ancho del huevo	25-31	25-27	38-39	20-31

*: Mencionado como *Oryzomys calignosus* por Quentin, 1969.

†: Mencionado como *Zigodontomys lasiurus* por Quentin, 1968, 1969, 1971.

‡: Mencionado como *Oryzomys nigripes* por Quentin 1969, 1971.

Especies	<i>S. criceti</i> Quentin, 1969	<i>S. megadeiros</i> Quentin, 1969	<i>S. petrusewiczii</i> <i>rauschi</i> Quentin, 1969	<i>S. mesocriceti</i> Quentin, 1971
Referencias	Quentin, 1969; Quentin, 1971	Quentin, 1969; Quentin, 1971	Quentin, 1969; Quentin, 1971	Quentin, 1971; Dick et al., 1973
Hospedador tipo	<i>Cerradomys</i> <i>subflavus</i> *	<i>Rhipidomys</i> <i>latimanus</i>	<i>Myodes rutilus</i> †	<i>Mesocricetus</i> <i>auratus</i>
Otros hospedadores	<i>Calomys callosus</i>	<i>Handleyomys</i> <i>alfaroi</i> ‡		
Familias hospedadoras	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)	Arvicolinae (Cricetidae)	Cricetinae (Cricetidae)
Distribución geográfica	Pernambuco- Brasil	Pichiude- Colombia	Anchorage- Alaska	Toronto, Ontario- Canadá, or. de Siria
Macho (N) (µm)	2	No hallado	No hallado	3
Largo del cuerpo (mm)	1.45-1.72	-	-	1.21-1.51
Ancho del cuerpo	150-160	-	-	80-99
Anillo nervioso (ddea)	115	-	-	77-92
Deiridos (ddea)	115	-	-	-
Poros excretor (ddea)	180	-	-	280-330
Ala cervical (ddea)	Ausentes	-	-	Ausentes
Ala lateral	Ausentes	-	-	Ausentes
Largo total del esófago	270	-	-	190-215
Diámetro del bulbo esofágico	66	-	-	58-65
Largo del primer mamelón	70	-	-	61-80
Largo del segundo mamelón	80	-	-	65-77
Largo del tercer mamelón	80	-	-	73-84
Primer mamelón (ddea)	220	-	-	460-697 ^λ
Segundo mamelón (ddea)	360	-	-	600-810 ^λ
Tercer mamelón (ddea)	540	-	-	820-1080 ^λ
Largo de la espícula	96	-	-	65-84
Largo del gubernáculo	46	-	-	34-35
Forma de la pieza accesoria	14 x 32	-	-	12-13
Cola	110	-	-	135-149
Punta caudal	70	-	-	-
Hembra (N) (µm)	25	34	104	29
Largo del cuerpo (mm)	3.8-5.8	5.8-5.9	4.4-4.5	5.0-7.4
Ancho del cuerpo	330	280	210	149-300
Anillo nervioso (ddea)	150	240	165	125-175
Deiridos (ddea)	125	220	160	-
Poros excretor (ddea)	320	850	515	580-650
Ala cervical (ddea)	Ausentes	Ausentes	42	Ausentes
Largo del ala cervical	-	-	400-500	-
Ancho del ala cervical	-	-	21	-
Ala lateral	Ausentes	Presentes	Ausentes	Presentes
Largo total del esófago	450	480	360	330-390
Diámetro del bulbo esofágico	105	120	80	77-88
Vulva (ddea)	490	1200	740	810-1115
Cola	780	740	600	530-760
Largo del huevo	83-87	66	100	115-128
Ancho del huevo	27-34	23	37	31-46

*: Mencionado como *Oryzomys alfaroi* por Quentin, 1969. †: Mencionado como *Clethrionomys rutilus* por Quentin, 1969. ‡: Mencionado como *Oryzomys subflavus* por Quentin, 1969.

Especies	<i>S. oryzyomys</i> Quentin et Kinsella, 1972	<i>S. sigmodoni</i> Quentin et Kinsella, 1972	<i>S. phyllotios</i> Quentin, Babero et Cattán, 1979	<i>S. evaginata</i> Hugot et Quentin, 1985
Referencias	Quentin, y Kinsella, 1972	Quentin, y Kinsella, 1972	Quentin et al., 1979	Hugot y Quentin, 1985
Hospedador tipo	<i>Oryzomys palustris</i>	<i>Sigmodon hispidus</i>	<i>Phyllotis darwini</i>	<i>Oryzomys sp.</i>
Otros hospedadores				
Familias hospedadoras	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)
Distribución geográfica	Paynes Prairie, Alachua County, Florida-EEUU	Florida-EEUU	Malleco-Chile	Belem-Brasil
Macho (N) (μm)	4	8	2	2
Largo del cuerpo (mm)	1.0-1.7	0.8-1.08	1.4	1.71
Ancho del cuerpo	150	90	140	130
Anillo nervioso (ddea)	110	80	110	120
Deiridos (ddea)	200	-	110	-
Poros excretor (ddea)	400	260	265	480
Ala cervical (ddea)	Ausentes	Ausentes	-	Ausentes
Ala lateral	Ausentes	Ausentes	-	-
Largo total del esófago	300	213	210	280
Diámetro del bulbo esofágico	80	52-58	55	70
Largo del primer mamelón	90	55	80	90 ^φ
Largo del segundo mamelón	90	52	75	90 ^φ
Largo del tercer mamelón	80	62	85	90 ^φ
Primer mamelón (ddea)	480	300	360	610
Segundo mamelón (ddea)	600	410	510	770 ^φ
Tercer mamelón (ddea)	760	500	750	980 ^φ
Largo de la espícula	99	64	76-82	87
Largo del gubernáculo	45	38	33-42	52
Ancho del gubernáculo	10	4	5.5	-
Forma de la pieza accesoria	33x22	13-16 x 13	18-22x14.5	-
Cola	140	65-69	80	75
Punta caudal	110	26-32	46	40
Hembra (N) (μm)	14	17	5	5
Largo del cuerpo (mm)	3.0-3.6	3.03	6	4.8
Ancho del cuerpo	325	160	375	300
Anillo nervioso (ddea)	180	130	185	170
Deiridos (ddea)	220	155	185	Presentes
Poros excretor (ddea)	360	500	650	750
Ala cervical (ddea)	Ausentes	37 ^φ	Ausentes	Ausentes
Largo del ala cervical	-	450 ^φ	-	-
Ancho del ala cervical	-	18 ^φ	-	-
Ala lateral	Ausentes	Ausentes, pliegue cuticular	Reborde cuticular doble	Ausentes
Largo total del esófago	375	380	462	440
Diámetro del bulbo esofágico	100-120	110	125	110
Vulva (ddea)	620	700	1000	850 (protusiva)
Cola	630	540	940	750
Largo del huevo	102	83-90	109-112	75
Ancho del huevo	30	30-33	34-38	30

Especies	<i>S. odilbainae</i> Hugot et Quentin, 1985	<i>S carlitosi</i> Robles et Navone, 2007 presente estudio	<i>S. kinsellai</i> Robles et Navone, 2007b	<i>C. boliviensis</i> Jiménez Ruiz et Gardner, 2003 presente estudio
Referencias	Hugot y Quentin, 1985	Robles y Navone, 2007a	Robles y Navone, 2007b	Jiménez Ruiz y Gardner, 2003
Hospedador tipo	<i>Zygodontomys brevicauda</i>	<i>Akodon azarae bibianae</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	<i>Oxymycterus inca</i>
Otros hospedadores		<i>A. a. hunteri</i> , <i>A. montensis</i> , <i>A. philipmyersi</i>		<i>O. paramensis</i> <i>O rufus</i>
Familias hospedadoras	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)
Distribución geográfica	Cali-Colombia	Formosa, Entre Ríos, Buenos Aires; Misiones, Corrientes- Argentina	Misiones- Argentina	Bolivia; Corrientes- Argentina
Macho (N) (µm)	?	60	8	30
Largo del cuerpo (mm)	1.21	0.9-1.5	0.8-1.3	0.93-1.8
Ancho del cuerpo	80	84-187	137-212	75-160
Anillo nervioso (ddea)	80	62-100	87-150	40-97
Deiridos (ddea)	-	-	-	-
Poros excretor (ddea)	260	200-300	225-460	200-487
Ala cervical (ddea)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
Ala lateral	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes
Largo total del esófago	170	125-311	178-307	137-290
Diámetro del bulbo esofágico	40	39-93	37-87	37-75
Largo del primer mamelón	43 ^φ	31-75	37-62	31-106
Largo del segundo mamelón	54 ^φ	30-87	37-75	37-110
Largo del tercer mamelón	56 ^φ	31-120	37-75	-
Primer mamelón (ddea)	411	300-540	325-660	430-880
Segundo mamelón (ddea)	497 ^φ	440-720	400-780	600-1200
Tercer mamelón (ddea)	660 ^φ	560-1200	520-980	-
Largo de la espícula	50	60-85	55-100	90-120
Largo del gubernáculo	32	30-45	32-50	40-50
Ancho del gubernáculo	-	8-10.2	8-9.2	-
Forma de la pieza accesorio	-	15-20 x 7-12	10-20x9-12	15-18x5-7
Cola	130	190-297	140-190	190-300
Punta caudal	102	125-260	90-110	137-250
Hembra (N) (µm)	?	60	13	21
Largo del cuerpo (mm)	4.32	4.20-7.67	3340-6600	3.3-5.43
Ancho del cuerpo	140	170-350	187-370	160-250
Anillo nervioso (ddea)	130	80-187	125-215	160-250
Deiridos (ddea)	Presentes	-	125-180	-
Poros excretor (ddea)	500	340-680	375-600	300-500
Ala cervical (ddea)	Ausentes	25-40	Ausentes	Ausentes
Largo del ala cervical	-	275-550	-	-
Ancho del ala cervical	-	31-37	-	-
Ala lateral	Presentes	Ausentes, pliegue cuticular	Ausentes	Presentes
Largo total del esófago	280	360-550	360-465	250-400
Diámetro del bulbo esofágico	70	90-180	70-125	60-125

Vulva (ddea)	750	650-1200	687-940	370-687
Cola	540	700-1125	500-750	750-1250
Largo del huevo	115	70-100	85-90	75-100
Ancho del huevo	30	20-37	30-41	27-37

En las tablas:

φ : medida obtenida desde el dibujo

λ : medida estimada a partir de otras, dado el caso de la distancia a los mamelones al extremo posterior

ddea: distancia desde el extremo anterior

3.3. ANÁLISIS SUPRAESPECÍFICO E HIPÓTESIS CLASIFICATORIA

Como se ha mencionado anteriormente, los nematodos Oxyuridae hallados en roedores sigmodontinos fueron ubicados dentro de Syphaciini (Syphaciinae) y en su mayoría pertenecieron al género *Syphacia*.

Desde su descripción original, la composición del género *Syphacia* ha fluctuado a lo largo del tiempo. Las especies fueron separadas en tres subgéneros: *Syphacia* Seurat, 1916, *Syphatineria* Chabaud et Biocca, 1955 y *Syphabulea* Gubanov, 1964. Estas divisiones se efectuaron fundamentalmente de acuerdo al número de mamelones, características del plato cefálico y al grupo de roedores hospedadores (Muridae -incluido Cricetidae-, Sciuridae africanos y holárticos, respectivamente) (Chabaud y Biocca, 1955; Gubanov, 1964; Quentin, 1971). Siguiendo el lineamiento anterior y considerando la distribución hospedatoria, Hugot (1981) eleva estos subgéneros a nivel de género y reconoce subgéneros en *Syphatineria*. En cuanto a *Syphacia*, el mismo autor en 1988 propone la creación de 3 subgéneros: *Cricetoxuris*, *Seuratoxyuris* y *Syphacia* (Anexo 4).

De esta forma, las especies descritas hasta ese momento fueron transferidas a estos géneros y subgéneros (Chabaud y Biocca, 1955; Gubanov, 1964; Quentin, 1971; Hugot, 1981; 1988). Sin embargo, las definiciones propuestas para estos grupos supraespecíficos no proporcionan caracteres diagnósticos (sinapomorfías) y/o una combinación de caracteres que permitan reubicar especies o incluir nuevas, en forma práctica y precisa (Quentin, 1971; Hugot, 1981; 1988; Hugot y Feliú, 1990). No obstante, hasta el momento ningún estudio ha provisto nueva información o discutido sobre el uso o validez de cada género y subgénero propuesto.

Además, la propuesta del género *Caroloxuris* Jiménez Ruiz et Gardner, 2003 se ha basado principalmente en su distribución hospedatoria y geográfica, y como resultado, su diagnosis es incompleta y no permite una clara separación morfológica con respecto a los géneros *Syphacia* y *Syphatineria*.

Hasta el momento, la única propuesta clasificatoria dentro de los Syphaciini había sido planteada por Hugot (1988). En esta investigación se sugiere una hipótesis clasificatoria basada en el estudio y análisis de todas las descripciones y en la observación de algunos especímenes de las especies consideradas por Hugot (1988), así como de otras especies posteriormente descritas.

Con el fin de aportar a la clarificación del actual estado de conocimiento, se discute y proponen nuevas definiciones ratificando o rectificando el empleo de ciertos caracteres en las

diagnosis de los subgéneros de *Syphacia* y del género *Caroloxyluris*. Asimismo, se sugiere una reubicación para algunas de las especies del género *Syphacia*.

Redefinición de subgéneros de *Syphacia*:

● *Cricetoxyluris* Hugot, 1988

Diagnosis enmendada: hembras con plato cefálico ovalado o alargado. Labios poco desarrollados o reducidos a un reborde cuticular. Papilas cefálicas dispuestas en el primero o segundo tercio desde la mitad del plato. Hembra con alas laterales bien desarrolladas. Alas cervicales y deiridos ausentes. Gancho accesorio del gubernáculo sin dentículos. Macho con cola larga y fina.

Se confirman algunos caracteres del subgénero y se proveen cambios en relación al estado del carácter forma del plato cefálico. Se aclara la disposición de las papilas con respecto a los ánfidos y se incorporan otros caracteres.

Syphacia brachyuromyos no presenta caracteres descritos claramente, lo cual hace que su ubicación en el subgénero sea provisoria.

● *Seuratoxyluris* Hugot, 1988

Diagnosis enmendada: hembras con plato cefálico redondo, ovalado o alargado. Labios ausentes, poco desarrollados o reducidos a un reborde cuticular. Papilas cefálicas dispuestas en el primero o segundo tercio desde la mitad del plato. Alas cervicales y/o deiridos desarrollados. Hembra con o sin alas laterales. Gancho accesorio del gubernáculo con dentículos sobre toda la superficie. Macho con cola corta y cónica.

Se confirman y agregan caracteres diagnósticos. La cola corta ha sido considerada como una sinapomorfía por Hugot (1988) y en esta investigación se han fijado límites merísticos para definirla. *Syphacia oryzomyos* es removida de este subgénero, debido a que presenta una cola fina y larga (superior a 110 μ).

● *Syphacia* Hugot, 1988

Diagnosis enmendada: hembras con plato cefálico cuadrangular. Labios desde poco a bien desarrollados. Papilas cefálicas dispuestas en el segundo o tercer tercio desde la mitad del plato. Hembra con o sin alas laterales. Alas cervicales y deiridos ausentes. Gancho accesorio del gubernáculo sin dentículos. Macho con cola larga y fina.

Se definen precisamente los caracteres del subgénero. Es necesaria una revisión de aquellas especies incluidas en este subgénero que no presentan detalles sobre algunos caracteres diagnósticos en su descripción original [e. g. *S. stroma* (Linstow, 1884), *S. frederici* Roman, 1945]. Los caracteres considerados avalan la exclusión de *S. alata* de este subgénero y su ubicación en el nuevo subgénero propuesto a continuación.

🌀 **Subgénero nov.**

Diagnosis: hembra con plato cefálico ovalado o alargado. Labios poco desarrollados o reducidos a un reborde cuticular. Papilas cefálicas dispuestas en el primero o segundo tercio desde la mitad del plato. Alas cervicales y/o deiridos desarrollados. Ausencia de ala lateral o presencia de un pliegue cuticular lateral. Gancho accesorio del gubernáculo con denticulos. Macho con cola larga y fina.

Clave para los subgéneros del género *Syphacia*

- 1: Alas cervicales y/o deiridos desarrollados, gancho accesorio del gubernáculo con denticulos_____2
- 1': Alas cervicales y deiridos ausentes, gancho accesorio del gubernáculo sin denticulos_____3
- 2: Macho- con cola corta y cónica_____ *Seuratoxyuris*
- 2': Macho- con cola larga y fina _____ **Subgénero nov.**
- 3: Hembra- plato cefálico ovalado o alargado _____ *Cricetoxuris*
- 3': Hembra-plato cefálico cuadrangular _____ *Syphacia*

A partir de las definiciones de las especies tomadas en cuenta para la conformación de los subgéneros originales (ver Hugot, 1988) y otras nuevas especies parásitas de roedores muroideos americanos, se ofrece la siguiente clasificación revisada de la tribu Syphaciini. Algunas especies que carecen de precisión en su descripción original, no fueron contempladas en el reordenamiento propuesto a continuación.

Género *Syphacia***Subgénero *Cricetoxuris***

- S. (C.) mesocriceti* Quentin, 1971
- S. (C.) ramirohitra* Quentin et Durette-Desset, 1974
- S. (C.) okuensis* Hugot et Quentin, 1985
- S. (C.) ohtaorum* Hasegawa, 1991
- “*S. (C.) brachyuromyos* Quentin et Durette-Desset, 1974”

Subgénero *Seuratoxyuris*

- S. (Se.) peromysci* Harkema, 1936
- S. (Se.) petrusewiczi* Bernard, 1966
- S. (Se.) rauschi* Quentin, 1969
- S. (Se.) megadeiros* Quentin, 1969
- S. (Se.) criceti* Quentin, 1969
- S. (Se.) pahangi* Ow-Yang, 1971
- S. (Se.) sigmodoni* Quentin et Kinsella, 1972
- S. (Se.) phyllotios* Quentin, Babero et Cattan, 1979
- S. (Se.) evaginata* Hugot et Quentin, 1985

Subgénero *Syphacia*

- S. (Sy.) obvelata* (Rudolphi, 1802)
- S. (Sy.) muris* (Yamaguti, 1935)
- S. (Sy.) venteli* Travassos, 1937
- S. (Sy.) montana* Yamaguti, 1943
- S. (Sy.) arctica* Tiner et Rausch, 1950
- S. (Sy.) millardia* Hugot, 2005

Subgénero *nov.*

- S. alata* Quentin, 1968
- S. oryzomyos* Quentin et Kinsella, 1972
- S. carlitosi* Robles et Navone, 2007
- S. kinsellai* Robles et Navone, 2007

Redefinición del género *Caroloxymuris*:

● *Caroloxymuris* Jiménez Ruiz et Gardner, 2003

Diagnosis enmendada: plato cefálico lateralmente alargado y chato. Labios iguales no bien delimitados. Papilas cefálicas agrupadas en el primer tercio desde la mitad del plato. Alas laterales bien desarrolladas en ambos sexos comenzando entre el extremo apical y el anillo nervioso. Dos mamelones cuticulares tipo *Syphacia*; espícula y gubernáculo simple. Gancho accesorio del gubernáculo fino y alargado con pequeños dientes. Huevos con opérculo muy pequeño.

Este género ha sido definido considerando la identidad de los hospedadores y el área de distribución. Los géneros *Caroloxymuris* y *Syphacia* comparten numerosos caracteres, excepto la presencia de 2 mamelones, alas laterales bien desarrolladas en ambos sexos y ausencia de alas cervicales y deiridos. Se sugiere la revisión de *Syphacia darwini* para su potencial inclusión en *Caroloxymuris*, observación justificada por la presencia de 2 mamelones.

Algunas especies de otros géneros de Syphaciini presentan 2 mamelones, pero parasitan esciúridos y la mayoría de estos hospedadores no presentan distribución en América. Entre estos, el género *Sypharista* se diferencia de *Caroloxymuris* por tener plato redondeado, alas laterales ausentes o reducidas y particulares características del gancho accesorio del gubernáculo. Asimismo, *Syphatineria* es similar a *Caroloxymuris* por presentar alas laterales bien desarrolladas, pero se distingue por tener un plato cefálico redondeado y labios bien definidos.

DISCUSIÓN

Hasta la presente investigación, el único registro de la tribu Syphaciini para la Argentina era *Syphacia oryzomae* Sutton, 1978 (parásita de un roedor orizomino). Robles y Navone (2007b) consideraron a esta especie como un *nomen dubium*, razón por la cual no es incluida en las comparaciones de la tabla 3.2.1 y en la diagnosis diferencial de las dos especies del género.

De esta manera, las especies de *Syphacia* estudiadas en el presente trabajo o en investigaciones paralelas, son las únicas especies válidas de la Argentina: *S. venteli*, *S. kinsellai* son parasitas de roedores orizominos y *S. alata*, *S. carlitosi* y *Caroloxyluris boliviensis* parasitan a roedores akodontinos. Estas últimas han sido detalladamente comparadas con el resto de las especies de Syphaciini de roedores sigmodontinos en cada descripción particular.

Hugot (1988) describe la mayoría de los caracteres considerados en este estudio. Sin embargo, es muy difícil comprender aquellos que definen cada tribu, género o especie dentro de los Syphaciinae. En este trabajo se ha realizado un análisis comentado sobre cada carácter diagnóstico, en el cual se describieron aquellos utilizados tradicionalmente dentro de la tribu Syphaciini y se advirtió la importancia de otros ignorados, procurando aclarar los posibles puntos de ambigüedad en sus definiciones.

Asimismo, se ha reconocido la importancia de la microscopía electrónica para observar la morfología de estos nematodos, especialmente los relacionados con la distribución de las papilas cefálicas, la morfología de los labios y la ornamentación del gancho accesorio, difícilmente observable a través del MO. De esta manera, este es el primer estudio que aporta información obtenida mediante observación al MEB de ocho especies de nematodos del género *Syphacia* con distribución americana.

Se observó que *S. samorodini* no presenta diferencias suficientes con respecto a *S. peromysci*. En este sentido, aunque estudios llevados a cabo por Quentin (1971) toman a *S. peromysci* y *S. samorodini* como especies plenas, se propone tomar en cuenta los resultados de Kruidenier et al. (1961), donde se sugiere su carácter conespecífico. Por lo cual, *S. samorodini* debe considerarse sinónimo de *S. peromysci*.

El subgénero *Syphacia* estaba definido originalmente por un conjunto muy variado y poco concreto de caracteres, por lo cual la mayoría de las especies podían pertenecer a este grupo. Se brindó una redefinición precisa de este subgénero y se propuso la erección de otro.

En esta investigación la hipótesis clasificatoria sugerida se basó en el estudio y análisis de las especies consideradas por Hugot (1988), así como de otras especies posteriormente descritas. Sin embargo, algunas especies pobremente descritas, no fueron contempladas en el reordenamiento propuesto a nivel subgenérico.

De esta forma, se reconoce la necesidad de realizar una revisión taxonómica integral de la subfamilia Syphaciinae, así como de utilizar nuevas técnicas para su estudio (e.g. MEB, técnicas moleculares). Contando con estos resultados, se logrará una plataforma adecuada para efectuar un análisis filogenético del grupo y contrastar el número y validez de los subgéneros empleados así como su contenido.

NEMATODES TRICHURIDAE

La familia Trichuridae comprende un único género, *Trichuris* Roederer, 1761. Estos nematodos parasitan varios órdenes de mamíferos. Hasta el momento, se han realizado numerosos estudios sobre su biología; sin embargo se conoce muy poco sobre su distribución geográfica y hospedatoria.

En América se han hallado 21 especies de *Trichuris* en nueve familias de roedores. Entre estas sólo cinco especies fueron encontradas en la Argentina; *Trichuris dolichotis* Morini, Boero et Rodriguez, 1955 parásita de *Dolichotis patagonum* (Zimmermann, 1780), *T. laevitestis* Suriano et Navone, 1994 parásita de *Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920 y *Akodon azarae* (Fischer, 1829); *T. bursacaudata* Suriano et Navone, 1994 parásita de *Ctenomys talarum* Thomas, 1898; *T. pampeana* Suriano et Navone, 1994 parásita de *Ctenomys azarae* Thomas, 1903 y *T. pardinasi* Robles, Navone et Notarnicola, 2006 parásita de *Phyllotis xanthopygus* (Waterhouse, 1837) (Morini et al., 1955; Suriano y Navone, 1994; Robles et al., 2006).

En roedores sigmodontinos se registraron sólo cuatro especies: *T. chilensis* Babero, Cattán et Cabello, 1976, *T. travassosi* Correa Gomes, Lanfredi, Pinto et Souza, 1992 y las mencionadas anteriormente para la Argentina, *T. laevitestis* y *T. pardinasi* (Correa Gomes et al., 1992; Suriano y Navone, 1994; Robles et al., 2006).

En el presente estudio, se hallaron nematodos del género *Trichuris* en los roedores Akodontini de la Cuenca del Plata. Este género comprende alrededor de 70 especies que parasitan un amplio espectro de mamíferos como rumiantes, marsupiales, lepóridos, roedores y primates, incluido el hombre (Cafrune et al., 1999).

Los nematodos Trichuridae presentan el cuerpo dividido en dos partes diferenciadas, una porción anterior (esofageal) y otra posterior (reproductiva). La parte anterior es muy delgada y está inmersa en la mucosa intestinal del hospedador, la parte posterior es más ancha y se encuentra libre en el lumen. La diferencia de diámetro de la parte posterior es lo que permite separar a este género de los representantes de la familia de Capillariidae. Presentan una boca simple sin labios definidos, esticoma formado por una hilera simple de células llamadas esticocitos. Una banda bacilar lateral en la porción anterior de la cutícula. El macho tiene la espícula simple y la hembra una vulva en la región media, a nivel o próxima a la unión esofágico-intestinal. Los huevos son generalmente no ornamentados con cáscara espesa y con tapones en cada extremo que superan los bordes laterales. No presentan

diferencias conspicuas de tamaño entre machos y hembras (Yamaguti, 1961; Sheffield, 1963; Anderson, 2000; Moravec, 2001).

3.4. TAXONOMÍA

Trichuris laevitestis Suriano et Navone, 1994

● Redescrición

Figura 3.4.1. (A-P)

General

Cutícula con finas estriaciones transversales. Marcada diferencia entre el diámetro de la parte anterior y posterior del cuerpo (Fig. A). Esticosoma formado por una hilera de esticocitos y un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs. B, C). Macho con tubo espicular presente (Fig. D). Tubo cloacal proximal en forma de "U" u "8" unido lateralmente al tubo cloacal distal. El cirro espinoso está contenido en el tubo cloacal distal y la espícula lo supera en longitud, quedando la porción anterior incluida en el tubo espicular. El cirro presenta espinas uniformemente distribuidas desde la parte proximal hasta la distal, las espinas proximales son más conspicuas y de extremos aguzados, mientras que las distales tienen extremos redondeados (Figs. F, K, L, M). El testículo termina próximo al tercio final del tubo cloacal distal y muestra diferente número de circunvoluciones (Fig. D). Cloaca subterminal con un par de papilas paraocloacales (Fig. J). Hembra con vulva protrusiva localizada a nivel o próxima a la unión esofágico-intestinal (Figs. C, N). Ano subterminal, extremo caudal terminado en punta corta (Figs. E, I).

Banda bacilar localizada lateralmente en la porción anterior del cuerpo. Comienza a 0.24 ± 0.09 (0.15-0.33) del extremo anterior del cuerpo, tiene un largo de 6.23 ± 1.09 (5.00-7.08) y termina próxima a la unión esofágico-intestinal, donde el ancho del cuerpo es de 0.10 ± 0.03 (0.078-0.16) (Figs. G, H). Inflaciones cuticulares presentes en la parte proximal de la banda bacilar, en forma de anillos altos y paredes delgadas, limitando lateralmente a las conspicuas y abundantes glándulas bacilares (Figs. O, P). La cutícula alrededor de la apertura vulvar muestra patrones de estriación transversal (Fig. N).

Macho (n=37)

Largo del cuerpo 17.25 ± 4.25 (13-25.2). Largo de la porción anterior 9.99 ± 2.64 (7.9-14.88) y porción posterior 7.69 ± 2.24 (4-11.31) del cuerpo (Fig. A). Ancho anterior del cuerpo

0.08 ± 0.03 (0.04-0.19), ancho máximo posterior 0.29 ± 0.05 (0.17-0.39) y ancho a nivel unión esófago-intestino 0.17 ± 0.04 (0.1-0.25) (Fig. B). Largo total del esófago 10.06 ± 2.74 (7.8-14.88); porción muscular 0.6 ± 0.18 (0.38-0.9) y porción glandular 9.49 ± 2.7 (7.02-14.18). Largo de la espícula 4.5 ± 1.38 (2.73-6.8) (Fig. D). Largo del cirro densamente espinoso, 1.44 ± 0.37 (1.02-1.96) (Figs. F, K, L, M). Largo del tubo cloacal proximal 1.33 ± 0.33 (0.84-1.8) y tubo cloacal distal 1.14 ± 0.44 (0.52-2.25) (Fig. D). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1.48:1. Largo total /largo de la porción posterior del cuerpo 2.34 ± 0.26 (2.02-2.86). Largo total del cuerpo/largo de la espícula 4.60 ± 0.90 (3.23-6.0). Largo de la porción posterior/largo de la espícula 1.76 ± 0.35 (1.26-2.69). Largo del tubo cloacal proximal/largo del tubo cloacal distal 1.28 ± 0.47 (0.77-2.76). Largo del tubo cloacal distal/largo posterior del cuerpo 0.14 ± 0.03 (0.09-0.22). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.04 ± 0.009 (0.02-0.06).

Hembra (n=30)

Largo del cuerpo 20.88 ± 4.29 (13.45-27.56). Largo de la porción anterior 11.59 ± 2.59 (8.19-16.77) y posterior 9.19 ± 1.89 (6.24-13.06) del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 0.07 ± 0.02 (0.039-0.14), ancho máximo posterior 0.33 ± 0.04 (0.25-0.4) y ancho a nivel unión esófago-intestino 0.19 ± 0.04 (0.1-0.26) (Fig. C). Largo total del esófago 11.57 ± 2.74 (8.19-16.76); porción muscular 0.65 ± 0.09 (0.57-0.8) y porción glandular 10.94 ± 2.70 (7.62-16.03). Distancia entre la unión esofágico-intestinal y vulva 0.08 ± 0.15 (0-0.18) (Figs. C, N). Huevos ovalados con tapones con extremos romos 0.066-0.08 x 0.027-0.04. Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1.3:1. Largo total /largo de la porción posterior del cuerpo 2.27 ± 0.16 (1.95-2.55). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.04 ± 0.007 (0.02-0.06).

● Resumen taxonómico

Hospedador tipo: *Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920 (Sigmodontinae: Akodontini) (ver Suriano y Navone, 1994).

Otro hospedador: *Akodon azarae* (Fischer, 1829) (Sigmodontinae: Akodontini) (ver Suriano y Navone, 1994). Otros especímenes depositados: MLP 08.IV.97.7, 08.IV.97.89, 08.IV.97.89 (Entre Ríos), MLP 1.I.03.60 (Santa Fe) y MLP 30.XII.02.78, 30.XII.02.79, 30.XII.02.80, 30.XII.02.81 (Buenos Aires).

Nuevo hospedador: *Necromys benefactus* (Thomas, 1919) (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: MLP 1.I.03.28, 1.I.03.50, 1.I.03.57 (Santa Fe) y MLP 1.I.03.47 (Buenos Aires).

Localidad tipo: Punta Lara (34°47' S; 58°01' O-Partido de Ensenada), Buenos Aires, Argentina.

Nuevas localidades: A° Caraballo (32°05'06" S, 58°10'30" O-Departamento Colón) y Colonia Villa Elisa (32°08'S, 58°24'O-Departamento de Colón), Entre Ríos, Argentina. Oliveros (32°34' S, 60°51' O-Departamento Iriondo), Uranga (33°16' S, 60°42' O- Departamento Rosario), Santa Fe, Argentina. La Balandra, Los Talas, Palo Blanco, (34°56' S; 57°44' O-Partido de Berisso); Reserva de Otamendi (34°09' S; 58°57' O-Partido de Campana), Cerro de la Gloria (36°06' S; 57°46' O-Partido de Castelli), Punta Piedras (35°16' S; 57°15' O-Partido de Punta Indio), Pergamino (33°53' S, 60°34' O-Partido de Pergamino) y Zárate (34°10'S, 58°55'O-Partido de Campana), Buenos Aires, Argentina.

Sitio de infección: ciego.

Especímenes estudiados: 55 machos y 49 hembras (MO)-10 machos y 10 hembras (MEB).

Especímenes depositados: 16 machos y 13 hembras depositados en CHMLP 5545, 5546, 5547, 5548, 5549, 5550, 5551.

● **Diagnosis**

Trichuris laevitestis se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: macho con tubo espicular presente; cirro con espinas uniformemente distribuidas, más grandes y aguzadas en la porción proximal y más pequeñas y redondeadas en la porción distal; un par de papilas paraclocales no ornamentadas; hembra con vulva protrusiva; ano subterminal y cola muy corta. Banda bacilar localizada lateralmente; inflaciones cuticulares en forma de anillos altos y paredes delgadas; glándulas bacilares abundantes y conspicuas; relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo, 1.48:1 en el macho y 1.3:1 en la hembra.

Trichuris laevitestis puede ser separada de nueve especies parásitas de roedores americanos; *T. myocastoris*, *T. bradleyi*, *T. chilensis*, *T. elatoris*, *T. robusti*; *T. travassosi*, *T. bursacaudata*, *T. pampeana* y *T. pardinasi* por la presencia de tubo espicular (Babero et al., 1975; Babero et al., 1976; Babero y Murúa, 1990; Correa Gomes et al., 1992; Suriano y Navone, 1994; Vicente et al., 1997; Rossin y Malizia, 2005; Robles et al., 2006) (Tabla 3.5.5).

Entre aquellas que presentan tubo espicular, *T. laevitestis* puede ser distinguida de *T. opaca*, *T. citelli*, *T. neotomae* y *T. dipodomys* por carecer de un bulbo espinoso en el cirro. *Trichuris laevitestis* se diferencia de *T. peromysci* por la distribución de las espinas en el cirro (Chandler, 1945, 1946; Tiner, 1950; Read, 1956) (Tabla 3.5.5).

Trichuris laevitestis puede separarse de *T. gracilis*; *T. fossor*, *T. madisonensis*, *T. fulvi* y *T. dolichotis* por la presencia de una vulva protrusiva (Morini et al., 1955; Suriano y Navone,

1994; Babero y Murúa, 1987). *Trichuris laevitestis* se separa de *T. perognathi* por el largo de la espícula 0.9-1.15 vs. 2.73-6.8 (Lent y Freitas, 1936; Chandler, 1945; Tiner, 1950; Cameron y Reesal, 1951; Correa Gomes et al., 1992) (Tabla 3.5.5).

● Comentarios

La redescrición de *T. laevitestis* se basó en un gran número de especímenes procedentes de tres hospedadores (*Akodon azarae*, *Scapteromys aquaticus* y *Necromys benefactus*) y 12 localidades pertenecientes a tres provincias (Entre Ríos, Santa Fe y Buenos Aires), ampliándose la distribución hospedatoria y geográfica.

Se realizó una exhaustiva comparación interespecífica, dándose a conocer nuevas ilustraciones y fotos al microscopio electrónico de barrido (MEB) que amplían el conocimiento de la especie, aportando detalles del sistema reproductivo del macho y la banda bacilar.

Trichuris n. sp.

● Descripción

Figura 3.4.2 (A-P)

General

Cutícula con finas estriaciones transversales. Marcada diferencia entre el diámetro de la parte anterior y posterior del cuerpo (Fig. A). Esticosoma formado por una hilera de esticocitos y un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs. B, C). Macho con tubo espicular ausente (Fig. E). Tubo cloacal proximal en forma de "J" unido lateralmente al tubo cloacal distal. El cirro espinoso y la espícula se encuentran contenidos dentro del tubo cloacal distal. El cirro presenta espinas uniformemente distribuidas desde la parte proximal hasta la distal, las espinas distales son de extremos muy aguzados (Figs. G, J, K, L). El testículo termina próximo al tercio final del tubo cloacal distal, y muestra diferente número de circunvoluciones (Fig. E). Cloaca subterminal con un par de papilas paracloacales (Fig. K). Hembra con vulva no protrusiva localizada a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs. C, M). Ano subterminal, extremo caudal terminado en punta larga (Figs. F, I).

Banda bacilar localizada lateralmente en la porción anterior del cuerpo. Comienza a 0.06-0.09 del extremo anterior del cuerpo y termina próxima a la unión esofágico-intestinal, donde el ancho del cuerpo es de 0.1-0.19 (Fig. H). Inflaciones cuticulares presentes a partir de

los 0.25-0.31 del extremo anterior del cuerpo (Figs. N, O), en forma de anillos bajos, paredes gruesas y cavidad interior muy reducida (Fig. N), limitan lateralmente a las abundantes y visibles glándulas bacilares con poro conspicuo (Fig. O). La cutícula alrededor de la apertura vulvar muestra patrones de estriación transversal (Fig. M).

Macho (n=22)

Largo del cuerpo 13.3, 11.38 ± 1.73 (8.75-16.24). Largo de la porción anterior 8.12, 6.62 ± 1.03 (5.35-11.8) y porción posterior 5.18, 4.73 ± 0.9 (3.12-7.24) del cuerpo (Fig. A). Ancho anterior del cuerpo 0.062, 0.045 ± 0.01 (0.027-0.062), ancho máximo posterior 0.34, 0.25 ± 0.038 (0.2-0.34) y ancho a nivel unión esófago-intestino 0.18, 0.14 ± 0.025 (0.087-0.2) (Fig. B). Largo total del esófago 8.12, 6.89 ± 1.46 (5.35-10.95); porción muscular 0.5, 0.46 ± 0.13 (0.3-0.85) y porción glandular 7.62, 6.44 ± 1.40 (4.95-9.15). Largo de la espícula 1.77, 1.68 ± 0.36 (1.3-2.5) (Fig. E). Largo del cirro densamente espinoso 1.59, 1.53 ± 1.2 (0.9-2.3) (Fig. G, J, K, L). Largo del tubo cloacal proximal 0.65, 1.07 ± 0.30 (0.56-1.87) y tubo cloacal distal 1.24, 1.4 ± 0.25 (1-1.9) (Fig. E). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1.4:1. Largo total /largo de la porción posterior del cuerpo 2.56, 2.40 ± 0.22 (1.97-2.80). Largo total del cuerpo/largo de la espícula 7.51, 6.79 ± 1.33 (4.92-10.15). Largo de la porción posterior del cuerpo/largo de la espícula 2.93, 2.89 ± 0.74 (1.77-4.92). Largo del tubo cloacal proximal/largo del tubo cloacal distal 0.52, 0.72 ± 0.15 (0.45-1.11) Largo del tubo cloacal distal/largo posterior del cuerpo 0.23, 0.3 ± 0.06 (0.19-0.4). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.06, 0.05 ± 0.012 (0.04-0.08).

Hembra (n=24)

Largo del cuerpo 17.46, 18.08 ± 3.45 (10.6-24.7). Largo de la porción anterior 10.24, 10.04 ± 2.15 (5.6-14.4) y posterior 7.25, 7.74 ± 1.7 (4-10.7) del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 0.05, 0.054 ± 0.017 (0.031-0.093), ancho máximo posterior 0.25, 0.27 ± 0.033 (0.23-0.36) y ancho a nivel unión esófago-intestino 0.125, 0.15 ± 0.029 (0.09-0.25) (Fig. C). Largo total del esófago 10.22, 9.91 ± 2.16 (5.6-14.5); porción muscular 0.5, 0.48 ± 0.14 (0.2-0.75) y porción glandular 9.72, 9.42 ± 2.11 (5.4-13.73). Distancia de la vulva al extremo anterior 10.3, 9.92 ± 2.19 (5.62-12.25) (Figs. C, M). Huevos ovalados con tapones (n=10) 0.03 x 0.06 (Fig. D). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1.2:1. Largo total /largo de la porción posterior del cuerpo 2.4, 2.2 ± 0.19 (1.8-2.5). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.03, 0.04 ± 0.009 (0.02-0.06).

- **Resumen taxonómico**

Hospedador tipo: *Akodon montensis* Thomas, 1913 (Sigmodontinae: Akodontini) macho, JN 464 a depositarse en CNP. Otros especímenes MLP 24.VIII.00.17, LTU 344, 355, 371, 391, JN 476, 479, 541, 543, 608.

Otro hospedador: *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829) (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados JN 85, 542, 592, 596, LTU 356.

Localidad tipo: Balneario Municipal de Aristóbulo del Valle sobre el arroyo Cuña Pirú, 10 km al NNO de Aristóbulo del Valle (27°05'17" S, 54°57'09" O-Departamento Cainguás), Misiones, Argentina.

Otras localidades: Club de Pesca A° Paranay-Guazu, Caraguatay (26°40'32" S, 54°48'51" O-Departamento Montecarlo), 2 km aguas abajo desembocadura del A° Paranay-Guazú, Caraguatay (26°40'39" S, 54°50'08" O-Departamento Montecarlo), Salto El Paraíso, A° Paraíso, (27°13'49"S, 54°02'24"O Departamento Guaraní) y Puerto Península (25°40' S; 54°38' O-Departamento Iguazú), Misiones, Argentina.

Sítio de infección: ciego.

Especímenes estudiados: 22 machos y 24 hembras (MO)–6 machos y 6 hembras (MEB).

- **Diagnosis**

Trichuris n. sp. se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: macho con tubo espicular ausente; cirro con espinas de igual desarrollo y uniformemente distribuídas desde la parte proximal hasta la distal, las espinas distales son de extremos muy aguzados; un par de papilas paraocales no ornamentadas; hembra con vulva no protrusiva; ano subterminal y cola larga con torsión terminal. Banda bacilar localizada lateralmente; inflaciones cuticulares en forma de anillos bajos y paredes muy gruesas; glándulas bacilares abundantes con poro conspicuo; relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo es de 1.4:1 en el macho y de 1.2:1 en la hembra.

Trichuris n. sp puede ser separada de nueve especies parásitas de roedores americanos; *T. opaca*, *T. citelli*, *T. perognathi*, *T. neotomae*, *T. peromysci*, *T. madisonensis*, *T. dipodomys*, *T. fulvi* y *T. laevitesti* por carecer de tubo espicular (Chandler, 1945; Tiner, 1950; Read, 1956; Babero y Murúa, 1987; Suriano y Navone, 1994) (Tabla 3.5.5).

Entre aquellas que no presentan tubo espicular, *T. chilensis*, *T. gracilis* y *T. fossor* pueden ser distinguidas de *Trichuris* n. sp. por presentar una vulva protrusiva (Chandler, 1945; Cameron y Reesal, 1951; Babero et al., 1976) (Tabla 3.5.5).

Trichuris n. sp. puede separarse de *Trichuris bursacaudata*, *T. travassosi* y *T. pampeana* por la forma del cirro y la distribución de las espinas (Correa Gomes et al., 1992; Suriano y Navone, 1994; Rossin y Malizia, 2005) (Tabla 3.5.5).

Trichuris n. sp. puede ser separada de *T. myocastoris*, *T. bradleyi* y *T. pardinasi* por presentar una espícula de menor longitud (1.3-2.5 vs. 2.96-4.5/7.13-7.56/ 4.30-5.2) y de *T. elatoris* por ser esta de mayor longitud (1.3-2.5 vs. 0.92-1.03). Además puede ser distinguida de *T. robusti* por tener un tubo cloacal distal más corto (1-1.9 vs. 2.31) (Babero et al., 1975; Pfaffenberger y Bests, 1989; Robles et al., 2006) (Tabla 3.5.5).

● Comentarios

La descripción de *Trichuris* n. sp. se basó en un gran número de especímenes procedentes de dos hospedadores capturados en sintopía (*Akodon montensis* y *Thaptomys nigrita*) en cinco localidades de la provincia de Misiones.

Este hallazgo constituye el tercer registro de una especie de *Trichuris* parásita de roedores sigmodontinos en la Argentina y el quinto para América del Sur. De esta forma se amplía la distribución del género registrándose nuevos hospedadores y localidades.

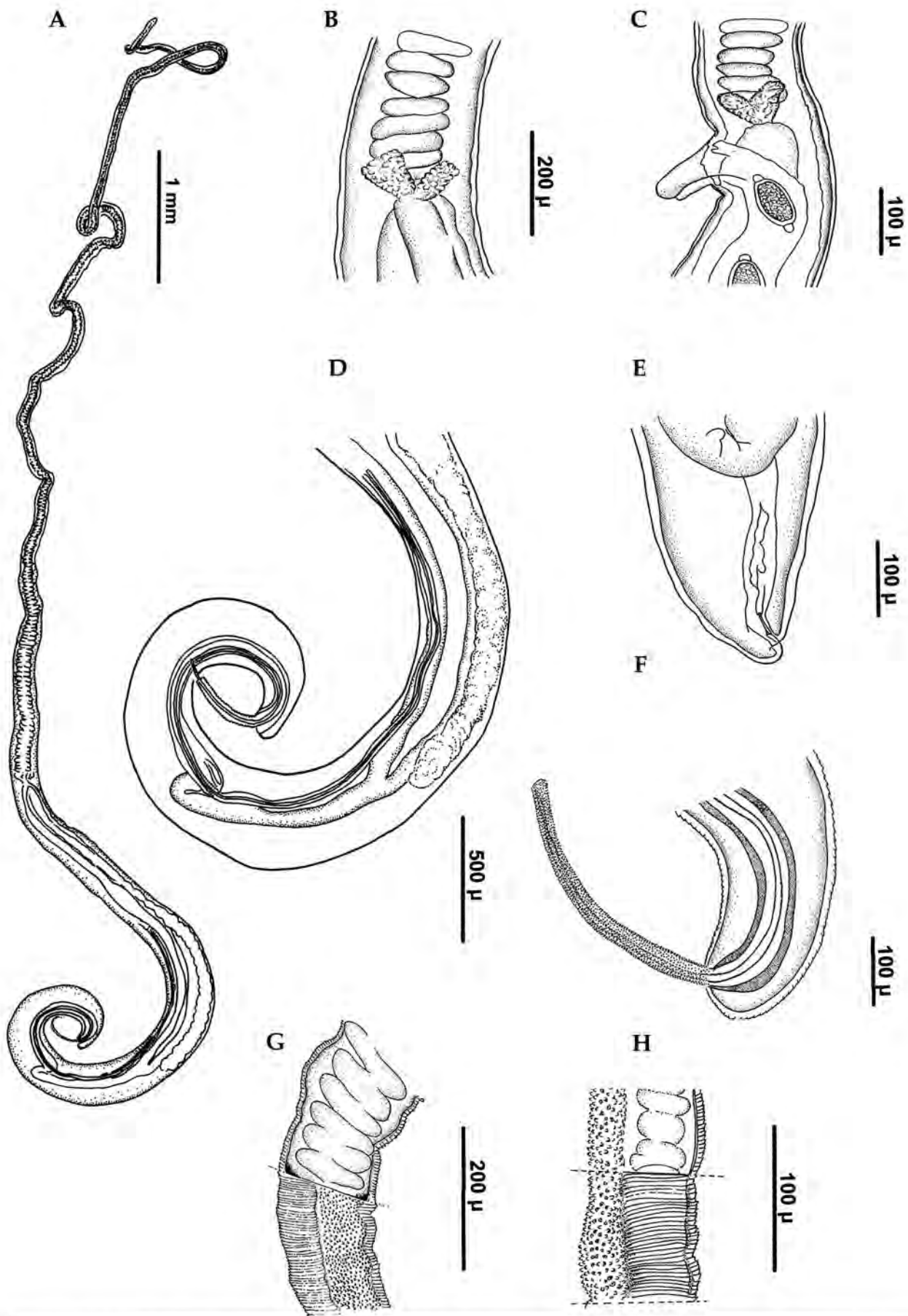


Figura 3.4.1 (A-H). *Trichuris laevitestis*. (A) Macho, vista lateral. (B) Unión esófago -intestino y porción proximal del testículo, vista lateral. (C) Unión esófago -intestino y vulva, vista lateral. (D) Macho, detalle del extremo posterior, vista lateral. (E) Hembra, extremo posterior, vista lateral. (F) Extremo posterior, cirro espinoso y espícula. (G) Banda bacilar, vista completa. (H) Banda bacilar, vista lateral.

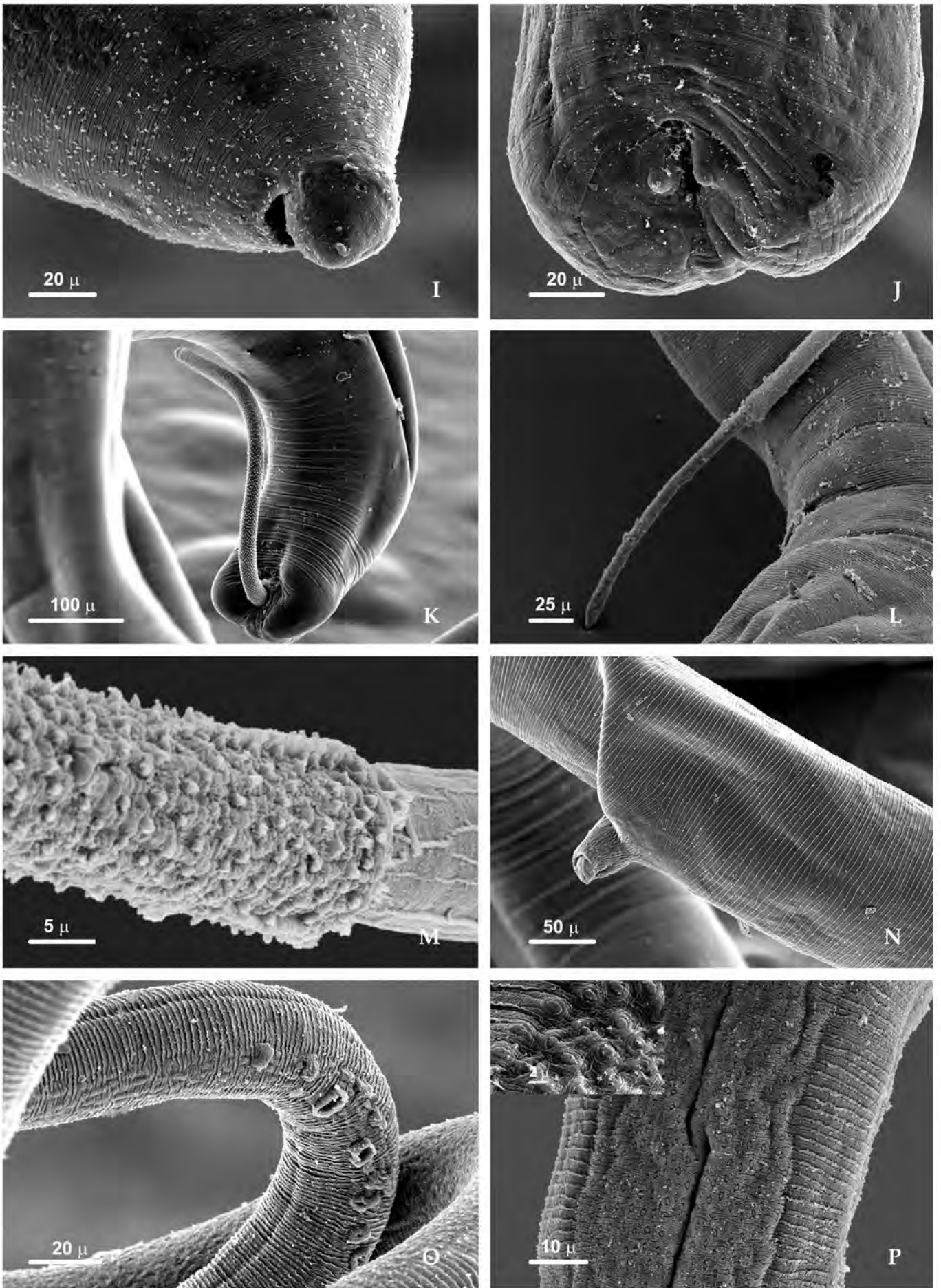


Figura 3.4.1 (I-P). *Trichuris laevis* - MEB. (I) Hembra, extremo posterior. (J) Macho, detalle de papilas paraclorales. (K) Cirro espinoso, distribución de las espinas. (L) Porción distal del cirro y salida de la espícula. (M) Detalle de las espinas de la porción distal del cirro. (N) Vulva protusiva. (O) Detalle de las inflaciones cuticulares bordeando la banda bacilar. (P) Distribución y detalle de las glándulas bacilares.

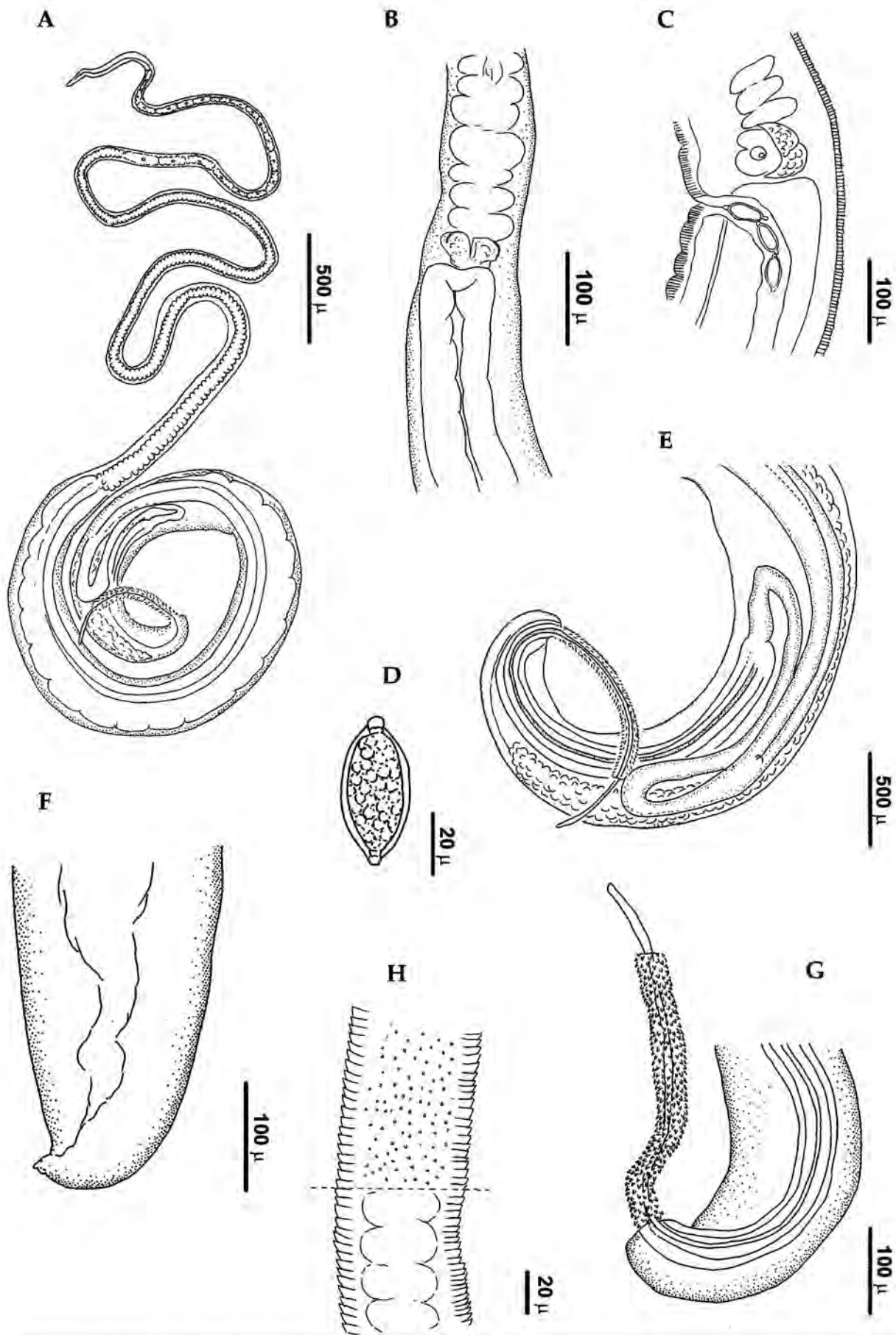


Figura 3.4.2 (A-H). *Trichuris n. sp.* (A) Macho, vista lateral. (B) Unión esófago -intestino y porción proximal del testículo, vista lateral. (C) Unión esófago -intestino y vulva, vista lateral. (D) Huevo. (E) Macho, detalle del extremo posterior, vista lateral. (F) Hembra, extremo posterior, vista lateral. (G) Extremo posterior, cirro espinoso y espícula. (H) Banda bacilar.

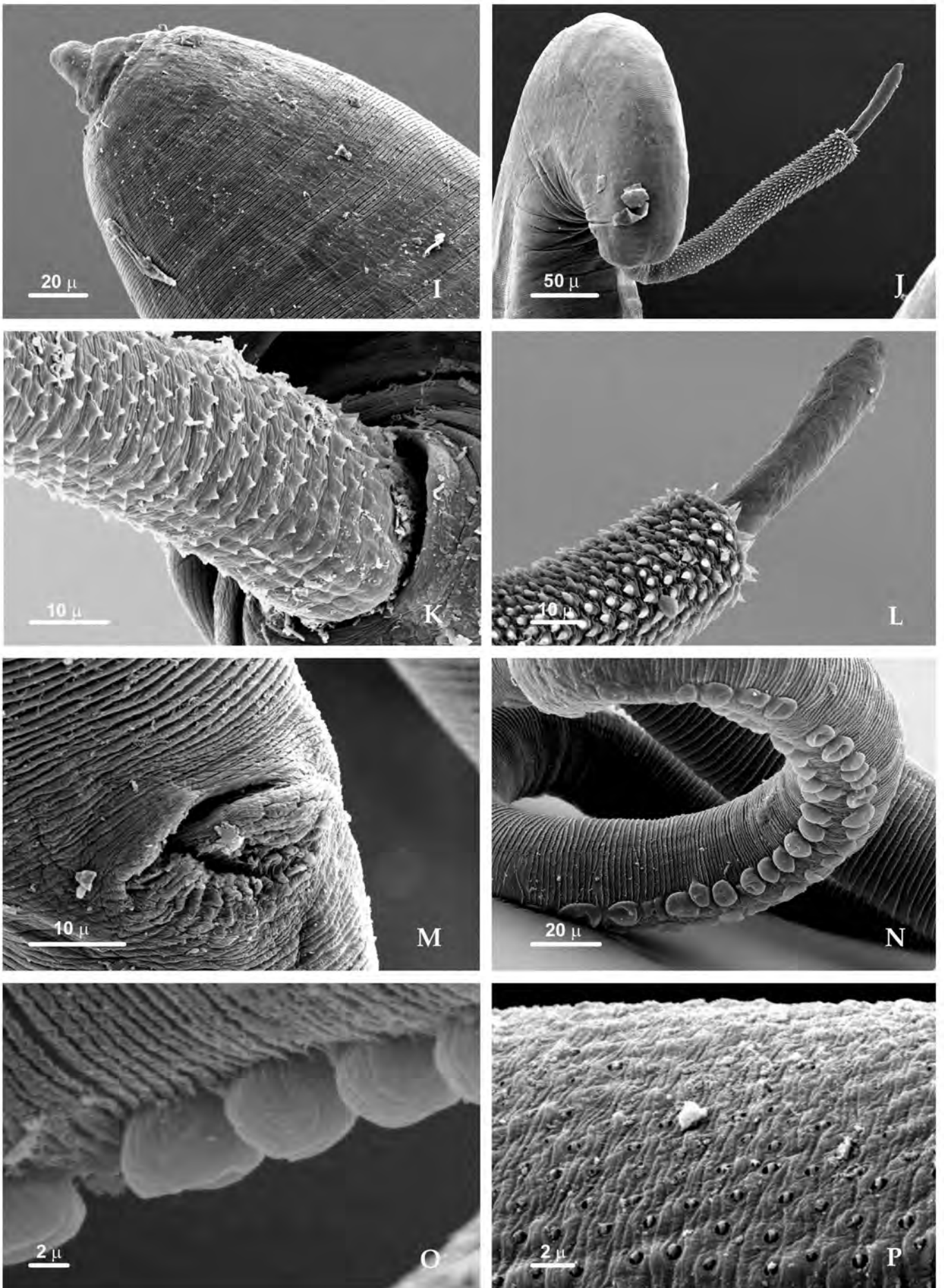


Figura 3.4.2 (I-P). *Trichuris* n. sp. - MEB. (I) Hembra, extremo posterior. (J) Cirro espinoso, distribución de las espinas. (K) Macho, detalle de papilas paramclocales y salida del cirro. (L) Porción distal del cirro y salida de la espícula. (M) Vulva no protusiva. (N) Banda bacilar, inflaciones cuticulares bordeando las glándulas. (O) Detalle de las inflaciones cuticulares. (P) Distribución y detalle de las glándulas bacilares.

3.5. TRICHURIDAE

ANÁLISIS DE CARACTERES DIAGNÓSTICOS

La mayoría de los autores reconocen la escasez de caracteres morfológicos diagnósticos presentes en las diferentes especies del género *Trichuris*, así como también la dificultad de distinguir mediante microscopía óptica caracteres presentes sobre su superficie (Kikuchi, 1974a, b; Knight, 1984, Robles et al., 2006).

La identificación de las especies se ha basado principalmente sobre caracteres relacionados con el sistema reproductivo masculino (Chandler, 1930; Knight, 1984; Babero y Murúa, 1990; Suriano y Navone, 1994; Tenora et al., 1997; Robles et al., 2006).

Moravec (2001) reconoce la importancia de estudiar particularmente las estructuras del extremo anterior, la banda bacilar, el extremo caudal del macho, el cirro y los huevos. Sin embargo, muy pocos estudios se han basado en información de esta índole.

Estudios recientes utilizan el MEB para completar las descripciones de las especies. En este sentido, sólo se tiene información sobre la morfología superficial de cinco de las 22 especies de *Trichuris* halladas en roedores americanos (Pfaffnberger y Bests, 1989; Correa Gomes et al., 1992; Robles et al., 2006) (ver material gráfico, Tabla 3.5.5). Con respecto a las especies de *Trichuris* parásitas de otros mamíferos, sólo han sido estudiadas a través del MEB algunas especies presentes en animales domésticos (e.g. *T. suis* (Schrank, 1788), *T. ovis* (Abildgaard, 1795)) (Kikuchi, 1974a, b; Tenora et al., 1993; Lanfredi et al., 1995).

De esta forma, la diagnosis de las especies se basa principalmente en caracteres métricos, y la identidad y distribución de los hospedadores (Beer, 1976). Como resultado se presentan frecuentes solapamientos entre los rangos morfométricos de cada carácter. Además, es común encontrar especies diferentes descritas bajo el mismo nombre (homonimia) y una misma especie descrita bajo nombres distintos (Spakulova, 1994; Robles et al., 2006).

Sin embargo, existen limitados análisis realizados para determinar la importancia de cada carácter en particular en la discriminación específica. En este sentido, Gagarin (1972) analizó los caracteres morfométricos de 13 especies del género *Trichuris*, reportando un considerable grado de variabilidad, particularmente en aquellos relacionados al sistema reproductivo. No obstante, Rickard y Bishop (1991) analizan siete especies reconociendo que algunos de los caracteres relacionados al sistema reproductivo de los machos son adecuados para la separación de especies. Knight (1972, 1984), Hinks y Thomas (1974) y Feliú et al. (2000) han evaluado la variabilidad de los caracteres en una misma especie hallada en diferentes localidades y hospedadores, obteniendo resultados similares principalmente en

relación a la estabilidad del largo de la espícula. En cuanto a las hembras, pocos estudios han encontrado caracteres métricos que permitan la separación de especies. Lýsek et al. (1975) distinguió *T. trichiura* de *T. suis* mediante el largo del huevo. Sólo uno de estos trabajos fue realizado sobre especies de *Trichuris* parásitas de roedores, el resto pertenecen a especies parásitas de otros órdenes de mamíferos (Feliú et al., 2000).

De esta forma, se reconoce la necesidad de evaluar y discutir los caracteres empleados en la separación de las especies de *Trichuris*, de contribuir con nueva información morfológica y de analizar los caracteres métricos para evitar solapamientos entre los rangos que acaban en frecuentes sinonimias u homonimias.

A partir de las observaciones realizadas en la presente investigación, se realizan análisis uni y multivariados para poner a prueba la validez de los caracteres métricos (Tablas 3.5.1-3.5.4) y se establecen y describen los caracteres que contribuyen a una adecuada identificación de las especies (Figs. 3.4.1 A-P; 3.4.2 A-P; 3.5.2 A-E; 3.5.3 A-F) (Chandler, 1930; Knight, 1971; Wright, 1971; Babero y Murúa, 1990; Bird y Bird, 1991; Suriano y Navone, 1994; Spakulova, 1994; Moravec, 2001; Robles et al., 2006).

Procedimientos

Para la realización de los análisis se utilizaron los programas Statistica 6.0, Statgraphics plus 4.0 y MVSP 3.1.

Se estudiaron 18 caracteres morfométricos en machos y 13 en hembras de las tres especies de *Trichuris* presentes en roedores sigmodontinos de Argentina; *Trichuris pardinasi* (TPA), *T. laevitestis* (TLA) y *Trichuris* n. sp. (Tn.sp.) (Tabla 3.5.1). Cada uno de los descriptores morfométricos fue obtenido como se indica en la Figura 3.5.2 A-E.

Debido a que los especímenes no se recuperan completos, porque la parte anterior queda adherida a la mucosa intestinal del hospedador, los especímenes que no reunieron el 60% de los datos merísticos (6 en los machos y 5 en las hembras) fueron eliminados de los análisis.

Se realizó un Análisis de Correlación entre caracteres para obtener las medidas faltantes de los ejemplares estudiados. A partir de estos datos se realizó una Regresión Lineal para calcular el dato faltante (variable dependiente) utilizando el carácter más correlacionado (variable independiente) (Tabla 3.5.2). En los casos donde las variables no tuvieron una correlación significativa ($p > 0.05$) con el resto de las variables, los datos se completaron con el promedio dentro de cada especie.

Se obtuvieron los datos de curtosis y varianza para los caracteres estudiados en cada especie. Se corroboró la homogeneidad de la varianza mediante el test de Bartlett (Tabla 3.5.3). Debido a los resultados se utilizó un test no paramétrico de Kruskal -Wallis para la mayoría de los caracteres. Se realizó un ANOVA de una vía para aquellos caracteres con varianza homoscedástica (Tabla 3.5.3). Se analizaron las diferencias entre las medias para cada par de especies mediante el test de Rangos Múltiples de Fisher (Tabla 3.5.3).

Se realizó un análisis discriminante entre las distintas especies. Los sexos fueron analizados por separado, debido a que varios caracteres no son compartidos (i.e. espícula, tamaño de huevo, etc.). Se utilizaron para este análisis aquellos caracteres que presentaron diferencias significativas entre las especies.

Resultados

Prácticamente todos los caracteres estudiados mostraron diferencias significativas entre las 3 especies, excepto el largo del esófago muscular (Em) en ambos sexos y la relación entre el ancho máximo posterior y el largo posterior del cuerpo (R Amp-P) en las hembras (Tabla 3.5.3).

El análisis entre pares de especies indica diferencias significativas en el ancho máximo posterior (Amp), el largo de la espícula (Esp), el tubo cloacal distal (TCD), tubo cloacal proximal/tubo cloacal distal (R TCP-TCD) y tubo cloacal distal/largo posterior del cuerpo (R TCD-P) para los machos, y en el ancho a nivel de la unión esófago-intestino (Ae-i), el largo del huevo (HI), largo anterior/largo posterior del cuerpo (R A-P) y largo total /largo posterior del cuerpo (R T-P) para las hembras (Tabla 3.5.3).

El análisis demostró que las 3 especies son significativamente diferentes ($p \leq 0,05$) (Tabla 3.5.4). El 100% de los casos (especímenes) fueron correctamente clasificados dentro de cada especie.

Los caracteres que mejor contribuyen a la separación de las especies analizadas fueron: en los machos, el ancho anterior (Aa), el ancho máximo posterior (Amp), el tubo cloacal proximal (TCP), el tubo cloacal distal (TCD) y la longitud de la espícula (Esp); en las hembras, el ancho anterior (Aa), el ancho máximo posterior (Amp), el ancho a nivel de la unión esófago-intestino (Ae-i), el largo posterior (LP) y el largo del huevo (HI). De esta manera, las tres especies pueden ser separadas a través de la combinación de estos caracteres morfométricos (Fig. 3.5.1).

El largo de la espícula (Esp) para los machos y el largo del huevo (HI) para las hembras resultaron caracteres estables a nivel específico. Estos caracteres junto con el largo

de las dos porciones de la cloaca (TCP y TCD) y el largo posterior (LP) para las hembras son importantes en la diagnosis de las especies dentro del género *Trichuris* (Tabla 3.5.4).

◆ **Boca:** la región cefálica es muy pequeña, los únicos datos fueron obtenidos a través del MEB en muy pocas especies de Trichinelloidea y en la presente investigación (Fig. 3.5.3 A).

En la medida que se obtengan los detalles de la boca en otras especies, se podrá establecer su valor como carácter diagnóstico.

◆ **Esófago:** dividido en una porción anterior muscular recta y una glandular posterior (esticosoma) formada por una hilera de esticocitos (Fig. 3.5.2 A, D).

El largo del esófago muscular (Em) no muestra diferencias significativas (Tabla 3.5.3). Existe una baja correlación entre el Em y el largo anterior (LA) y alta correlación entre el esófago glandular (Eg) y LA (Tabla 3.5.2).

◆ **Esticocitos:** forman el esófago glandular. Su número ha sido indicado en muy pocos trabajos (e.g. Suriano y Navone, 1994). Las especies estudiadas no mostraron diferencias numéricas, por lo cual se sugiere que no sea considerado como un carácter diagnóstico (Figs. 3.4.1 B, C; 3.4.2 B, C).

◆ **Células esofágico-intestinales:** par de células glandulares en la unión esofágico-intestinal, que por el momento no permiten discernir entre especies (Fig. 3.5.3 B).

◆ **Testículo:** ubicado en la porción posterior del cuerpo. La distancia entre el extremo final del testículo y el extremo posterior del cuerpo no proporciona un carácter adecuado en la discriminación de especies (Figs. 3.4.1 D; 3.4.2 E), debido a que se observó una gran variabilidad en el carácter dentro de una misma infrapoblación (todos los especímenes de una especie parásita en solo hospedador).

Las circunvoluciones que evidencia en su extensión, indican que el grado de tensión o aplastamiento que adopta en el espacio es particular en cada espécimen. De esta forma, se sugiere que las características del testículo podrían estar relacionadas con el estado reproductivo de cada ejemplar.

Robles et al. (2006) y los resultados de esta investigación explican y proponen una nomenclatura precisa para la descripción del sistema reproductivo:

◆ **Ducto espermático:** se forma a partir del testículo y se une posteriormente con el intestino. Histológicamente, se divide en dos porciones designadas vaso deferente y ducto eyaculador (Chandler, 1930). Esta estructura presenta problemas en la identificación de las diferencias celulares que separan las dos porciones mencionadas, por lo cual en la mayoría de los trabajos se considera un único conducto desde el testículo hasta la unión con el intestino (Fig. 3.5.2 A).

El largo de este conducto parece ser muy variable y por lo tanto, poco confiable para la discriminación de especies.

◆ **Tubo cloacal:** el ducto espermático y el intestino se unen para formar este conducto. Este se divide en dos partes denominadas, tubo cloacal proximal (TCP) y tubo cloacal distal (TCD). El tubo cloacal proximal es delgado y dependiendo de su largo y del ancho del cuerpo se acomoda formando una "e", "J", "U" o "8". (Babero y Murúa, 1990). El tubo cloacal distal es más ancho y alberga el cirro y la espícula, conteniéndolas en su totalidad o sólo posteriormente (Fig. 3.5.2 A, B, C).

El largo de las dos porciones de la cloaca es estable a nivel específico, por lo cual su utilización es importante en la discriminación de especies (Tablas 3.5.3, 3.5.4).

Se propone además que se incorpore en la descripción de las especies una relación entre el largo del tubo cloacal proximal y distal (R TCP-TCD) y entre el tubo cloacal distal y el largo posterior (R TCD-P) (Fig. 3.5.2 A).

◆ **Cirro:** se encuentra dentro del tubo cloacal distal y contiene a la espícula completamente en algunos casos y en otros sólo alberga la porción distal de la misma. El cirro puede presentar diferente grado de evaginación, lo cual permite observar claramente su estructura morfológica y superficie cuando emerge de la cloaca.

El segmento evaginado del cirro muestra diferencias relacionadas con la presencia de un bulbo que puede ser subterminal o terminal, el cual tiene diferentes tamaños y ornamentaciones. Presenta espinas con diferente forma y distribución, microláminas de extremos libres irregulares, diferente desarrollo de rugosidades y apariencias lisas (Figs. 3.4.1 F, L, M; 3.4.2 G, K, L; 3.5.3 C).

Por lo tanto, las características estructurales del cirro, así como las particularidades de su superficie permiten discernir entre especies del género *Trichuris*.

◆ **Tubo espicular:** supera al tubo cloacal distal y contiene la parte proximal de la espícula. Algunas especies no lo presentan y su espícula queda incluida completamente dentro del tubo cloacal distal i.e., *T. chilensis*, *T. bradleyi*, *T. robusti* (Fig. 3.5.2 B, C). Sin embargo, son muy pocos los trabajos que refieren su presencia.

En *Trichuris* se observan dos grupos bien diferenciados, uno presenta tubo espicular y el otro no, por lo cual estos estados de carácter son de importancia diagnóstica.

◆ **Espícula:** se encuentra en la porción posterior del cuerpo del macho y puede quedar total o parcialmente contenida en el cirro y en el tubo cloacal distal (Figs. 3.4.1 L; 3.4.2 L; 3.5.2 B, C).

Este carácter es sumamente estable y útil para la diagnosis de especies (Tablas 3.5.3, 3.5.4).

Se propone, además, que se incorpore en la descripción de las especies una relación entre el largo de la espícula y el largo posterior (R P-Esp) y entre el largo de la espícula y el largo total del cuerpo (R LT-Esp) (Fig. 3.5.2 A).

◆ **Vulva:** se encuentra a nivel o próxima a la unión esofágico-intestinal. Esta distancia evidencia diferencias a nivel específico.

Puede ser protrusiva o no, con morfologías y ornamentaciones diferentes (Figs. 3.4.1 C, N; 3.4.2 C, M; 3.5.3 D).

◆ **Extremo caudal del macho:** el extremo es romo, y puede presentar a cada lado de la cloaca dos papilas paraclocales muy conspicuas. Estas papilas han sido descritas en muy pocas especies, principalmente a través de su observación al MO (e. g. *T. ovis*, *T. skrjabini* (Baskakov, 1924), *T. discolor* (Linstow, 1906)).

El hallazgo de ornamentaciones en la base de cada papila en *T. trichiura* (L., 1771) advierte que un estudio detallado de este rasgo en otras especies puede resultar relevante a los fines de discriminación taxonómica (Fig. 3.4.1 J).

◆ **Extremo caudal de la hembra:** ha sido considerado en muy pocos trabajos. Sin embargo, el largo de la cola (post ano) y la forma que adopta es particular y estable dentro de cada especie (Figs 3.4.1 E, I; 3.4.2 F, I; 3.5.3 E).

Se sugiere que este carácter sea considerado en la descripción de las especies.

◆ **Banda bacilar:** se observa lateralmente sólo en la porción anterior del cuerpo (Sheffield, 1963; Moravec, 2001). La misma forma parte de una región especializada de la cutícula en la cual las glándulas se abren al exterior a través de un poro cuticular complejo (Wright, 1963, 1978; Bird y Bird, 1991). Estas glándulas se disponen en una línea angosta en el extremo anterior, que se ensancha hacia la región media esofageal. En la parte anterior de la banda bacilar, se observan inflaciones cuticulares (Figs. 3.4.1 O; 3.4.2 O).

Glándulas bacilares: son glándulas de la hipodermis modificadas, asociadas con una célula bipolar nerviosa constituyendo una unidad neurosecretora (Bird y Bird, 1991). Estas glándulas se distribuyen con diferentes patrones sobre el ancho de la banda y puede observarse un cierto grado de arreglo espacial con respecto a cada banda de la cutícula estriada. También es posible observar poros evidentes cuya forma y grado de apertura son variables (Fig. 3.5.3 F).

Inflaciones cuticulares: son formaciones cuticulares en forma de anillo que se encuentran en dos hileras sobre los bordes de la banda bacilar proximal (Figs. 3.4.1 O; 3.4.2 O).

La banda bacilar puede ser observada ocasionalmente al MO, pero el detalle de las glándulas bacilares así como de las inflaciones cuticulares sólo puede verse a través del MEB (Fig. 3.4.1 P; 3.4.2 P).

En esta investigación se observaron diferente número, disposición y forma de las glándulas, así como la forma y grosor de las inflaciones cuticulares mostrando particularidades a nivel específico y resultando útil en la discriminación de especies.

◆ **Ancho del cuerpo:** el análisis efectuado destaca la importancia del ancho del cuerpo a diferentes niveles (anterior, unión esofágico-intestinal y posterior) (Fig. 3.5.2 A, D; Tabla 3.5.3).

Se sugiere que se incorpore en la descripción de las especies una relación entre el ancho máximo posterior y el largo posterior del cuerpo (R Amp-P) (Fig. 3.5.2 A).

ESPECIES PRESENTES EN ROEDORES AMERICANOS

En forma paralela a esta investigación otras especies de roedores sigmodontinos fueron prospectadas, encontrándose una nueva especie de *Trichuris* en un roedor sigmodontino (Phyllotini) (Robles et al., 2006).

En la Tabla 3.5.5 se proveen datos completos, caracteres diagnósticos y medidas de las 22 especies de *Trichuris* parásitas de roedores americanos.

El estudio detallado de estas especies y el análisis de los caracteres ha permitido la elaboración de una clave que se presenta a continuación.

De las 22 especies de *Trichuris* presentes en roedores americanos no se consideraron a *T. gracilis* y *T. dolichotis* por la dificultad de realizar comparaciones únicamente con información parcial obtenida de la hembra. *Trichuris fossor* no se incluyó por la carencia de datos precisos de machos y hembras. Esta clave permite la identificación de las especies mediante el uso del MO.

Clave para la identificación de especies

1: Macho- presencia de tubo espicular_____	2
1': Macho- ausencia de tubo espicular_____	3
2: Macho- el cirro forma un bulbo espinoso_____	4
2': Macho- el cirro no forma un bulbo espinoso_____	5
3: Macho- con pseudobursa_____	<i>Trichuris bursacaudata</i>
3': Macho- sin pseudobursa_____	6
4: Macho- el bulbo del cirro forma una campana_____	<i>Trichuris dipodomys</i>
4': Macho- el bulbo del cirro con forma cilíndrica_____	7
5: Macho- espinas del cirro iguales y uniformemente desarrolladas_____	8
5': Macho- espinas del cirro desiguales y no uniformemente desarrolladas_____	9
6: Hembra- con vulva protrusiva_____	<i>Trichuris chilensis</i>
6': Hembra- con vulva no protrusiva_____	10
7: Hembra- la porción posterior del cuerpo es menor a 10 cm_____	<i>Trichuris opaca</i>
7': Hembra- la porción posterior del cuerpo es mayor a 10 cm_____	11
8: Hembra- con vulva no protrusiva_____	<i>Trichuris fulvi</i>
8': Hembra- con vulva protrusiva, labios prominentes u ornamentados_____	12

- 9: Macho- con espinas mejor desarrolladas distalmente. Hembra- con vulva sobre prominencia_____ *Trichuris peromysci*
- 9': Macho- con espinas mejor desarrolladas próximalmente. Hembra- con vulva protrusiva_____ *Trichuris laevitestis*
- 10: Macho- las espinas sobre el cirro no se encuentran distribuidas uniformemente_____ 13
- 10': Macho- las espinas sobre el cirro se encuentran distribuidas uniformemente_____ 14
- 11: Macho- la porción posterior del cuerpo es menor a 10 mm y la espícula es menor a 1.3 mm_____ *Trichuris neotomae*
- 11': Macho- la porción posterior del cuerpo es mayor a 10 mm y la espícula es mayor a 1.3 mm_____ *Trichuris citelli*
- 12: Hembra- vulva con bordes prominentes. Macho- con longitud total de tubo cloacal menor a 1.2 mm_____ *Trichuris madisonensis*
- 12': Hembra- con vulva protrusiva. Macho- con longitud total del tubo cloacal mayor a 2 mm_____ *Trichuris perognathi*
- 13: Macho- la porción posterior del cuerpo es mayor a 15 mm y la espícula menor a 2.7 mm_____ *Trichuris travassosi*
- 13': Macho- la porción posterior del cuerpo es menor a 15 mm y la espícula mayor a 2.7 mm_____ *Trichuris pampeana*
- 14: Macho- con espícula menor o igual a 1 mm_____ *Trichuris elatoris*
- 14': Macho- con espícula mayor a 1 mm_____ 15
- 15: Macho- con TCD mayor a 6 mm_____ *Trichuris bradleyi*
- 15': Macho- con TCD menor a 6 mm_____ 16
- 16: Hembra con callosidades en la vulva_____ *Trichuris myocastoris*
- 16': Hembra sin callosidades en la vulva_____ 17
- 17: Macho- con TCP menor a 1.7 mm_____ *Trichuris n. sp.*
- 17': Macho- con TCP mayor a 1.7 mm_____ 18
- 18: Macho- con espícula entre 2.3-3.90, TCP en forma de "e" y TCD menor que 3 mm_____ *Trichuris robusti*

18': Macho- con espícula entre 4.3-5.02, TCP en forma de "J" y TCD mayor que 3 mm _____ *Trichuris pardinasi*

Tabla 3.5.1. Principales caracteres métricos de los machos de las tres especies de *Trichuris* presentes en roedores sigmodontinos de Argentina.

Machos Datos	TPA (N=12)			TLA (N=55)			T n sp (N=23)		
	n	Media	DS	n	Media	DS	n	Media	DS
Largo total (LT)	4	21.32	2.53	32	16.62	3.40	19	11.56	1.77
Largo posterior (LP)	12	9.91	0.92	51	7.62	1.84	21	4.77	0.89
Largo anterior (LA)	6	11.81	1.48	34	9.372	2.05	20	6.69	1.08
Ancho anterior (Aa)	12	0.14	0.01	52	0.08	0.03	20	0.05	0.01
Ancho máximo posterior (Amp)	12	0.47	0.12	47	0.28	0.04	22	0.26	0.04
Ancho unión esófago-intestino (A e-i)	12	0.22	0.03	51	0.18	0.04	21	0.14	0.03
Esófago muscular (Em)	10	0.41	0.04	34	0.49	0.16	21	0.46	0.13
Esófago glandular (Eg)	6	11.28	1.53	31	8.77	2.03	21	6.50	1.43
Tubo cloacal proximal (TCP)	12	2.87	0.47	55	1.39	0.35	22	1.02	0.29
Tubo cloacal distal (TCD)	12	3.87	0.57	55	1.19	0.38	21	1.38	0.25
Espícula (Esp)	12	4.52	0.55	53	4.62	1.25	21	1.68	0.35
Largo anterior / Largo posterior (R A-P)	6	1.21	0.12	33	1.48	0.56	19	1.40	0.23
Largo total / Largo posterior (R T-P)	4	2.19	0.10	32	2.48	0.56	19	2.40	0.23
Largo total / Largo de la espícula (R T-E)	4	4.86	0.74	32	4.40	1.14	19	6.78	1.33
Largo posterior / Largo de la espícula (R P-E)	12	2.21	0.32	48	1.72	0.38	21	2.89	0.74
Ancho máximo posterior / Largo posterior (R Amp-P)	12	0.05	0.01	46	0.04	0.01	21	0.05	0.01
Tubo cloacal proximal / Tubo cloacal distal (R TCP-TCD)	12	0.75	0.11	52	1.26	0.40	22	0.73	0.15
Tubo cloacal distal / Largo posterior (R TCD-P)	12	0.39	0.05	49	0.16	0.03	21	0.29	0.06

Tabla 3.5.1. Principales caracteres métricos de las hembras de las tres especies de *Trichuris* presentes en roedores de Argentina.

Hembras	TPA (N=8)			TLA (N=50)			T n sp (N=26)		
	n	Media	DS	n	Media	DS	n	Media	DS
Datos									
Largo total (LT)	5	36.11	5.50	37	20.83	3.13	24	17.43	3.95
Largo posterior (LP)	8	19.30	2.05	47	9.27	1.89	26	7.80	1.60
Largo anterior (LA)	4	16.4	2.87	39	11.59	1.70	24	9.85	2.16
Ancho anterior (Aa)	8	0.12	0.02	47	0.073	0.02	20	0.057	0.01
Ancho máximo posterior (Amp)	8	0.61	0.11	43	0.32	0.04	21	0.27	0.03
Ancho unión esófago-intestino (A e-i)	8	0.25	0.07	47	0.21	0.05	26	0.15	0.03
Esófago muscular (Em)	4	0.51	0.09	24	0.56	0.13	24	0.50	0.12
Esófago glandular (Eg)	5	15.74	2.47	22	10.87	2.09	23	9.57	1.93
Huevo largo (Hi)	4	0.06	0	42	0.076	0.008	20	0.06	0.003
Huevo ancho (Ha)	4	0.03	0	44	0.032	0.006	20	0.03	0.002
Largo anterior / Largo posterior (R A-P)	4	0.88	0.05	37	1.22	0.16	24	1.24	0.18
Largo total / Largo posterior (R T-P))	5	1.8	0.23	37	2.22	0.14	24	2.23	0.19
Ancho máximo posterior / Largo posterior (R Amp-P)	8	0.03	0.004	43	0.04	0.007	21	0.038	0.008

Tabla 3.5.2. Análisis de Correlación entre caracteres métricos de machos y hembras de las tres especies de *Trichuris* presentes en roedores sigmodontinos de Argentina.

		MACHOS																	
Caracteres	LT	LP	LA	Aa	Amp	Ae-i	Em	Eg	TCP	TCD	Esp	R A-P	R T-P	R T-E	RP-E	R Amp-P	R TCP-TCD	R TCD-P	
LT	1,00																		
LP	0,90	1,00																	
LA	0,94	0,74	1,00																
Aa	0,56	0,53	0,55	1,00															
Amp	0,54	0,53	0,55	0,75	1,00														
Ae-i	0,58	0,67	0,42	0,42	0,42	1,00													
Em	0,27	0,31	0,24	-0,23	0,02	0,34	1,00												
Eg	0,94	0,73	1,00	0,56	0,54	0,41	0,20	1,00											
TCP	0,69	0,75	0,60	0,80	0,71	0,48	-0,08	0,60	1,00										
TCD	0,54	0,61	0,48	0,79	0,65	0,40	-0,19	0,47	0,89	1,00									
Esp	0,81	0,80	0,71	0,52	0,37	0,61	0,21	0,71	0,55	0,43	1,00								
R A-P	0,06	0,45	-0,23	-0,01	0,00	0,32	0,11	-0,24	0,24	0,22	0,18	1,00							
R T-P	0,04	0,46	-0,21	0,04	0,10	0,31	0,14	-0,23	0,30	0,30	0,16	0,96	1,00						
R T-E	0,31	0,36	0,23	0,29	0,07	0,40	0,12	0,23	0,22	0,12	0,79	0,15	0,15	1,00					
R P-E	0,28	0,11	0,33	0,25	-0,01	0,19	0,03	0,34	0,04	-0,05	0,67	-0,32	-0,36	0,86	1,00				
R Amp-P	-0,34	-0,44	-0,17	0,21	0,47	-0,17	-0,18	-0,18	-0,06	0,04	-0,41	-0,50	-0,39	-0,31	-0,14	1,00			
R TCP-TCD	0,14	0,11	0,11	-0,10	-0,10	0,06	0,25	0,11	0,01	-0,38	0,24	0,01	-0,05	0,34	0,36	-0,29	1,00		
R TCD-P	-0,10	-0,05	-0,07	0,46	0,32	-0,08	-0,43	-0,07	0,45	0,73	-0,14	-0,03	0,07	-0,17	-0,23	0,40	-0,68	1,00	

		HEMBRAS												
Caracteres	LT	LP	LA	Aa	Amp	Ae-i	Em	Eg	HI	Ha	RA-P	R T-P	R Amp-P	
LT	1,00													
LP	0,97	1,00												
LA	0,95	0,86	1,00											
Aa	0,65	0,65	0,58	1,00										
Amp	0,83	0,87	0,70	0,64	1,00									
Ae-i	0,44	0,39	0,47	0,67	0,49	1,00								
Em	0,14	0,04	0,28	0,01	0,00	0,07	1,00							
Eg	0,96	0,90	0,98	0,61	0,73	0,50	0,20	1,00						
HI	-0,13	-0,19	-0,05	0,14	-0,22	0,26	0,22	-0,10	1,00					
Ha	0,04	0,01	0,08	0,17	-0,02	0,04	0,17	0,05	0,36	1,00				
R A-P	0,67	0,81	0,41	0,51	0,71	0,19	-0,21	0,53	-0,28	-0,07	1,00			
R T-P	0,55	0,71	0,29	0,43	0,61	0,14	-0,23	0,42	-0,28	-0,10	0,97	1,00		
R Amp-P	-0,51	-0,49	-0,52	-0,22	0,00	0,03	-0,10	-0,56	-0,02	-0,08	-0,36	-0,33	1,00	

Tabla 3.5.3. Análisis y comparación múltiple de los caracteres métricos entre las 3 especies y entre cada par de especies analizadas.

	Test Bartlett (Homogeneidad de varianza)	Test Kruskall Wallis	ANOVA	TPA-TLA	TLA-Tn.sp	Tn.sp-TPA
Machos						
LT	***	***	NA	*	*	*
LP	**	***	NA	*	*	*
LA	**	***	NA	*	*	*
Aa	**	***	NA	*	*	*
Amp	***	***	NA	*		*
Ae-i	NS	NA	P=0	*	*	*
Em	***	NS	NA			
Eg	*	***	NA	*	*	*
TCP	NS	NA	P=0	*	*	*
TCD	*	***	NA	*		*
Esp	***	***	NA		*	*
R A-P	*	*	NA			
R T-P	***	*	NA			
R T-E	***	***	NA	*	*	*
R P-E	*	***	NA	*	*	*
R Amp-P	*	***	NA	*	*	
R TCP-TCD	***	***	NA	*	*	
R TCD-P	*	***	NA	*	*	*
Hembras						
LT	NS	NA	P=0	*	*	*
LP	NS	NA	P=0	*	*	*
LA	NS	NA	P=0	*	*	*
Aa	*	***	NA	*	*	*
Amp	***	***	NA	*	*	*
Ae-i	**	**	NA		*	*
Em	NS	NA	NS			
Eg	NS	NA	P=0	*	*	*
HI	***	***	NA	*	*	
Ha	***	***	NA			
R A-P	NS	NA	P=0	*		*
R T-P	**	**	NA	*		*
R Amp-P	NS	NA	NS			

Las diferencias significativas se indican: ***: $P \leq 0.001$; **: $P \leq 0.01$; * $P \leq 0.05$.

NS: diferencias no significativas

NA: No aplicable

En la comparación entre pares de especies, la presencia de un asterisco indica diferencias significativas (95% de confianza) entre las medias del carácter correspondiente.

Tabla 3.5.4. Resumen de los resultados del Análisis discriminante entre las tres especies de *Trichuris* de roedores sigmodontinos de Argentina.

Machos	TPA	TLA	Tn.sp.
TPA		0,000000	0,000000
TLA	0,000000		0,000000
Tn.sp.	0,000000	0,000000	

Hembras	TPA	TLA	Tn.sp.
TPA		0,000000	0,000000
TLA	0,000000		0,000000
Tn.sp.	0,000000	0,000000	

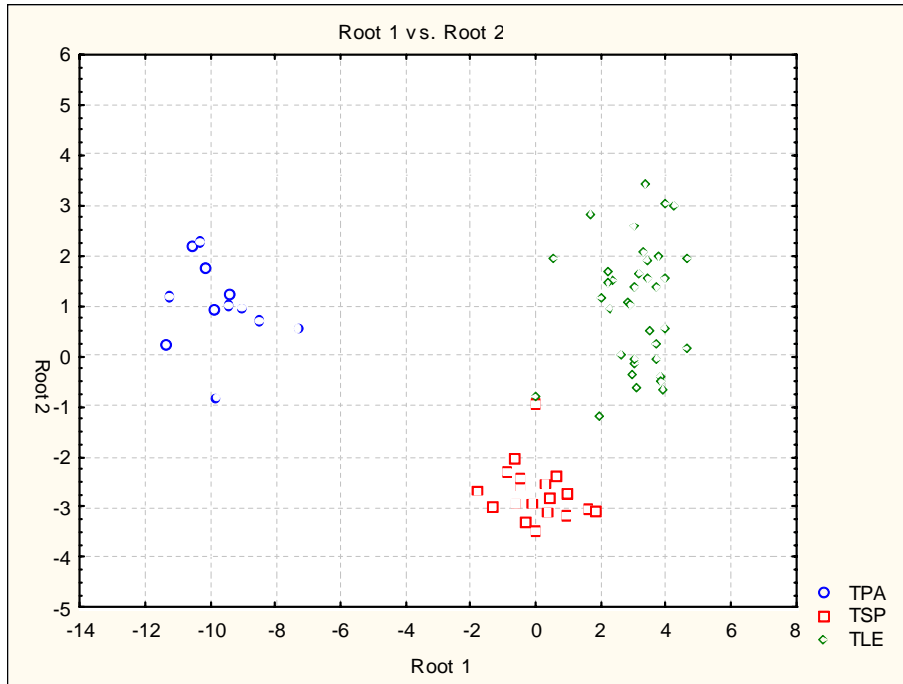
Machos	Wilks' Lambda	F	p-nivel
LT	0,010797	0,12010	0,887058
LP	0,010893	0,37460	0,689241
LA	0,011161	1,08672	0,344205
Aa	0,016290	14,68266	0,000007*
Amp	0,014370	9,59271	0,000256*
Ae-i	0,010813	0,16395	0,849185
Eg	0,011459	1,87450	0,162768
TCP	0,012465	4,54219	0,014778*
TCD	0,029650	50,09491	0,000000*
Esp	0,021714	29,06021	0,000000*

Hembras	Wilks' Lambda	F	p-nivel
LT	0,018968	0,78208	0,463710
LP	0,024131	6,98340	0,002323*
LA	0,019867	1,86218	0,167370
Aa	0,025666	8,82721	0,000598*
Amp	0,021344	3,63655	0,034545*
Ae-i	0,021885	4,28621	0,019920*
Eg	0,019802	1,78374	0,179944
HI	0,047163	34,64782	0,000000*
Ha	0,018604	0,34531	0,709900

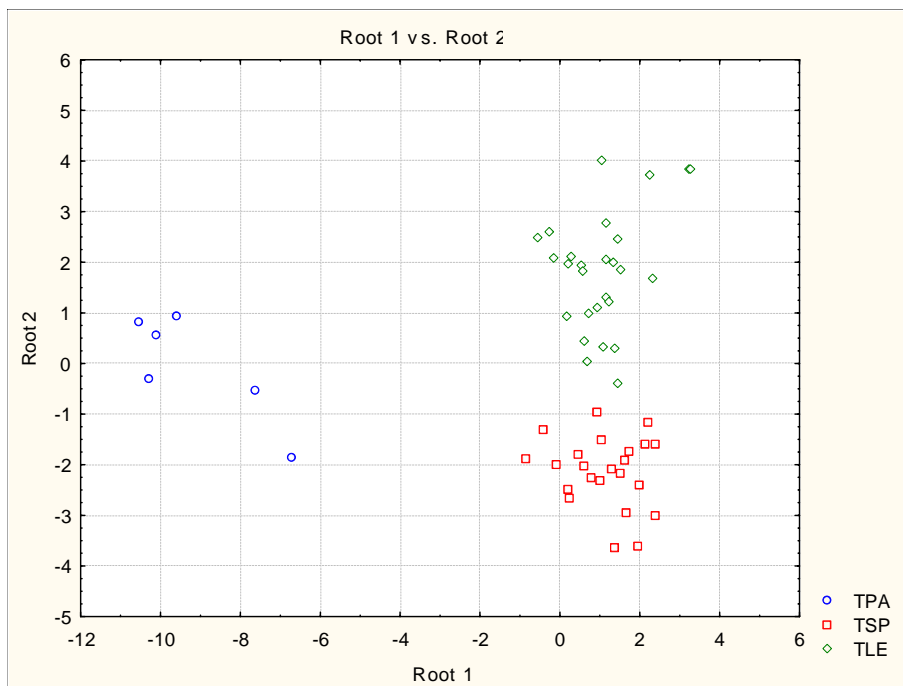
Figura 3.5.1. Distribución de los especímenes de las tres especies de *Trichuris*.

Abreviaturas: TPA.: *Trichuris pardinasi*. TLE: *Trichuris laevitestis*. TSP: *Trichuris* n. sp.
Significancia a ($p \leq 0,05$)

Machos



Hembras



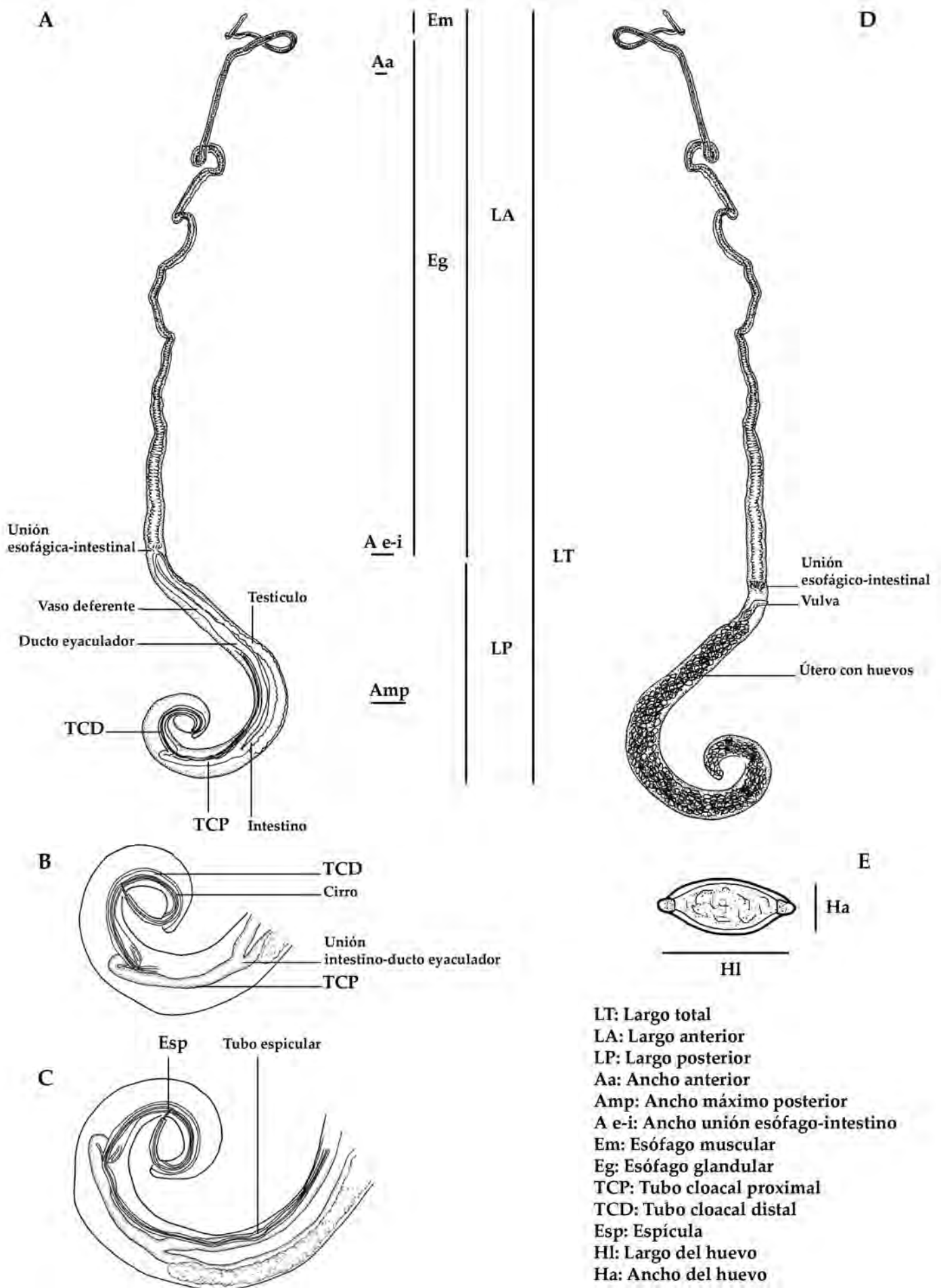


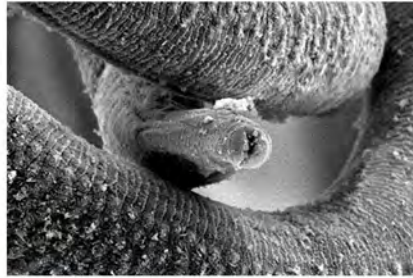
Figura 3.5.2 (A-E). Caracteres morfométricos empleados para definir especies de *Trichuris*. Dibujos esquemáticos de *Trichuris*. (A) Macho. (B) Extremo posterior sin tubo espicular. (C) Extremo posterior con tubo espicular. (D) Hembra. (E) Huevo.

Trichuris pardinasi

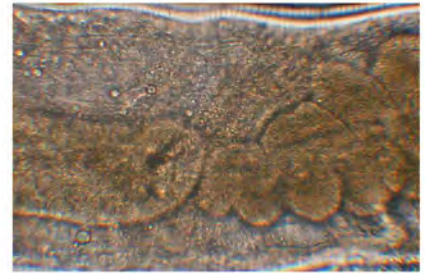
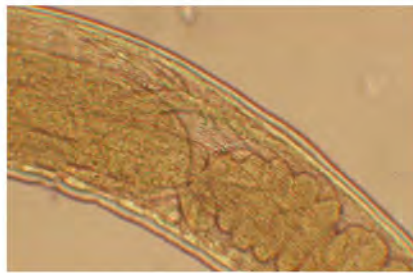
Trichuris laevitestis

Trichuris n. sp

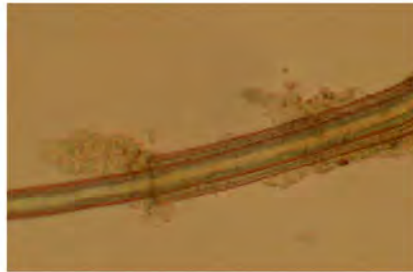
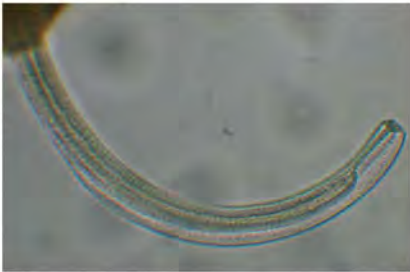
A



B



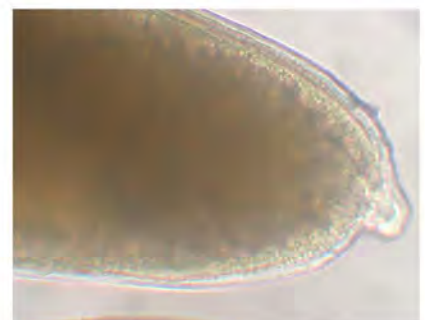
C



D



E



F

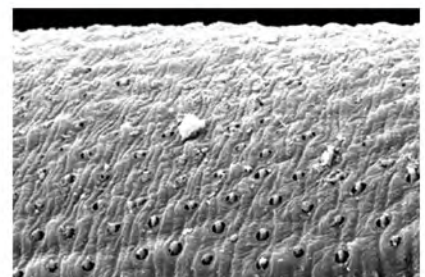
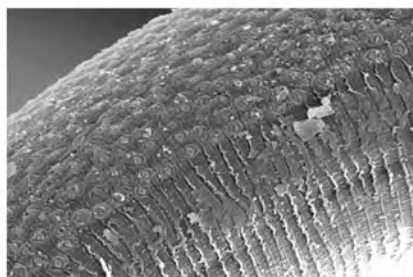
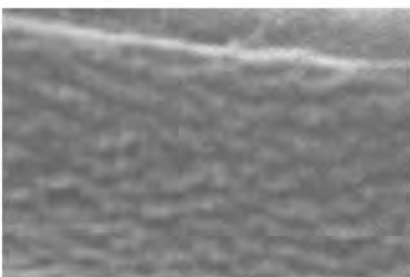


Figura 3.5.3 (A-F). Caracteres morfológicos observados en las tres especies de *Trichuris* de roedores sigmodontinos de la Argentina. (A) Boca. (B) Células esofágico-intestinal. (C) Cirro. (D) Vulva. (E) Extremo posterior hembra. (F) Glándulas bacilares. (A, F MEB, B-E MO).

Tabla 3.5.5. Cuadro comparativo de las 22 especies del género *Trichuris* registradas en roedores americanos.

Especies	<i>T. gracilis</i> (Rudolphi, 1819)	<i>T. opaca</i> Barker et Noyes, 1915	<i>T. fossor</i> Hall, 1916	<i>T. myocastoris</i> Enigk, 1933
Referencias	Cameron y Reesal, 1951	Tiner, 1950	Chandler 1945; Kenneth y Lepp, 1972	Lent y Freitas, 1936; Correa et al. 1992
Material gráfico	Dibujo porción post. y vulva.	Dibujo porción post. macho.	Dibujo porción post. y vulva .	Dibujo porción post. Foto MEB.
Hospedador tipo	<i>Dasyprocta agouti</i> *	<i>Ondatra zibeticus cinnamominius</i>	<i>Thomomys talpoides</i> †	<i>Myocastor coypus</i>
Otros hospedadores	-	<i>Microtus p. pennsylvanicus</i> <i>Ondatra z. zibeticus</i> ,	<i>Thomomys b. bottae</i>	-
Familias hospedadoras	Dasyproctidae	Cricetidae	Geomyidae	Myocastoridae
Distribución geográfica	Trinidad-Brasil	Nebraska, Wisconsin, Ohio, Wyoming, Maryland-EEUU	California-EEUU	San Pablo-Brasil
Macho (N) (mm)	No hallado	-	16	-
Largo del cuerpo	-	21.8-24.9	22-35	27.89-39.77
Porción anterior del cuerpo	-	13.1-14.5	-	19.02-26.7
Porción posterior del cuerpo	-	8.7-10.4	-	-
Ancho anterior	-	0.098-0.102	0.078-0.104	-
Ancho unión esof-intest	-	0.16-0.17	-	-
Ancho máx. posterior	-	0.286-0.305	0.3-0.425	-
Tubo espicular	-	Presente	?	Ausente
Largo de la espícula	-	1.20-1.36	0.97-1.35	2.96-4.5
Estructura del cirro	-	Bulbo espinoso	Bulbo espinoso	Espinoso
Tubo cloacal total (sin dividir)	-	1.7-2.10	-	-
TCP	-	-	-	-
TCD	-	-	-	1.26-2.63
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	-	-	1.5:1-1.6:1	0.46:1
Hembra (N) (mm)	-	-	25	-
Largo del cuerpo	38-54	21.9-23.7	25-47	30.25-45.24
Porción anterior del cuerpo	21.52-27.44	14.3-15.1	-	22.28-31.82
Porción posterior del cuerpo	15.1-18.4	7.6-8.6	-	-
Ancho anterior	0.1-0.14	0.095	0.104-0.13	-
Ancho unión esof-intest	0.3-0.4	0.15-0.23	-	-
Ancho máx. posterior	0.6-0.7	0.436-0.5	0.3-0.62	-
Dist. unión esof-intest/vulva	0.07	0.05-0.2	0.037-0.087	-
Vulva	Labios levemente proyectados	Sobre prominencia	Bordes prominentes	Con callosidades salientes
Largo huevo	0.05-0.059	0.059-0.062	0.069-0.077	0.05-0.065
Ancho huevo	0.023-0.028	0.029	0.030-0.037	0.024-0.030
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	-	1.7:1-1.9:1	1.54:1	0.31:1

*: Mencionado como *Cavia agouti* por Rudolphi, 1819†: Mencionado como *Thomomys fossor* por Hall, 1916

Especies	<i>T. citelli</i>	<i>T. perognathi</i>	<i>T. neotomae</i>	<i>T. peromysci</i>
Referencias	Chandler, 1945	Chandler, 1945	Chandler, 1945	Chandler, 1946
Material gráfico	-	-	-	-
Hospedador tipo	<i>Spermophilus beecheyi</i> *	<i>Perognathus c. californicus</i>	<i>Neotoma fuscipes</i>	<i>Peromyscus californicus</i>
Otros hospedadores	-	<i>P. pennicillata</i>	-	-
Familias hospedadoras	Sciuridae	Heteromyidae	Cricetidae	Cricetidae
Distribución geográfica	California-EEUU	California-EEUU	California-EEUU	California-EEUU
Macho (N) (mm)	-	-	-	-
Largo del cuerpo	34.5-38.5	25-30	22-23	14.7-31.8
Porción anterior del cuerpo	21.5-24.5	-	-	9.2-20.8
Porción posterior del cuerpo	12.5-14.5	-	7.5-8	5.5-11.5
Ancho anterior	0.075	0.09	0.125	0.1-0.11
Ancho unión esof-intest	0.35	-	0.14	-
Ancho máx. posterior	0.6	0.350	0.47-0.5	0.4-0.48
Tubo espicular	Presente	Presente	Presente	Presente
Largo de la espícula	1.3-2.1	0.9-1.15	1.15-1.23	0.86-1.4
Estructura del cirro	Bulbo espinoso	Espinoso	Bulbo espinoso	Espinas uniformemente distribuidas, mejor desarrolladas distalmente
Tubo cloacal total (sin dividir)	1.5-1.9	2.00	1.22-1.25	1.2-2.0
TCP	-	-	-	-
TCD	1-1.3	0.4	0.57-0.6	0.37-0.52
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	-	-	-	-
Hembra (N) (mm)	-	-	-	-
Largo del cuerpo	45	46-47	28-34	23-41
Porción anterior del cuerpo	26-27.5	21-23	16-21	14.3-24.4
Porción posterior del cuerpo	18-19.5	-	13-16	9-17
Ancho anterior	-	-	-	-
Ancho unión esof-intest	0.35-0.4	-	0.15-0.18	0.1-0.12
Ancho máx. posterior	-	0.55	0.7-0.8	0.55-0.625
Dist. unión esof-intest/vulva	0	-	0	0
Vulva	Sobre prominencia	Protrusiva	Sobre prominencia	Sobre prominencia
Largo huevo	0.070-0.074	0.065-0.067	0.09	0.087-0.092
Ancho huevo	0.033-0.035	0.031-0.033	0.04	0.04
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	-	-	1.25:1-1.6:1	-

*: Mencionado como *Citellus beecheyi* por Chandler, 1945

Especies	<i>T. madisonensis</i> Tiner, 1950	<i>T. dolichotis</i> Morini, Boero et Rodriguez, 1955	<i>T. dipodomys</i> (Read, 1956)	<i>T. bradleyi</i> Babero, Cattan et Cabello, 1975
Referencias	Tiner, 1950	Morini, et al. 1955	Read, 1956	Babero, et al. 1975
Material gráfico	-	-	-	Dibujo porción post. M y H, y vulva.
Hospedador tipo	<i>Tamias striatus</i>	<i>Dolichotis patagonum</i>	<i>Dipodomys ordii</i>	<i>Octodon degus</i>
Otros hospedadores	-	-	-	-
Familias hospedadoras	Sciuridae	Caviidae	Heteromyidae	Octodontidae
Distribución geográfica	Wisconsin-EEUU	Argentina	New Mexico, Utah-EEUU	Santiago-Chile
Macho (N) (mm)	-	No hallado	3	18
Largo del cuerpo	21.5	-	19.7-25.1	27-33
Porción anterior del cuerpo	14.3	-	8.7-14.1	15-20
Porción posterior del cuerpo	6.9-7.2	-	10.3-11.6	12-18
Ancho anterior	0.012-0.073	-	0.043	0.02
Ancho unión esof-intest	0.2	-	0.28-0.29	0.32
Ancho máx. posterior	0.286-0.305	-	0.33-0.46	0.45-0.47
Tubo espicular	Presente	-	Presente	Ausente
Largo de la espícula	0.83-0.95	-	1.21-1.33	7.13-7.56
Estructura del cirro	Espinoso	-	En forma de campana espinosa	Espinoso
Tubo cloacal total (sin dividir)	1.14-1.22	-	1.70-1.74	
TCP	-	-		6.09-7.1
TCD	-	-	0.43-0.58	7.2-8.5
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	-	-	-	-
Hembra (N) (mm)	-	-	3	26
Largo del cuerpo	25.7-28.5	30	39.5-47.9	52.3-56.2
Porción anterior del cuerpo	17.2-18.5	17	15.9-25.7	24.-34.3
Porción posterior del cuerpo	8.5-10.0	13	22.2-23.6	-
Ancho anterior	-	0.1	-	-
Ancho unión esof-intest	-	0.2	0.16	0.36-0.44
Ancho máx. posterior	-	0.5	0.51-0.58	0.79-0.85
Dist. unión esof-intest/vulva	-	-	0	0.15-0.27
Vulva	Bordes prominentes	No protrusiva	Labio anterior proyectado	No protrusiva
Largo huevo	0.072	0.075	0.058-0.065	0.057-0.065
Ancho huevo	0.075	0.045	0.028-0.029	0.029-0.034
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	-	-	-	-

Especies	<i>T. chilensis</i>	<i>T. fulvi</i>	<i>T. elatoris</i>	<i>T. robusti</i>
	Babero, Cattán et Cabello, 1976	Babero et Murua, 1987	Pfaffnberger et Bests, 1989	Babero et Murua, 1990
Referencias	Babero, et al. 1976	Babero y Murua, 1987	Pfaffnberger y Bests, 1989	Babero y Murua, 1990
Material gráfico	Dibujo porción post. M y H, y vulva.	Dibujo porción post. M y H, y vulva.	Dibujo porción post. M y H, y vulva. Foto MEB cirro.	Dibujo porción post. M y H, y vulva.
Hospedador tipo	<i>Abrothrix longipilis</i> *	<i>Ctenomys fulvus phillipiensis</i>	<i>Dipodomys elator</i>	<i>Ctenomys robustus</i>
Otros hospedadores	-	-	-	-
Familias hospedadoras	Cricetidae	Ctenomyidae	Heteromyidae	Ctenomyidae
Distribución geográfica	Santiago-Chile	San Pedro de Atacama-Chile	Texas-México	La Hautyca-Chile
Macho (N) (mm)	6	2	8	3
Largo del cuerpo	14.5-18.0	23.5-26.48	15.0-21.0	20.1-26.65
Porción anterior del cuerpo	7.5-11.0	12.5-13.72	8.00-11.0	10.26-14.70
Porción posterior del cuerpo	7.00-7.50	10.0-12.76	8.00-11.0	9.44-14.20
Ancho anterior	0.021-0.025	0.04	-	0.02-0.03
Ancho unión esof-intest	0.13-0.19	0.2-0.28	-	0.09-0.12
Ancho máx. posterior	0.37-0.41	0.49-0.52	-	0.41-0.57
Tubo espicular	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Largo de la espícula	2.3-2.5	3.47-3.71	0.92-1.03	2.30-3.90
Estructura del cirro	Espinoso	Espinoso	Espinoso	Espinoso
Tubo cloacal total (sin dividir)	-	1.7-2.3	0.85-1.07	-
TCP	2.06-2.15	-	-	1.65-2.6
TCD	2.10-2.78	0.43-0.56	-	2.31
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	-	-	-	-
Hembra (N) (mm)	6	2	8	3
Largo del cuerpo	21.0-22.0	34.8-40.07	25.0-31.0	37.35-46.10
Porción anterior del cuerpo	10.5-11.7	14.0-20.02	9.0-12.0	14.00-24.36
Porción posterior del cuerpo	11.0-11.7	16.2-22.8	16.0-19.0	18.35-27.00
Ancho anterior	-	-	-	0.03-0.04
Ancho unión esof-intest	0.33	0.24-0.31	0.14-0.19	0.28-0.35
Ancho máx. posterior	0.51-0.55	0.64-0.72	0.33-0.5	0.63-0.8
Dist. unión esof-intest/vulva	0.11-0.15	0.19-0.26	0.15-0.33	0
Vulva	Sobre prominencia	No protrusiva	No protrusiva	No protrusiva
Largo huevo	0.06-0.067	0.065-0.072	0.061-0.066	0.057-0.065
Ancho huevo	0.032-0.034	0.028-0.031	0.027-0.029	0.029-0.036
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	-	-	-	-

*: Mencionado como *Akodon longipilis* por Babero, Cattán y Cabello, 1976.

Especies	<i>T. travassosi</i> Correa Gomes, Lanfredi, Pinto et Souza, 1992	<i>T. laevitestis</i> Suriano et Navone, 1994 presente estudio	<i>T. bursacaudata</i> Suriano et Navone, 1994	<i>T. pampeana</i> Suriano et Navone, 1994
Referencias	Correa Gomes, et al. 1992	Suriano y Navone, 1994; Robles y Navone, 2006	Suriano y Navone, 1994	Suriano y Navone, 1994; Rossin y Malizia, 2005
Material gráfico	Dibujos y fotos MEB completos.	Dibujos y fotos MEB completo	Dibujos completos.	Dibujos completos y fotos.
Hospedador tipo	<i>Oligoryzomys nigripes*</i>	<i>Scaptermomys aquaticus</i>	<i>Ctenomys talarum</i>	<i>Ctenomys azarae</i>
Otros hospedadores	-	<i>A. azarae, N. benefactus</i>	-	<i>Ctenomys talarum</i>
Familias hospedadoras	Cricetidae	Cricetidae	Ctenomyidae	Ctenomyidae
Distribución geográfica	Arvorezinha- Brasil	PL, LB, LT, PB, RO, C.Gloria-Bs As-Argentina	Punta Indio-Bs As- Argentina	Sta Rosa-La Pampa; Necochea y Mar de Cobo-Bs As- Argentina
Macho (N) (mm)	-	62	16	52
Largo del cuerpo	32.0-40.0	13-25.2	18.5-23.0	23.26-30.88
Porción anterior del cuerpo	11.9-16.0	7.9-14.88	13.97-21.7	10.7-16.4
Porción posterior del cuerpo	20.1-24.0	4-11.31	-	10.2-14.48
Ancho anterior	0.028-0.043	0.04-0.19	-	0.09-0.12
Ancho unión esof-intest	0.072-0.086	0.1-0.25	0.12-0.16	0.17-0.26
Ancho máx. posterior	0.34	0.17-0.39	0.48-0.53	0.3-0.52
Tubo espicular	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Largo de la espícula	2-2.56	2.73-6.8	4.8-5.6	2.82-4.08
Estructura del cirro	Espinas más densas próximamente	Espinas uniformemente distribuidas, redondeadas distalmente.	Pseudobursa espinosa	Espinas más densas próximamente
Tubo cloacal total (sin dividir)	-	-	-	-
TCP	0.42-0.71	0.84-1.8	1.73-1.95	1.77-2.89
TCD	1.2-1.4	0.52-2.25	3.9-4.5	2.18-3.98
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	-	1.48:1	-	1.21:1
Hembra (N) (mm)	-	55	16	47
Largo del cuerpo	38.89-48.52	13.45-27.56	32.65-43.35	32.7-73.1
Porción anterior del cuerpo	14.07-20.01	8.19-16.77	15.88-21.7	19.4-39.95
Porción posterior del cuerpo	24.82-28.51	6.24-13.06	-	13.3-33.15
Ancho anterior	0.043-0.052	0.039-0.14	-	0.10-0.15
Ancho unión esof-intest	0.086-0.12	0.1-0.26	0.22-0.30	0.17-0.26
Ancho máx. posterior	0.5-0.63	0.25-0.4	0.32-0.56	0.49-0.66
Dist. unión esof-intest/vulva	0	0-0.18	0.1-0.25	0.020.38
Vulva	No protrusiva	Protrusiva	No protrusiva	No protrusiva
Largo huevo	0.054-0.061	0.066-0.08	0.06-0.07	0.058-0.06
Ancho huevo	0.025-0.028	0.027-0.04	0.02-0.03	0.02-0.03
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	-	1.3:1	-	1.14:1

*: Mencionado como *Oryzomys nigripes* por Correa Gomes et al., 1992

Especies	<i>T. pardinasi</i> Robles, Navone et Notarnicola, 2006	<i>Trichuris n. sp</i> presente estudio
Referencias	Robles, et al. 2006	
Material gráfico	Dibujos y fotos MEB completos.	Dibujos y fotos MEB completos.
Hospedador tipo	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	<i>Akodon montensis</i>
Otros hospedadores	-	<i>Thaptomys nigrita</i>
Familias hospedadoras	Cricetidae	Cricetidae
Distribución geográfica	Cerro Destierro y Abra de la Ventana-Bs As; Pampa de Achala-Córdoba- Argentina	Misiones- Argentina
Macho (N) (mm)	12	22
Largo del cuerpo	18.81-22.55	8.75-16.24
Porción anterior del cuerpo	9.26-12.41	5.35-11.8
Porción posterior del cuerpo	10.07-12.85	3.12-7.24
Ancho anterior	0.12-0.16	0.027-0.062
Ancho unión esof-intest	0.15-0.25	0.087-0.2
Ancho máx. posterior	0.35-0.78	0.2-0.34
Tubo espicular	Ausente	Ausente
Largo de la espícula	4.30-5.2	1.3-2.5
Estructura del cirro	Espinoso	Espinas uniformemente distribuidas, aguzadas distalmente.
Tubo cloacal total (sin dividir)	-	-
TCP	2.14-3.47	0.56-1.87
TCD	3-4.81	1-1.9
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	-	1.4:1
Hembra (N) (mm)	8	24
Largo del cuerpo	37.54-42.9	10.6-24.7
Porción anterior del cuerpo	15.64-16.85	5.6-14.4
Porción posterior del cuerpo	19.47-21.97	4-10.7
Ancho anterior	0.078-0.15	0.031-0.093
Ancho unión esof-intest	0.22-0.32	0.09-0.25
Ancho máx. posterior	0.58-0.71	0.23-0.36
Dist. unión esof-intest/vulva	-	-
Vulva	No protrusiva	No protrusiva
Largo huevo	0.06	0.06
Ancho huevo	0.03	0.03
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	-	1.2:1

3.6. ANÁLISIS SUPRAESPECÍFICO E HIPÓTESIS CLASIFICATORIA

Como se ha mencionado anteriormente, los nematodos Trichuridae hallados en roedores sigmodontinos fueron identificados dentro del único género *Trichuris* (= *Trichocephalus*, *Mastigodes*)

Hasta el momento, no se han realizado trabajos significativos sobre la sistemática del género *Trichuris*. Sin embargo, se están llevando a cabo diversos estudios moleculares con el fin de incrementar el conocimiento de este género que permitirán lograr aproximaciones para la diferenciación de especies (Oliveros et al., 2000; Zhu et al., 2000; Cutillas et al., 2002, 2004, 2007). Asimismo, en esta investigación se aportó con nuevos caracteres, detectando aquellos que brindan mayor información diagnóstica. Los estudios al MEB han provisto elementos para separar especies mediante nuevos caracteres morfológicos.

Moravec (2001) ha observado la presencia de especies con espícula libre y otras con espícula fija. Otros autores notaron la importancia de este carácter en la separación de las especies, mencionando la presencia o ausencia de verdadero tubo espicular (Babero y Murúa; 1990; Suriano y Navone, 1994; Robles et al., 2006). En este estudio se observó la presencia de estos dos grandes grupos entre los *Trichuris* parásitos de roedores americanos (Mapa 3.6.1).

Debido a que los 2 estados de carácter -presencia y ausencia de tubo espicular- son muy evidentes y rápidamente detectables al microscopio óptico, se propone en este estudio, que dentro del género *Trichuris*, el conjunto de especies que presenta tubo espicular constituya un grupo supraespecífico (grupo I) y el que no lo presenta otro (grupo II).

Se clasifican dentro de los dos grupos mencionados las especies de *Trichuris* parásitas de roedores americanos (algunas especies que carecen de precisión en su descripción original no fueron contempladas):

Grupo I (con tubo espicular)

T. opaca Barker et Noyes, 1915

T. citelli Chandler, 1945

T. perognathi Chandler, 1945

T. neotomae Chandler, 1945

T. peromysci Chandler, 1945

T. madisonensis Tiner, 1950

T. dipodomys (Read, 1956)

T. fulvi Babero et Murúa, 1987

T. laevitestis Suriano et Navone, 1994

Grupo II (sin tubo espicular)

T. myocastoris Enigk, 1933

T. bradleyi Babero, Cattán et Cabello, 1975

T. chilensis Babero, Cattán et Cabello, 1976

T. elatoris Pfaffnberger et Bests, 1989

T. robusti Babero et Murúa, 1990

T. travassosi Correa Gomes, Lanfredi, Pinto et Souza, 1992

T. bursacaudata Suriano et Navone, 1994

T. pampeana Suriano et Navone, 1994

T. pardinasi Robles, Navone et Notarnicola, 2006

Trichuris n. sp

DISCUSIÓN

Veintidos especies de *Trichuris* parásitas de nueve familias de roedores americanos han sido estudiadas y comparadas en esta investigación. Hasta el momento, sólo cinco especies de *Trichuris* han sido halladas en roedores sigmodontinos de las cuales tres se distribuyen en la Argentina y han sido estudiadas en el presente trabajo o en investigaciones paralelas, *T. laevitestis*, *Trichuris* n. sp. y *T. pardinasi* (Robles et al., 2006, Robles y Navone 2006).

El análisis comentado sobre cada carácter diagnóstico permitió profundizar en el estudio de las especies de *Trichuris*. La evaluación de caracteres métricos demostró que la combinación de 5 caracteres en los machos y 5 en las hembras permiten distinguir las especies, confirmando la validez de aquellos más utilizados en la mayoría de las descripciones (Esp, LP, Aa, Amp, Ae-i, HI) e indicando la importancia del largo de TCP y TCD. Además, con el fin de lograr obtener descripciones más precisas se propone incorporar diferentes relaciones entre caracteres.

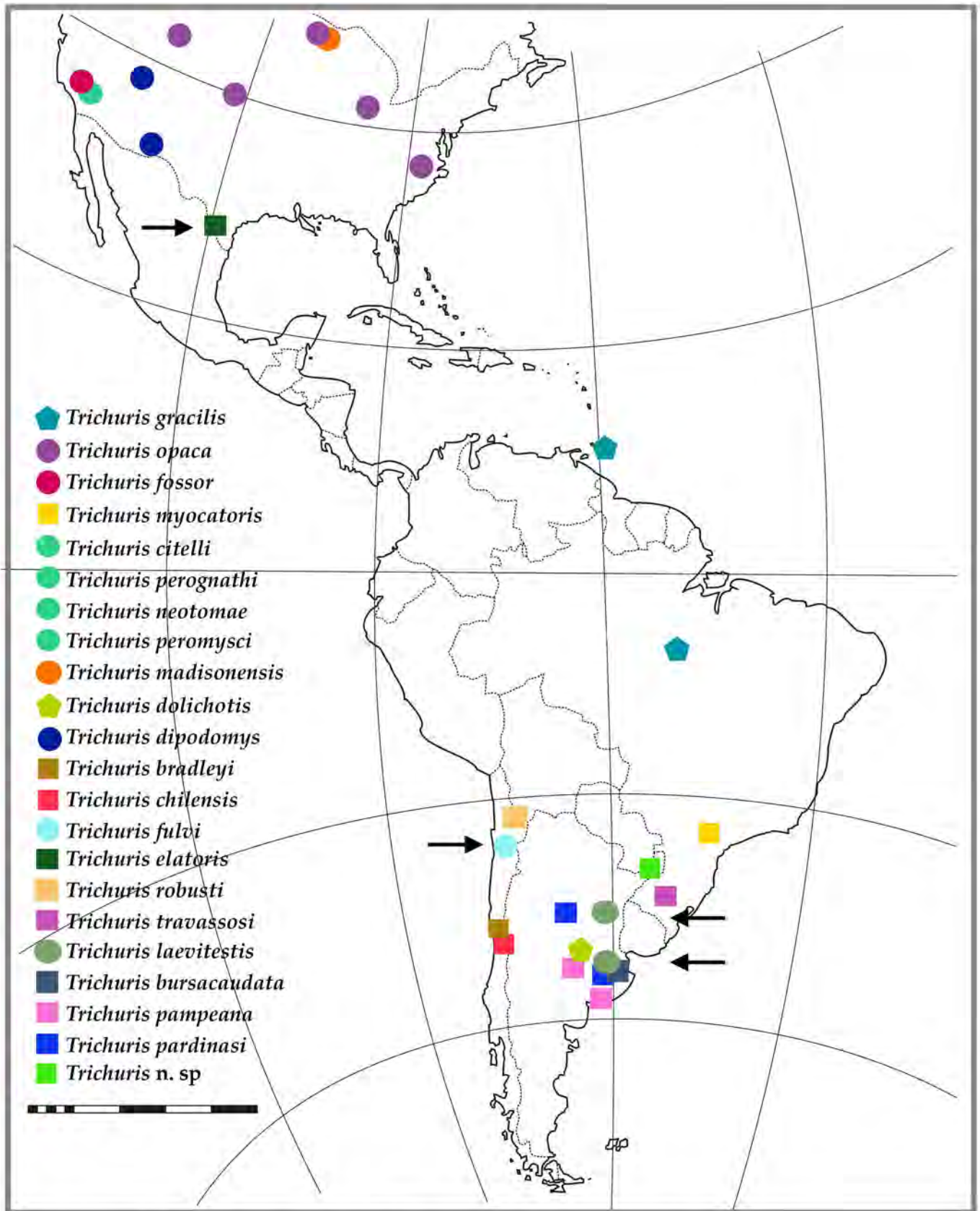
Este estudio ha reconocido la importancia de la microscopía electrónica para observar regiones particulares de la cutícula, difíciles de distinguir al MO. Algunos autores consideran las características de la banda bacilar para la diferenciación específica (Correa Gomes et al., 1992), mientras que otros las consideran complementarias (Bird y Bird, 1991). En esta investigación han sido estudiadas las diferentes estructuras que conforman la banda bacilar observándose que en cada especie las glándulas bacilares son particulares, tienen diferentes patrones de distribución y las inflaciones cuticulares presentan distintas formas y tamaños. No obstante, debido a que las características de la banda bacilar son desconocidas para la mayoría de las especies, la importancia de esta estructura para la discriminación de las especies no puede ser determinada adecuadamente en esta instancia.

El análisis y comparación de los caracteres presentes en las especies de *Trichuris* parásitas de roedores de América, ha permitido observar que la presencia de tubo espicular en los machos coincide con la presencia de vulvas protrusivas, con labios prominentes u ornamentados en las hembras. Asimismo, aquellas especies que no presentan tubo espicular presentan vulvas no protrusivas. Se han advertido dos excepciones, en este sentido *T. fulvi* presenta tubo espicular y una vulva no protrusiva, mientras que *T. chilensis* no presenta tubo espicular y la vulva se ubica sobre una prominencia.

Además, se observa un marcado límite en la distribución de las especies con cada estado de carácter es en el continente americano. En este sentido, se evidencia que todas las especies de *Trichuris* presentes en América del Norte tienen tubo espicular excepto *T. elatoris* (en el límite centro-norte de América), mientras que las halladas en América del Sur no lo presentan, excepto *T. fulvi* y *T. laevitestis* (Mapa 3.6.1).

Es probable que la revisión de las especies descritas en este género demuestre la presencia de no pocos sinónimos, debido a los escasos caracteres morfológicos y un alto grado de solapamientos entre los rangos morfométricos. Futuros estudios que impliquen el empleo de nuevas técnicas, deben ser llevados a cabo para lograr resolver esta problemática. Una vez resuelta la taxonomía del grupo, podrán realizarse estudios filogenéticos que permitirán poner a prueba la propuesta supraespecífica sugerida en este trabajo.

Distribución de *Trichuris* spp. en América



Mapa 3.6.1. Distribución de las 22 especies de *Trichuris* en América.

Se indica con la forma del símbolo el estado del carácter: tubo espicular

- círculo: presencia de tubo espicular
- cuadrado: ausencia de tubo espicular
- ◆ pentágono: se desconoce

NEMATODES CAPILLARIIDAE

Esta familia parasita todos los órdenes de vertebrados de todo el mundo (Moravec et al., 1987). Si bien se han realizado algunos estudios sobre la taxonomía, sistemática, biología y distribución de capilláridos parásitos de vertebrados de sangre fría, existen pocas investigaciones realizadas en aves y, menos aún, en mamíferos (López-Neyra, 1947; Moravec, 2000, 2001).

La mayoría de los estudios han seguido la propuesta de Baylis (1931), que reconoce un único género, *Capillaria* Zeder, 1800. Otros estudios prefieren seguir la clasificación y delimitación de géneros propuestos inicialmente por Dujardin (1845), aceptados y ampliados por López-Neyra (1947) y posteriormente apoyados y modificados por Moravec (1982). Esta familia está actualmente integrada por aproximadamente 22 géneros y 300 especies (Anderson, 2000; Moravec, 1982, 2000, 2001).

En América se han hallado 16 especies de capilláridos que parasitan 10 familias de mamíferos entre las que se encuentran cuatro de roedores, Cricetidae, Muridae, Caviidae y Sciuridae. Entre las especies de capilláridos sólo una fue descrita para la Argentina, *Eucoleus gastricus* (Baylis, 1926) parásita de *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (Freitas y Lent 1936; López-Neyra, 1947), si bien es justo destacar que se trata de un múrido exótico.

En roedores sigmodontinos se registraron sólo tres especies de Capillariidae con distribución en el norte de América (EEUU), *Calodium hepaticum* (Bancroft, 1893), *Eucoleus gastricus* (Baylis, 1926) y *Aonchotheca forresteri* (Kinsella et Pence, 1987) (López-Neyra, 1947; Read, 1949a; Kinsella y Pence, 1987; Pisanú y Bain, 1999). Ninguna especie de capilláridos ha sido registrada para roedores sigmodontinos en América del Sur.

En este estudio los nematodos Capillariidae hallados en los roedores Akodontini de la Cuenca del Plata, pertenecieron a los géneros *Liniscus* Dujardin, 1845, *Eucoleus* Dujardin, 1845, *Echinocoleus* López-Neyra, 1947 y *Pseudocapillaria* Freitas, 1959.

El género *Liniscus* se distribuye en América, Europa y Asia, y comprende cinco especies que parasitan la vejiga urinaria de pequeños mamíferos (roedores e insectívoros) (Moravec, 1982). *Eucoleus* se distribuye en América, Europa, Asia y Oceanía y comprende alrededor de 30 especies que parasitan órganos respiratorios, cavidad bucal, lengua, esófago y estómago de aves y mamíferos (Moravec, 1982, 2001). El género *Echinocoleus* se distribuye en América, Asia y Oceanía y comprende seis especies que parasitan el intestino de aves y mamíferos (Moravec, 1982). Por último, el género *Pseudocapillaria* se distribuye en América,

Europa, Asia y Oceanía y comprende alrededor de 15 especies que parasitan intestino y estómago de peces, reptiles, aves y mamíferos (Moravec, 1982, 2001).

Los nematodos Capillariidae comparten con Trichuridae la división del cuerpo en dos partes diferenciadas, una porción anterior (esofageal) y una posterior (reproductiva). Los Capillariidae tienen la parte anterior del mismo diámetro que la posterior, quedando generalmente todo el cuerpo inmerso en la mucosa intestinal. Presentan una boca simple sin labios definidos, esticoma formado por 1 a 3 hileras de células llamadas esticocitos. Presentan dos bandas bacilares que se extienden a lo largo de todo el cuerpo. El macho con espícula simple y hembra con vulva en la región media. Los huevos son generalmente ornamentados con cáscara espesa y tapones en cada extremo que no superan los bordes laterales. No presentan grandes diferencias de tamaño entre los machos y las hembras (Yamaguti, 1961; Sheffield, 1963; Anderson, 2000; Moravec, 2001).

3.7. TAXONOMIA

Liniscus diazae Robles, Carballo et Navone, en prensa

● Descripción

Figura 3.7.1 (A-U)

General

Cutícula con finas estriaciones transversales. Similitud entre el diámetro de la porción anterior y posterior del cuerpo. Boca con un estilete y 4 papilas cefálicas visibles (Fig. P). Un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs. C, K). Esticocitos más largos que anchos, alargándose próximos a la unión esofágico-intestinal (Figs. B, J). Cola del macho con dos lóbulos laterales expandidos en posición paracloacal, con una papila localizada lateralmente a cada lóbulo (Figs. G, S, T). Lóbulos unidos dorsalmente por una membrana a modo de cresta (pseudobursa) (Fig. T). Cirro no espinoso (Figs. E, H, R, S). La espícula y el cirro salen al exterior por la cloaca subterminal localizada entre los dos lóbulos (Figs. H, R, S, T). Hembra con vulva no protrusiva (Figs. L, M).

Dos bandas bacilares localizadas lateralmente que comienzan a 0.056, 0.058 ± 0.014 (0.050–0.090) del extremo anterior del cuerpo (Figs. B, J). Abundantes glándulas bacilares con poros claramente visibles (Fig. Q).

Macho (n=16)

Largo del cuerpo 17.39, 16 ± 1.32 (14.6-17.4). Largo de la porción anterior 4.75, 4.5 ± 1.2 (3.3-6.5) y posterior 12.64, 11.68 ± 0.46 (11.2-12.72) del cuerpo. Distancia del anillo nervioso al extremo anterior 0.015, 0.03 ± 0.003 (0.01-0.05). Ancho anterior del cuerpo 0.031, 0.03 ± 0.01 (0.02-0.04), ancho máximo posterior 0.06, 0.05 ± 0.01 (0.04-0.06) y ancho a nivel de la unión esofágico-intestinal 0.04, 0.04 ± 0.01 (0.03-0.05) (Figs. A, C). Largo total del esófago 4.65, 4.52 ± 1.3 (3.2-6.32); porción muscular 0.25, 0.28 ± 0.03 (0.25-0.33) y porción glandular 4.5, 4.6 ± 1.37 (3.14- 6.18). Número de esticocitos 45, 40 ± 4 (36-45), con un tamaño de 0.1, 0.12 ± 0.05 (0.08-0.2) de largo y 0.03, 0.02 ± 0.01 (0.02-0.03) de ancho (Fig. B). Largo total del tubo cloacal 2.89, 2.71 ± 0.67 (1.5-3.66). Largo del tubo cloacal proximal 0.35, 0.36 ± 0.14 (0.16-0.63) y largo del tubo cloacal distal 2.54, 2.31 ± 1.2 (1.3-2.9) y ancho del tubo cloacal distal 0.031, 0.03 ± 0.003 (0.025-0.031) (Figs. D, E). Largo de la espícula 2.54, 2.45 ± 0.29 (1.93-2.8) (Figs. D, F). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2.7. Largo total /largo posterior del cuerpo 1.37, 1.37 ± 0.07 (1.3-1.47). Largo posterior del cuerpo/largo de la espícula 4.8, 4.97 ± 0.51 (4.42-5.65). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.004, 0.004 ± 0.0002 (0.0041-0.0047).

Hembra (n=11)

Largo del cuerpo 23.19, 21.56 ± 3.88 (17.3-29.36). Largo de la porción anterior 7.2, 7.2 ± 1.2 (4.5-12) y posterior 16.18, 14.52 ± 2.52 (11.5-18.96) del cuerpo. Distancia del anillo nervioso al extremo anterior 0.027, 0.01 ± 0.005 (0.02-0.062). Ancho anterior del cuerpo 0.031, 0.03 ± 0.01 (0.02-0.031), ancho máximo posterior 0.07, 0.08 ± 0.01 (0.06-0.011) y ancho a nivel unión esofágico-intestinal 0.05, 0.06 ± 0.01 (0.04-0.075) (Figs. I, K). Largo total del esófago 7, 7.2 ± 1.3 (4.5-11); porción muscular 0.31, 0.36 ± 0.08 (0.28-0.56) y porción glandular 6.7, 6.77 ± 1.61 (4.6-10.8). Número de esticocitos 44, 44 ± 4 (39-51); con un tamaño de 0.18, 0.14 ± 0.04 (0.09-0.18) de largo y 0.02, 0.03 ± 0.01 (0.02-0.04) de ancho (Fig. J). Vulva no protrusiva, localizada a 0.5, 0.44 ± 0.21 (0.2-0.87) de la unión esofágico-intestinal (Figs. L, M). Distancia de la vulva al extremo anterior 7.6, 6.7 ± 1.1 (5-8.75). Ano terminal (Figs. N, U). Huevos con paredes gruesas, tapones en los polos levemente redondeados y oscuros, 0.07, 0.062 ± 0.004 (0.065-0.075) de largo y 0.035, 0.031 ± 0.003 (0.03-0.04) de ancho, ornamentados mostrando la superficie arrugada (Fig. O). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2. Largo total/largo posterior del cuerpo 1.43, 1.5 ± 0.07 (1.4-1.71). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.004, 0.006 ± 0.001 (0.004-0.007).

- **Resumen taxonómico**

Hospedador tipo: *Oxymycterus rufus* (Fischer, 1814) (Sigmodontinae: Akodontini) macho, depositado MLP 17.XII.01.6. Otros hospedadores depositados: MLP 17.XII.01.5 e ILPLA 163.

Otro hospedador: *Akodon azarae* (Fischer, 1829) (Sigmodontinae: Akodontini) especímenes depositados: MLP 26.XII.02.5, 16.V.01.9, 16.V.01.10.

Localidad tipo: Reserva Natural de Hudson (34°45' S; 58°06' O-Partido de Berazategui), Buenos Aires, Argentina.

Otras localidades: La Balandra (34°56' S; 57°44' O-Partido de Berisso); Cerro de la Gloria (36°06' S; 57°46' O-Partido de Castelli), Buenos Aires, Argentina.

Sítio de infección: vejiga urinaria.

Especímenes estudiados: 16 machos y 11 hembras (MO)-4 machos y 4 hembras (MEB).

Especímenes depositados: macho holotipo, hembra alotipo, y 8 paratipos depositados CHMLP, 5752, 5753, 5754, 5755.

Etimología: en homenaje a Julia Díaz, joven parasitóloga que desinteresadamente brinda apoyo y ayuda constante a los autores de esta especie.

- **Diagnosis**

Liniscus diazae n. sp. se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: número de esticocitos: macho entre 36-45 y hembra entre 39-51; cola del macho con dos lóbulos laterales expandidos en posición paracloucal una papila localizada lateralmente a cada lóbulo y unidos por una membrana poco desarrollada a modo de cresta (pseudobursa); cirro no espinoso; largo de la espícula entre 1.90-2.8; vulva no protrusiva; dos bandas bacilares localizadas lateralmente; abundantes glándulas bacilares con poros claramente visibles; relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2.7 en el macho y 1:2 en la hembra. Localizado en la vejiga urinaria de roedores.

Liniscus diazae puede ser diferenciada del resto de las especies del género por tener una espícula más larga y una vulva no protrusiva. Además, *L. diazae* puede ser distinguida de *L. incrassatus* y *L. himizu* por tener el largo del cuerpo mayor en ambos sexos. El ancho de la porción posterior del cuerpo de *L. diazae* es similar al de *L. papillosus* y *L. himizu*, pero es mucho más delgado que el observado en *L. incrassatus* y *L. maseri* (Diesing, 1851; López-Neyra, 1947; Ohbayashi, et al., 1972; Rausch y Rausch, 1973; Moravec, 1982) (Tabla 3.8.1).

• Comentarios

Algunas especies originalmente incluidas en este género fueron sinonimizadas, acotando su composición a cinco, *L. incrassatus*, *L. papillosus*, *L. himizu*, *L. maseri* y *L. diazae* n. sp. (Tabla 3.8.1). La descripción de *L. reni* (Shaldybin, 1968) es muy pobre y no permitió su comparación con otras especies (Rausch y Rausch, 1973).

Las especies de este género no presentan importantes problemas taxónomicos, debido a que tienen caracteres muy estables. Probablemente, este el resultado de presentar un mismo sitio de infección, lo cual refleja similar ciclo de vida y trofismo a nivel del hospedador definitivo.

Este es el primer hallazgo de una especie de *Liniscus* en un roedor Cricetidae y es la primera especie del género con distribución en América del Sur. Además, constituye el cuarto registro de capilláridos en roedores sigmodontinos, la segunda especie citada en mamíferos de la Argentina, siendo la primera en un mamífero nativo.

Eucoleus n. sp.

• Descripción

Figura 3.7.2 (A-Q)

General

Cutícula con finas estriaciones transversales. Similitud entre el diámetro de la porción anterior y posterior del cuerpo. Extremo apical con papilas no visibles (Fig. N). Un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs C, I). Esticocitos más largos que anchos, alargándose próximos a la unión esofágico-intestinal (Figs. B, H). Cola del macho con dos lóbulos en posición dorsolateral a la cloaca y unidos por una membrana cuticular reducida a modo de cresta (pseudobursa). Cada lóbulo con una proyección redondeada dorsal (Figs. E, F). Cirro espinoso, con espinas claramente visibles en su extremo distal (Figs. E, D). La espícula y el cirro salen al exterior por la cloaca subterminal localizada entre los dos lóbulos (Figs. D, E, F). Hembra con vulva no protrusiva (Figs. J, K, Q).

Una única banda bacilar muy ancha localizada lateralmente que comienza a 0.07 ± 0.014 (0.065–0.09) del extremo anterior del cuerpo (Figs. A-C, G-I). Abundantes y prominentes glándulas bacilares con poros visibles (Figs. O, P, Q).

Macho (n=1 holotipo)

Largo del cuerpo 22.1. Largo de la porción anterior 7.3 y posterior 14.8 del cuerpo. Distancia del anillo nervioso al extremo anterior 0.075. Ancho anterior del cuerpo 0.018, ancho máximo posterior 0.06 y ancho a nivel de la unión esofágico-intestinal 0.05 (Figs. A, C). Largo total del esófago 7.25; porción muscular 0.37 y porción glandular 6.88. Número de esticocitos 40, con un tamaño de 0.125 de largo y 0.037 de ancho (Fig. B). Largo del cirro 1.2 y ancho 0.015. Largo de la espícula 1.22. Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2. Largo total/largo posterior del cuerpo 1.49. Largo posterior del cuerpo/largo de la espícula 12.13. Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.004.

Hembra (n=5)

Largo del cuerpo 37.4, 34.75 ± 1.2 (33.9-35.6). Largo de la porción anterior 8.8, 8.9 ± 0.6 (8.75-8.95) y posterior 26.6, 24.72 ± 0.28 (24.56-25.05) del cuerpo. Distancia del anillo nervioso al extremo anterior 0.1, 0.095 ± 0.001 (0.09-0.1). Ancho anterior del cuerpo 0.018, 0.02 ± 0.005 (0.015-0.025), ancho máximo posterior 0.062, 0.087 ± 0.0025 (0.085-0.09) y ancho a nivel de la unión esofágico-intestinal 0.06, 0.009 ± 0.065 (0.06-0.08) (Figs. G, I). Largo total del esófago 8.72, 8.81 ± 0.06 (8.75-8.85); porción muscular 0.29, 0.28 ± 0.06 (0.25-0.35) y porción glandular 8.43, 8.53 ± 0.06 (8.5-8.6). Número de esticocitos 35, 36 ± 0.57 (35-36); con un tamaño de 0.26, 0.20 ± 0.01 (0.19-0.22) de largo y 0.08, 0.07 ± 0.008 (0.06-0.08) de ancho (Fig. H). Vulva no protrusiva, localizada a 9.84, 11.22 ± 1.43 (9.68-13.1) del extremo anterior (Figs. J, K). Ano terminal (Fig. L). Huevos con paredes gruesas, tapones en los polos planos y superficie granulada, 0.065, 0.068 ± 0.005 (0.065-0.075) de largo y 0.025, 0.028 ± 0.003 (0.025-0.03) de ancho (Fig. M). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2.8. Largo total/largo posterior del cuerpo 1.30, 1.40 ± 0.06 (1.35-1.44). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.002, 0.0035 ± 0.0009 (0.0034-0.0035).

● Resumen taxonómico

Hospedador tipo: *Brucepattersonius* sp. (Sigmodontinae: Akodontini) hembra, espécimen depositado: JN 592. Otro hospedador: UP 742.

Localidad tipo: Balneario Municipal de Aristóbulo del Valle sobre el arroyo Cuña Pirú, 10 km al NNO de Aristóbulo del Valle (27°05'17" S, 54°57'09" O-Departamento Caingúas), Misiones, Argentina.

Sitio de infección: estómago.

Especímenes estudiados: 1 macho y 5 hembras (MO)-3 hembras incompletas (MEB).

• Diagnósis

Eucoleus n. sp. se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: número de esticocitos: macho alrededor de 40 y hembra entre 35-36; cola del macho con dos lóbulos en posición dorsolateral a la cloaca y unidos por una membrana (pseudobursa); cada lóbulo con una proyección redondeada dorsal; cirro espinoso; largo de la espícula entre 1.00-1.20; vulva no protrusiva; una única banda bacilar muy ancha localizada lateralmente; abundantes y prominentes glándulas bacilares con poros visibles; relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2 en el macho y 1:2.8 en la hembra. Localizado en estómago de roedores.

De las 30 especies incluidas en este género, seis pertenecen a mamíferos americanos de las cuales sólo una, *E. gastricus*, ha sido hallada en un roedor en la Argentina.

La hembra de *Eucoleus n. sp.* puede separarse de *E. aerophilus*, *E. gastricus*, *E. eberthi*, *E. fluminensis*, *E. procyonis* y *E. didelphis* por tener una menor relación entre la porción anterior y posterior (Freitas y Lent, 1936; Freitas, 1946; López-Neyra, 1947; Pence, 1975; Butterworth y Beverly-Burton, 1977) (Tabla 3.8.2).

Además, el macho de la nueva especie puede distinguirse de *E. aerophilus*, *E. eberthi*, *E. procyonis* y *E. didelphis* por presentar un esófago glandular más largo y de *E. gastricus* y *E. fluminensis* por ser más corto (Freitas y Lent, 1936; López-Neyra, 1947; Pence, 1975; Butterworth y Beverly-Burton, 1977) (Tabla 3.8.2).

La nueva especie se diferencia de *E. aerophilus*, *E. gastricus* y *E. eberthi* por tener un cirro más largo (Freitas y Lent, 1936; López-Neyra, 1947) (Tabla 3.8.2).

• Comentarios

En *Eucoleus n. sp.* se observa claramente la presencia de una única banda bacilar ubicada lateralmente en toda la extensión del cuerpo.

Eucoleus n. sp. comparte con *E. gastricus* el sitio de infección estómago, a diferencia de todas las demás especies mencionadas que se encuentran en órganos respiratorios o esófago (Tabla 3.8.2).

Este es el primer registro del género en un roedor Cricetidae y el quinto registro de capilláridos parasitando un roedor sigmodontino. Además, es la segunda especie hallada del género *Eucoleus* y el tercer registro de capilláridos parásitando a un mamífero en la Argentina (Freitas y Lent 1936; López-Neyra, 1947; Moravec, 1982).

Eucoleus sp.

● Descripción

Figura 3.7.3 (A- Q)

General

Cutícula con finas estriaciones transversales. Similitud entre el diámetro de la porción anterior y posterior del cuerpo. Extremo apical con 8 papilas visibles (Fig. L). Un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs. B, H). Esticocitos más largos que anchos, alargándose próximos a la unión esofágico-intestinal (Figs. A, G). Cola del macho con dos lóbulos en posición dorsolateral a la cloaca y unidos por una membrana (pseudobursa). Cada lóbulo con una proyección redondeada dorsal y una pequeña proyección ventral redondeada y dividida transversalmente (Figs. D, E, P). Cirro espinoso (Figs. C, D, O). La espícula y el cirro salen al exterior por la cloaca subterminal localizada entre los dos lóbulos (Figs. D, E, O). Hembra con vulva no protrusiva (Figs. H, I).

Dos bandas bacilares localizadas lateralmente (Figs. A, G, M). Abundantes glándulas bacilares con poros claramente visibles (Fig. N).

Macho (n=2 incompletos)

Largo de la porción posterior del cuerpo 7.6. Ancho anterior del cuerpo 0.02, 0.02, ancho máximo posterior 0.05, 0.07 y ancho a nivel de la unión esofágico-intestinal 0.04, 0.05 (Fig. B). Esticocitos con un tamaño de 0.11, 0.12 de largo y 0.03, 0.04 de ancho (Fig. A). Largo de la espícula 2, 1.8.

Hembra (n=3, 1 completa)

Largo del cuerpo 14.58. Largo de la porción anterior 5.52, 5.71 y posterior 9.06, 7.82 del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 0.02, 0.02, ancho máximo posterior 0.07, 0.07, 0.08 y ancho a nivel de la unión esofágico-intestinal 0.05, 0.05, 0.05 (Figs. F, H). Largo total del esófago 5.52, 5.71; porción muscular 0.1, 0.15 y porción glandular 5.42, 5.56. Número de esticocitos 37, 36, 37; con un tamaño de 0.19, 0.20, 0.15 de largo y 0.05, 0.04, 0.03 de ancho (Fig. G). Vulva no protrusiva, localizada a 0.3, 0.5, 0.5 de la unión esofágico-intestinal (Figs. H, I). Ano terminal (Figs. J, Q). Huevos ornamentados mostrando la superficie arrugada (Fig. K). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:3.6.

- **Resumen taxonómico**

Hospedador: *Akodon azarae* (Fischer, 1829) (Sigmodontinae: Akodontini) macho, depositado en MLP 26.XII.02.5. Otros hospedadores depositados: MLP 30.XII.02.78, 30.XII.02.79.

Localidad: Cerro de la Gloria (36°06' S; 57°46' O-Partido de Castelli), Buenos Aires, Argentina.

Otra localidad: Arroyo Caraballo (32°05'06" S; 58°10'30" O-Departamento Paysandú), Entre Ríos, Argentina.

Sítio de infección: estómago.

Especímenes estudiados: 2 machos incompletos y 3 hembras (1 completa y 2 incompletas) (MO)-2 machos y 2 hembras incompletas (MEB). Las primeras medidas provistas en la descripción de la hembra corresponden al espécimen completo.

- **Diagnosis**

Eucoleus sp. se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: cola del macho con dos lóbulos en posición dorsolateral a la cloaca y unidos por una membrana (pseudobursa); cada lóbulo con una proyección redondeada dorsal y una pequeña proyección ventral redondeada y dividida transversalmente; cirro espinoso; largo de la espícula entre 1.8-2; vulva no protrusiva; dos bandas bacilares conspicuas localizadas lateralmente; abundantes glándulas bacilares con poros claramente visibles; relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:3.6 en la hembra. Localizado en estómago de roedores.

Eucoleus sp. se distingue de *E. aerophilus*, *E. gastricus*, *E. eberthi*, *E. procyonis*, *E. didelphis* y *Eucoleus* n. sp. por presentar una espícula más larga (Tabla 3.8.2).

La hembra de *Eucoleus* sp. puede separarse de *E. fluminensis* y *E. didelphis* por tener una relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo menor y de *E. aerophilus* por ser mayor (Freitas y Lent, , 1936; Freitas, 1946; López-Neyra, 1947; Pence, 1975; Butterworth y Beverly-Burton, 1977) (Tabla 3.8.2).

- **Comentarios**

Aunque *Eucoleus* sp. puede ser separada de sus congeneres presentes en mamíferos americanos, el material hallado no se encuentra en condiciones adecuadas de conservación. Por un lado, esto no permite una identificación certera hasta que puedan obtenerse especímenes completos, y por otro, no admite que sea depositado en colecciones de

referencia. Por este motivo, en este estudio sólo se presentan las bases para que esta especie pueda ser distinguida de otras.

Este es el segundo registro del género en un roedor Cricetidae y el sexto registro de capilláridos parasitando un roedor sigmodontino. Además, es la tercer especie hallada del género *Eucoleus* y el cuarto registro de capilláridos parásitando a un mamífero en la Argentina (Freitas y Lent 1936; López-Neyra, 1947; Moravec, 1982).

Echinocoleus n. sp.

● Descripción

Figura 3.7.4 (A-N)

General

Cutícula con finas estriaciones transversales. Similitud entre el diámetro de la porción anterior y posterior del cuerpo. Extremo apical con cuatro papilas visibles a modo de grandes parches esponjosos (Fig. K). Un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs. C, G). Esticocitos más largos que anchos, alargándose próximos a la unión esofágico-intestinal (Figs. B, G). Cola del macho con dos grandes lóbulos laterales en posición dorsolateral a la cloaca. Los lóbulos unidos dorsalmente por una membrana muy reducida (pseudobursa). Cada lóbulo con una proyección dorsal y una papila ventral (Figs. D, E, N). Cirro espinoso, poco conspicuo en su extremo proximal, más claramente visibles en su extremo distal. (Fig. D). La espícula y el cirro espinoso salen al exterior por la cloaca subterminal localizada entre los dos lóbulos (Figs. D, E, N). Hembra con vulva protrusiva (Figs. G, H, M).

Dos bandas bacilares muy poco conspicuas localizadas lateralmente. Escasas y dispersas glándulas bacilares poco visibles (Fig. L).

Macho (n=6)

Largo del cuerpo 8.35, 7.02 ± 1.78 (3.6-8.6). Largo de la porción anterior 4.05, 3.25 ± 0.76 (2.1-4.1) y posterior 4.31, 3.9 ± 1.43 (1.6-5.7) del cuerpo. Distancia del anillo nervioso al extremo anterior 0.08, 0.075 ± 0.002 (0.07-0.08). Ancho anterior del cuerpo $0.02, 0.03 \pm 0.01$ (0.02-0.05), ancho máximo posterior 0.037, 0.05 ± 0.01 (0.038-0.062) y ancho a nivel de la unión esofágico-intestinal 0.025, 0.022 ± 0.03 (0.2-0.25) (Figs. A, C). Largo total del esófago 4.04, 3.16 ± 0.76 (2.04-4.02); porción muscular 0.36, 0.3 ± 0.08 (0.21-0.4) y porción glandular 3.68, $2.86 \pm$

0.65 (1.75-3.68). Número de esticocitos 28, 26 ± 5.8 (21-36), con un tamaño de 0.11, 0.1 ± 0.02 (0.087-0.13) de largo y 0.02, 0.015 ± 0.004 (0.012-0.02) de ancho (Fig B). Largo del cirro 1.1, 1.15 ± 0.05 (1.1-1.21). Largo de la espícula 1.02, 1.12 ± 0.08 (1.04-1.21). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:1.1. Largo total /largo posterior del cuerpo 1.93, 1.88 ± 0.31 (1.5-2.25). Largo posterior /largo de la espícula 4.22, 4.48 ± 0.6 (3.98-5.14). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.008, 0.012 ± 0.01 (0.008-0.015).

Hembra (n=9)

Largo del cuerpo 11.5, 11.94 ± 2.14 (7.21-12.45). Largo de la porción anterior 4.9, 3.9 ± 0.4 (3.32-4.43) y posterior 6.7, 5.39 ± 1.82 (3.56-8.15) del cuerpo. Distancia del anillo nervioso al extremo anterior 0.1, 0.085 ± 0.002 (0.07-0.12). Ancho anterior del cuerpo 0.03, 0.035 ± 0.05 (0.012-0.12), ancho máximo posterior 0.06, 0.054 ± 0.01 (0.037-0.07) y ancho a nivel de la unión esófago-intestino 0.05, 0.033 ± 0.09 (0.025-0.05) (Fig. F, G). Largo total del esófago 4.7, 3.7 ± 0.4 (3.22-4.33); porción muscular 0.37, 0.27 ± 0.11 (0.1-0.4) y porción glandular 4.43, 3.56 ± 0.5 (2.82-4.25). Número de esticocitos 30, 31 ± 5 (24-38); con un tamaño de 0.11, 0.12 ± 0.02 (0.11-0.15) de largo y 0.025, 0.025 ± 0.001 (0.02-0.025) de ancho (Fig. G). Vulva protrusiva, localizada a 0.06, 0.04 ± 0.028 (0.02-0.06) de la unión esofágico-intestinal (Figs. G, H, M). Distancia de la vulva al extremo anterior 4.9, 4 ± 0.2 (3.39-4.3). Ano terminal (Fig. I). Huevos con paredes gruesas con pliegues en sentido longitudinal, tapones en los polos levemente redondeados, 0.065, 0.064 ± 0.004 (0.065-0.075) de largo y 0.025, 0.031 ± 0.003 (0.025-0.03) de ancho (Fig. J). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:1.3. Largo total/largo posterior del cuerpo 1.71, 1.77 ± 0.21 (1.5-2.12). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.008, 0.01 ± 0.004 (0.005-0.01).

● Resumen taxonómico

Hospedador tipo: *Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920 (Sigmodontinae: Akodontini) macho, depositado en MLP 08.IV.97.7 y otros hospedadores: MLP 08.IV.97.89, 08.IV.97.89.

Localidad tipo: Los Talas (34°56' S; 57°44' O-Partido de Berisso), Buenos Aires, Argentina.

Otra localidad: Palo Blanco (34°56' S; 57°44' O-Partido de Berisso), Buenos Aires, Argentina.

Sitio de infección: intestino delgado.

Especímenes estudiados: 6 machos y 9 hembras (MO)-3 machos (2 incompletos) y 3 hembras (2 incompletos) en el (MEB).

• Diagnósis

Echinocoleus n. sp. se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: número de esticocitos: macho entre 21-36 y hembra entre 24-38; cola del macho con dos grandes lóbulos laterales en posición dorsolateral a la cloaca; los lóbulos unidos dorsalmente por una membrana muy reducida (pseudobursa); cada lóbulo con una proyección dorsal y una papila ventral; cirro espinoso; largo de la espícula entre 1.00-1.20; vulva protrusiva; dos bandas bacilares poco conspicuas, localizadas lateralmente con glándulas bacilares dispersas y poco visibles; relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:1.1 en el macho y 1:1.3 en la hembra. Localizado en intestino delgado de roedores.

El género *Echinocoleus* comprende seis especies, *E. ellisi* (Johnston et Mawson, 1945), *E. eurycercus* (Oshmarin et Parukhin, 1963), *E. confusus*, *E. cyanopicae* López-Neyra, 1947, *E. auritae* y *E. hydrochoeri*. Estas tres últimas especies se encuentran en América; *E. confusus* es parásita de un ave mientras que *E. auritae*, y *E. hydrochoeri* parasitan a mamíferos (Moravec, 1982).

La nueva especie se separa de *E. confusus* porque presenta una vulva protrusiva, tiene una relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo mayor en el macho y menor en la hembra y su sitio de infección no es el intestino (Freitas y Lent, 1936) (Tabla 3.8.3).

Echinocoleus n. sp. se separa de *E. auritae* y *E. hydrochoeri* por presentar un esófago glandular más largo en ambos sexos. También se diferencia de *E. hydrochoeri* por presentar una espícula más corta (1.04-1.21 vs. 1.36-1.6). La hembra de *Echinocoleus* n. sp. se diferencia de *E. auritae* por tener una menor relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo, e igualmente menor en el macho que lo encontrado en *E. hydrochoeri* (Freitas y Lent, 1935, 1936; López-Neyra, 1947) (Tabla 3.8.3).

• Comentarios

Todas las especies de *Echinocoleus*, excepto *E. confusus*, se localizan en el intestino tal como fue establecido por Moravec (1982) para el género. Esta particularidad y las diferencias morfológicas observadas, sugieren revisar más detalladamente las características de *E. confusus* para corroborar su pertenencia a este género.

Este es el séptimo registro de capilláridos parasitando un roedor sigmodontino y el cuarto en América del Sur. Además, es la tercera especie citada para mamíferos americanos

dentro del género *Echinocoleus* y la quinta especie de capilláridos parásita de mamíferos hallada en la Argentina.

Pseudocapillaria n. sp.

• Descripción

Figura 3.7.5 (A-N)

General

Cutícula con finas estriaciones transversales. Similitud entre el diámetro de la porción anterior y posterior del cuerpo. Un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal (Figs. C, G). Esticocitos más largos que anchos, alargándose próximos a la unión esofágico-intestinal (Figs. B, F). Cola del macho con dos grandes lóbulos laterales en posición paracloual, con una papila en el centro de cada uno de ellos. Lóbulos no unidos por una membrana (no forma una pseudobursa) (Figs. D, L, M, N). Cirro no espinoso y espícula sin límites apreciables (Fig. D). Hembra con vulva no protrusiva, con labios elevados, localizada sobre la unión esofágico-intestinal (Figs. G, H).

Dos bandas bacilares localizadas lateralmente. Glándulas bacilares dispersas con poros poco visibles (Fig. B, F, K).

Macho (n=4, 1 completo)

Largo del cuerpo 17.61. Largo de la porción anterior 5.01 y posterior 12.6, 9.9, 10.5 del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 0.025, 0.027 ± 0.0001 (0.02-0.03), ancho máximo posterior 0.09, 0.08 ± 0.017 (0.07-0.1) y ancho a nivel de la unión esófago-intestino 0.05, 0.053 ± 0.01 (0.07-0.1) (Figs. A, C). Largo total del esófago 4.98; porción muscular 0.16 y porción glandular 4.85. Número de esticocitos 48 (Fig B). Largo total del tubo cloacal 3.55, 1.78. Largo de la espícula 1.2, 1.2, 1.57. Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2.5. Largo total/largo posterior del cuerpo 1.39. Largo posterior del cuerpo/largo de la espícula 10.5, 8.25, 6.7. Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.007, 0.007, 0.006.

Hembra (n=5)

Largo del cuerpo 19.68, 21.65 ± 3.37 (18.13-24.85). Largo de la porción anterior 5.46, 6.6 ± 0.5 (6.15-7.15) y posterior 14.22, 15.04 ± 3.55 (11.61-18.7) del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 0.01, 0.02 ± 0.0001 (0.02-0.04), ancho máximo posterior 0.05, 0.1 ± 0.04 (0.06-0.15) y ancho a nivel de la unión esófago-intestino 0.06, 0.053 ± 0.01 (0.04-0.06) (Figs. E, G). Largo

total del esófago 5.44, 6.54 ± 1.2 (6.1-7.1); porción muscular 0.25, 0.4 ± 0.06 (0.35-0.45) y porción glandular 5.21, 5.79 ± 0.9 (4.5- 6. 8). Número de esticocitos 41, 36 ± 6 (30-43) (Fig. F). Ano terminal (Fig. I). Huevos con paredes gruesas, tapones en los polos levemente redondeados y oscuros, 0.05, 0.055 ± 0.004 (0.05-0.055) de largo y 0.025, 0.030 ± 0.003 (0.025-0.035) de ancho (Fig. J). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:2.3. Largo total/largo posterior del cuerpo 1.38, 1.46 ± 0.11 (1.32-1.56). Ancho máximo posterior/largo posterior del cuerpo 0.0035, 0.006 ± 0.001 (0.005-0.008).

● Resumen taxonómico

Hospedador tipo: *Oxymycterus rufus* (Fischer, 1814) (Sigmodontinae: Akodontini) macho, depositado en MLP 10.VIII.00.03. Otro hospedador, MLP 08.IV.97.69.

Localidad tipo: Punta Lara (34°47' S; 58°01' O-Partido de Ensenada), Buenos Aires, Argentina.

Sitio de infección: estómago.

Especímenes estudiados: 4 machos y 5 hembras (MO)-2 machos y 2 hembras incompletas (MEB).

Especímenes depositados: macho holotipo, hembra alotipo, y 6 paratipos a depositarse en CHMLP.

● Diagnósis

Pseudocapillaria n. sp. se caracteriza por la siguiente combinación de caracteres: número de esticocitos: macho alrededor de 48 y hembra entre 30-43; cola del macho con dos grandes lóbulos laterales en posición paracloucal, con una papila en el centro de cada uno de ellos; lóbulos no unidos por una membrana (no forma una pseudobursa); cirro no espinoso y espícula sin límites apreciables; largo de la espícula entre 1.2-1.6; vulva no protrusiva, con labios elevados; dos bandas bacilares con glándulas bacilares dispersas y poros poco visibles; relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo es de 1:2.5 en el macho y de 1:2.3 en la hembra. Localizado en estómago de roedores.

De las 15 especies incluidas en este género, solo dos pertenecen a mamíferos americanos, *P. pusilla* y *P. americana*. La nueva especie puede ser separada de estas dos especies debido a que la relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo en los

machos es mayor (1:2.5 vs. 1:2; 1:1.1-1.7 vs., respectivamente) (Freitas y Lent, 1936; López-Neyra, 1947; Read, 1949b) (Tabla 3.8.4).

La distancia a la vulva desde el extremo anterior es similar entre *Pseudocapillaria* n. sp. y *P. americana*, sin embargo, es muy superior al observado en *P. pusilla*. Además, los machos de *Pseudocapillaria* n. sp. tienen un mayor número de esticocitos que el observado en *P. americana* (Freitas y Lent, 1936; López-Neyra, 1947; Read, 1949b) (Tabla 3.8.4).

Por otra parte, el sitio de localización en el hospedador, así como la distribución geográfica y/u hospedatoria son elementos que permiten distinguir a la nueva especie de las restantes del género.

● Comentarios

Las especies del género *Pseudocapillaria* no parecen presentar caracteres muy estables, lo cual podría relacionarse con los diferentes ciclos y hospedadores que parasitan (Moravec, 2001). De esta forma debería realizarse una revisión de todas las especies para confirmar la composición actual del género.

Es interesante resaltar que a diferencia de *Eucoleus* n. sp. y *Eucoleus* sp. los especímenes de esta especie se han hallado completamente incluidos en la mucosa del estómago formando canalículos.

Este es el octavo registro de capilláridos parasitando un roedor sigmodontino y el quinto en América del Sur. Además, es la tercer especie del género parasitando mamíferos americanos y la primer especie de *Pseudocapillaria* hallada en la Argentina (cf. Moravec, 1982).

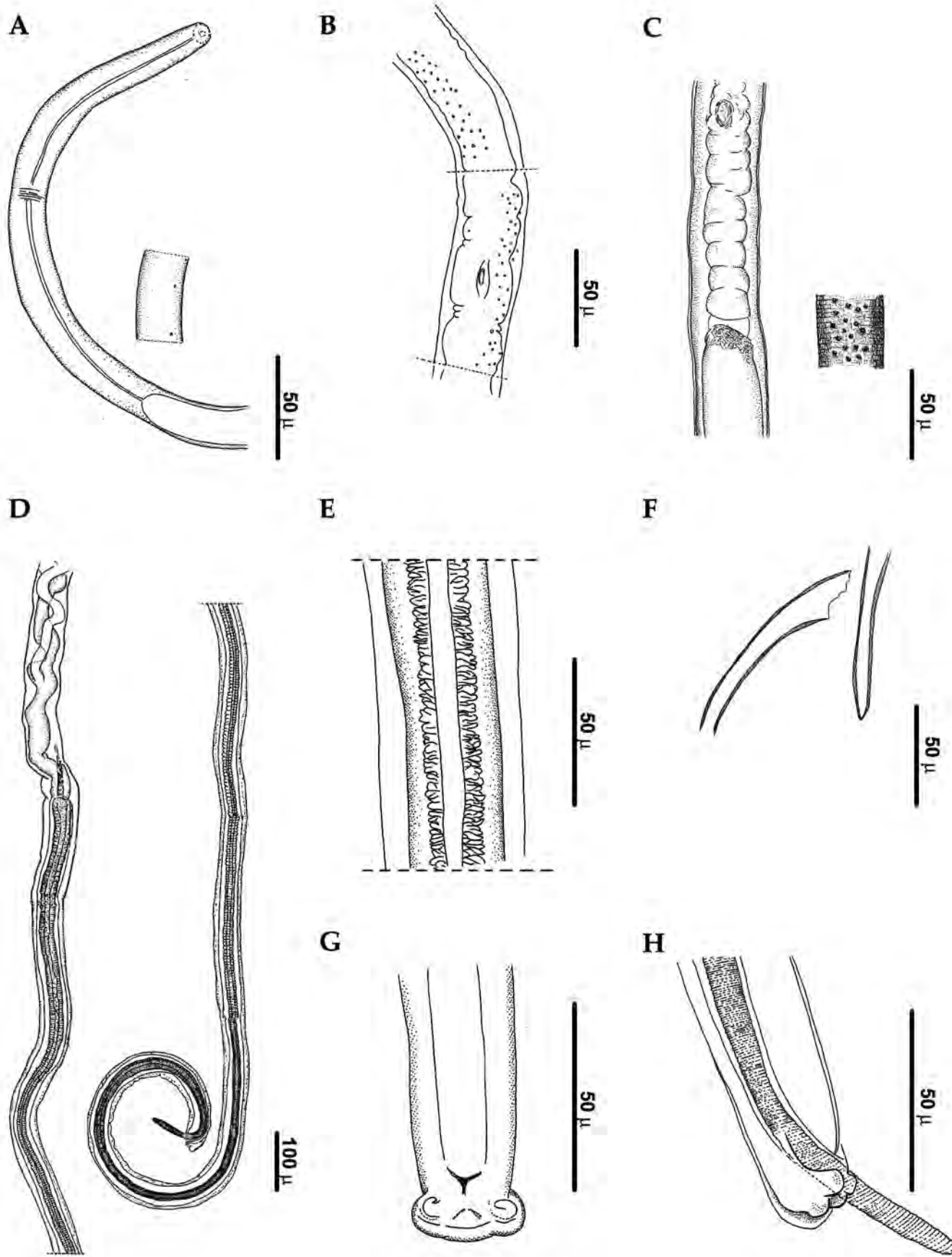


Figura 3.7.1 (A-H). *Liniscus diazae*. Macho. (A) Extremo anterior, banda bacilar. (B) Esticocitos, banda bacilar. (C) Unión esófago -intestino, banda bacilar. (D) Tubo cloacal, cirro y espícula. (E) Detalle del cirro. (F) Detalle de los extremos de la espícula. (G) Extremo posterior, lóbulos paracloacales, vista ventral. (H) Extremo posterior, vista lateral.

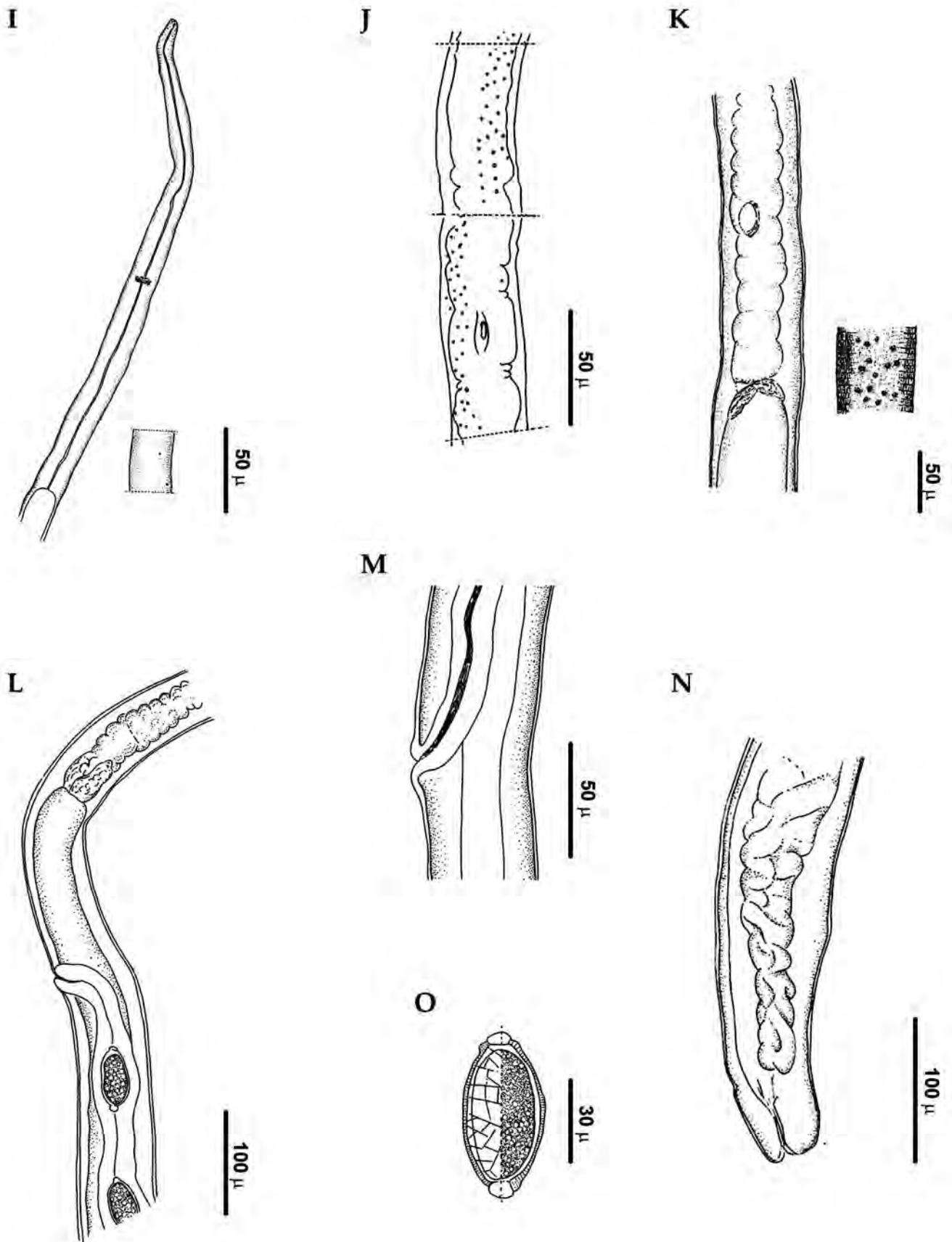


Figura 3.7.1 (I-O). *Liniscus diazae*. Hembra. (I) Extremo anterior, banda bacilar. (J) Estomicitos, banda bacilar. (K) Unión esófago -intestino, banda bacilar. (L) Unión esófago -intestino, y distancia a la vulva. (M) Detalle de la vulva. (N) Extremo posterior. (O) Detalle del interior y superficie del huevo.

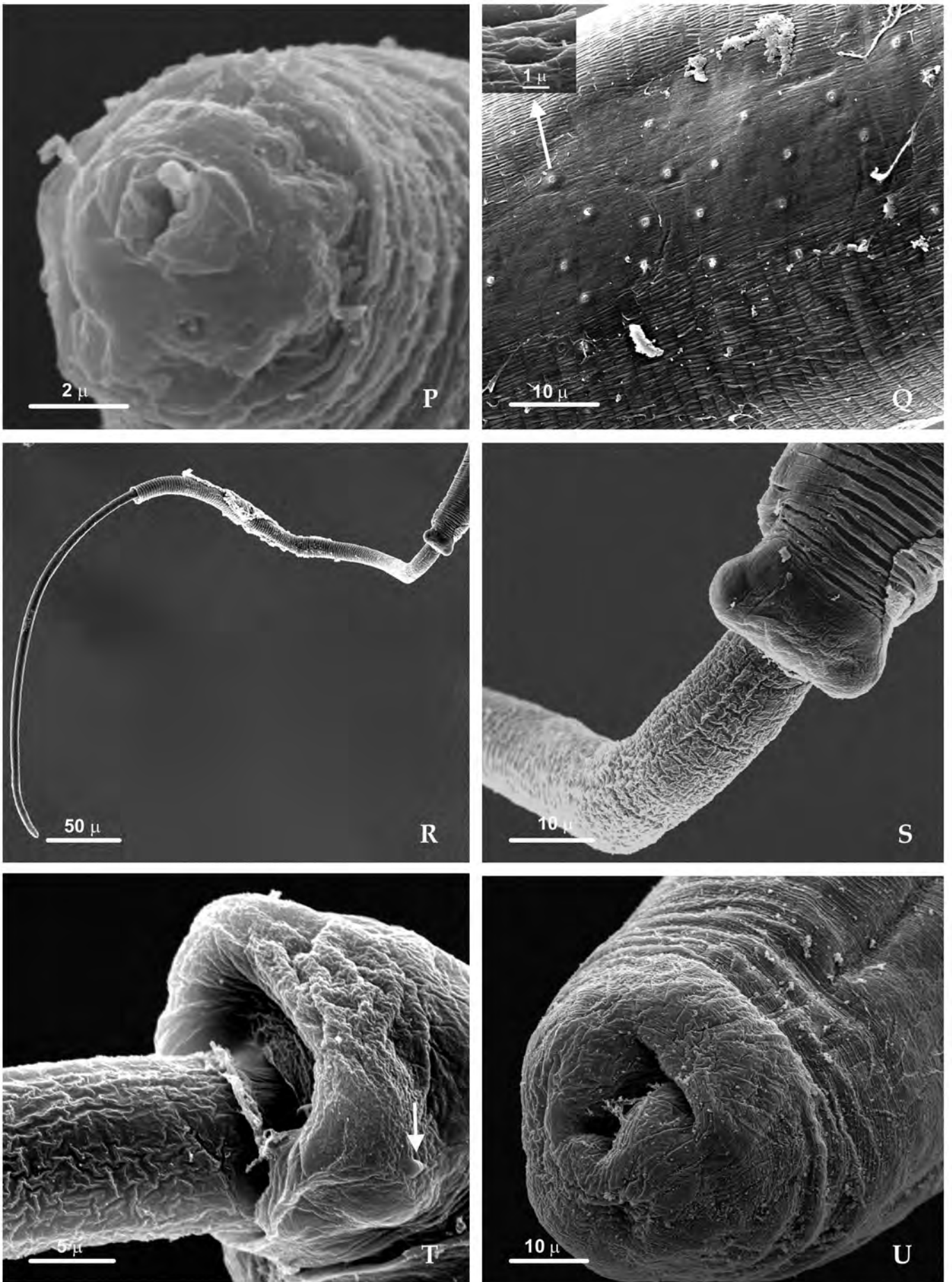


Figura 3.7.1 (P-U). *Liniscus diazae* - MEB. (P) Extremo anterior, boca, estilete y papilas. (Q) Distribución y detalle de las glándulas bacilares. (R) Macho, extremo posterior, cirro y espícula. (S) Detalle de la estructura del cirro. (T) Detalle de los lóbulos paracloacales y papila. (U) Hembra, extremo posterior.

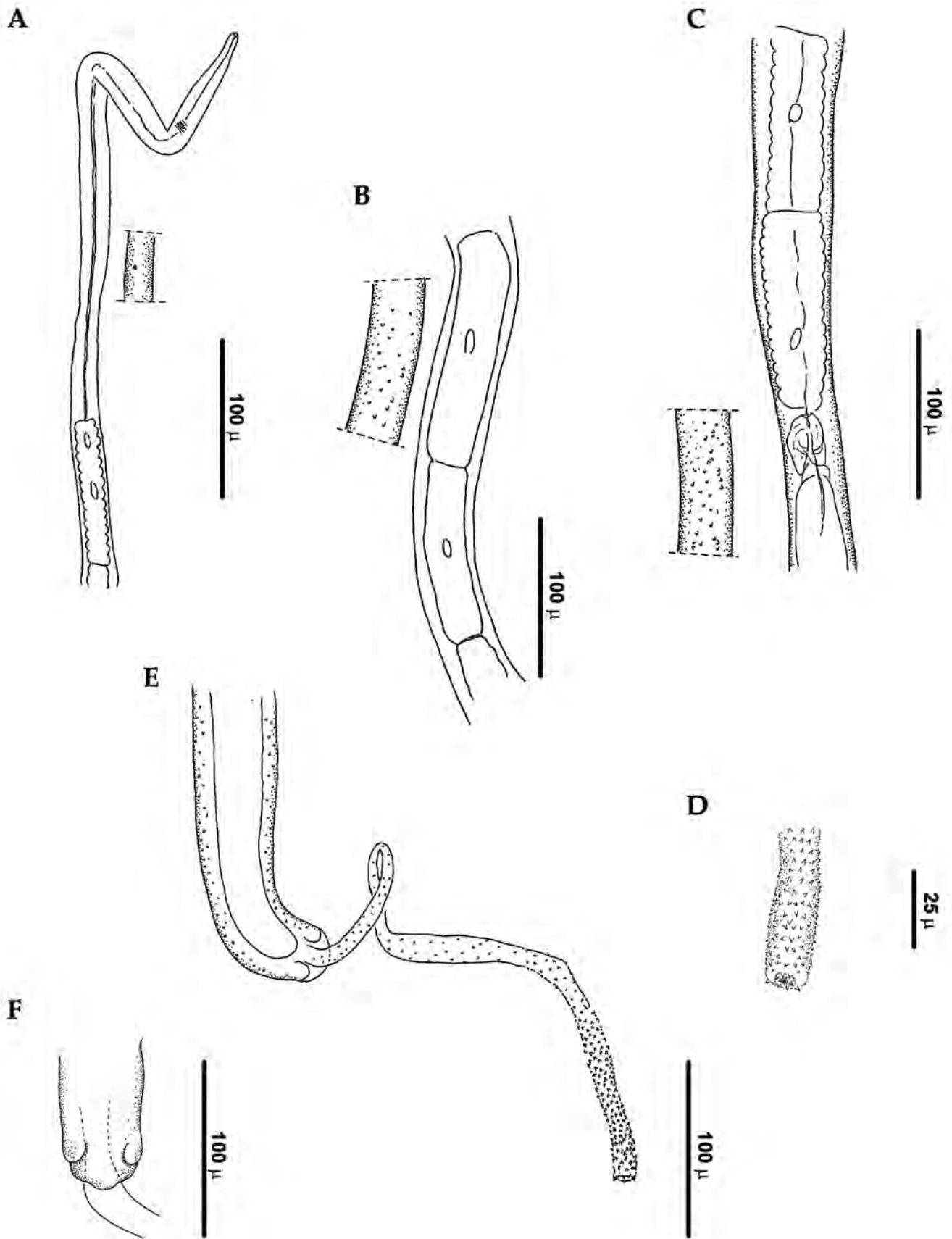


Figura 3.7.2 (A-F). *Eucoleus n. sp.* Macho. (A) Extremo anterior, banda bacilar. (B) Esticocitos, banda bacilar. (C) Unión esófago-intestino, banda bacilar. (D) Detalle del cirro. (E) Extremo posterior, lóbulos paracloacales, vista ventral. (F) Extremo posterior, lóbulos paracloacales, vista dorsal.

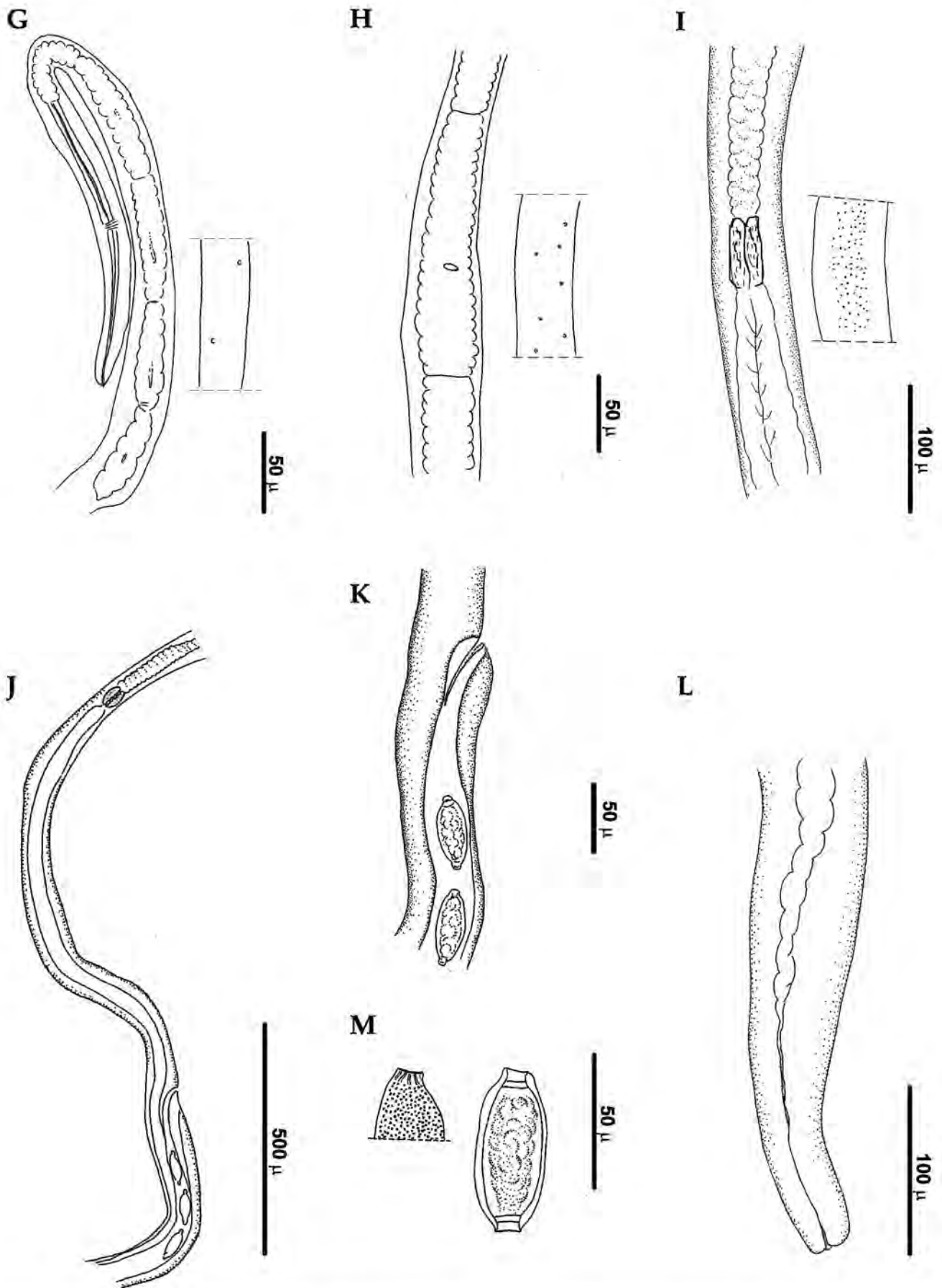


Figura 3.7.2 (G-M). *Eucoleus n. sp.* Hembra. (G) Extremo anterior, banda bacilar. (H) Esticocistos, banda bacilar. (I) Unión esófago-intestino, banda bacilar. (J) Unión esófago-intestino, y distancia a la vulva. (K) Detalle de la vulva. (L) Extremo posterior. (M) Detalle del interior y superficie del huevo.

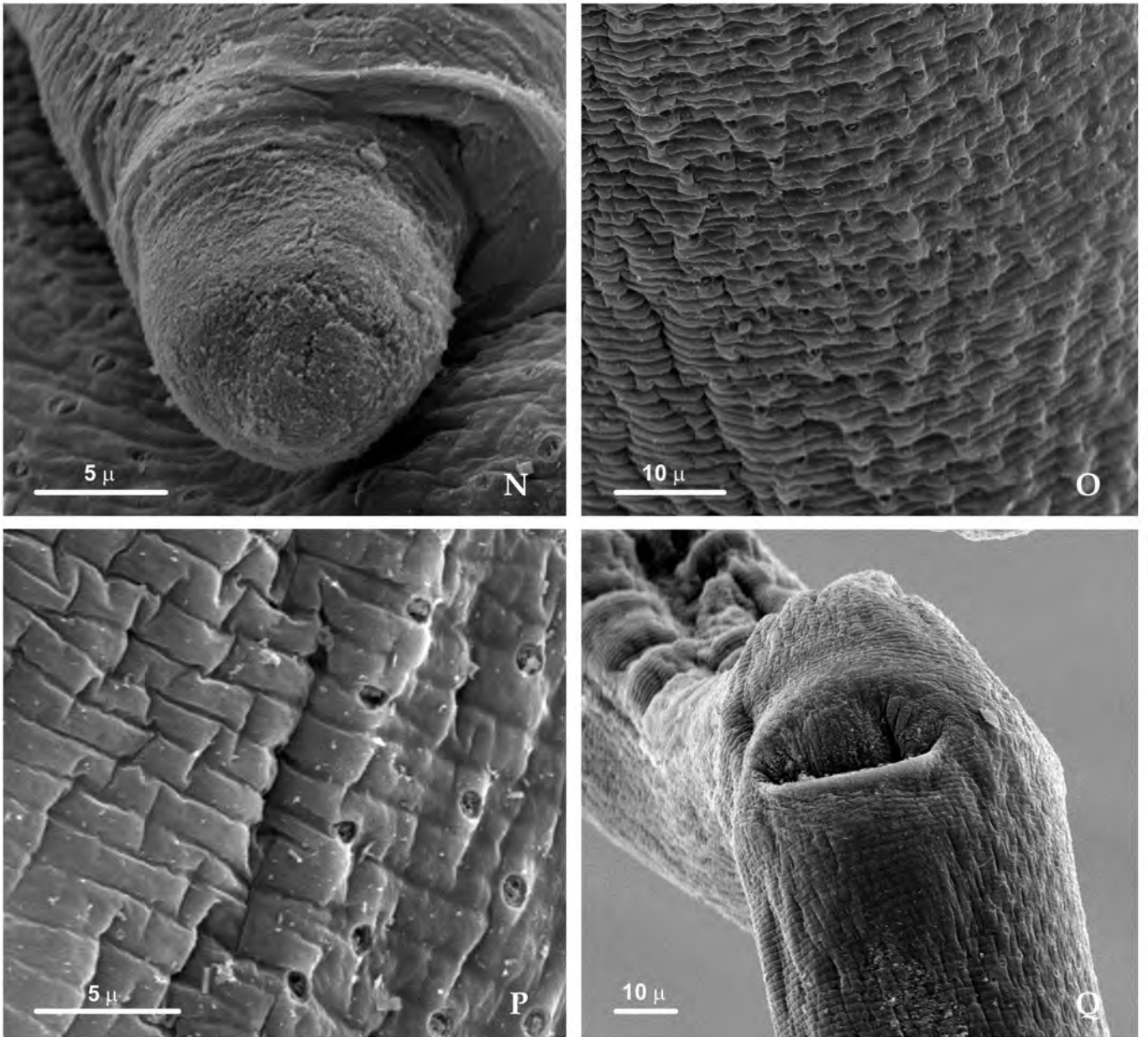


Figura 3.7.2 (N-Q). *Eucoleus* n. sp. - MEB. (N) Extremo anterior. (O) Banda bacilar. (P) Distribución y detalle de las glándulas bacilares. (Q) Hembra, vulva y posición de la banda bacilar.

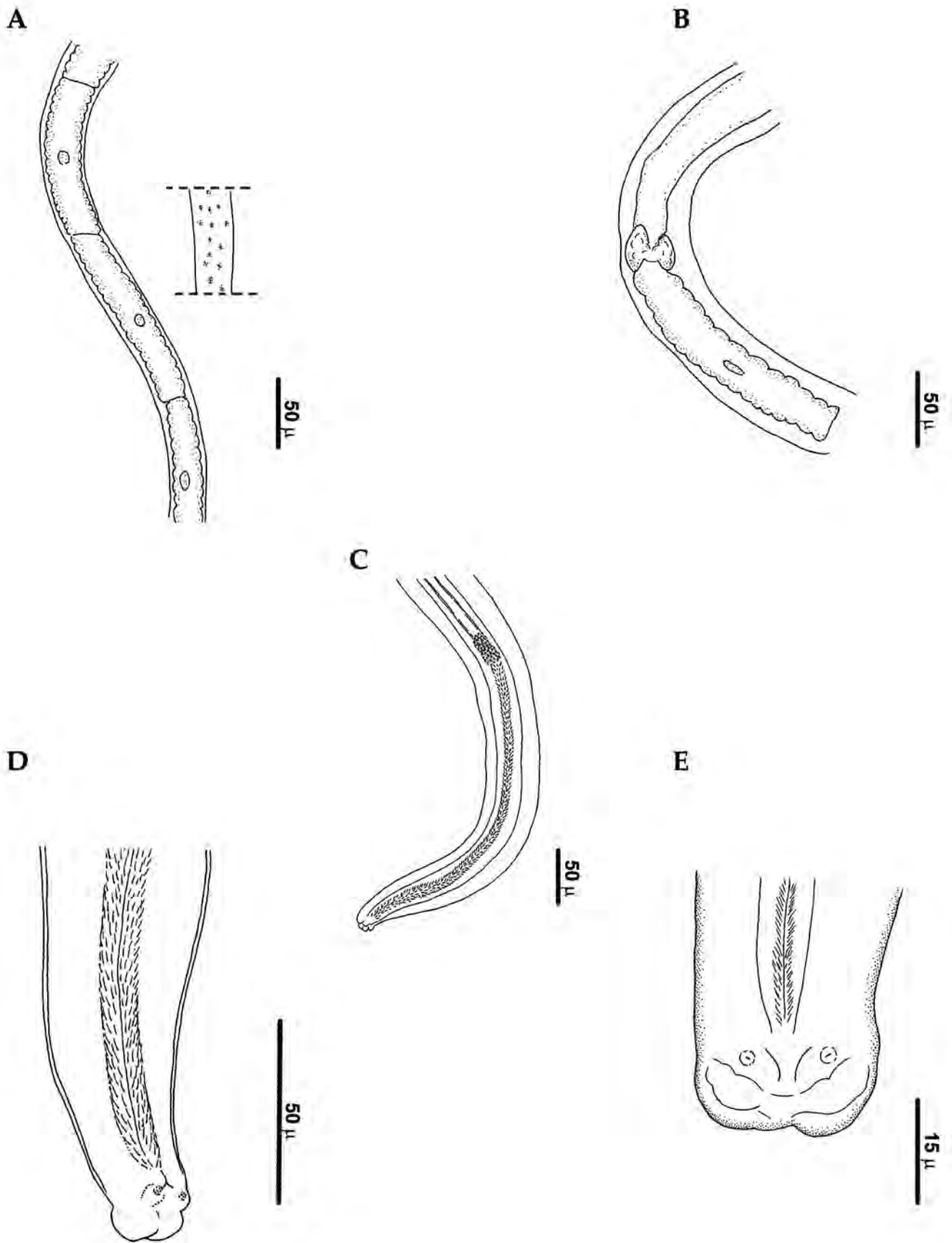


Figura 3.7.3 (A-E). *Eucoleus* sp. Macho. (A) Esticocitos, banda bacilar. (B) Unión esófago -intestino. (C) Tubo cloacal, cirro y espícula. (D) Extremo posterior, lóbulos paracloacales y cirro, vista lateral. (E) Extremo posterior, lóbulos paracloacales, vista ventral.

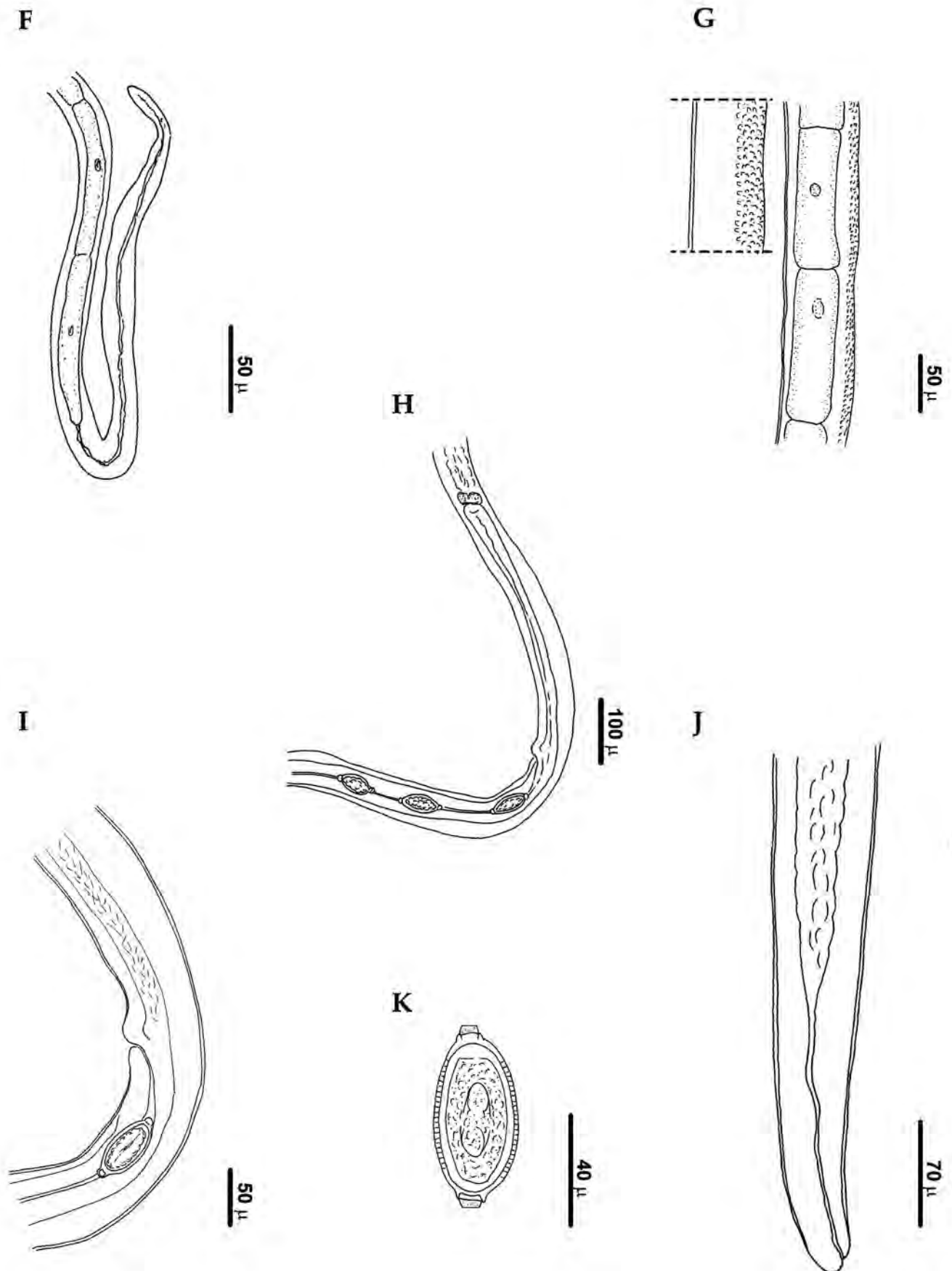


Figura 3.7.3 (F-K). *Eucoleus* sp. Hembra. (F) Extremo anterior. (G) Unión esófago-intestino, banda bacilar. (H) Unión esófago-intestino y distancia a la vulva. (I) Detalle de la vulva no protrusiva. (J) Extremo posterior. (K) Huevo.

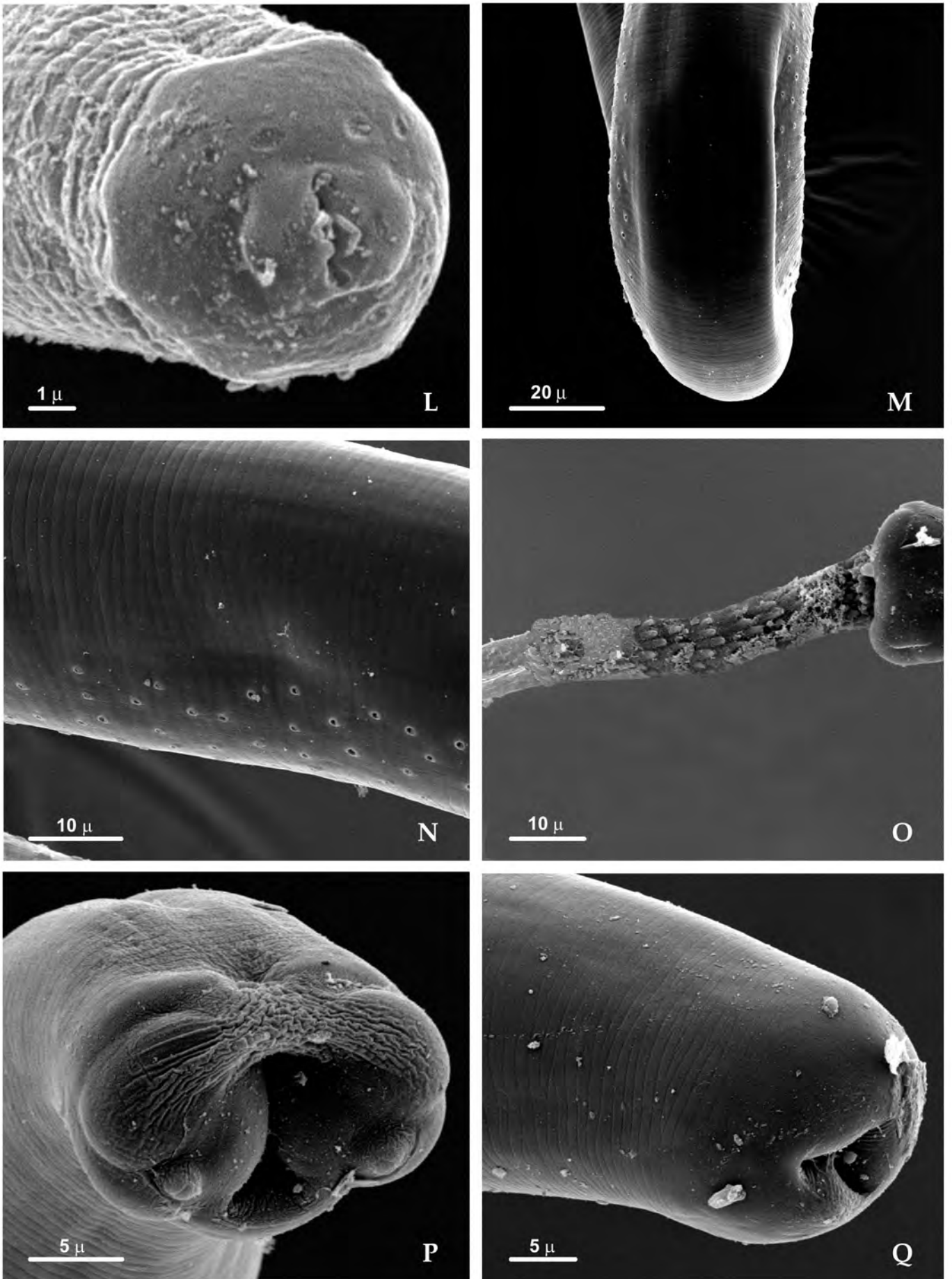


Figura 3.7.3 (L-Q). *Eucoleus* sp. - MEB. (L) Extremo anterior, boca, estilete y papilas. (M) Dos bandas bacilares. (N) Distribución y detalle de las glándulas bacilares. (O) Macho, extremo posterior, cirro y espícula. (P) Macho, detalle de los lóbulos paraclocales y proyecciones ventrales. (Q) Hembra, extremo posterior.

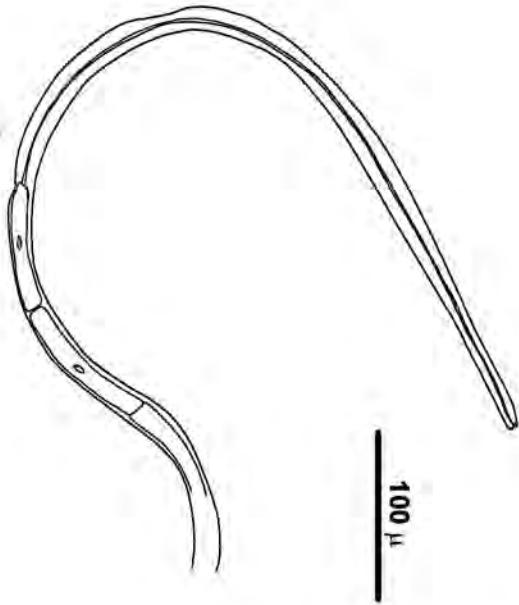
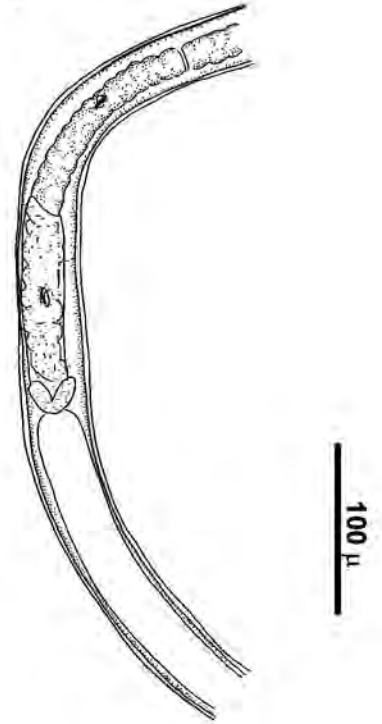
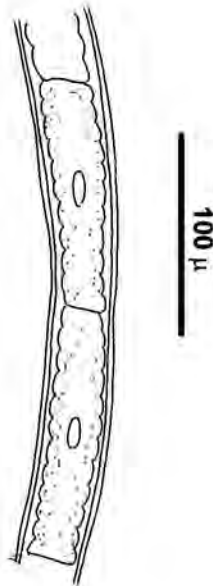
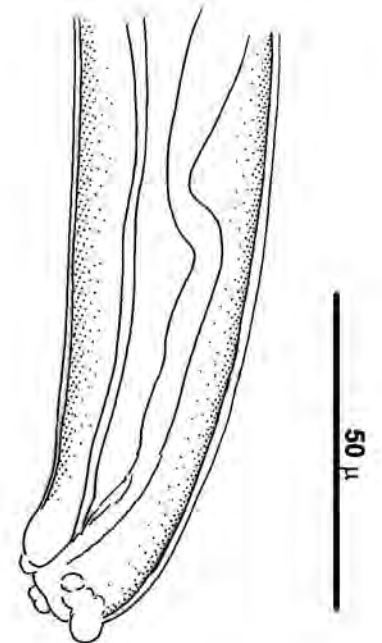
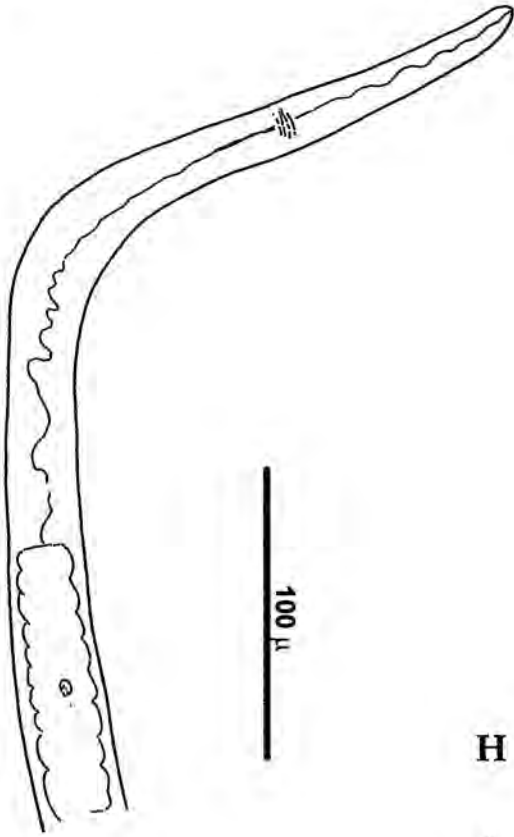
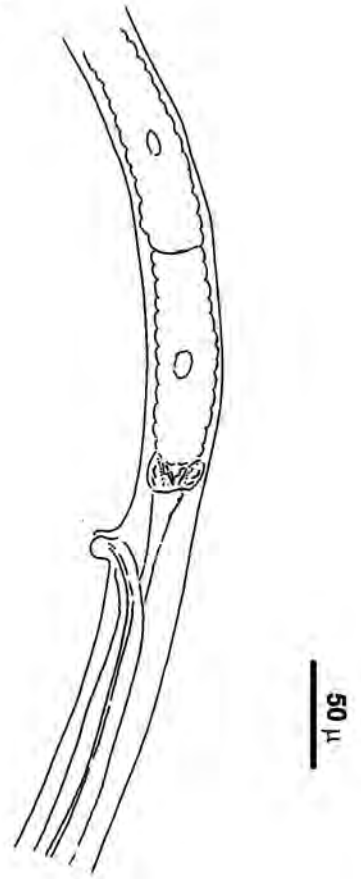
A**C****B****D****E**

Figura 3.7.4 (A-E). *Echinocoleus* n. sp. Macho. (A) Extremo anterior. (B) Esticocitos. (C) Unión esófago -intestino. (D) Extremo posterior, lóbulos paracloacales y salida de cirro espinoso, vista ventral. (E) Extremo posterior, lóbulos paracloacales con proyección dorsal y papila ventral, vista lateral.

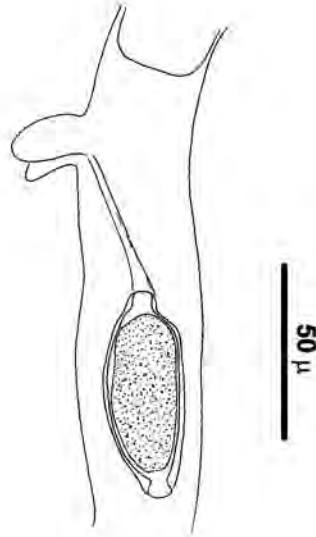
F



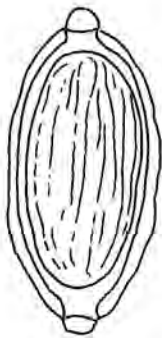
G



H



J



I

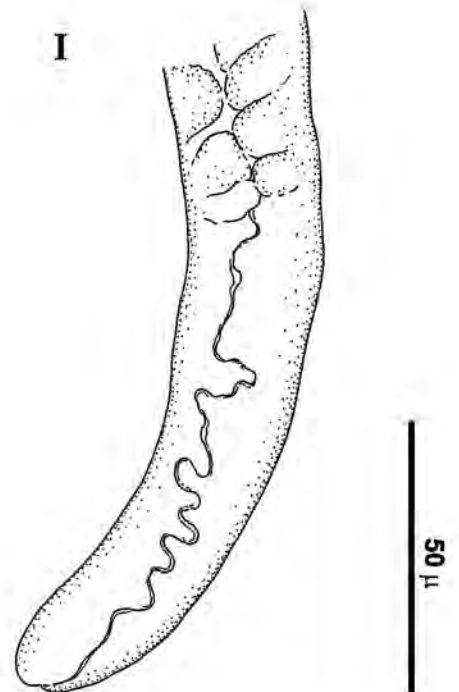


Figura 3.7.4 (F-J). *Echinocoleus* n. sp. Hembra. (F) Extremo anterior. (G) Unión esófago-intestino y distancia a la vulva. (H) Detalle de la vulva protrusiva. (I) Extremo posterior. (J) Huevo, detalle de la superficie.

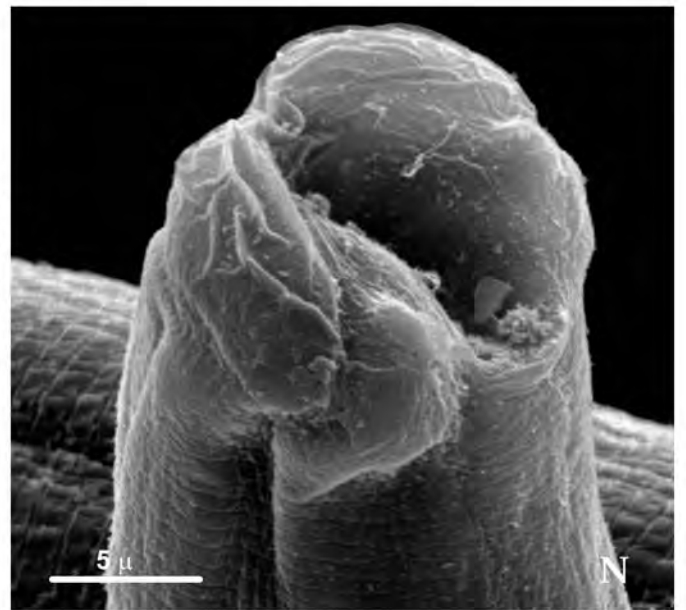
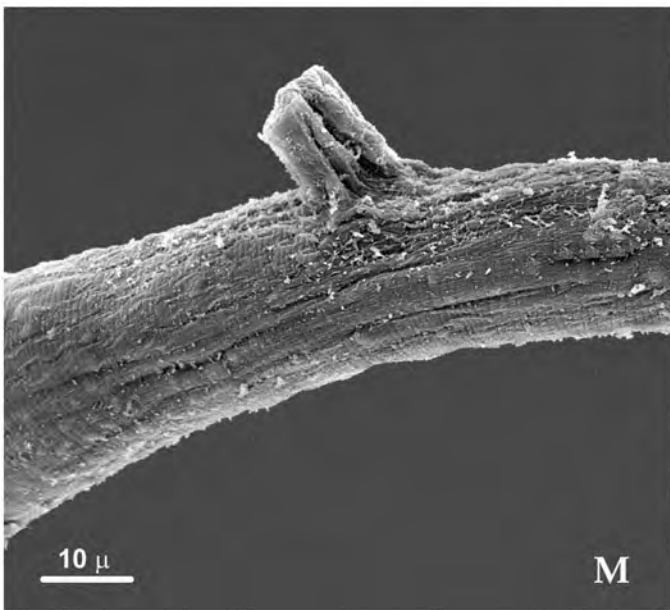
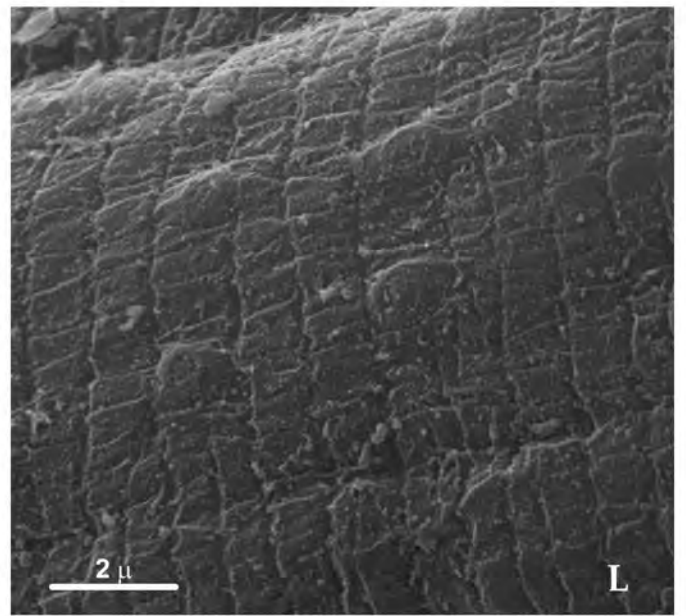
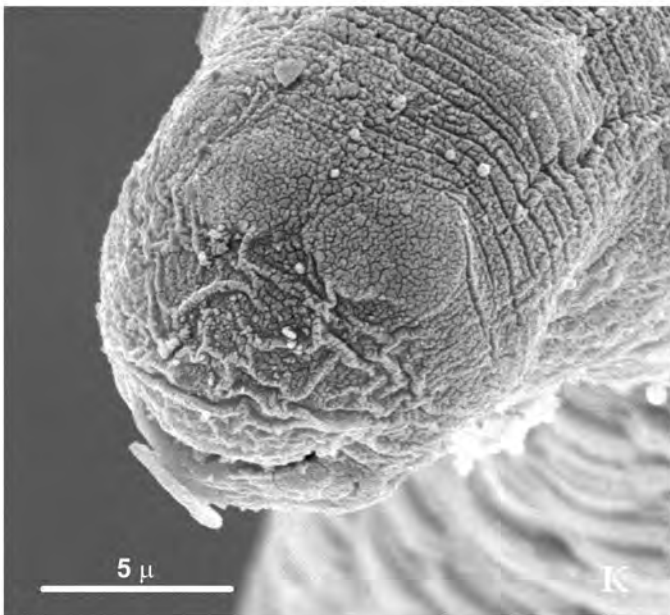


Figura 3.7.4 (K-N). *Echinocoleus* n. sp. - MEB. (K) Extremo anterior, boca y papilas. (L) Distribución y detalle de las glándulas bacilares. (M) Hembra, vulva protrusiva. (N) Macho, extremo posterior.

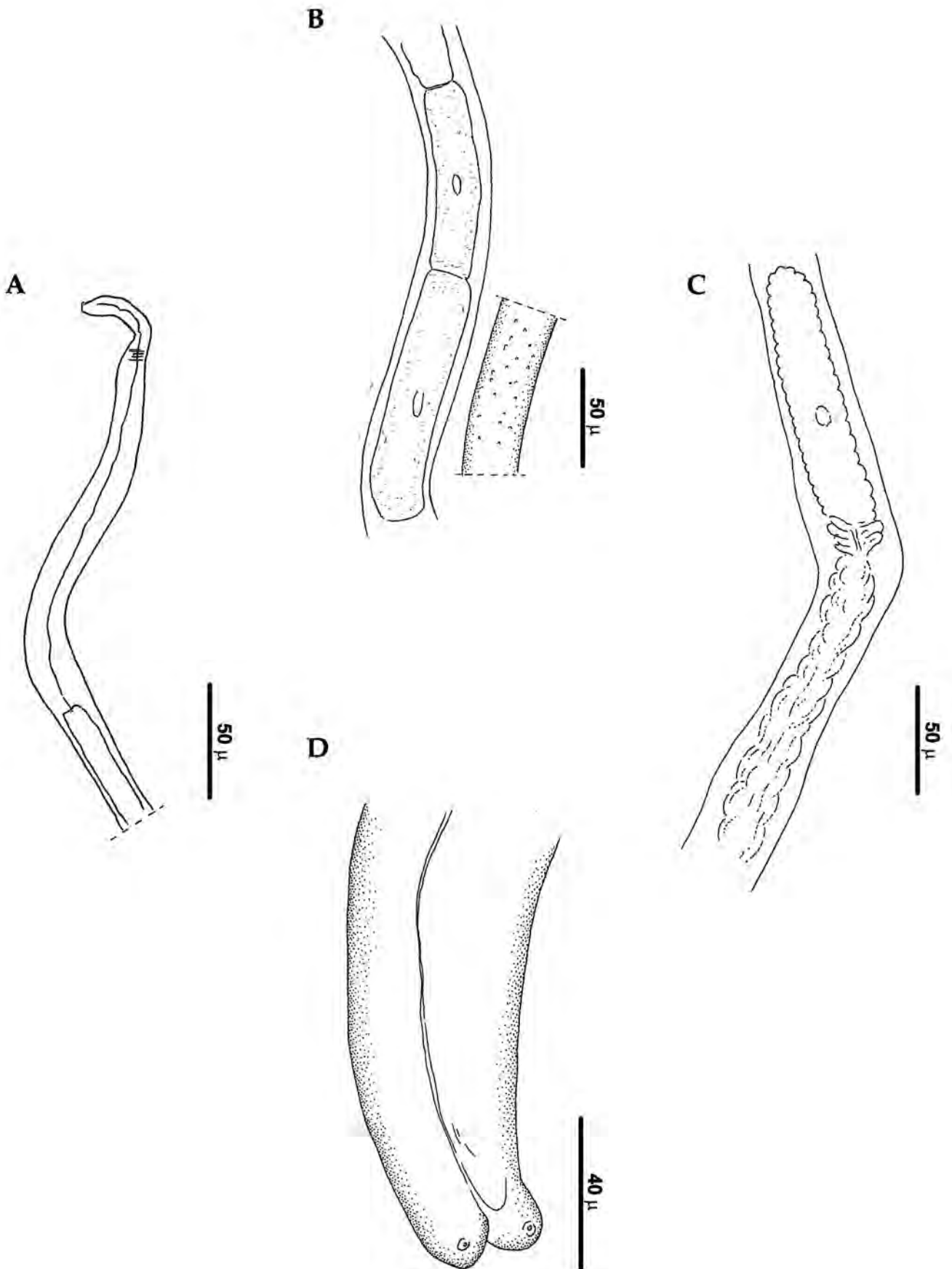


Figura 3.7.5 (A-D). *Pseudocapillaria n. sp.* Macho. (A) Extremo anterior. (B) Esticocitos, banda bacilar. (C) Unión esófago -intestino. (D) Extremo posterior, lóbulos paraclocales y papila central.

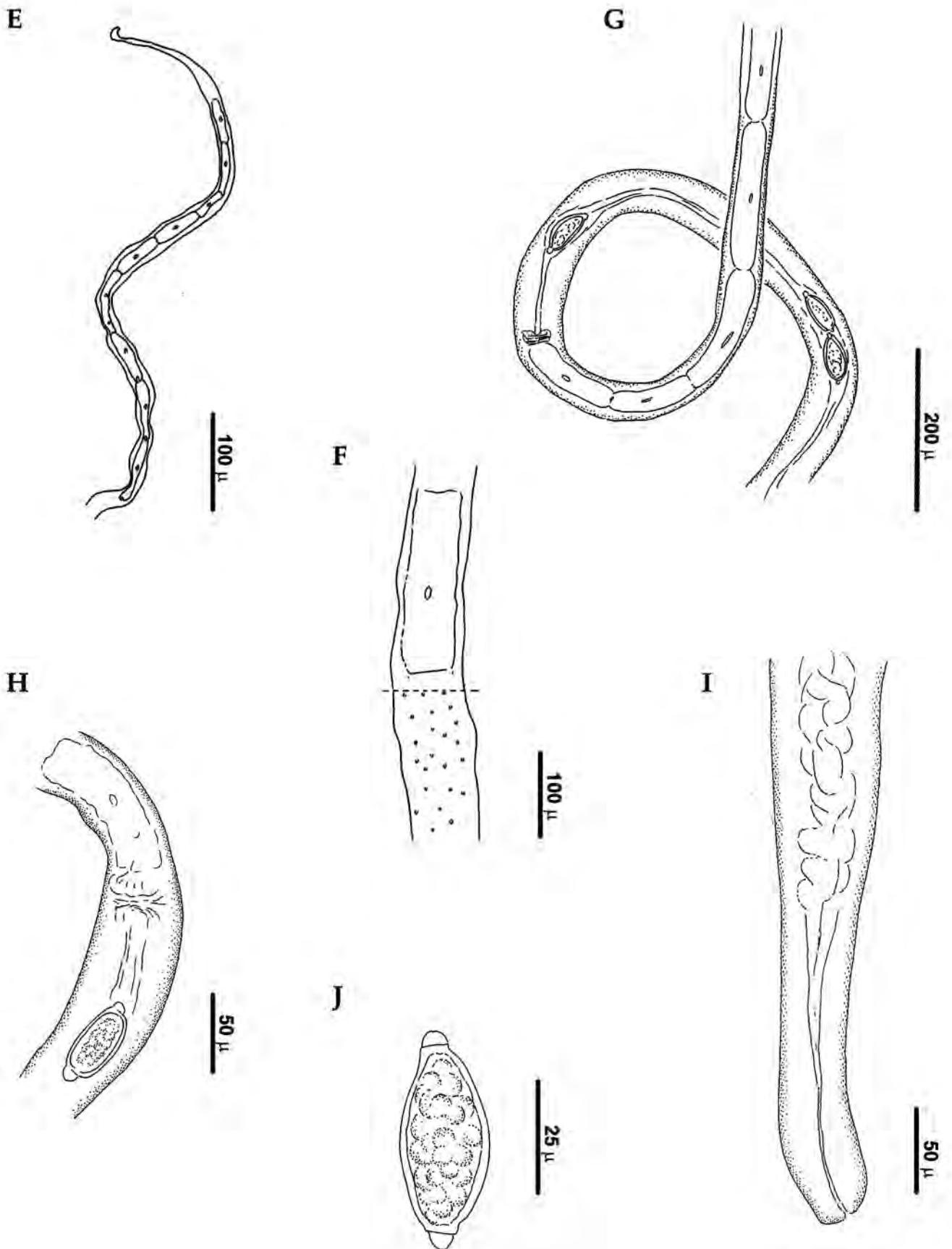


Figura 3.7.5 (E-J). *Pseudocapillaria n. sp.* Hembra. (E) Extremo anterior. (F) Esticocitos, banda bacilar. (G) Unión esófago -intestino y vulva. (H) Detalle de la vulva. (I) Extremo posterior. (J) Huevo.

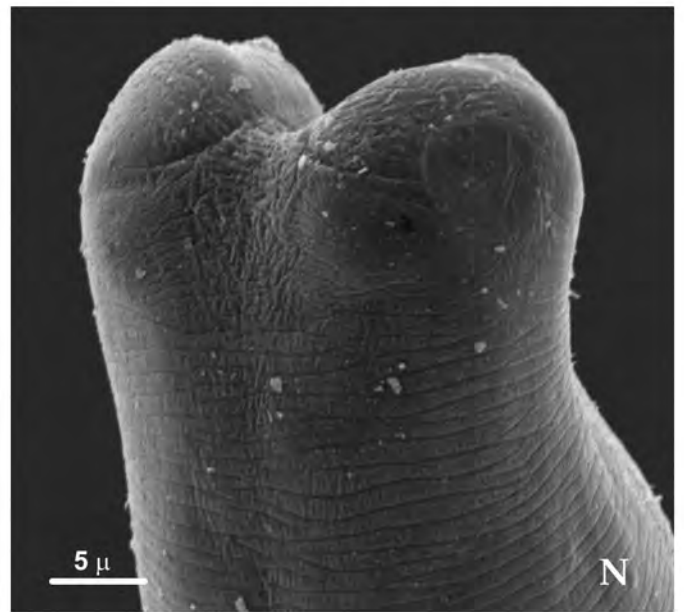
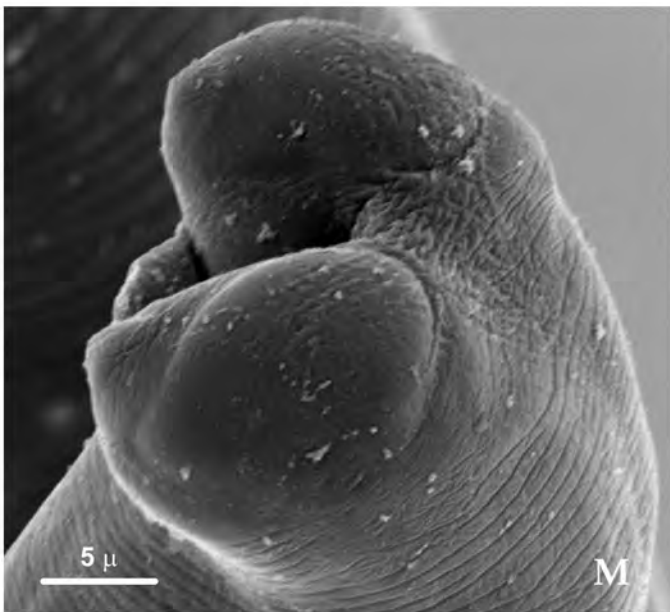
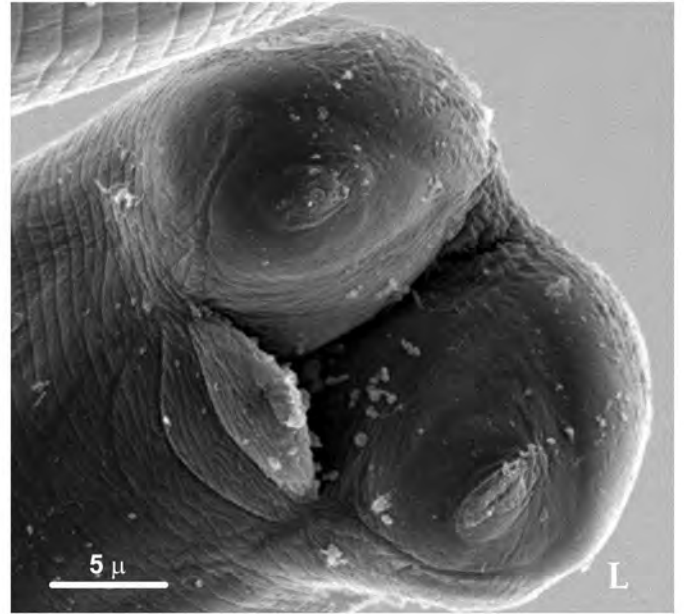
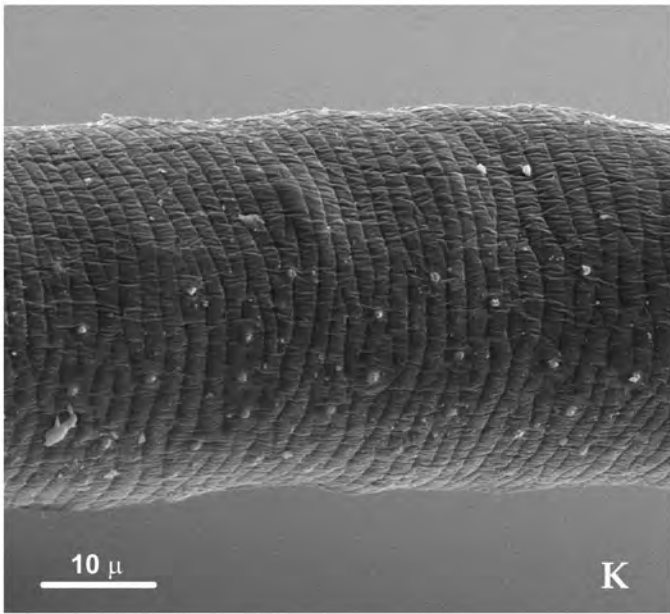


Figura 3.7.5 (K-N). *Pseudocapillaria* n. sp. - MEB. (K) Banda bacilar. (L) Macho, lóbulos paracloacales y papilas, vista ventral (M) Macho, lóbulos paracloacales vista lateral. (N) Macho, lóbulos paracloacales, vista dorsal.

3.8. CAPILLARIIDAE

ANÁLISIS DE CARACTERES DIAGNÓSTICOS

La caracterización de los géneros presentes en esta familia ha cambiado a lo largo del tiempo, debido a que fueron definidos por una combinación variable de caracteres tales como forma del cuerpo, relación entre la porción esofageal e intestinal del cuerpo, estructura del esticosoma, banda bacilar, estructura del cirro (espinoso y no espinoso) y características del extremo posterior del macho (e.g. Travassos, 1914; López-Neyra, 1947; Skrjabin, 1954; 1957; Freitas, 1959; Moravec, 1982).

Los caracteres diagnósticos actualmente utilizados son una suma de aquellos propuestos por Dujardin (1845), López-Neyra (1947), Skrjabin (1954, 1957), Freitas (1959) y Moravec (1982), considerándose como los más relevantes los caracteres morfológicos del extremo posterior del macho, el sitio de infección y la taxonomía del hospedador.

Actualmente, la mayoría de los trabajos taxonómicos consideran principalmente los caracteres diagnósticos del extremo posterior del macho. Sin embargo, tanto su morfología como las papilas presentes no son conspicuas al MO. Se han realizado escasos estudios con MEB sobre especies de capilláridos parásitas de peces y aves (e.g. Digiani, 1999; Carballo y Navone, 2007) y, hasta el momento, no fueron llevados a cabo en mamíferos.

La situación expuesta demuestra que el conocimiento taxonómico de estos nematodes es confuso, existiendo la necesidad de discutir sus caracteres diagnósticos, tanto a nivel genérico como específico. A continuación se establecen los caracteres morfológicos y métricos considerados de mayor valor diagnóstico para la familia Capillaridae (Figs. 3.7.1-3.7.5; 3.8.1, 3.8.2) (Wright, 1963, 1978; Bird y Bird, 1991; Moravec, 1982, 2001).

◆ **Boca:** región cefálica muy pequeña. En la presente investigación se observó mediante el MEB una cavidad bucal alargada, variable número, distribución y forma de las papilas, y en ocasiones un estilete que emerge desde la porción media de la boca (Fig. 3.8.2 A).

Es necesario contar con los detalles de otras especies para establecer su valor como carácter diagnóstico.

◆ **Esófago:** dividido en una porción anterior muscular recta y una glandular posterior (esticosoma) formada por una a tres hileras de células esticocitos (Fig. 3.8.1 A, D).

En este estudio sólo se encontraron especies con una única hilera de esticocitos y con pocas diferencias intraespecíficas (Fig. 3.8.2 B)

◆ **Esticocitos:** forman el esófago glandular. Su número es de uso diagnóstico y muestran particularidades morfométricas a nivel específico (Fig. 3.8.2 B).

◆ **Células esofágico-intestinales:** un par de células glandulares son observadas en la unión esofágico-intestinal que por el momento no permiten discernir entre especies (Figs. 3.7.1 C, K; 3.7.2 C, I; 3.7.3 B, H; 3.7.4 C, G; 3.7.5 C, F).

◆ **Morfología interna de la región posterior del macho:** los conductos internos son poco visibles. El macho presenta un testículo simple, del cual se origina un vaso deferente seguido por una vesícula seminal que luego de una constricción se continúa con un ducto eyaculador y termina en la unión con el intestino. Estos conductos no son frecuentemente distinguidos. De la unión entre el ducto eyaculador y el intestino se origina un tubo cloacal, que puede ser dividido en una porción proximal y distal. La porción distal incluye un cirro, generalmente muy esclerotizado, que contiene una espícula poco conspicua.

La longitud y características de la genitalia masculina han sido empleados para definir géneros (e.g. *Aonchoteca*). No obstante, los caracteres diagnósticos de la mayoría de los géneros no incluyen esta información debido a su difícil observación.

◆ **Tubo espicular:** en capilláridos es muy difícil observar esta estructura, dado que no en todos los casos la espícula está bien esclerotizada.

Moravec (2001) menciona espícula libre en los casos donde la parte proximal de la espícula se encuentra proyectada anteriormente, fuera del cirro y del tubo cloacal distal, mientras que lo denomina espícula fija cuando toda la espícula se encuentra dentro del cirro y el tubo cloacal distal. Para evitar problemas en la indicación de las estructuras se sugiere hacer una homología con lo previamente descrito para *Trichuris* y mencionar la presencia de tubo espicular (espícula libre) o la ausencia del mismo (espícula fija) (Fig. 3.8.1 B, C).

◆ **Espícula:** se encuentra en la parte distal del cuerpo del macho, incluida totalmente en el cirro o una parte en el cirro y otra parte en el tubo espicular (Fig. 3.8.1 A, B, C).

Se han definido géneros con ausencia de espícula (e.g. *Skrijabinocapillaria* Skarbilovitsch, 1946; *Freitascapillaria* Moravec, 1982), pero es posible que en algunos grupos esté presente y no se describa debido a su poca esclerotización y difícil observación (Figs. 3.7.2 E; 3.7.3 D; 3.7.4 E; 3.7.5 D).

Se propone incorporar en la descripción una relación entre el largo de la espícula y el largo posterior del cuerpo (Fig. 3.8.1 A).

◆ **Cirro:** se encuentra dentro del tubo cloacal distal y contiene completamente a la espícula en algunos casos, y en otros sólo alberga la porción distal de esta. El cirro puede presentar diferente grado de evaginación, lo cual permite observar claramente su estructura morfológica y superficie cuando emerge por la cloaca.

El segmento evaginado del cirro muestra espinas ya sea dispuestas densamente o en forma dispersa, o bien tiene una superficie estriada o lisa (Fig. 3.8.2 C).

Este carácter es diagnóstico a nivel genérico y su morfología permite discriminar géneros entre los Capillaridae.

◆ **Vulva:** se encuentra a nivel o próxima a la unión esofágico-intestinal. Esta distancia implica diferencias a nivel específico (Figs. 3.7.1 L; 3.7.2 J; 3.7.3 H; 3.7.4 G; 3.7.5 G).

Puede ser protrusiva o no, o presentar los labios levemente elevados (Fig. 3.8.2 D).

◆ **Extremo caudal del macho:** el extremo es romo y presenta a cada lado de la cloaca 2 lóbulos con diferente grado de desarrollo. Estos lóbulos pueden estar unidos o no por una membrana, que desarrollada muestra una estructura similar a una bursa, denominándose pseudobursa. Sobre cada lóbulo pueden presentarse 1 ó 2 papilas, así como 1 ó 2 proyecciones a modo de almohadillas, de diferente grado de desarrollo y ubicación (Fig 3.8.2 E; e. g. *Eucoleus*, *Echinocoleus*).

Por otra parte, lateralmente pueden presentarse alas de diferente grado de extensión (e.g., especies de *Aonchoteca*).

Este carácter es el más relevante para la correcta delimitación de géneros y especies. Se sugiere su detallado análisis mediante el empleo del MEB.

◆ **Extremo caudal de la hembra:** no presenta ninguna morfología particular que permita su consideración en la separación de géneros y especies (Figs. 3.7.1 N; 3.7.2 L; 3.7.3 J; 3.7.4 I; 3.7.5 I).

◆ **Banda bacilar:** forma parte de una región especializada de la cutícula con glándulas hipodérmicas modificadas, denominadas glándulas bacilares que abren al exterior a través

de un poro cuticular complejo asociado con una célula bipolar nerviosa constituyendo una unidad neurosecretora.

La banda bacilar se encuentra a lo largo de todo el cuerpo, con una considerable variación en su número y localización. De esta forma, se pueden observar 2 evidentes bandas laterales (Fig. 3.7.3 M; e.g. *Liniscus diazae*, *Eucoleus* sp.) que pueden estar acompañadas o no por dos delgadas bandas, dorsal y ventral, sólo encontrarse la dorsal y ventral o no ser ninguna banda evidente (Fig 3.7.4 L, e.g. *Echinocoleus* n. sp.). En este estudio se verifica la presencia de una única banda lateral muy desarrollada, mientras que no hay evidencia del desarrollo de las otras (Fig 3.7.2 O, e.g. *Eucoleus* n. sp.).

En ocasiones puede ser observada al MO, pero el detalle de las glándulas bacilares sólo puede verse a través del MEB.

En esta investigación se observaron diferentes números de bandas, así como variable número, disposición y formas de las glándulas (Fig. 3.8.2 F). Mediante un estudio más profundo y detallado debería evaluarse si las características particulares observadas son estables dentro del género. De esta forma, comprobar el valor diagnóstico de la banda bacilar a nivel genérico y/o específico.

◆ **Ancho del cuerpo:** la consideración de la medida de los anchos a diferentes niveles del cuerpo es importante dado que en algunos grupos este carácter aporta a la separación de las especies.

Se sugiere que se incorpore en las descripciones de las especies una relación entre el ancho máximo posterior y el largo posterior del cuerpo (Fig. 3.8.1 A, D).

ESPECIES AMERICANAS DE CAPILLARIIDAE

En la Tabla 3.8.1-3.8.4 se proveen datos completos, caracteres diagnósticos y medidas de las 20 especies de Capillariidae. En la Tabla 3.8.1 se comparan todas las especies de *Liniscus*, las cuales parasitan a roedores e insectívoros. En la tabla 3.8.2 se comparan las especies de *Eucoleus* parásitas de mamíferos americanos. En la tabla 3.8.3 se presentan las comparaciones entre todas las especies de *Echinocoleus* presentes en América. Por último, en la tabla 3.8.4 se comparan las especies de *Pseudocapillaria* registradas en mamíferos americanos.

El estudio detallado de los caracteres de estas especies y otras parásitas de roedores americanos ha permitido la elaboración de una clave que se presenta a continuación.

En este sentido, de las 13 especies de capilláridos presentes en roedores americanos no se consideraron a *Capillaria michiganensis* y *C. chandleri* por la dificultad de realizar comparaciones únicamente con información parcial obtenida de la hembra.

Clave para la identificación de especies de roedores americanos

- 1: Macho- con ala caudal presente, parásitos de estómago e intestino delgado_____ 2
- 1': Macho- con ala caudal ausente_____ 3
- 2: Macho- ala de longitud mayor a 0.08 mm_____ *Aonchoteca tamias-striati*
- 2': Macho- ala de longitud menor a 0.08 mm _____ 4
- 3: Macho- con membrana dorsal uniendo los 2 lóbulos sin una papila central_____ 5
- 3': Macho- sin membrana dorsal uniendo los 2 lóbulos con una papila central, parásitos de intestino delgado y estómago_____ 6
- 4: Macho- largo de la espícula menor a 0.3 mm_____ *Aonchoteca muris sylvatici*
- 4': Macho- largo de la espícula mayor a 0.3 mm _____ *Aonchoteca forresteri*
- 5: Macho- con cirro no espinoso, parásitos de la vejiga urinaria _____ *Liniscus diazae*
- 5': Macho- con cirro espinoso_____ 7
- 6: Macho- con una relación entre la porción anterior y posterior menor a 1:2 y con un número de esticocitos menor a 46_____ *Pseudocapillaria americana*
- 6': Macho- con una relación entre la porción anterior y posterior mayor a 1:2 y con un número de esticocitos mayor a 46_____ *Pseudocapillaria n. sp*
- 7: Macho- espícula poco visible, lóbulos caudales con una proyección dorsal mayor y una ventral menor. Hembra- con vulva no protrusiva, parásitos de estómago_____ 8
- 7': Macho- espícula esclerotizada, lóbulos caudales con una proyección dorsal mayor y una papila ventral. Hembra -con vulva generalmente protrusiva, parásitos de intestino delgado_____ 9
- 8: Hembra- relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo menor a 1:3_____ *Eucoleus n. sp*
- 8': Hembra- relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo mayor a 1:3_____ 10

9: Macho- esófago glandular mayor a 5 mm y largo de la espícula mayor a 1.3 _____ *Echinocoleus hydrochoeris*

9': Macho- esófago glandular menor a 5 mm y largo de la espícula menor a 1.3 _____ *Echinocoleus n. sp.*

10: Macho- espícula mayor a 1.5 mm _____ *Eucoleus sp.*

10': Macho- espícula menor a 1.5 mm _____ *Eucoleus gastricus*

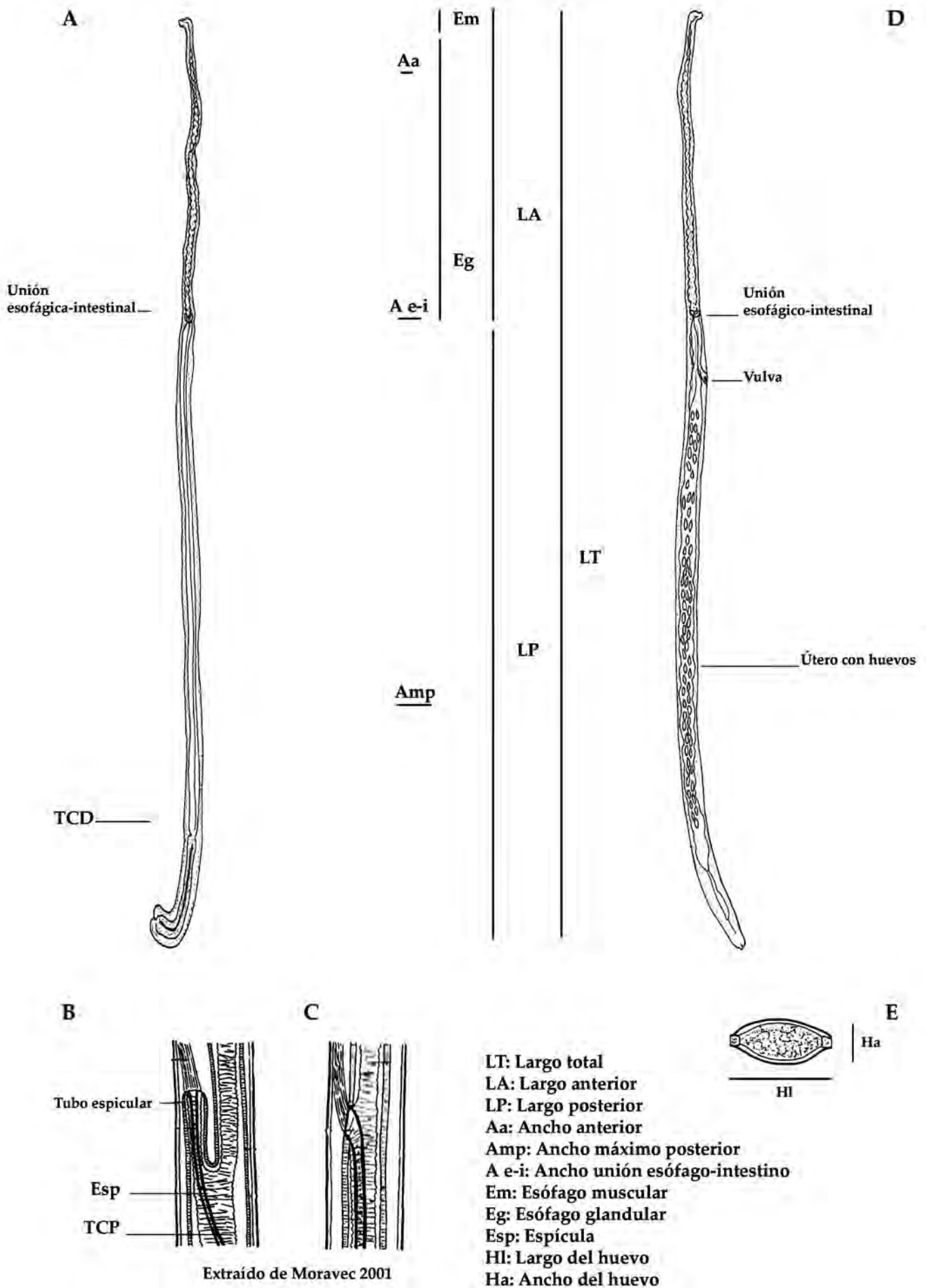


Figura 3.8.1. (A-E). Caracteres morfométricos empleados para definir especies de Capillariidae. Dibujos esquemáticos. (A) Macho. (B) Presencia de tubo espicular. (C) Ausencia de tubo espicular. (D) Hembra. (E) Huevo.

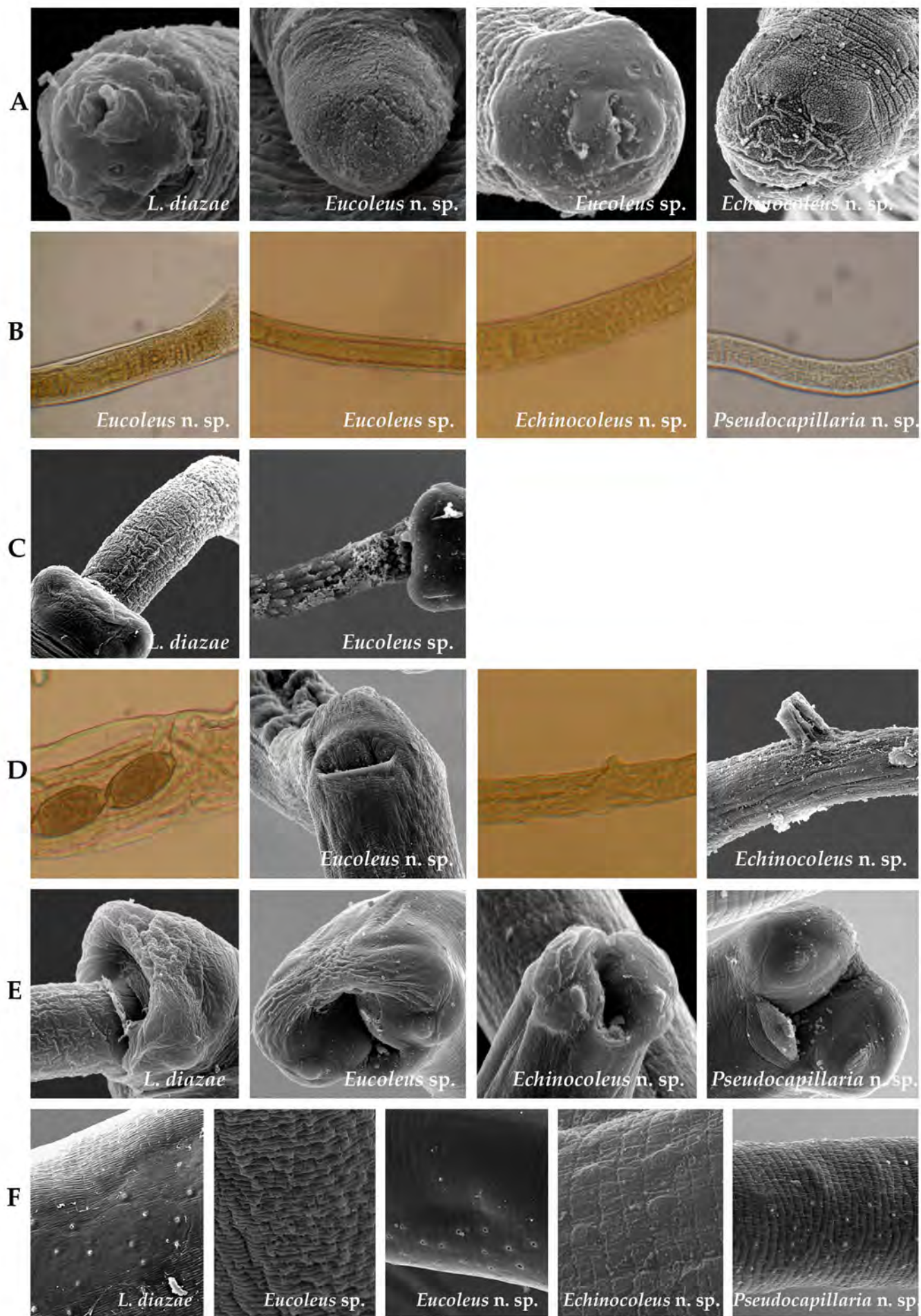


Figura 3.8.2. (A-F). Caracteres morfológicos observados en las especies de Capillariidae parásitos de roedores sigmodontinos de América del Sur. (A) Boca. (B) Esticocistos. (C) Cirro. (D) Vulva. (E) Extremo posterior del macho. (F) Glándulas bacilares. (B y D MO)

Tabla 3.8.1. Cuadro comparativo de las 5 especies del género *Liniscus*.

Especies	<i>L. incrassatus</i> Diesing, 1850	<i>L. papillosus</i> (Polonio, 1860) Moravec 1982	<i>L. himizu</i> (Ohbayashi, Masegi et Kubota, 1972) Moravec 1982	<i>L. maseri</i> (Rausch et Rausch, 1973) Moravec 1982	<i>Liniscus diazae</i> Robles, Craballo et Navone, en prensa
					presente estudio
Sinónimos	<i>Liniscus exilis</i> Dujardin, 1845 <i>Trichosoma incrassatum</i> Diesing, 1851 <i>Trichosoma capillare</i> Linstow, 1882 <i>Capillaria linstowi</i> Travassos, 1914 <i>Capillaria incrassata</i> Travassos, 1915 <i>Capillaria exilis</i> Stiles et Stanley, 1932 <i>Capillaria sunci</i> Chen, 1937 <i>Capillaria urinicola</i> Soltys, 1952	<i>Calodium papillosum</i> Polonio, 1860 <i>Trichosoma schmidtii</i> Linstow, 1874 <i>Trichosoma papillosum</i> Linstow, 1878 <i>Capillaria schidtii</i> Travassos, 1915 <i>Capillaria papillosa</i> Travassos, 1915 <i>Aonchoteca papillosa</i> Lopez- Neyra, 1947	<i>Capillaria himizu</i> Ohbayashi, Masegi et Kubota, 1972	<i>Capillaria maseri</i> Rausch et Rausch, 1973	
Referencias	Travassos, 1915; Freitas y Lent, 1936; Joyeux y Baer, 1937; Lopéz-Neyra, 1947; Moravec, 1982, 2000	Travassos, 1915; Freitas y Lent, 1936; Lopéz-Neyra, 1947; Moravec, 1982, 2000	Ohbayashi et al., 1972; Moravec, 1982	Rausch y Rausch, 1973; Moravec, 1982	Robles et al., en prensa
Hospedador tipo	<i>Sorex araneus</i>	<i>Rattus norvegicus</i>	<i>Urotrichus talpoides</i>	<i>Sorex pacificus</i> †	<i>Oxymycterus rufus</i>
Otros hospedadores	<i>Crocidura russula</i> , <i>Neomys fodiens</i> , <i>Sorex minutus</i> , <i>Suncus murinus</i> *, <i>Talpa europaea</i>	<i>Rattus rattus</i>		<i>Neurotrichus gibbsii</i> <i>S. bendirii</i> , <i>S. trowbridgii</i> , <i>S. vagrans</i> ,	<i>Akodon azarae</i>
Familias hospedadoras	Soricinae, Crocidurinae (Soricidae); Talpinae (Talpidae)	Murinae (Muridae)	Talpinae (Talpidae)	Soricinae, (Soricidae); Talpinae (Talpidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)
Distribución geográfica	Oxford, Siberia; Rusia; Europa, China; Polonia	(CR)-(SR)- Europa	Saiko-Japón	Lincoln County, Oregon-EEUU	Buenos Aires- Argentina

Macho (N) (mm)	?	?	2	23	16
Largo del cuerpo	7-11.8	17-21	5.14-5.41	7.3-20	14.6-17.4
Anillo nervioso (d _{fae})	-	-	-	-	0.01-0.05
Ancho anterior	0.008	-	0.008-0.012	0.008-0.011	0.02-0.04
Ancho unión esof-intest	-	-	0.028-0.04	0.031-0.065	0.03-0.05
Ancho máx. post.	0.062-0.106	0.052	0.054-0.06	0.099-0.155	0.04-0.06
Número de esticocitos	-	-	-	26-48	36-45
Largo del esticocito	-	-	-	-	0.08-0.2
Ancho del esticocito	-	-	-	-	0.02-0.03
Largo esóf. musc.	-	-	0.12	0.356-0.389	0.25-0.33
Largo esóf. gland.	3.6-5.4	4.8-7.2	2.82-2.83	3.7-7.9	3.14-6.18
Largo posterior	-	-	-	-	11.2-12.7
Tubo cloacal total	-	-	-	-	1.5-3.66
Largo del cirro	1.34-2.5	-	-	-	2.17-3.2
Largo de la espícula	0.69-1.102	1.4-1.5	0.38-0.44	0.71-1.13	1.93-2.8
Ancho de la espícula	0.006	0.006	0.006-0.008	-	-
Prop. largo ant.-post. del cuerpo	1:0.9-1:1.5	1:2.5-1:3.3	1:1.8-1:1.9	1:1.9-1:3.1	1: 2.1-1:3.3
Hembra (N) (mm)	?	?	1	33	11
Largo del cuerpo	8-14.2	15	6.31	7.7-26.8	17.3-29.36
Anillo nervioso (d _{fae})	-	-	-	0.09-0.115	0.02-0.062
Ancho anterior	0.035	-	-	0.008-0.011	0.02-0.031
Ancho unión esof-intest	-	-	-	0.057-0.121	0.04-0.075
Ancho máx. post	0.078-0.16	-	0.048-0.052	0.073-0.168	0.06-0.105
Número de esticocitos	-	-	-	41	39-51
Largo del esticocito	-	-	-	-	0.09-0.187
Ancho del esticocito	-	-	-	-	0.02-0.04
Largo esóf. musc	-	-	-	0.378-0.47	0.28-0.56
Largo esóf. gland.	5.76-8.2	-	-	2.93-10.4	4.6-10.8
Largo posterior	-	-	3.18	-	11.5-18.96
Vulva (d _{dea})	-	-	-	3.5-11.4	5-8.75
Vulva	Protrusiva	-	Protrusiva	Protrusiva	No protrusiva
Dist. unión esof-intest/vulva	0.126-0.140	-	-	-	0.2-0.875
Largo huevo	0.046-0.065	-	0.058-0.064	0.06-0.073	0.065-0.075
Ancho huevo	0.025-0.027	-	0.02-0.022	0.024-0.032	0.03-0.04
Prop. largo ant.-post. del cuerpo	1:0.6-1:1.1	-	-	1:1.6-1:2.9	1: 1.2-1:2.5

* Mencionado como *Suncus caeruleus* por Freitas y Lent, 1936.

† Mencionado como *Sorex yaquinae* por Rausch y Rausch, 1973.

d_{dea}: distancia desde el extremo anterior

Tabla 3.8.2. Cuadro comparativo de las 8 especies del género *Eucoileus* registradas en mamíferos americanos.

Especies	<i>E. aerophilus</i> (Creplin, 1839) Dujardin 1845	<i>E. gastricus</i> (Baylis, 1926) López-Neyra, 1946	<i>E. eberthi</i> (Freitas et Lent, 1935) López- Neyra, 1946	<i>E. fluminensis</i> (Freitas, 1946) López-Neyra, 1947
Sinónimos	<i>Trichosoma aerophila</i> Creplin, 1839 <i>Capillaria (Thominx) aerophila</i> Travassos, 1915 <i>Capillaria aerophila</i> Freund, 1929 <i>Trichosomum aerophilum</i> Galli-Valerio et Nicolle, 1932	<i>Hepaticola gastrica</i> Baylis, 1926 <i>Hepaticola muris</i> Uyeyama, 1928 <i>Hepaticota cancerogena</i> Beatti, 1930	<i>Capillaria eberthi</i> Freitas et Lent, 1935	<i>Capillaria fluminensis</i> Freitas, 1946
Referencias	Dujardin, 1845; Freitas y Lent, 1936; López- Neyra, 1947; Moravec, 2000	Baylis, 1926 Freitas y Lent, 1936; López- Neyra, 1947; Moravec, 2000	Freitas y Lent, 1935, 1936	Freitas, 1946; López-Neyra, 1947
Hospedador tipo	<i>Vulpes vulpes</i>	<i>Rattus norvegicus*</i>	<i>Philander opossum†</i>	<i>Didelphis aurita^Δ</i>
Otros hospedadores	<i>Canis familiaris</i> , <i>Canis lupus</i> , <i>Martes martes</i> , <i>Meles meles</i> ; <i>Felis catus</i>	<i>Rattus rattus†</i>		
Familias hospedadoras	(Canidae), Mustelinae (Mustelidae), Felinae (Felidae)	Murinae (Muridae)	Didelphinae (Didelphidae)	Didelphinae (Didelphidae)
Sitio de infección	Traquea, bronquios y pulmón	Esófago y estómago	Esófago	Seno frontal
Distribución geográfica	Europa-EEUU	Europa-Japón- Brasil- Argentina	Brasil	Angra do Reis- Brasil
Macho (N) (mm)	?	?	?	?
Largo del cuerpo	15-25	21.4-25.9	15.85	38.86
Anillo nervioso (dfae)	0.072-0.096	-	0.082	0.118
Ancho anterior	0.01	0.007-0.01	-	-
Ancho unión esof-intest	-	-	-	-
Ancho máx. posterior	0.054-0.068	0.032-0.072	0.016-0.11	0.1
Número de esticocitos	43-50	-	-	-
Largo del esticocito	-	-	-	-
Ancho del esticocito	-	-	-	-
Largo del esófago muscular	0.285-0.294	0.4	0.16	0.32
Largo del esófago glandular	5.96-6.73	7.3-7.55	4.24	8.21
Largo posterior	-	-	-	-

Tubo cloacal total	-	-	-	-
Largo del cirro	0.9	0.9-1	0.74-1.08	-
Largo de la espícula	1.10-1.27	1.024-1.33	0.33	-
Ancho de la espícula	0.005-0.009	0.002-0.005	-	-
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	1:2-1:5	1:2-1:2.4	1:2.7	1:3.7
Hembra (N) (mm)	?	?	?	?
Largo del cuerpo	20-40	37-50	21.45	69.85-71.56
Anillo nervioso (dfae)	0.078-0.09	0.075-0.087	0.197	0.134-0.143
Ancho anterior	0.01-0.018	0.007-0.01	-	-
Ancho unión esof-intest	-	-	-	-
Ancho máx. posterior	0.095-0.122	0.04-0.1	0.049-0.139	0.133-0.149
Número de esticocitos	42-50	-	-	-
Largo del esticocito	0.18	-	-	-
Ancho del esticocito	0.112	-	-	-
Largo del esófago muscular	0.312-0.33	0.5	0.35	0.38-0.43
Largo del esófago glandular	5.63-6.16	9.8	4.84	9.04-9.11
Largo posterior	-	-	-	-
Vulva (dfae)	-	-	-	-
Vulva	Labios elevados	Labios elevados	Labios elevados	No protrusiva
Dist. unión esof-intest/vulva	0-0.075	0-0.104	-	0.19-0.29
Largo huevo	0.062-0.079	0.072-0.075	0.059-0.062	0.055-0.059
Ancho huevo	0.035-0.040	0.027-0.03	0.024-0.029	0.023-0.027
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	1:3	1:4	1:3.4	1:6-1:6.7

*: Mencionado como *Mus (E.) norvegicus* por Baylis, 1926, Freitas y Lent, 1936.

†: Mencionado como *Mus (E.) rattus* por Freitas y Lent, 1936.

‡: Mencionado como *Metachirops opossum* por Freitas y Lent, 1935.

λ: Mencionado como *Didelphis marsupialis auritae* por Freitas, 1946.

Especies	<i>E. procyonis</i> (Pence, 1975) Moravec, 1982	<i>E. didelphis</i> (Butterworth et Beverly-Burton, 1977) Moravec, 1982	<i>Eucoleus n. sp.</i> presente estudio	<i>Eucoleus sp.</i> presente estudio
Sinónimos	<i>Capillaria procyonis</i> Pence, 1975	<i>Capillaria aerophila</i> Miller y Harkema, 1970 (<i>non</i> Creplin, 1839) <i>Capillaria aerophila</i> Feldman, Moore, Harris et Self, 1972 (<i>non</i> Creplin, 1839) <i>Capillaria aerophila</i> Nettles, Prestwood et Davidson, 1975 (<i>non</i> Creplin, 1839) <i>Capillaria didelphis</i> Butterworth et Beverly-Burton, 1977		
Referencias	Pence, 1975; Moravec, 1982	Butterworth et Beverly-Burton, 1977; Moravec, 1982		
Hospedador tipo	<i>Procyon lotor</i>	<i>Didelphis virginiana</i>	<i>Brucepattersonius</i> sp.	<i>Akodon azarae</i>
Otros hospedadores				
Familias hospedadoras	Procyonidae	Didelphinae (Didelphidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)
Sitio de infección	Esófago	Bronquiolos	Estómago	Estómago
Distribución geográfica	Louisiana- EEUU	Georgia-EEUU	Misiones- Argentina	Buenos Aires, Entre Ríos- Argentina
Macho (N) (mm)	5	4	1	2 incompl
Largo del cuerpo	4.90-7.56	8.8-9.7	22.1	-
Anillo nervioso (dfae)	-	0.048-0.075	0.075	-
Ancho anterior	-	0.015-0.019	0.018	0.02
Ancho unión esof-intest	-	0.051-0.066	0.05	0.04- 0.05
Ancho máx. posterior	0.047-0.05	0.058-0.068	0.06	0.05- 0.07
Número de esticocitos	35-37	37-39	40	-
Largo del esticocito	-	-	0.125	0.11- 0.12
Ancho del esticocito	-	-	0.037	0.03- 0.04
Largo del esófago muscular	0.22-0.42	0.169-0.22	0.37	-
Largo del esófago glandular	1.89-2.03	3.8-4.3	6.88	-
Largo posterior	-	-	14.8	7.6

Tubo cloacal total	1.25-1.8	0.386-0.464	-	-
Largo del cirro	0.49-0.67	-	1.2	-
Largo de la espícula	0.8-0.85	0.106-0.189	1.22	1.8-2
Ancho de la espícula	0.005	-	-	-
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	1:2.5-1:3.4	1:1.21-1:1.51	1:2	-
Hembra (N) (mm)	10	8	5	3
Largo del cuerpo	7.25-11.78	21.9-34.6	33.9-35.6	14.58
Anillo nervioso (dfae)	-	0.051-0.074	0.09-0.1	-
Ancho anterior	-	0.02-0.023	0.015-0.025	0.02
Ancho unión esof-intest	-	0.085-0.091	0.06-0.08	0.05
Ancho máx. posterior	0.048-0.075	0.104-0.125	0.085-0.09	0.07, 0.08
Número de esticocitos	31-44	-	35-36	36-37
Largo del esticocito	-	-	0.19-0.22	0.15-0.2
Ancho del esticocito	-	-	0.06-0.08	0.03-0.05
Largo del esófago muscular	0.208-0.352	0.251-0.267	0.25-0.35	0.1- 0.15
Largo del esófago glandular	1.7-2.59	4.3-5.6	8.5-8.6	5.42- 5.56
Largo posterior	-	-	24.56-25.05	7.82-9.06
Vulva (dfae)	-	5.8-5.9	9.68-13.1	-
Vulva	Labios elevados	Labios elevados	No protrusiva	-
Dist. unión esof-intest/vulva	0	-	-	0.3-0.5
Largo huevo	0.053-0.06	0.054-0.069	0.065-0.075	-
Ancho huevo	0.021-0.035	0.025-0.029	0.025-0.03	-
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	1:3.3-1:4.3	1:4-1:5	1:2.8	1:3.6

Tabla 3.8.3. Cuadro comparativo de las 4 especies del género *Echinocoleus* registradas en América.

Especies	<i>E. auritae</i> (Travassos, 1914) López-Neyra, 1947	<i>E. hydrochoeri</i> (Travassos, 1916) Moravec, 1982	<i>E. confusus</i> (Freitas et Almeida, 1935) López-Neyra, 1947	<i>Echinocoleus</i> n. sp. presente estudio
Sinónimos	<i>Capillaria auritae</i> Travassos, 1914	<i>Capillaria (Thominx) hydrochoeri</i> Travassos, 1916 <i>Capillaria hydrochoeri</i> , Travassos, 1927	<i>Capillaria contorta</i> Freitas et Almeida, 1934 (non Creplin, 1839) <i>Capillaria confusa</i> Freitas et Almeida, 1935	
Referencias	Freitas y Lent, 1935; 1936; López-Neyra, 1947	Freitas y Lent, 1936; López-Neyra, 1947; Moravec, 1982	Freitas y Lent, 1936; López-Neyra, 1947	
Hospedador tipo	<i>Didelphys aurita</i>	<i>Hydrochoeris hydrochaeris</i> [†]	<i>Aramides cayanae</i>	<i>Scapteromys aquaticus</i>
Otros hospedadores	<i>Philander opossum</i> *	-	-	-
Familias hospedadoras	Didelphinae (Didelphidae)	Hydrochoerinae (Caviidae)	Rallidae (Gruiformes)	Sigmodontinae (Cricetidae)
Sitio de infección	Intestino delgado	Estómago e Intestino delgado	Esófago	Intestino delgado
Distribución geográfica	Brasil	Brasil	Brasil	Buenos Aires-Argentina
Macho (N) (mm)	?	?	?	6
Largo del cuerpo	10.2	14	5.44	3.6-8.6
Anillo nervioso (dfae)	0.064-0.072	-	-	0.07-0.08
Ancho anterior	-	-	-	0.02-0.05
Ancho unión esof-intest	-	-	-	0.2-0.25
Ancho máx. posterior	0.021-0.078	0.032-0.056	0.05-0.07	0.038-0.062
Número de esticocitos	-	-	-	21-36
Largo del esticocito	-	-	-	0.087-0.13
Ancho del esticocito	-	-	-	0.012-0.02
Largo del esófago muscular	0.24-0.32	0.384	0.081-0.094	0.21-0.4
Largo del esófago glandular	5.5	6.3	2.5	1.75-3.68
Largo posterior	-	-	-	1.6-5.7
Tubo cloacal total	-	-	-	-
Largo del cirro	-	-	0.24	1.1-1.21
Largo de la espícula	-	1.36-1.6	0.27	1.04-1.21
Ancho de la espícula	-	-	-	-
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	1:1.07	1:1.3	1:1.5	1:1.1
Hembra (N) (mm)	?	?	?	9
Largo del cuerpo	12.9-16.8	25.7-26.4	6.06	7.21-12.45
Anillo nervioso (dfae)	0.086-0.102	-	-	0.07-0.12

Ancho anterior	-	-	-	0.012-0.12
Ancho unión esof-intest	-	-	-	0.025-0.05
Ancho máx. posterior	0.042-0.114	0.032-0.08	0.1	0.037-0.07
Número de esticocitos	-	-	-	24-38
Largo del esticocito	-	-	-	0.11-0.15
Ancho del esticocito	-	-	-	0.02-0.025
Largo del esófago muscular	0.23-0.29	0.4	0.1	0.1-0.4
Largo del esófago glandular	4.9-7	5.5-6.2	2.1-2.4	2.82-4.25
Largo posterior	-	-	-	3.56-8.15
Vulva (dfae)	-	-	-	3.39-4.3
Vulva	Labios elevados	Protrusiva	No protrusiva	Protrusiva
Dist. unión esof-intest/vulva	0.071-0.157	-	0.027	0.02-0.06
Largo huevo	0.06	-	-	0.065-0.075
Ancho huevo	0.02	-	-	0.025-0.03
Proporción largo anterior-posterior del cuerpo	1:1.5	1:1.3	1:1.2	1:1.3

*: Mencionado como *Metachirops opossum* por Freitas y Lent, 1936.

†: Mencionado como *Hydrochoeris capibara* por Travassos, 1916; Freitas y Lent, 1936.

Tabla 3.8.4. Cuadro comparativo de las 3 especies del género *Pseudocapillaria* registradas en mamíferos americanos.

Especies	<i>P. pusilla</i> (Travassos, 1914) Moravec, 1982	<i>P. americana</i> (Read, 1949) Moravec, 1982	<i>Pseudocapillaria</i> n. sp. presente estudio
Sinónimos	<i>Capillaria pusilla</i> Travassos, 1914	<i>Capillaria americana</i> Read, 1949	-
Referencias	Travassos, 1914; Freitas y Lent, 1936; López-Neyra, 1947	Read, 1949; Moravec, 1982	-
Hospedador tipo	<i>Sturnira lilium</i>	<i>Glaucomys volans</i> <i>volans</i>	<i>Oxymycterus rufus</i>
Otros hospedadores	-	<i>Sciurus carolinensis</i> , <i>Peromyscus</i> <i>maniculatus</i> , <i>Peromyscus leucopus</i>	-
Familias hospedadoras	Stenodermatinae (Phyllostomidae)	Sciurinae (Sciuridae), Neotominae (Cricetidae)	Sigmodontinae (Cricetidae)
Sitio de infección	Intestino delgado	Intestino delgado	Estómago
Distribución geográfica	Brasil	Wisconsin- EEUU	Buenos Aires- Argentina
Macho (N) (mm)	?	?	4
Largo del cuerpo	9.1-9.5	12.2-15.4	17.61
Anillo nervioso (d _{fae})	-	-	-
Ancho anterior	-	-	0.02-0.03
Ancho unión esof-intest	-	-	0.07-0.1
Ancho máx. posterior	0.042-0.056	0.084-0.103	0.07-0.1
Número de esticocitos	-	41-45	48
Largo del esticocito	-	-	-
Ancho del esticocito	-	-	-
Largo del esófago muscular	-	-	0.16
Largo del esófago glandular	-	5.4-6.5	4.85
Largo posterior	-	-	9.9-12.6
Tubo cloacal total	-	-	1.78-3.55
Largo del cirro	-	-	-
Largo de la espícula	0.56	-	1.2-1.57
Ancho de la espícula	-	-	-
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	1:2	1:1-1:1.7	1:2.5
Hembra (N) (mm)	?	?	5
Largo del cuerpo	15.7	23-28.4	18.13-24.85
Anillo nervioso (d _{fae})	-	-	-
Ancho anterior	-	-	0.02-0.04
Ancho unión esof-intest	-	0.106-0.118	0.04-0.06
Ancho máx. posterior	0.039-0.1	0.144	0.06-0.15
Número de esticocitos	-	36-39	30-43
Largo del esticocito	-	-	-
Ancho del esticocito	-	-	-
Largo del esófago muscular	-	-	0.35-0.45
Largo del esófago glandular	5	-	4.5- 6. 8
Largo posterior	-	-	11.61-18.7

Vulva (d _{fae})	3.2	6.8-7.5	6.18-7.1
Vulva	Labios elevados	Labios elevados	Labios elevados
Dist. unión esof-intest/vulva	-	-	0
Largo huevo	-	0.046-0.052	0.05-0.055
Ancho huevo	-	0.023-0.027	0.025-0.035
Proporción largo anterior- posterior del cuerpo	1:2	1:2.4-1:2.7	1:2.3

3.9. ANÁLISIS SUPRAESPECÍFICO

La clasificación de los Capillariidae es una de las más complejas entre los nematodos (Anderson, 2000).

La clasificación formal de los capilláridos comienza con la propuesta del género *Capillaria* Zeder, 1800. Rudolphi (1819) describe el género *Trichosoma*, el cual fue adoptado por diferentes autores, pero posteriormente fue reconocida su sinonimia con *Capillaria* (Moravec, 2001).

Dujardin (1845) estudia la forma del cuerpo, la espícula y el cirro de los capilláridos, estableciendo cuatro nuevos géneros; *Calodium*, *Eucoleus*, *Liniscus* y *Thominx*. Diesing (1851) reconoce a estos géneros mencionados como subgéneros de *Trichosoma*, y los divide en dos grupos: Echinothecae con un cirro armado (*Eucoleus*, *Thominx*) y Gymnothecae con un cirro no armado (*Calodium*, *Liniscus*, *Trichosoma*).

Travassos (1914) revalida el género *Capillaria* y hace notar la prioridad de este género sobre *Trichosoma*, unificando todos los géneros antes mencionados bajo el primero. Por otro lado, también propone su división en dos subgéneros, *Thominx* y *Capillaria* los cuales presentan un cirro con o sin espinas, respectivamente. Estos grupos muestran equivalencia con lo propuesto anteriormente por Diesing (1851). Esta propuesta fue seguida por otros autores (e.g. Yorke y Maplestone, 1926; Baylis, 1931).

López-Neyra (1947) acepta la presencia de diferentes géneros de capilláridos, admite los géneros *Capillaria*, *Capillostrongyloides*, *Eucoleus* y *Trichosomoides* y describe los géneros *Aoncotheca* y *Echinocoleus*. Este autor reconoce también dos agrupamientos: largo anterior del cuerpo (esofageal) más corto que el largo posterior (intestinal) (*Trichosomoides*, *Eucoleus*, *Aoncotheca*) y largo anterior (esofageal) más largo que el largo posterior (intestinal) (*Capillaria*, *Capillostrongyloides*, *Echinocoleus*). Sin embargo, estudios llevados a cabo por Madsen (1951) demostraron que esta relación presenta variaciones, por lo cual no es un carácter que permita diferenciar géneros y grupos supragenéricos. Nuevamente, este autor considera la existencia de un único género entre los capilláridos, *Capillaria*. Read (1949a, b) también adopta este único género, pero indica que la problemática en la sistemática radica en las descripciones poco detalladas realizadas hasta ese momento.

En 1951, Gagarin reconoce tres géneros (*Capillaria*, *Thominx*, *Eucoleus*) entre las especies que parasitan aves, destacando su sitio de infección (Moravec, 2001). Skjrabin et al. (1954; 1957) reconocen cinco géneros *Capillaria*, *Thominx*, *Eucoleus*, *Hepaticola* y *Skjrabinocapillaria* considerando la presencia-ausencia de la espícula, presencia -ausencia de espinas sobre el cirro y patrones del ciclo de vida (Moravec, 2001).

Freitas (1959) propone nuevos caracteres para el reordenamiento de los capilláridos y sugiere usar la morfología del extremo posterior del macho, la taxonomía del hospedador (orden-familia) y sitio de infección. De esta forma, este autor reconoce los géneros, *Aonchotheca*, *Capillaria*, *Capillostrongyloides*, *Hepaticola*, *Skrjabinocapillaria*, *Gessyella*, *Pseudocapillaria*, *Pterothominx* y *Ritaklossia*. Posteriormente, otros géneros fueron descriptos (Moravec, 2001).

A partir de 1980, Moravec estudia diferentes especies de capilláridos con énfasis en la morfología del extremo posterior del macho, la estructura del esticosoma y las características de la banda bacilar, proponiendo un reordenamiento de la sistemática de la familia. Así, establece 16 géneros (*Calodium*, *Liniscus*, *Aonchotheca*, *Capillaria*, *Capillostrongyloides*, *Echinocoleus*, *Eucoleus*, *Gessyella*, *Paracapillaria*, *Pearsonema*, *Pseudocapillaria*, *Pterothominx*, *Schulmanela*, *Skrjabinocapillaria*, *Baruscapillaria* y *Freitascapillaria*), aunque remarca que sólo se trata de una base para la realización de futuros estudios más precisos que contemplen un detallado conocimiento de la morfología, biología y filogenia del grupo. Esta propuesta es la más aceptada entre los autores (e.g. Moravec et al., 1987; Pisanú y Bain, 1999).

Lomakin y Romashov (1987) reconocen los géneros propuestos por Moravec (1982) y dividen la familia en tres subfamilias: Capillarinae -parte proximal de la espícula dentro de un canal espicular (*Capillaria*, *Echinocoleus*, *Eucoleus*, *Pterothominx* y *Schulmanela*), Baruscapillarinae -espícula dentro de un canal pseudocloacal (*Aonchotheca*, *Baruscapillaria*, *Calodium*, *Capillostrongyloides*, *Freitascapillaria*, *Gessyella*, *Liniscus*, *Pearsonema*, *Pseudocapillaria* y *Pseudocapillaroides*) y Skjrabinocapillarinae -espícula ausente (*Skjrabinocapillaria*). Pero debido a la dificultad en la observación de la morfología interna del macho, esta propuesta no fue apoyada posteriormente.

Barus y Libovarsky (1984) también siguen la propuesta de Moravec (1982) y hacen una aproximación de las relaciones intergenéricas mediante técnicas fénéticas y cladísticas. Dicho estudio considera los caracteres del extremo posterior del macho, la presencia o ausencia de alas caudales, las características del cirro, la espícula y la vulva, el ciclo de vida, y sus hospedadores. Si bien el conocimiento sobre el ciclo de vida y los hospedadores parasitados es muy pobre, el sitio de infección de los adultos de capilláridos es un dato certero que es tomado en cuenta al momento de la ubicación genérica, aunque se desconocen los mecanismos de migración de las larvas en el hospedador definitivo y el ciclo de vida de las especies que componen cada género.

A pesar de lo anterior, algunos autores continuaron reconociendo únicamente al género *Capillaria* (e.g. Baylis, 1931, Butterworth y Beverly-Burton, 1980; 1981; Anderson y Bain, 1982; Justine, 1990).

Entre los géneros estudiados en esta investigación, *Liniscus* es uno de los primeros géneros propuestos y sin embargo ha sido uno de los menos estudiados, probablemente por la discontinuidad de sus hallazgos. Luego de la revisión de la familia, Moravec (1982) incluye ocho especies en este género y reconoce que sus descripciones son inadecuadas e incompletas y sugiere la necesidad de redefinir este género más precisamente. El género *Eucoleus* ha variado su composición específica a lo largo del tiempo. Dada la variedad de hospedadores parasitados, sitios de infección y la escasez de descripciones detalladas, es necesario profundizar los estudios sobre este género. El género *Echinocoleus* inicialmente incluía 23 especies parasitas de los diferentes órdenes de vertebrados (López-Neyra, 1947). Moravec (1982) restringe la distribución de las especies a un sitio particular de infección (intestino delgado) y a dos clases de hospedadores (aves y mamíferos). Además, establece nuevas combinaciones incluyendo nuevas especies y removiendo otras. Además, el género *Pseudocapillaria* Freitas, 1959 debería ser estudiado detalladamente, dado que incluye una importante variedad de hospedadores vertebrados, lo cual podría ocultar la presencia de una mayor cantidad de grupos supraespecíficos (Sección 3.7, pág 115).

Aunque la presente investigación apoya la propuesta de Moravec (1982, con modificaciones posteriores), se observa que el reordenamiento genérico y específico no está fundado en un detallado estudio. En este trabajo, con la finalidad de aportar al esclarecimiento de la sistemática de la familia, muchos de los caracteres genéricos propuestos por Moravec (1982) para *Liniscus*, *Eucoleus*, *Echinocoleus* y *Pseudocapillaria* son re-estudiados, incluyendo por primera vez el empleo del MEB.

Redefinición de géneros

Liniscus Dujardin, 1945

Diagnosis enmendada: macho con 2 lóbulos paracloacales laterales unidos dorsalmente por una membrana a modo de cresta. Cada lóbulo presenta 1 ó 2 papilas. Ala lateral del extremo caudal ausente. Cirro no espinoso y muy plegado. Espícula muy esclerotizada. Hembra con vulva protrusiva o no. Dos bandas bacilares laterales. Parásitos de riñón y vejiga urinaria de pequeños mamíferos (roedores e insectívoros).

● *Eucoleus* Dujardin, 1945

Diagnosis enmendada: macho con 2 lóbulos dorsolaterales conectados por una membrana cuticular dorsal reducida, cada lóbulo presenta una proyección redondeada dorsal externa y ventral e internamente a ellos se ubica una pequeña proyección. Ala lateral del extremo caudal ausente. Espícula escasamente esclerotizada (frecuentemente indistinguible) dentro de un cirro densamente cubierto con espinas cuticulares. Hembra con vulva no protrusiva o con labios proyectados. Una o dos bandas bacilares laterales. Parásitos de vías respiratorias, esófago y estómago de aves y mamíferos.

● *Echinocoleus* López-Neyra, 1947

Diagnosis enmendada: macho con 2 lóbulos paracloacales sostenidos por una corta y redondeada membrana dorsal a modo de cresta, cada lóbulo presenta una proyección dorsal y una papila ventral. Ala lateral del extremo caudal ausente. Espícula bien esclerotizada de tamaño mediano dentro de un cirro espinoso. Hembra con vulva generalmente protrusiva. Dos bandas bacilares laterales. Parásitos de intestino delgado de aves y mamíferos.

● *Pseudocapillaria* Freitas, 1959

Diagnosis enmendada: macho con 2 grandes lóbulos paracloacales con una papila central o subcentral, membrana dorsal ausente. Ala lateral del extremo caudal ausente. Espícula de tamaño mediano bien esclerotizada dentro de un cirro no espinoso. Hembra con vulva no protrusiva. Dos bandas bacilares laterales. Parásitos de intestino delgado y estómago de peces, reptiles, aves y mamíferos.

DISCUSIÓN

Algunas dificultades pueden encontrarse en el estudio de los capilláridos. Generalmente la cantidad de especímenes presentes en un hospedador es muy bajo y con frecuencia son obtenidos en fragmentos. Por otra parte, su estudio depende de las condiciones en las cuales han sido conservados desde el momento de su recuperación, que usualmente no son las adecuadas. Otra circunstancia que se suma a la dificultad del estudio de los capilláridos, es la restricción para conseguir las descripciones originales de muchas especies e interpretar la diagnosis original provista en ruso, así como obtener el material tipo que en su mayoría se encuentra perdido o no se ha depositado en colecciones de referencia (Moravec, com. pers.).

Esta investigación ha permitido ampliar considerablemente el conocimiento de los Capillariidae en roedores sigmodontinos en América del Sur. De esta forma, 13 especies de capilláridos de roedores americanos pertenecientes a las familias Cricetidae, Muridae, Caviidae y Sciuridae han sido comparadas. Se brinda la descripción de cinco nuevas especies parásitas de roedores sigmodontinos (Cricetidae), registrándose por primera vez los géneros *Liniscus*, *Echinocoleus* y *Pseudocapillaria* para América del Sur.

El análisis comentado sobre cada carácter diagnóstico permitió profundizar en el estudio de las especies de capilláridos. Esta investigación ha reconocido la importancia de la microscopía electrónica para la observación del extremo caudal del macho, así como de otras regiones del cuerpo que no son visibles al MO. De esta forma, este es el primer estudio que aporta información obtenida mediante observación al MEB de nematodos capilláridos de mamíferos.

Si bien este estudio sigue la propuesta sistemática de Moravec (1982), se reforman las definiciones de algunos de los géneros. De esta manera, aunque se contribuye en parte a una más certera y práctica determinación genérica, debido a la escasa información existente con respecto a la morfología y biología de la mayoría de las especies, esta investigación resume y confirma la problemática taxonómica y sistemática que presenta la familia Capillariidae.

Luego de la revisión taxonómica y la posibilidad de contar con la aplicación de nuevas técnicas (e.g. MEB, moleculares), se confirmarían las delimitaciones propuestas para géneros y especies a través de estudios filogenéticos. La posibilidad de obtener relaciones intergenéricas e intragenéricas permitirá encontrar correspondencias con los ciclos de vida, sitios de infección y hospedadores parasitados que permitan corroborar su valor diagnóstico.

A través de este estudio, se interpreta que una nueva propuesta clasificatoria sin mejorar las condiciones actuales, solo provocará mayor conflicto. Por lo cual, hasta que una revisión de la familia sea realizada, se sugiere considerar pequeños aportes y reformas en la medida que nuevos datos sean obtenidos, aceptándose en el corto plazo una constitución genérica poco estable y conformada por muchas especies en forma provisional.

Capítulo 4: RELACIÓN PARÁSITO-HOSPEDADOR-AMBIENTE

Otro objetivo de esta investigación ha sido la integración de los resultados taxonómicos de los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae con los aspectos sistemáticos, ecológicos y de distribución de los roedores Akodontini y las características de los diferentes ambientes presentes en la Cuenca del Plata Argentina.

4.1. INTRODUCCIÓN

BIOLOGÍA DEL PARÁSITO

La complejidad de los ciclos de vida presentes en los diferentes parásitos resulta de distintos mecanismos para garantizar la dispersión (Esch y Fernández, 1993).

Se reconocen principalmente dos tipos de ciclos en relación al número de hospedadores necesarios para que el parásito alcance la madurez sexual, directo (monoxeno) e indirecto (heteroxeno). El primer caso involucra un único hospedador, mientras que el segundo incorpora uno o más hospedadores (generalmente invertebrados) que albergan los estadios larvales (Anderson, 2000; Wisnivesky, 2003). Los parásitos se enfrentan a una variedad de factores en las distintas etapas de su ciclo de vida, principalmente los estadios libres en el medio se encuentran bajo los efectos de diferentes temperaturas, humedad y ph del suelo, etc. (Wisnivesky, 2003).

De esta forma, la presencia de una especie parásita en un hospedador está determinada por la interacción de diferentes factores intrínsecos y extrínsecos. Los intrínsecos se relacionan con la susceptibilidad del hospedador a las infecciones parasitarias (condiciones inmunológicas, fisiológicas y hormonales). Los extrínsecos se vinculan con la dinámica poblacional, distribución, comportamiento y dieta de los hospedadores, así como con las características físicas y bióticas del hábitat (Esch y Fernández, 1993; Wisnivesky, 2003; Cattadori et al., 2006).

Por lo tanto, las características del ciclo de vida y la habilidad de los parásitos para colonizar hospedadores y ambientes se refleja en su distribución hospedatoria y geográfica.

Respecto de los grupos parásitos estudiados en esta investigación, el ciclo de los nematodos Syphaciinae es directo, comprendiendo un único hospedador roedor o lagomorfo. Los adultos se encuentran localizados en el ciego e intestino grueso. Las hembras grávidas

migran al ano del hospedador para depositar los huevos con la larva infectiva (L3) en la región perianal (Anderson, 2000).

Puede producirse la reinfección desde el mismo hospedador debido a la ingestión por autoacicalamiento o cuando la larva infectiva eclosiona en la región perianal (retroinfección). Sin embargo, habitualmente los huevos son transferidos a otros hospedadores a través de la ingestión, principalmente como resultado del aloacicalamiento. De esta forma, un 90% de los huevos son inmediatamente ingeridos, ya sea por el mismo u otro hospedador que se encuentre en las proximidades (Anderson, 2000; Morand et al, 2006b).

El ciclo de los nematodos Trichuridae también es directo y tiene como único hospedador a un mamífero, el cual puede pertenecer a diferentes órdenes. Los adultos se encuentran localizados en el ciego e intestino grueso. Las hembras grávidas liberan sus huevos con un cigoto al intestino, los cuales salen al exterior junto con la materia fecal para embrionar en el suelo (geo-helmitos) (Bundy y Cooper, 1989; Anderson, 2000).

Una vez que en el huevo se desarrolla el estadio infectivo (L1) los hospedadores pueden infectarse mediante su ingestión, principalmente a través del agua o alimentos (Bundy y Cooper, 1989).

Los nematodos Capillariidae presentan ciclos tanto directos como indirectos, siendo el hospedador definitivo un vertebrado. En la mayoría de los casos el huevo se encuentra embrionado en el útero. En el caso de los ciclos heteroxenos el huevo no embrionado es ingerido por el hospedador intermediario que desarrolla la larva infectiva (Anderson, 2000; Morand et al., 2006b).

Se han estudiado los ciclos de vida de pocas especies. *Eucoleus* comprende especies tanto con ciclo directo como indirecto. Todas las especies estudiadas del género *Pseudocapillaria* presentan ciclo directo (Moravec, 2001). Ninguno de los ciclos estudiados en las especies de *Eucoleus* y *Pseudocapillaria*, presentan a los mamíferos como hospedadores. No se tienen datos sobre los otros dos géneros que forman parte de este estudio, *Liniscus* y *Echinocoleus* (Moravec, 2001). En los casos con ciclo indirecto se ha indicado a oligoquetos (Lumbriculidae) y a peces como hospedadores intermediarios, aunque no se descarta su rol como hospedadores paraténicos (Moravec et al., 1984; Moravec, et al., 1987).

DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

A nivel microgeográfico, la compleja estructura del ambiente puede influenciar la dispersión de los parásitos. En ambientes terrestres, la humedad, la temperatura, la composición y textura del suelo, la vegetación y las pendientes del terreno pueden ser

determinantes para la supervivencia, desarrollo, transmisión y distribución de los estadios infectivos de los parásitos (Esch y Fernández, 1993).

A nivel macrogeográfico, las barreras geográficas naturales, la altitud, la fragmentación del área y la vagilidad del hospedador son muy importantes en la distribución geográfica de los parásitos. Un amplio rango de fuerzas físicas y bióticas crea una red compleja de variables que influencia la distribución de las especies en el espacio y el tiempo (Esch y Fernández, 1993).

Entonces, la diversidad parasitaria presente en una especie hospedadora puede variar en diferentes regiones geográficas, indicando la influencia de factores locales (Krasnov et al., 2006). Existe una correlación positiva entre la riqueza de especies parásitas y la amplitud del rango de distribución geográfica de los hospedadores en respuesta a una mayor exposición a los estadios infectivos presentes en los diferentes ambientes (Krasnov et al., 2006).

En este sentido, los nematodos Syphaciinae tienen una amplia distribución geográfica observándose su presencia en una importante diversidad de ambientes (Hugot, 1988). Se han distinguido algunos patrones geográficos en la distribución de los Syphaciinae, en relación a la distribución acotada de ciertas tribus y géneros hospedadores. De esta forma, pueden mencionarse a los Acanthoxyurini, hallados exclusivamente en roedores Anomalurinae de África, al género *Helminthoxys* presente en seis familias de roedores distribuidos únicamente en América Central y del Sur, y al género *Sypharista* registrado en Sciuridae del extremo oriental de Asia (Hugot, 1988).

Diferentes estudios realizados sobre algunas especies de *Trichuris* indican que estos nematodos no se encuentran en latitudes extremas, siendo aparentemente las bajas temperaturas el principal factor limitante (Nolf, 1932). Por otro lado, las áreas cercanas a los trópicos (cálidas y húmedas) ofrecerían las condiciones más propicias para el desarrollo y supervivencia de diferentes especies parásitas (Pawłowski, 1984; Bundy y Cooper, 1989). En algunos casos, áreas sombrías, muy húmedas y con alta densidad poblacional originan condiciones ideales para el establecimiento de un foco de infección (Bundy y Cooper, 1988; Bundy et al., 1988).

Los nematodos Capillariidae se encuentran distribuidos en todas las clases de vertebrados, mostrando múltiples patrones que hacen muy difícil su síntesis. Esto se relaciona fundamentalmente con el escaso conocimiento que se tiene de este grupo y a los pocos datos sobre sus ciclos de vida, hospedadores intermediarios y distribución de los hospedadores definitivos.

DISTRIBUCIÓN HOSPEDATORIA

Los parásitos han desarrollado adaptaciones especializadas para encontrar y explotar a sus hospedadores, y éstos, a su vez, han desarrollado mecanismos para evitar o eliminar las infecciones (Hart, 1990; Moore, 2002).

La transmisión parasitaria es exitosa cuando se superan las defensas inmunitarias del hospedador y sus estrategias de comportamiento no evitan el ingreso del huevo o de las larvas infectivas (Morand et al., 2006a). En este sentido, la respuesta inmune provoca cambios en el comportamiento de los hospedadores, especialmente generando alteraciones en la actividad social, en la interacción sexual y la exploración de nuevos ambientes (Barnard y Behnke, 1990; Maier et al., 1994). Estos cambios implican la probabilidad de aumentar la transmisión parasitaria (Holmes y Bethel, 1972; Hurd, 1990; Esch y Fernández, 1993; Wisnivesky, 2003). Sin embargo, la conducta del hospedador también puede ser modificada en función de evitar la infección de sus congéneres y del hábitat (Morand et al., 2006a).

La posibilidad de encuentro con el hospedador se relaciona con la capacidad de supervivencia del parásito en el ambiente en el cual este se encuentra distribuido (Esch y Fernández, 1993).

El cuerpo del hospedador es el último hábitat del parásito. Como consecuencia la variación de las características de los hospedadores (e.g. tamaño del hospedador, tasa metabólica, longevidad, sexo), así como su ecología, son factores determinantes de la diversidad de parásitos que albergan (Caro et al, 1997; Krasnov et al., 2006).

Los micromamíferos y particularmente los roedores, tienen altas tasas reproductivas y elevadas densidades poblacionales, son generalmente territoriales y muchos viven en madrigueras o en galerías excavadas. Estas características favorecen la transmisión de parásitos entre miembros de la misma especie y otorgan limitadas oportunidades para la transmisión entre diferentes especies (Cote y Poulin, 1995; Krasnov et al., 2006; Poulin et al., 2006). Asimismo, los roedores forman ensambles que eventualmente posibilitan la transmisión horizontal incrementando la riqueza parasitaria (Krasnov et al., 2006).

Varios autores han sugerido la existencia de una relación entre la distribución de los nematodos de la familia Oxyuridae y sus hospedadores roedores y lagomorfos (Hugot, 1988, 1991, 2003). Principalmente este resultado se ha observado a niveles taxonómicos supragenéricos (Hugot, 1991).

Las especies de Trichuridae se encuentran en varias especies hospedadoras pertenecientes a diferentes familias y órdenes de mamíferos. Ningún estudio ha sido abordado para conocer su distribución entre los hospedadores.

Los problemas taxonómicos y sistemáticos de los nematodos Capillariidae no permiten encontrar patrones en la distribución hospedatoria. Asimismo, la variedad de clases de vertebrados parasitadas hace impracticable plantear por el momento algún tipo de aproximación.

ESPECIFICIDAD

La especificidad es uno de los principales atributos de los parásitos y se relaciona con el número de especies hospedadoras explotadas por una población parásita. Los parásitos presentes en una sola especie hospedadora se denominan específicos, mientras que aquellos hallados en diferentes especies de hospedadores se refieren como generalistas (Poulin et al., 2006).

Desde una perspectiva ecológica, la especificidad muestra la diversidad de recursos usados por el parásito (número y distribución de los hospedadores) (Futuyma y Moreno, 1988). Los valores de prevalencia, intensidad y abundancia indican diferencias ecológicas entre hospedadores y hábitat (Rohde, 1994; Poulin y Moulliot, 2005; Poulin et al., 2006).

El modo de transmisión y habilidad de dispersión de los parásitos determinan el grado de especificidad (Pedersen et al., 2005). Dependiendo de esta especificidad, la distribución de una especie parásita es afectada por la distribución de los hospedadores y el comportamiento oportunista del parásito (Brooks y Mc Lennan, 1993; Poulin et al., 2006). La ausencia de hospedadores potenciales y la presencia de factores ambientales desfavorables para el parásito también influyen sobre la especificidad hospedatoria a nivel local (Poulin et al., 2006). Es probable que la alta especificidad este asociada a poblaciones hospedadoras estables, dado que los parásitos que explotan poblaciones inestables no pueden asegurarse su supervivencia en el tiempo (Wisnivesky, 2003).

Desde una perspectiva evolutiva, la especificidad hospedatoria refleja la asociación histórica entre el parásito y el hospedador (Brooks y Mc Lennan, 1993; Page, 2003). En este sentido, pueden observarse hospedadores relacionados filogenéticamente que se encuentran parasitados por la misma especie parásita o especies parásitas emparentadas (Wisnivesky, 2003; Poulin y Moulliot, 2005).

La posibilidad de que un parásito colonice nuevos hospedadores depende del grado de especialización del mismo sobre su hospedador original. Los mecanismos inmunológicos

y fisiológicos mantienen la especificidad hospedatoria (Krasnov et al., 2006). De esta forma, es común encontrar similitudes en cuanto a las especies parásitas presentes en hospedadores emparentados debido a que estos presentan similares características fisiológicas, inmunológicas, ecológicas y de distribución (Wisnivesky, 2003; Krasnov et al., 2006). Por lo tanto, en general la habilidad de explotar diferentes especies hospedadoras depende de las relaciones filogenéticas que estas tengan entre ellas (Krasnov et al., 2006; Poulin et al., 2006; Hugot, 2006).

Así, la historia evolutiva de un grupo puede ser reconstruida a partir de la información actual y determinando el contexto ecológico en que ha evolucionado. Las interacciones entre los organismos y los componentes del ambiente son importantes porque influyen la selección, dispersión y otros procesos microevolutivos que gobiernan los procesos macroevolutivos (Clayton et al., 2003).

Entonces, la especificidad hospedatoria describe patrones de asociación actual que pueden reflejar la historia macroevolutiva. En este sentido la alta especificidad hospedatoria se relaciona principalmente con la coespeciación (o codivergencia), la cual es una condición necesaria para observar congruencia entre las filogenias de los parásitos y sus hospedadores (Hoberg, 1992; Hoberg et al., 1997; Nieberding y Morand, 2006). Descartando posibles errores metodológicos, la incongruencia entre las filogenias puede deberse a diferentes procesos, tales como el retraso de la especiación de los parásitos, cambios de hospedador (*host switching*) y extinción (pérdida del parásito) (Ronquist, 2003) (Fig. 4.1.1).

El retraso de la especiación ocurre debido a que los parásitos presentan una tasa evolutiva más lenta que la de sus hospedadores (“primera regla de Manter”: Brooks y Mac Lennan, 1993). Esto se traduce en la especiación del hospedador sin estar acompañado de la especiación del parásito asociado, resultando una disminución en la especificidad hospedatoria, dado que un mismo parásito se encuentra en diferentes hospedadores relacionados filogenéticamente (Brooks y Mac Lennan, 1993).

Asimismo, una baja especificidad hospedatoria se refleja en los casos de un cambio de hospedador incompleto (*partial switch*), en donde los parásitos se incorporan a nuevos hospedadores (Fig. 4.1.1).

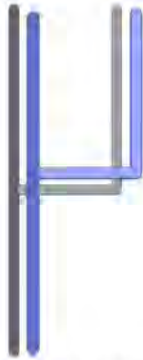
En un cambio de hospedador completo (*complete switch o switch with extinction*) donde el parásito se extingue en el hospedador original, o en un cambio de hospedador seguido por especiación (*switch with speciation*), se mantiene la misma especificidad hospedatoria (Ronquist, 2003; Clayton et al., 2003) (Fig. 4.1.1).

Un parásito puede estar ausente en un linaje como resultado de una extinción o por no lograr dispersarse sobre algunos de los clados de los nuevos hospedadores (*missing the boat*) (Fig. 4.1.1). La especialización de los parásitos puede incrementar la probabilidad de su extinción, dado que el número de hospedadores es menor respecto a las formas generalistas (Poulin, 1998; Poulin et al., 2006).

Los estudios parasitológicos en micromamíferos sugieren una tendencia a la co-especiación, principalmente por las características que presentan los hospedadores. Sin embargo, el ciclo de vida de los parásitos y los factores intrínsecos de los hospedadores pueden disminuir la especiación generando cambios de hospedador (Poulin et al., 2006). De esta forma, la especificidad de los parásitos por sus hospedadores se relaciona con eventos históricos y condiciones ecológicas actuales (Esch y Fernández, 1993).

En este contexto surge el interés de estudiar y analizar las diferentes especies halladas de Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae con un sentido ecológico-evolutivo.

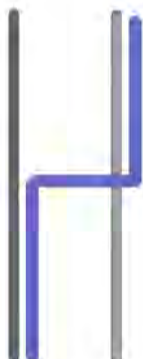
El propósito del presente capítulo es explorar y reconocer las relaciones parásito-hospedador-ambiente mediante el análisis de la distribución hospedatoria y geográfica de las poblaciones parásitas, considerando su habilidad de dispersión-colonización (ciclo de vida) y especificidad hospedatoria, y la ecología de las especies hospedadoras y las características de los diferentes ambientes.



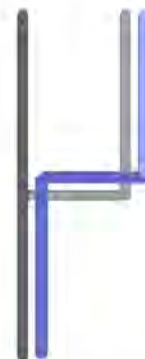
Coespeciación



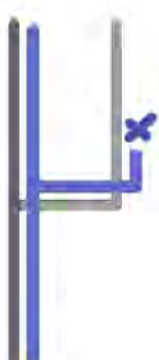
Cambios de hospedador incompleto
(*parcial switch*)



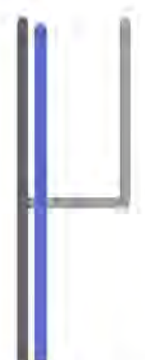
Cambios de hospedador completo
(*complete switch*)



Cambios de hospedador seguido
de especiación
(*switch with speciation*)



Extinción



Dispersión selectiva
(*missing the boat*)

Figura 4.1.1. Eventos evolutivos considerados en la evolución de la asociación parásito-hospedador. Modificado de Page, 2003.

4.2. ANÁLISIS DE LOS DATOS

- ▶ Se calculó la prevalencia e intensidad media (Bush et al., 1997) para cada grupo en cada ecoregión y especie hospedadora, con el objeto de analizar la habilidad de dispersión y colonización de los nematodos estudiados (Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae).

Prevalencia: número de hospedadores infectados/número de hospedadores prospectados.

Intensidad Media: número de individuos parásitos/número de hospedadores parasitados.

- ▶ Se calculó la prevalencia e intensidad media, para evaluar la distribución geográfica y hospedatoria de cada especie parásita hallada.
- ▶ Se compararon las prevalencias parasitarias obtenidas en cada grupo parásito, entre ecoregiones y hospedadores mediante la desviación normal Z (Morales y Pino, 1987).

Para dos muestras menores a n=100,

$$Z = \frac{q_1 - q_2}{\sqrt{\frac{q_1(1-q_1) + q_2(1-q_2)}{n_1 + n_2}}}$$

Para dos muestras mayores a n=100,

$$Z = \frac{q_1 - q_2}{\sqrt{\frac{Q(1-Q)(1/n_1 + 1/n_2)}{n_1 + n_2}}}$$

q_1 y q_2 =proporción de casos observados

n_1 y n_2 =número total de individuos en las muestras

Q = porcentaje estimado a nivel de la población de origen

$$Q = \frac{p_1 + p_2}{n_1 + n_2}$$

p_1 y p_2 =número de individuos positivos en las muestras tomadas

La diferencia entre las prevalencias se consideró significativa cuando $Z > 1.96$ ($p < 0.05$) y se indicó con un asterisco (*).

En los casos donde se compararon una muestra mayor a 100 y una menor a 100, los cálculos se realizaron con ambas fórmulas, considerándose el resultado de la segunda cuando fueron opuestos en su significancia.

Se calcularon los parámetros cuantitativos mencionados para la mayoría de las especies hospedadoras examinadas, con excepción de *Akodon serrensis*, *Akodon philipmyersi*, *Bibimys chacoensis*,

Deltamys kempi y *Oxymycterus misionales*, que no fueron consideradas debido al escaso número de hospedadores estudiados o por no encontrarse infectados.

- Se utilizó el análisis de grupos recurrentes de Fager (1975) con el fin de determinar las relaciones de afinidad de los parásitos por el espectro de hospedadores. Asimismo, se analizó la co-ocurrencia entre los grupos de nematodes en un hospedador particular.

$$I_{AB} = \frac{2j}{N_A + N_B}$$

j = número de hospedadores en donde ambos grupos (A y B) están presentes

N_A = número de hospedadores en donde el grupo A está presente

N_B = número de hospedadores en donde el grupo B está presente

Se aplicó un test de t de Student para determinar si el índice de afinidad obtenido es significativo considerándose un valor de $t > 1.645$ con un $p < 0.05$ (indicado con un asterisco). (Fager, 1975; Southwood, 1978).

$$t = \left| \frac{(N_A + N_B)(2j - 1)}{2N_A N_B} \right| \sqrt{N_A + N_B - 1}$$

- Con el fin de conocer la especificidad hospedatoria de cada especie de nematode encontrada, se calculó el índice de especificidad propuesto por Poulin y Mouillot (2005).

$$Index...S_{TD}^* = \frac{\sum_{i < j} \sum \omega_{ij} (p_i p_j)}{\sum_{i < j} \sum (p_i p_j)}$$

$i = 1, \dots, s$

$j = 1, \dots, s$

s = número de hospedadores usados por el parásito.

ω_{ij} = distancia taxonómica entre las especies hospedadoras i y j (número de pasos taxonómicos requeridos para alcanzar un punto común entre ambos).

$p_i p_j$ = prevalencias de los parásitos en las especies hospedadoras i y j , respectivamente.

En este índice se toma en cuenta la distancia taxonómica, que resulta de considerar todos los pares de especies hospedadoras posibles y la prevalencia parasitaria de cada especie parasita en el par.

La distancia taxonómica es obtenida ubicando a las especies hospedadoras en un árbol jerárquico basado en la clasificación Linneana o considerando su filogenia, en los casos que se encuentre disponible. De esta forma, 1 paso es necesario para alcanzar un punto (nodo) común en la estructura taxonómica entre dos congéneres, 2 pasos para alcanzar el punto común de familia, etc.

(Fig. 4.2.1). Se usó la clasificación taxonómica de Wilson y Reeder (2005) para ubicar a las especies de roedores sigmodontinos en una estructura jerárquica.

La prevalencia es definida como la proporción de hospedadores que albergan una especie parásita, la misma tiene un valor máximo de 1 (P=100%).

El índice S_{TD}^* puede ser computado usando Borland C++ Builder 6.0 (disponible en <http://www.otago.ac.nz/zoology/downloads/poulin/TaxoBiodiv2>).

- Para estimar la especificidad hospedatoria de cada grupo de nematodos estudiado se utilizó el índice de especificidad de Poulin y Mouillot (2003).

$$Index \dots S_{TD} = 2 \frac{\sum_{i,j} \omega_{ij}}{s(s-1)}$$

$i = 1, \dots, s$

$j = 1, \dots, s$

s = número de hospedadores usados por el parásito.

ω_{ij} = distancia taxonómica entre las especies hospedadoras i y j (número de pasos taxonómicos requeridos para alcanzar un punto común entre ambos).

Este índice toma en cuenta únicamente la distancia taxonómica entre las especies hospedadoras. Debido a que el índice no puede ser computado para especies que parasitan a un único hospedador se asigna un valor de S_{TD} 0 (cero) a las especies que reflejan una estricta especificidad. Se usó la clasificación taxonómica de Wilson y Reeder (2005) para ubicar a las especies hospedadoras en una estructura jerárquica.

Mediante este índice es posible tomar en cuenta a las especies parásitas y hospedadoras de cada grupo de nematodos Syphaciini, Trichuridae y Capillariidae.

Se estudió la distribución de los nematodos entre los hospedadores para distinguir el nivel jerárquico superior a considerarse y obtener un mismo número de niveles taxonómicos. En cada grupo parásito se contemplaron 6 niveles jerárquicos, siendo el máximo valor de S_{TD} 6 y el mínimo 0:

-Suborden, Superfamilia, Familia, Subfamilia, Género y Especie para las especies de Syphaciini parásitas de roedores muroideos americanos (16 especies de *Syphacia* y 1 de *Caroloxyluris*) (Tabla 3.2.1, Lámina 4.4.1).

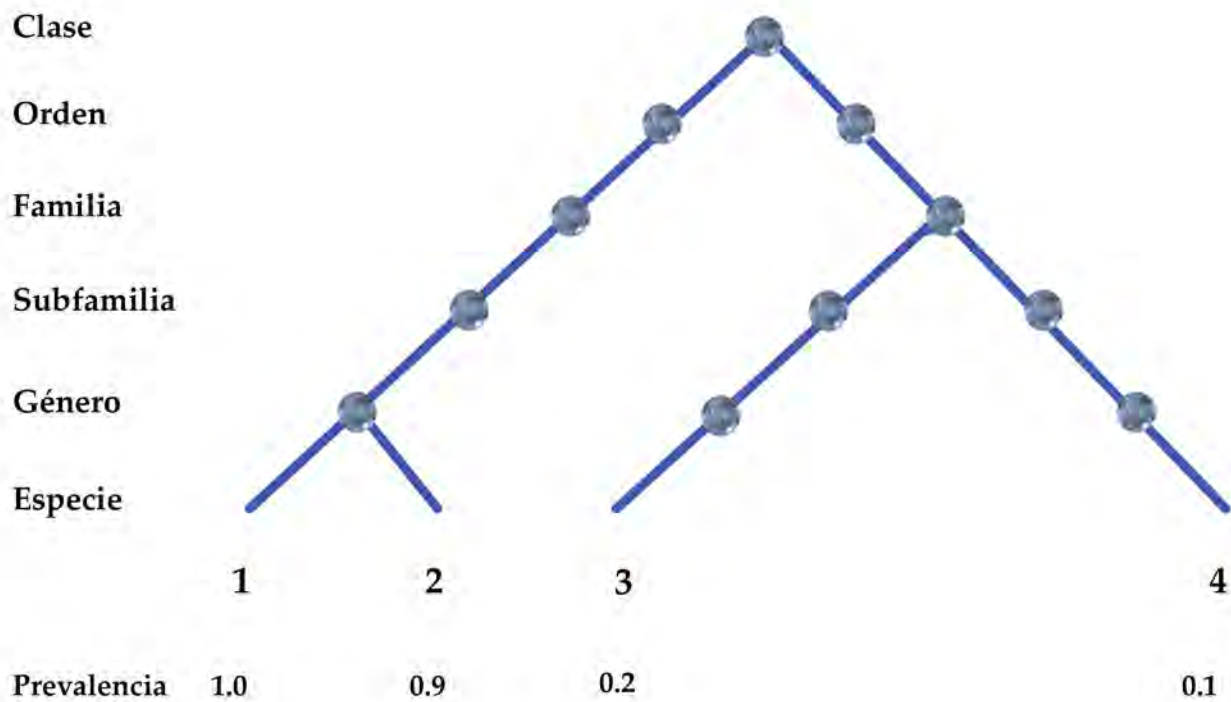
-Orden, Suborden, Familia, Subfamilia, Género y Especie para las especies de Trichuridae parásitas de roedores americanos (22 especies de *Trichuris*) (Tabla 3.5.5, Lámina 4.4.2).

-Clase, Orden, Familia, Subfamilia, Género y Especie para las especies de Capillariidae parásitas de mamíferos americanos: 5 especies de *Liniscus* (Tabla 3.8.1, Fig. 4.4.3), 8 especies de *Eucoleus* (Tabla 3.8.2, Lámina 4.4.4), 4 especies de *Echinocoleus* de mamíferos americanos (Tabla 3.8.3, Lámina 4.4.5) y 3 especies de *Pseudocapillaria* (Tabla 3.8.4, Lámina 4.4.6).

El índice S_{TD} puede ser computado usando Borland C++ Builder 6.0 (disponible en <http://www.otago.ac.nz/zoology/downloads/poulin/TaxoBiodiv1.2>).

Los datos ecológicos y filogenéticos influyen independientemente el valor de S_{TD}^* y S_{TD} . El valor de estos índices es inversamente proporcional a la especificidad. Un alto valor del índice muestra el número de especies hospedadoras más frecuentemente usadas por el parásito no están cercanamente relacionadas (Fig. 4.2.1).

- ▶ Se mapea la distribución de los nematodos Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae en la filogenia de los roedores Akodontini (D'Elía, 2003a). Mediante la información del contexto ecológico y de la especificidad hospedatoria, se distinguen las relaciones parásito-hospedador que podrían ser producidas por co-especiación de aquellas que serían generadas por otros procesos (e.g. *host switching*).



Distancia taxonómica y factor entre Prevalencias (p x p)

1-2= 1 (1.0 x 0.9)=0.9

1-3= 5 (1.0 x 0.2)=0.2 2-3= 5 (0.9 x 0.2)=0.18

1-4= 5 (1.0 x 0.1)=0.1 2-4= 5 (0.9 x 0.1)=0.09 3-4= 3 (0.2 x 0.1)=0.02

Figura 4.2.1. Estructura taxonómica de un grupo de hospedadores (1-4) para una especie parásita hipotética. Se calculan las distancias taxonómicas. Para el calculo de STD* se consideran las prevalencias de la especie parásita en cada especie hospedadora (valor de P).

4.3. DISTRIBUCIÓN DE LOS NEMATODES SYPHACIINAE, TRICHURIDAE Y CAPILLARIIDAE

DISTRIBUCIÓN EN CADA ECOREGIÓN

Todas las ecoregiones ubicadas en el área de estudio resultaron representadas. De las 41 localidades muestreadas, 32 presentaron hospedadores parasitados con especímenes pertenecientes a alguno de los 3 grupos estudiados.

En la Figura 4.3.1 se muestran los valores de Prevalencia (P) e Intensidad Media (IM) de cada grupo de nematodos en cada ecoregión. En la Tabla 4.3.1 se muestran las especies parásitas encontradas en cada ecoregión y en la Figura 4.3.2 se observan sus valores de P e IM.

Las P de los Syphaciinae fueron superiores en casi todas las ecoregiones a las observadas en Trichuridae y Capillariidae, excepto en Selva Paranaense y Delta e Islas del Paraná donde Trichuridae fue más frecuente. Del mismo modo, Capillariidae fue más prevalente que Trichuridae, excepto en la Selva Paranaense donde Trichuridae presentó un mayor valor (Fig. 4.3.1 A).

Igualmente, los Syphaciinae presentaron los mayores valores de IM en casi todas las ecoregiones, excepto en Pampa, donde Trichuridae presenta una intensidad más elevada. Trichuridae supera las IM de los Capillariidae en todos los casos (Fig. 4.3.1 B).

De todas las especies estudiadas en las 7 ecoregiones (Tabla 4.3.1), *S. carlitosi* en Espinal presentó la mayor P, seguida por *C. boliviensis* en Esteros del Iberá, *Trichuris* n. sp. en Selva Paranaense y *S. alata* en Chaco Húmedo. *Caroloxyluris boliviensis* en el Espinal presentó el mayor valor de IM, seguido de *S. carlitosi* en Chaco Húmedo (Fig. 4.3.2 A, B).

Los nematodos Syphaciinae fueron encontrados en las 7 ecoregiones. Las prevalencias más altas fueron halladas en el Espinal (P=60%) y en el Chaco Húmedo (P=58%). Estos valores fueron seguidos por los observados en Esteros del Iberá (P=36.4%), Pampa (P=30.8%) y Selva Paranaense (P=26%). En Delta e Islas del Paraná fue obtenido el menor valor (P=2.08%), siendo la ecoregión de la cual proceden el mayor número de hospedadores prospectados (N=432) (Fig. 4.3.1 A).

La comparación entre las P de todas las ecoregiones estableció diferencias significativas en todos los casos, excepto en Chaco Húmedo-Espinal ($Z=0.26$; $P<0.05$), Selva Paranaense-Pampa ($Z=0.89$; $P<0.05$), Esteros del Iberá-Pampa ($Z=0.96$; $P<0.05$), Selva

Paranaense-Campos y Malezales ($Z=1.36$; $P<0.05$) y Esteros del Iberá-Campos y Malezales ($Z=1.33$; $P<0.05$) (Tabla 4.3.2).

Tabla 4.3.2. Comparación de las prevalencias obtenidas para Syphaciinae entre ecoregiones mediante la desviación normal Z.

Abreviaturas: CH: Chaco. SP:Selva Paranaense. CM: Campos y Malezales. EI: Esteros del Iberá. E: Espinal. P: Pampa. DIP: Delta e Islas del Paraná.

Syphaciinae	CH	SP	CM	EI	E	P	DIP
CH							
SP	7.13*						
CM	4.82*	1.36					
EI	2.44*	2.13*	1.33				
E	0.26	7.25*	4.24*	2.2*			
P	5.24*	0.89	2.05*	0.96	5.31*		
DIP	23.89*	9.24*	8.92*	14.39*	24.39*	10.07*	

Los valores más altos de IM para Syphaciinae fueron registrados en sentido decreciente desde Esteros del Iberá (IM=31.7), Espinal (IM= 28.3), Chaco Húmedo (IM= 27.1), Delta e Islas del Paraná (IM=23.4). Los menores valores de IM se registran para la Selva Paranaense (IM=13.59) y Campos y Malezales (IM=11.5) (Fig. 4.3.1 B).

El Espinal y el Chaco Húmedo han mostrado los valores más altos de P e IM. En el caso de Esteros del Iberá se ha encontrado un valor intermedio de P y el más alto de IM. Mientras que en Delta e Islas del Paraná la P fue la más baja y la IM fue una de las más altas.

Si bien especímenes de Syphaciinae fueron encontrados en Campos y Malezales (N=15) y Esteros del Iberá (N=11), debe considerarse que el bajo número de roedores prospectados puede producir una desviación en los reales valores de P e IM.

Syphacia carlitosi es la especie con mayor distribución geográfica, dado que se ha encontrado en todas las ecoregiones excepto en Esteros del Iberá. Espinal fue la ecoregión que registró la mayor prevalencia (P=53.3). Las IM más elevadas fueron obtenidas en Chaco Húmedo (IM=35.8), Delta e Islas del Paraná (IM=23.4) y Espinal (IM=21.12) (Fig. 4.3.2 A, B).

Syphacia alata y *C. boliviensis* estuvieron presentes en el Chaco Húmedo registrando para esta ecoregión la mayor P para la primera (P=32%) y la más baja para la segunda especie (P=4%). Además, cada una fue hallada en otras ecoregiones, *S. alata* en Selva Paranaense, Campos y Malezales y Pampa; y *C. boliviensis* en Esteros del Iberá, con IM muy elevadas (IM=85.5), y Espinal (Fig. 4.3.2 A, B).

Los nematodos Trichuridae fueron encontrados en 4 ecoregiones. La prevalencia más alta fue registrada en Selva Paranaense (P=34.7%), seguida por Espinal (P=23%), Pampa (P=15%) y Delta e Islas del Paraná (P=6.25%) (Fig. 4.3.1 A).

La comparación entre las P de todas las ecoregiones mostró diferencias significativas en todos los casos, excepto entre Pampa-Espinal ($Z=1.77$; $P<0.05$) (Tabla 4.3.3).

Tabla 4.3.3. Comparación de las prevalencias obtenidas para Trichuridae entre ecoregiones mediante la desviación normal Z.

Abreviaturas: SP:Selva Paranaense. E: Espinal. P: Pampa. DIP: Delta e Islas del Paraná.

Trichuridae	SP	E	P	DIP		
SP						
E					2.43*	
P					30.56*	1.77
DIP					41.39*	7.56*

El valor más alto de IM para Trichuridae fue registrado en Pampa (IM=22.2). En sentido decreciente, siguieron las otras 3 ecoregiones Delta e Islas del Paraná (IM=4.96), Selva Paranaense (IM=2.37) y Espinal (IM=1.7) (Fig. 4.3.1 B).

La Selva Paranaense mostró el valor más alto de P y uno de los más bajos de IM.

Trichuris laevitesitis fue hallada en las ecoregiones localizadas más australes, Espinal (P=23%), Pampa (P=15%) y Delta e Islas del Paraná (P=6.25%) con valores intermedios respecto a los registrados en las otras especies estudiadas. *Trichuris* n. sp. fue encontrada en Selva Paranaense con un valor superior a los observados en otras especies presentes en el área (P=34.7%). Las IM de las dos especies fueron bajas, la más alta se registró para *T. laevitestis* de la Pampa (IM=22.2) (Fig. 4.3.2 A, B).

Los nematodos Capillariidae fueron encontrados en 3 ecoregiones. La prevalencia más alta fue hallada en Pampa (P=16.6%), seguida por Delta e Islas del Paraná (P=6.48%) y Selva Paranaense (P=1.79%) (Fig. 4.3.1 A).

La comparación entre las P de todas las ecoregiones reveló diferencias significativas (Tabla 4.3.4).

Tabla 4.3.4. Comparación de las prevalencias obtenidas para Capillariidae entre ecoregiones mediante la desviación normal Z.

Abreviaturas: SP:Selva Paranaense. P: Pampa. DIP: Delta e Islas del Paraná.

Capillariidae	SP	P	DIP	
SP				
P				15.52*
DIP				30.18*

Los valores de IM para Capillariidae fueron muy bajos y similares. Pampa (IM=3.95) registró el valor más alto, seguido por Delta e Islas del Paraná (IM=3.5) y Selva Paranaense (IM=2.33) (Fig. 4.3.1 B).

Liniscus diazae fue la especie que presentó mayor prevalencia (P= 15%), mientras que *Eucoleus* sp. fue la que mostró el mayor valor de intensidad media (IM=14.7) (Fig. 4.3.2 A, B).

DISTRIBUCIÓN EN CADA ESPECIE HOSPEDADORA

De las 13 especies de roedores akodontinos relevados, 10 estuvieron parasitadas con al menos una de las especies estudiadas. *Bibimys chacoensis*, *Deltamys kempi* y *Oxymycterus misionalis* no resultaron hospedadores de nematodos Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae. El 30% de los 825 hospedadores examinados estuvo parasitado.

En la Figura 4.3.3 se muestran los valores de Prevalencia (P) e Intensidad Media (IM) de cada grupo de nematodos en cada especie hospedadora. En la Tabla 4.3.1 se muestran las especies parásitas encontradas en cada especie hospedadora y en la Figura 4.3.4 se observan los valores de P e IM.

La P e IM más altas se registraron en Syphaciinae. Las prevalencias de los Syphaciinae fueron superiores a la de los otros dos grupos en *Akodon azarae* y *Necromys benefactus*. Trichuridae presentó P más elevadas que Syphaciinae en *Akodon montensis* y *Thaptomys nigrita*. Del mismo modo, Capillariidae fue más prevalente que Syphaciinae y Trichuridae únicamente en *Oxymycterus rufus* y *Scapteromys aquaticus*, respectivamente (Fig. 4.3.3 A).

Los Syphaciinae presentaron los mayores valores de IM en todos sus hospedadores. De esta forma, aunque Trichuridae es más prevalente en *A. montensis* y *T. nigrita*, presenta menor intensidad que Syphaciinae. En el caso de *O. rufus* se registra la intensidad más alta (Fig 4.3.3 B).

Los resultados obtenidos a partir del análisis de grupos recurrentes de Fager se brindan en la Tabla 4.3.5. Aunque los grupos de nematodos estudiados comparten algunas especies hospedadoras, no parasitan el mismo espectro de hospedadores ($t < 1,645$) (Tabla 4.3.5 A). Sin embargo, en una misma especie hospedadora cada espécimen está parasitado por nematodos representantes de 2 ó 3 grupos estudiados, lo cual implica una afinidad significativa ($t > 1,645$) (Tabla 4.3.5 B).

Tabla 4.3.5. Test de Fager**A. Afinidad de los 3 grupos de nematodos en relación al espectro de hospedadores.**

Fager	N especies	j	NA	NB	IAB	t
Syphaciinae (A)-Trichuridae (B)	13	4	7	5	0,66	1,09
Trichuridae (A)-Capilariidae (B)		2	5	4	0,36	1,04
Capilariidae (A)-Syphaciinae (B)		2	4	7	0,44	0,93

B. Afinidad entre los 3 grupos de nematodos.

Fager	N	j	NA	NB	IAB	t
Syphaciinae (A)-Trichuridae (B)	825	38	153	89	0,31	5,12*
Trichuridae (A)-Capilariidae (B)		9	89	45	0,13	3,8*
Capilariidae (A)-Syphaciinae (B)		5	45	153	0,05	4,63*

Las especies estudiadas que presentaron la más amplia distribución entre las 10 especies hospedadoras fueron *S. carlitosi*, *S. alata* y *T. laevitestis*. Las mayores P se observaron en *S. alata*, *S. carlitosi* y *Trichuris* n. sp., mientras que los valores más altos de IM se encontraron en *C. boliviensis*, *S. alata* y *S. carlitosi* (Fig. 4.3.4 A, B).

Sólo un 3.65% de los ejemplares parasitados de *A. azarae* presentaron simultáneamente especies pertenecientes a los tres grupos, *S. carlitosi*, *T. laevitestis* y *L. diazae*.

El 23.53% de los ejemplares parasitados de *A. montensis* presentaron en el ciego co-ocurrencia de *S. carlitosi* y *Trichuris* n. sp., mientras que un 41% de los ejemplares parasitados de *T. nigrita* y un 11.53% de *N. benefactus* tuvieron *S. alata* y *Trichuris* n. sp. El 6.09% de los ejemplares parasitados de *A. azarae* presentaron simultáneamente *T. laevitestis* y *L. diazae*, mientras que un 1.21% presentó *T. laevitestis* y *Eucoleus* sp. y un 1.21%, *S. carlitosi* y *L. diazae*.

Los nematodos Syphaciinae fueron encontrados en 9 especies hospedadoras. Los únicos hospedadores que no presentaron nematodos Syphaciinae fueron *Brucepattersonius* spp. y *S. aquaticus*. *Akodon philipmyersi* y "*A.* *serrensis*" se hallaron parasitados por muy pocos especímenes, por lo cual no fueron considerados en la obtención de los índices parasitológicos. (Fig. 4.3.3 A).

Las mayores prevalencias se hallaron en *Necromys temchuki* (P=50%), *N. benefactus* (P=46.29%) y *T. nigrita* (P=40%). Estas prevalencias son seguidas por las encontradas en *A. montensis* (P=27.7%) y *A. azarae* (P=23.4%), siendo el valor más bajo aquel hallado en *O. rufus* (P=3.98%) (Fig. 4.3.3 A).

La comparación entre las P de todas las especies hospedadoras estableció diferencias significativas, excepto en *A. azarae*-*A. montensis* ($Z=0.75$; $P<0.05$), *N. benefactus*-*N. temchuki* ($Z=0.53$; $P<0.05$), *N. benefactus*-*T. nigrita* ($Z=0.74$; $P<0.05$) y *N. temchuki*-*T. nigrita* ($Z=1.04$; $P<0.05$) (Tabla 4.3.6 A).

Tabla 4.3.6. Comparación de las prevalencias obtenidas para Syphaciinae entre hospedadores mediante la desviación normal Z.

A.

Syphaciinae	<i>A. azarae</i>	<i>A. montensis</i>	<i>N.benefactus</i>	<i>N. temchuki</i>	<i>O. rufus</i>	<i>T. nigrita</i>
<i>A. azarae</i>						
<i>A. montensis</i>	0.75					
<i>N.benefactus</i>	5.39*	3.66*				
<i>N. temchuki</i>	6.09*	4.19*	0.53			
<i>O. rufus</i>	5.84*	6.17*	12.53*	13.11*		
<i>T. nigrita</i>	3.69*	2.23*	0.74	1.04	10.15*	

Los resultados mostrados en la Tabla 4.3.6 A y la distribución de las especies parásitas en cada especie hospedadora (Tabla 4.3.1), indican que no existen diferencias significativas entre las especies hospedadoras parasitadas por una misma especie de Syphaciinae: *Akodon azarae* y *A. montensis* están parasitados por *S. carlitosi* y *Necromys benefactus*, *N. temchuk* y *T. nigrita* están parasitados por *S. alata*.

El valor más alto de IM para Syphaciinae se registra en *O. rufus* (IM=38.12). Este valor es seguido por los obtenidos en *N. temchuki* (IM=24.18), *A. azarae* (IM=21.18) y *N. benefactus* (IM=18.24). El valor más bajo fue encontrado en *T. nigrita* (IM=11) (Fig. 4.3.3 B).

Oxymycterus rufus presenta el valor más bajo de prevalencia y más alto de IM (Fig. 4.3.3 A, B).

Syphacia alata se ha encontrado en 3 especies hospedadoras, *Necromys temchuki* (P=50%), *N. benefactus* (P=46.29%) y *Thaptomys nigrita* (P=40%) registrando altas prevalencias con respecto al resto de las especies estudiadas. *Syphacia carlitosi* también se ha hallado en 3 especies hospedadoras *A. montensis* (P=27.7), *Akodon azarae* (P=23.41) y *A. philipmyersi*. *Caroloxuryris boliviensis* se ha registrado sólo en *Oxymycterus rufus* con una de las más bajas prevalencias (P=3.98%) y la más alta intensidad media (IM=38.12) (Fig. 4.3.4 A, B).

La comparación entre las P de las 3 especies de Syphaciinae indicó que existen diferencias significativas entre éstas (Tabla 4.3.6 B).

Tabla 4.3.6. Comparación de las prevalencias obtenidas entre las especies parásitas de Syphaciinae mediante la desviante normal Z.**B.**

Syphaciinae	<i>S. carlitosi</i>	<i>S. alata</i>	<i>C. boliviensis</i>
<i>S. carlitosi</i>			
<i>S. alata</i>	3.91*		
<i>C. boliviensis</i>	6.51*	9.03*	

Los nematodos Trichuridae fueron encontrados en 5 especies hospedadoras y estuvieron ausentes en *Brucepattersonius* spp., *N. temchuki* y *O. rufus*.

Las prevalencias más altas se encontraron en *T. nigrita* (P= 45%) y *A. montensis* (P=38.8%), seguidas por las halladas en *A. azarae* (P=15.12%), *N. benefactus* (P=7.4%) y *S. aquaticus* (4.63%) (Fig. 4.3.3 A).

La comparación entre las P de todas las especies hospedadoras estableció diferencias significativas, excepto en *A. montensis*-*T. nigrita* (Z=1.21; P<0.05) y *N. benefactus*-*S. aquaticus* (Z=1.19; P<0.05) (Tabla 4.3.7 A).

Tabla 4.3.7. Comparación de las prevalencias obtenidas para Trichuridae entre hospedadores mediante la desviación normal Z.**A**

Trichuridae	<i>A. azarae</i>	<i>A. montensis</i>	<i>N.benefactus</i>	<i>S. aquaticus</i>	<i>T. nigrita</i>
<i>A. azarae</i>					
<i>A. montensis</i>	4.74*				
<i>N.benefactus</i>	2.76*	7.44*			
<i>S. aquaticus</i>	3.14*	6.89*	1.19		
<i>T. nigrita</i>	7.34*	1.21	5.75*	9.78*	

El valor más alto de IM para Trichuridae fue registrado en *A. azarae* (IM= 13.41), seguido por *N. benefactus* (IM= 7), *S. aquaticus* (3.14), *A. montensis* (2.5) y *T. nigrita* (1.77) (Fig. 4.3.3 B).

Akodon montensis y *T. nigrita* presentaron las P más altas y las IM más bajas.

Trichuris laevitesti se ha encontrado en 3 especies hospedadoras, *A. azarae* (P=15.12%), *N. benefactus* (P=7.4%) y *S. aquaticus* (P=4.63%) registrando bajas prevalencias con respecto al resto de las especies estudiadas. En el caso de *Trichuris* n. sp. se encuentra en 2 especies hospedadoras *A. montensis* (P= 38.8, IM=2.5) y *T. nigrita* (P=45, IM=1.77) presentando mayores prevalencias que las registradas en *T. laevitesti* pero muy bajas intensidades (Fig. 4.3.4 A, B).

La comparación entre las P de las 2 especies de Trichuridae indicó la inexistencia de diferencias significativas (Tabla 4.3.7 B).

Tabla 4.3.7. Comparación de las prevalencias obtenidas entre las especies parásitas de Trichuridae mediante la desviante normal Z.

B.

Trichuriidae	<i>Trichuris</i> n. sp.
<i>T. laevitestis</i>	0.7

Los nematodos Capillariidae fueron encontrados en 4 especies hospedadoras. Si bien *Brucepattersonius* sp. fue registrado como un hospedador (P=22.2% e IM=3), debe considerarse que el número de especímenes prospectados fue bajo (N=9).

En los restantes hospedadores, la prevalencia más alta fue hallada en *S. aquaticus* (P=12.6), seguido de *A. azarae* (P=9.7) y *O. rufus* (P=4.5) (Fig. 4.3.3 A).

La comparación entre las P mostró diferencias significativas entre las especies hospedadoras (Tabla 4.3.8 A)

Tabla 4.3.8. Comparación de las prevalencias obtenidas para Capillariidae entre hospedadores mediante la desviación normal Z.

A

Capillariidae	<i>A. azarae</i>	<i>Brucepatt.</i>	<i>O. rufus</i>	<i>S. aquaticus</i>	
<i>A. azarae</i>	/				
<i>Brucepattersonius</i>					
<i>O. rufus</i>					5.51*
<i>S. aquaticus</i>					2.4*

Todos los valores de IM para Capillariidae fueron bajos y similares (entre 3.4 y 3.9) (Fig. 4.3.3 B).

El valor más alto de P se encontró en *Eucoleus* n. sp. parásita de *Brucepattersonius* sp. Las prevalencias de las restantes especies de capilláridos fueron muy bajas. La IM más alta se registra en *Eucoleus* sp. parásito de *A. azarae* (IM=14.75) (Fig. 4.3.4).

La comparación entre las P de las 5 especies de Capillariidae indicó que existen diferencias significativas entre ellas, excepto entre *Eucoleus* n. sp. y *Eucoleus* sp. (Tabla 4.3.8 B).

Tabla 4.3.8. Comparación de las prevalencias obtenidas entre las especies parásitas de Capillariidae mediante la desviante normal Z.

B.

Capillariidae	<i>L. diazae</i>	<i>Eucoleus</i> n. sp	<i>Eucoleus</i> sp.	<i>Echinocoleus</i> sp.	<i>Pseudocapillaria</i> sp.
<i>L. diazae</i>					
<i>Eucoleus</i> n. sp	7.39*				
<i>Eucoleus</i> sp.	9.08*	0.25			
<i>Echinocoleus</i> sp	2.78*	2.4*	3.41*		
<i>Pseudocapill.</i> sp	2.00*	6.88*	15.09*	4.02*	

DISCUSIÓN

Los nematodos Syphaciinae estudiados en la presente investigación no se han relacionado con ningún patrón de distribución geográfica. Estos nematodos estuvieron presentes en las 7 eco-regiones estudiadas y las P e IM presentaron valores intermedios, pero siempre más altos en relación a Trichuridae y Capillariidae.

Syphaciinae también estuvo presente en todos los hospedadores considerados, excepto en *Brucepattersonius* spp. (N=9) y *S. aquaticus* (N=151). Las altas prevalencias encontradas en otras especies hospedadoras simpátricas de *Brucepattersonius* spp. (e.g., *Akodon montensis*) sugiere que este roedor no sería un hospedador potencial o adecuado de Syphaciinae. Estudios parasitológicos llevados a cabo sobre *Scapteromys* spp., no mencionan la presencia de nematodos Syphaciinae (Jiménez Ruiz, 2001). Además, la ausencia de estos nematodos en *S. aquaticus* puede relacionarse con la presencia de *Nematomystes* spp. (Aspidoderidae: Ascaridida) en el mismo nicho que ocupan los nematodos Syphaciinae (Navone et al., en prensa). Por esta razón, se sugiere que *S. aquaticus* no sería un hospedador adecuado para estos nematodos.

Experimentalmente se ha observado que la eclosión de los huevos de Syphaciinae es estimulada por bajas temperaturas y humedad, y por una alta reducción de oxígeno (Gulden, 1967; Anderson, 2000). Por otro lado, se conoce que los huevos no son viables cuando se exponen a la desecación o se los coloca en agua (Grice y Prociw, 1993). De esta forma, las características que permiten la viabilidad del huevo y los resultados obtenidos indican que posiblemente las infecciones han sido sintópicas y alcanzadas en un lugar resguardado de los efectos ambientales, como las madrigueras o cuevas que son frecuentadas por los roedores akodontinos estudiados.

Por otro lado, si bien la estructura social y las particularidades del comportamiento de las especies hospedadoras no han sido estudiadas en detalle, las características del ciclo de

vida y los altos valores de P e IM observados para las diferentes especies de *Syphacia* sugieren un frecuente contacto entre los individuos, siendo habitual adquirir la infección a nivel familiar.

Considerando el elevado número de *O. rufus* prospectados (N=178), *C. boliviensis* parece no superar algún tipo de barrera relacionada a la posibilidad de que las poblaciones de Mesopotamia y Delta se correspondan con diferentes especies. Estudios en desarrollo parecen indicar diferencias específicas dentro del taxón *O. rufus* que podrían llevar a la revalidación de *O. platensis* Thomas, 1914 para las poblaciones de holicudos del sector bonaerense (Pardiñas, com. pers.).

En relación a la variación geográfica, se observó que los Trichuridae responden a la heterogeneidad climática y al tipo de suelo (Spindler, 1929; Beaver, 1952; Hsieh et al., 1971). Estos nematodos no se hallaron en las ecoregiones donde se prospectaron menos de 30 ejemplares (Esteros del Iberá y Campos y Malezales), como así tampoco en el Chaco Húmedo (N=50) y las menores P de *Trichuris* fueron registradas para Pampa y Delta e Islas del Paraná.

Se ha observado, tanto experimentalmente como en la naturaleza que la tasa de desarrollo de los estadios infectivos en los huevos de estos geohelminthos es dependiente de la temperatura, siendo el rango ideal entre los 25°-35° (Beer, 1971; Bundy y Cooper, 1989). La humedad también juega un rol importante en la viabilidad del huevo dado que estos no resisten la desecación, como tampoco los suelos fangosos. De esta forma, las características del suelo son importantes en cuanto a su relación con el porcentaje de humedad acumulado, así como la variación de esos niveles en el tiempo. Además, la textura del suelo y la pendiente del terreno se relacionan con la permeabilidad y drenaje del agua de lluvia e inundaciones que producen el escurrimiento de los huevos hacia la profundidad del suelo (Bundy y Cooper, 1989; Nunez et al., 1994; Gamboa, 2006). Se ha registrado la presencia de huevos a 60 cm, lo cual disminuye la posibilidad de infección en la superficie (Burden et al., 1976). La ausencia de infecciones por Trichuridae y los bajos valores de P e IM registrados para las áreas sometidas a frecuentes inundaciones, podrían relacionarse con la infiltración de los huevos hacia mayores profundidades como resultado de la importante dinámica fluvial y alto nivel de drenado que presentan estas áreas.

Por otra parte, la irradiación solar sobre el suelo produce la inviabilidad del huevo (Bundy y Cooper, 1989). En este sentido, el valor de P más alto fue registrado en la Selva Paranaense la cual presenta la mayor cobertura vegetal y como resultado prácticamente el

suelo nunca está expuesto a los rayos solares y la desecación, y preserva una humedad adecuada.

Las especies de *Trichuris* estuvieron ausentes en *N. temchuki* y *O. rufus*. En el primer caso puede relacionarse con las características del área de procedencia (Chaco Húmedo), mientras que en el segundo, *O. rufus* parecería no ser hospedador de *Trichuris*. En aquellas áreas donde se encontró *T. laevitestis* (Espinal, Pampa y Delta e Islas del Paraná) se capturó un número alto de *O. rufus* (N=201). Sin embargo, hasta el momento, no se ha observado la presencia de *Trichuris* en este roedor. Si bien su ausencia puede relacionarse con barreras inmunológicas y fisiológicas, la dieta principalmente animalívora de *O. rufus* podría determinar una menor probabilidad de ingerir los huevos infectivos desde el suelo o vegetales contaminados.

Cada especie de *Trichuris* ha sido encontrada en la misma ecoregión simultáneamente con dos o más especies de Syphaciinae (Tabla 4.3.1). Es interesante observar que *Trichuris* n. sp. se halló únicamente en Selva Paranaense en dos especies hospedadoras simpátricas *A. montensis* y *T. nigrita*. Mientras que *T. laevitestis* se encuentra en tres ecoregiones y en tres especies hospedadoras. En el Espinal se ha encontrado en dos especies hospedadoras simpátricas *A. azarae* y *N. benefactus*.

Los nematodes Capillariidae solo estuvieron presentes en tres ecoregiones, Selva Paranaense, Pampa y Delta e Islas del Paraná y cuatro hospedadores, *A. azarae*, *Bruceppatersonius* sp., *O. rufus* y *S. aquaticus*. A través de los resultados obtenidos, puede sugerirse que la distribución geográfica y hospedatoria se relaciona con la dieta y la presencia de potenciales hospedadores intermediarios.

En resumen, las características de los ciclos de vida de los Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae condicionan su distribución geográfica y hospedatoria.

El hecho de que no existan diferencias significativas entre las P de cada especie hospedadora parasitada por una misma especie de Syphaciinae indicaría que cada especie presenta niveles de infección relativamente constantes entre sus hospedadores, mientras que los nematodes Trichuridae y Capillaridae parecen variar su porcentaje de infección.

En los casos donde los hospedadores de Syphaciini y *Trichuris* han sido simpátricos, los resultados muestran que la distribución de las especies de Syphaciini se relaciona con la distribución de sus especies hospedadoras particulares, sin embargo la distribución de las

especies de *Trichuris* se relaciona con las características del ambiente en el cual se encuentran (Anexo 5).

En contraste a las características de los ambientes estudiados, se han llevado a cabo algunas prospecciones exploratorias sobre roedores sigmodontinos procedentes de la Patagonia (datos no publicados). Como resultado, no se hallaron nematodos Trichuridae hasta el momento, por lo cual parece confirmarse la distribución tropical-subtropical de estos nematodos (Bundy y Cooper, 1989). Sin embargo, se encontraron nematodos Syphaciinae, que apoyan la hipótesis de una distribución no sujeta estrictamente a las características ambientales.

La distribución de los Capillaridae se relacionaría con la dieta de los hospedadores, la cual estaría condicionada por la presencia de hospedadores intermediarios y/o paraténicos en el área.

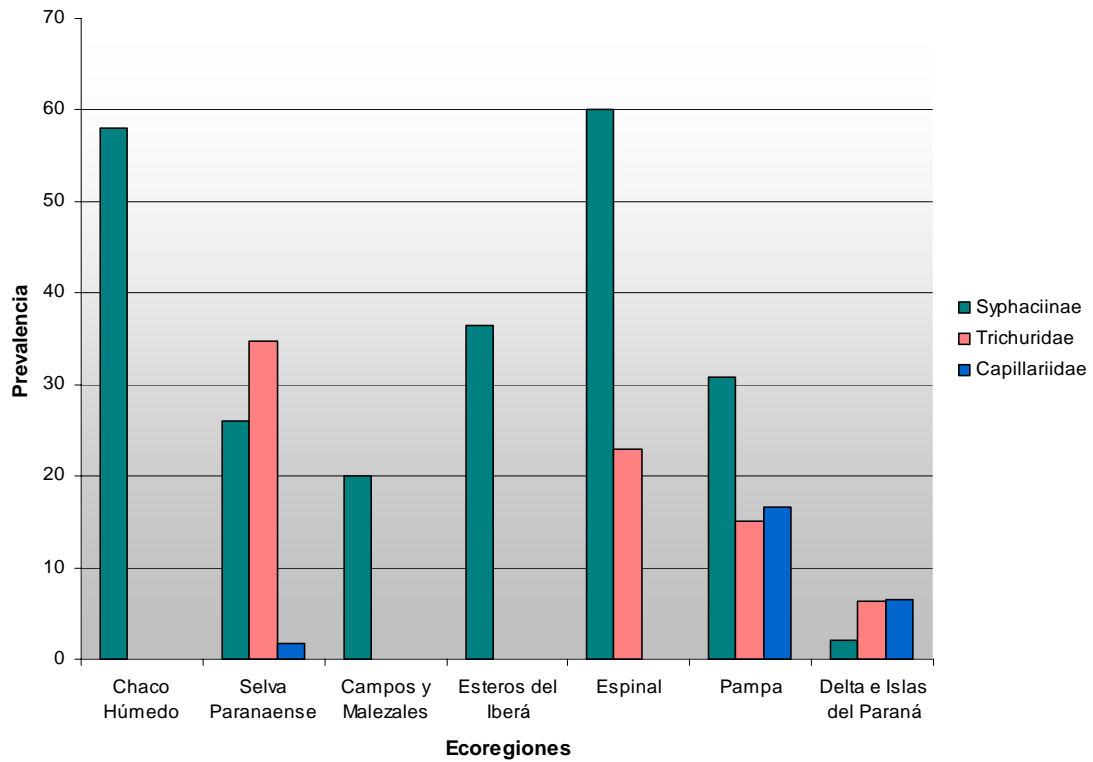
Tabla 4.3.1. Tabla de distribución de especies parásitas en las ecoregiones y en las especies hospedadoras.

	<i>S. alata</i>	<i>S. carlitosi</i>	<i>C. boliviensis</i>	<i>T. laevitesticis</i>	<i>Trichuris n. sp.</i>	<i>L. diazae</i>	<i>Eucoleus sp.</i>	<i>Eucoleus n. sp.</i>	<i>Echinoc. sp.</i>	<i>Pseudocapillaria sp.</i>
Chaco húmedo	+	+	+							
Selva Paranaense	+	+			+			+		
Campos y Malezales	+	+								
Esteros del Iberá			+							
Espinal	+		+	+						
Pampa	+	+		+		+	+			
Delta e Islas del Paraná		+		+		+			+	+

	<i>S. alata</i>	<i>S. carlitosi</i>	<i>C. boliviensis</i>	<i>T. laevitesticis</i>	<i>Trichuris n. sp.</i>	<i>L. diazae</i>	<i>Eucoleus sp.</i>	<i>Eucoleus n. sp.</i>	<i>Echinoc. sp.</i>	<i>Pseudocapillaria sp.</i>
<i>A. azarae</i>		+		+		+	+			
<i>A. montensis</i>		+			+					
<i>A. philipmyersi</i>		+								
" <i>A.</i> <i>serrensis</i> "		?								
<i>B. chacoensis</i>										
<i>Brucepatters.</i>								+		
<i>D. kempii</i>										
<i>N. benefactus</i>	+			+						
<i>N. temchuki</i>	+									
<i>O. misionalis</i>										
<i>O. rufus</i>			+			+				+
<i>S. aquaticus</i>				+					+	
<i>T. nigrita</i>	+				+					

Figura 4.3.1. Distribución de los nematodos Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae en cada ecoregión

A



B

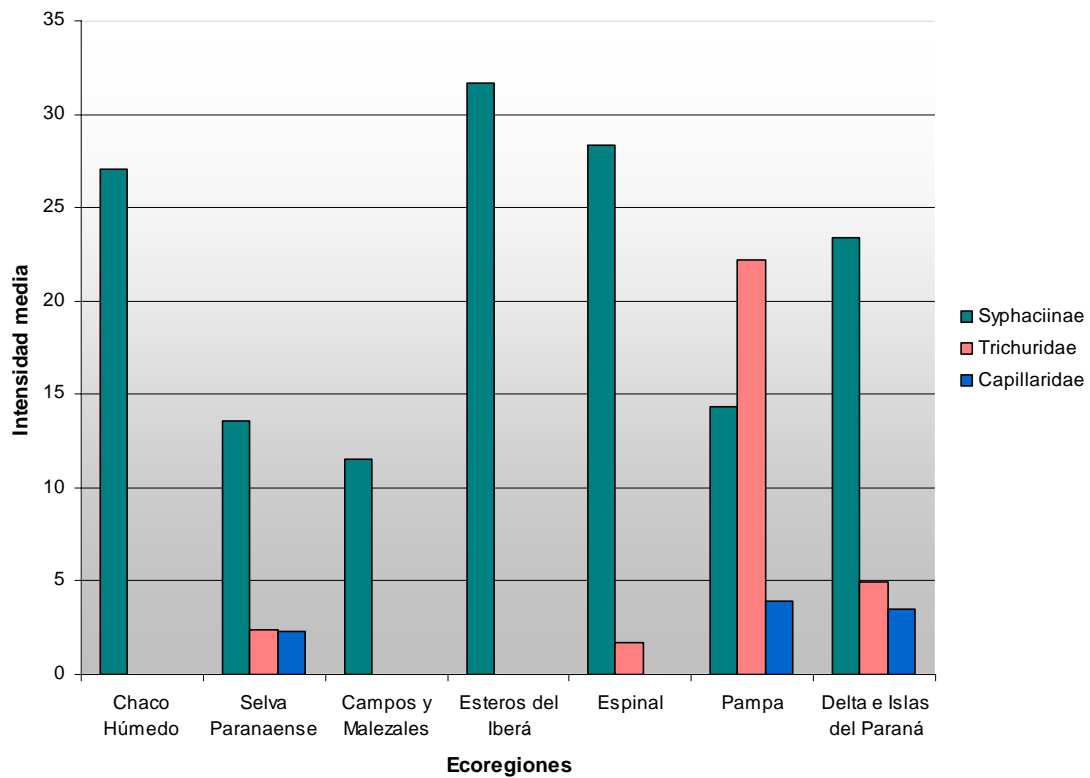
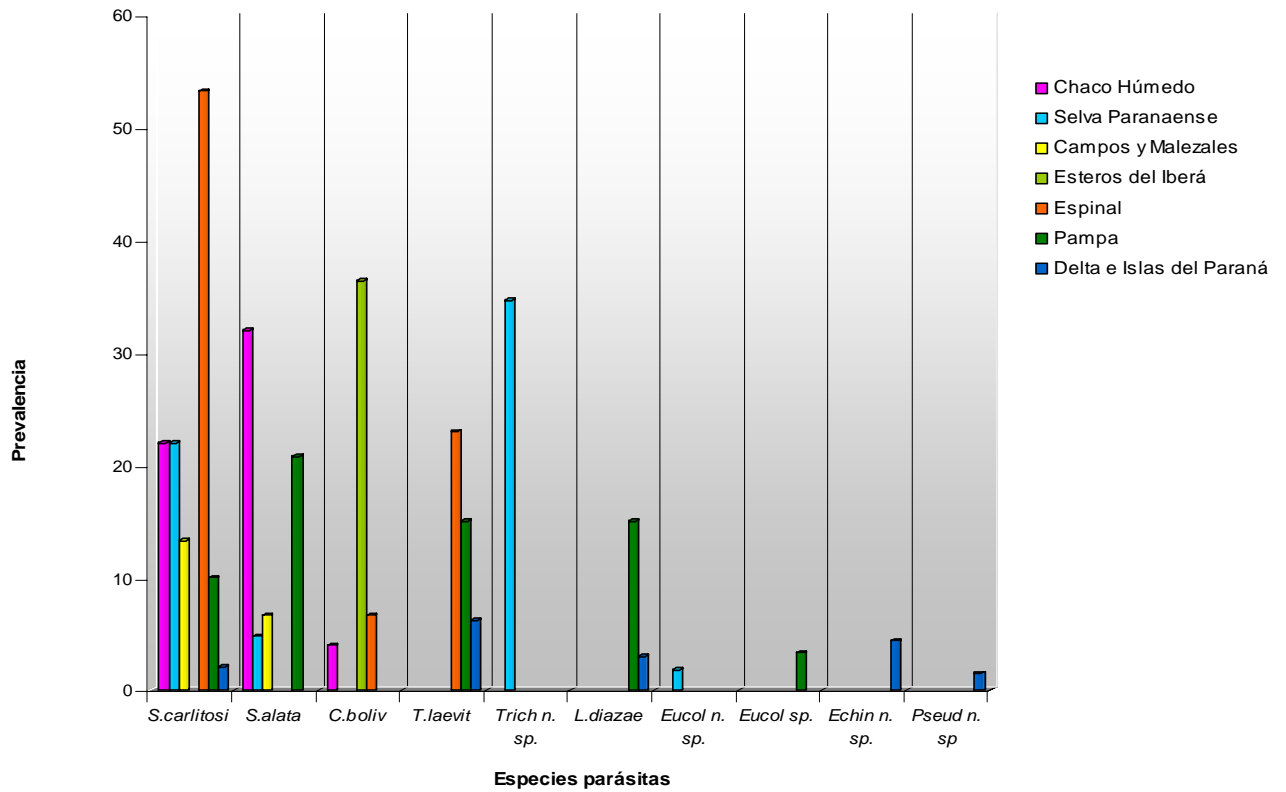


Figura 4.3.2. Distribución de las especies de nematodos Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae en cada ecoregión.

A



B

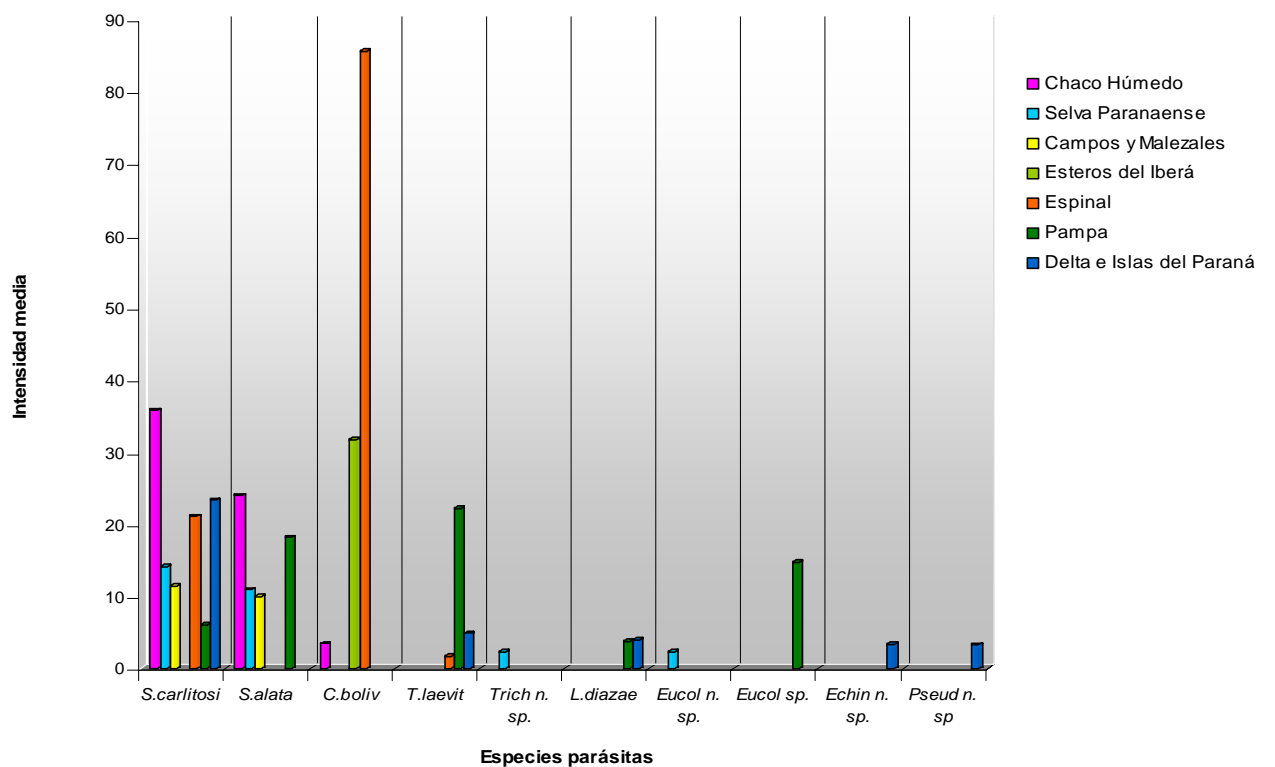
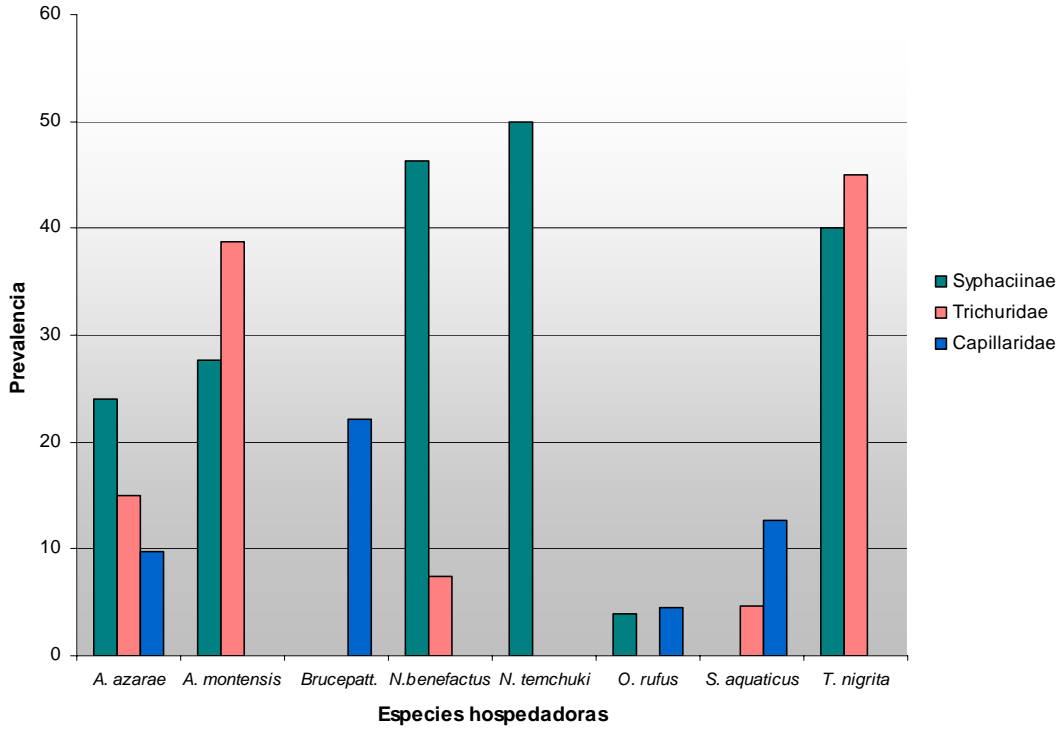


Figura 4.3.3. Distribución de los nematodos Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae en cada especie hospedadora

A



B

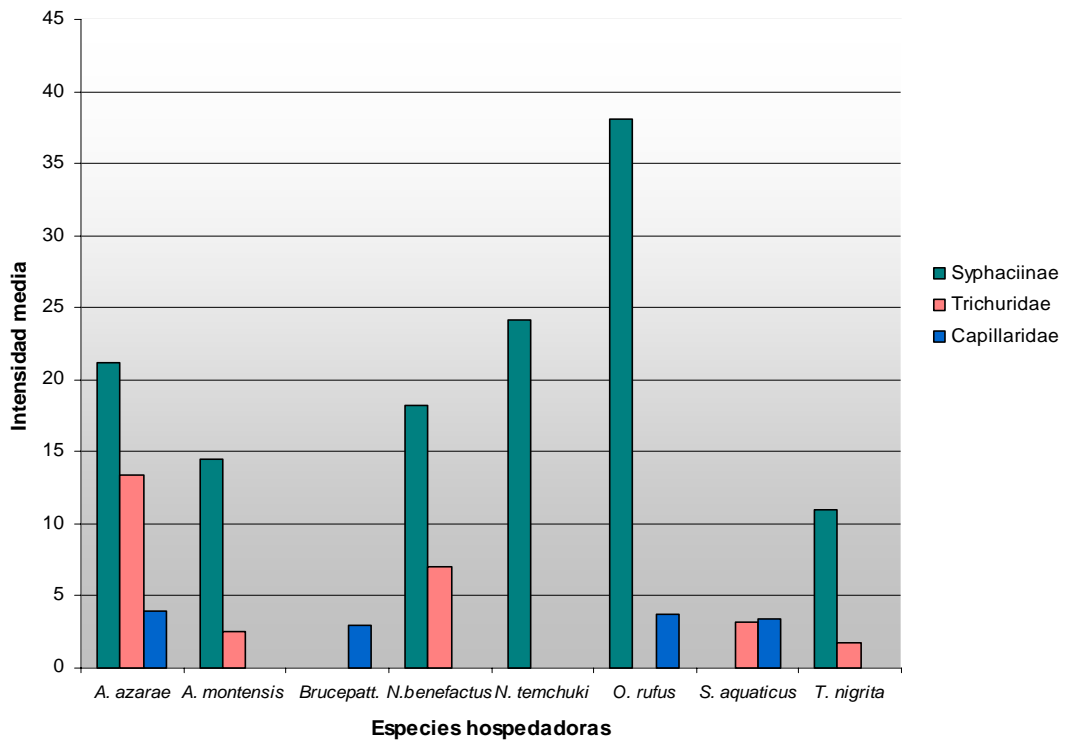
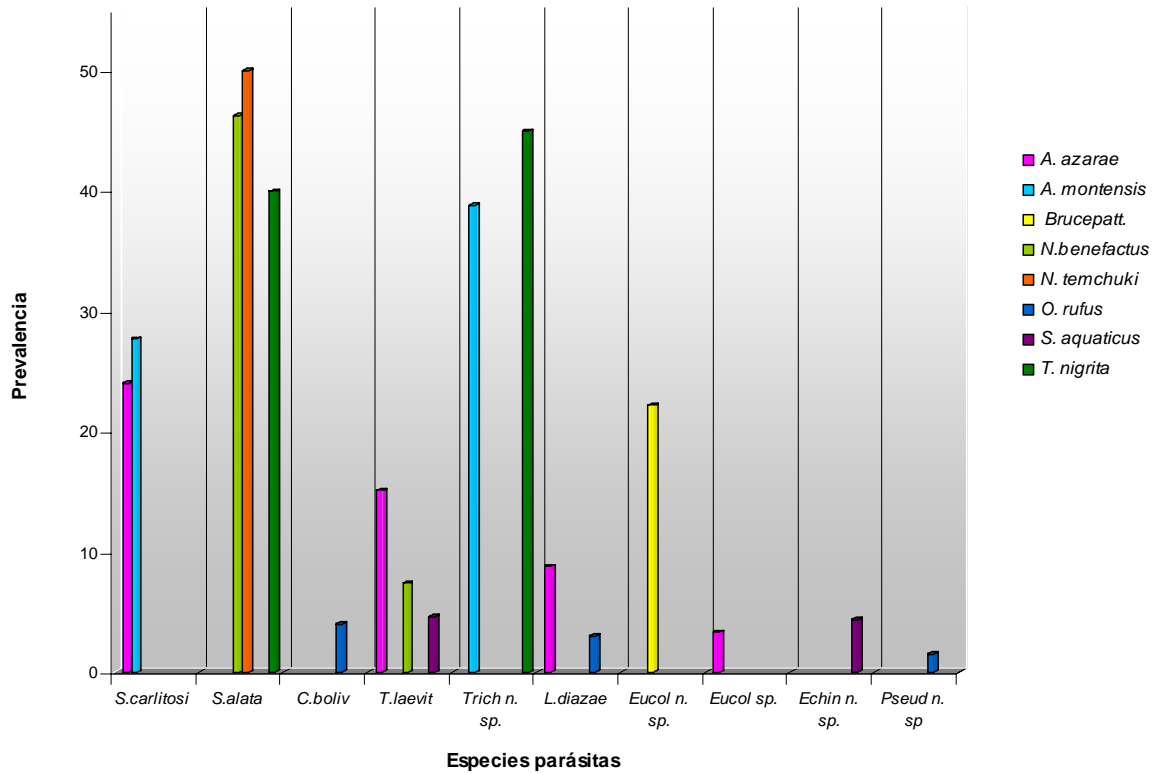
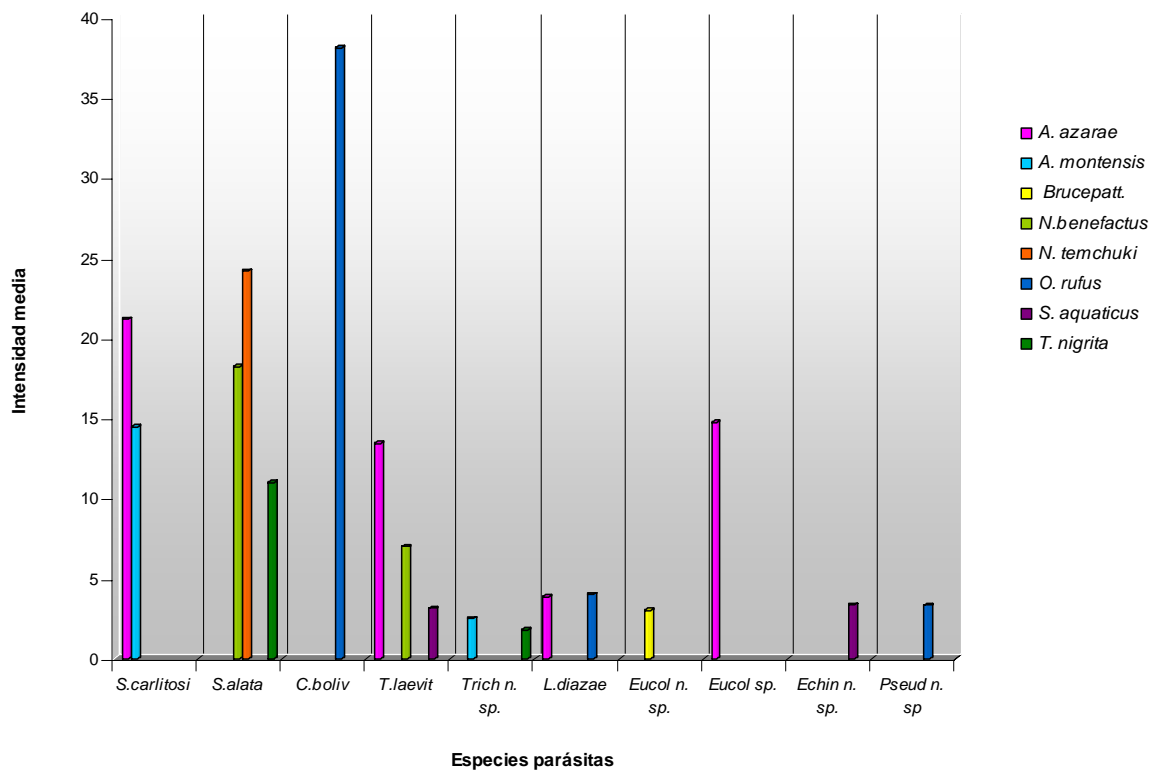


Figura 4.3.4. Distribución de las especies de nematodos Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae en cada especie hospedadora.

A



B



4.4. ESPECIFICIDAD HOSPEDATORIA

ESPECIES DEL PRESENTE ESTUDIO

La Tabla 4.4.1. muestra un resumen de los índices calculados para evaluar la especificidad hospedatoria (Poulin y Mouillot, 2005). Se observa que el valor de S_{TD}^* se incrementa desde los Syphaciini hacia los Capillariidae (Fig. 4.4.1).

El valor de $S_{TD}^* = 1$ obtenido para *S. carlitosi* y *C. boliviensis* indica que estas especies parasitan hospedadores del mismo género, en el caso de *S. alata* el valor $S_{TD}^* = 1.63$ muestra una tendencia a parasitar hospedadores congéneres.

Trichuris spp. y *Liniscus diazae* tiene un valor de $S_{TD}^* = 2$ y de 2.04, respectivamente, indicando una especificidad a nivel subfamilia, dado que se encuentran en diferentes géneros de Sigmodontinae.

NEMATODES SYPHACIINAE, TRICHURIDAE Y CAPILLARIIDAE

Para el análisis de especificidad se consideraron todas las especies de Syphaciini estudiadas en este trabajo, excepto *S. obvelata* y *S. nigeriana*. En el primer caso, se trata de una especie cosmopolita inicialmente parásita de *Mus musculus*. Las especies parásitas de un hospedador exótico frecuentemente pueden parasitar hospedadores nativos simpátricos como fue documentado anteriormente por Torchin et al. (2003) y Landaeta-Aqueveque et al., (2008), entre otros. Sin embargo, este hecho no implica que estos sean los hospedadores adecuados, siendo necesarios nuevos estudios para establecer si se trata de un comportamiento oportunista que le permite colonizar varios hospedadores alternativos. *Syphacia nigeriana* fue omitida debido a que su identidad es difícil de establecer, razón por la cual presenta varias sinonimias (Ogden, 1971) y se la registra en diferentes especies hospedadoras de distintos géneros y subfamilias.

Además, se han excluido algunas especies hospedadoras. *Syphacia venteli* fue descrita por Travassos (1937) sobre especímenes de *Nectomys squamipes* Brants, 1827; sin embargo Quentin (1969) realiza su redescrición sobre especímenes de *Melanomys caliginosus* Tomes, 1860. Observaciones realizadas en este estudio, indican que estos últimos especímenes posiblemente se corresponden con una especie de *Syphacia* diferente de *S. venteli*. Por esta razón, *M. caliginosus* no fue considerado en el análisis de especificidad.

Quentin (1968) describió a *Syphacia alata* mediante el estudio de especímenes procedentes de dos especies hospedadoras, *Necromys lasiurus* [citado como *Zygodontomys lasiurus* (Lund, 1839); especie hospedadora tipo] y *Oligoryzomys nigripes* [citado como *Oryzomys nigripes* (Desmarest, 1819)]. Posteriormente, este autor reconoce a *Sigmodontomys*

alfari [citado como *Nectomys alfari*] como un nuevo hospedador para la especie mediante la observación de dos especímenes (Quentin, 1969). Aunque *Nectomys temchuki* presenta una distribución sintópica con *O. nigripes* en la provincia de Corrientes, es importante señalar que este último hospedador se encuentra parasitado por otra especie descrita recientemente, *S. kinsellai* Robles et Navone, 2007b (obs. pers.). Los especímenes de *Syphacia* procedentes de *Oligoryzomys nigripes*, así como estos hospedadores deberían ser estudiados nuevamente para corroborar sus identificaciones. Por otro lado, debido al poco material estudiado, se sugiere considerar a *Sigmodontomys alfari* como un hospedador dudoso de *S. alata*. De esta forma, *O. nigripes* y *S. alfari* tampoco fueron incluidos en el análisis.

En la Lámina 4.4.1 se provee una estructura taxonómica de las especies hospedadoras de Syphaciini consideradas. Se observa que cada especie parasita en general a un único hospedador o a hospedadores pertenecientes al mismo género.

En la Figura 4.4.2 A se encuentran los valores de S_{TD} de cada especie. El número máximo de hospedadores parasitados por las especies de Syphaciini es igual a 4.

La distribución de frecuencias indica que de las 17 especies analizadas, 10 parasitaron a un único hospedador, 3 se hallaron en 2 especies hospedadoras, 2 en 3 especies hospedadoras y otras 2 encontraron en 4 hospedadores (Fig. 4.4.3 A).

La diversidad taxonómica de los hospedadores muestra una alta frecuencia de $S_{TD}=0$ y 1, indicando que el grupo Syphaciini es altamente específico a nivel de especie-género (Fig. 4.4.3 B).

En este análisis han sido consideradas todas las especies de Trichuridae estudiadas en este trabajo y sus hospedadores.

En la Lámina 4.4.2 se provee una estructura taxonómica de las especies hospedadoras de *Trichuris*. Se observa que cada especie en general parasita a un único hospedador.

En la Figura 4.4.2 B se encuentran los valores de S_{TD} de cada especie. El número máximo de hospedadores parasitados por las especies de *Trichuris* estudiadas es igual a 3.

La distribución de frecuencias indica que de las 22 especies analizadas, 16 parasitaron un único hospedador, 5 se hallaron en 2 especies hospedadoras y sólo 1 en 3 especies hospedadoras (Fig. 4.4.4 A).

La diversidad taxonómica de los hospedadores muestra una alta frecuencia de $S_{TD}=0$, indicando también que el grupo Trichuridae es específico a nivel de especie-género (Fig. 4.4.4 B).

Por último se han considerado todas las especies de Capillariidae estudiadas en este trabajo y sus hospedadores.

En las Láminas 4.4.3–4.4.6 se proveen estructuras taxonómicas de las especies hospedadoras de cada género estudiado. En la Figura 4.4.2 C-F se encuentran los valores de S_{TD} de cada especie.

Las especies de *Liniscus* parasitan a más de un hospedador. El número máximo de especies hospedadoras parasitadas es igual a 6 (Fig. 4.4.2 C). La distribución de frecuencias indica que las 5 especies analizadas presentaron valores de S_{TD} diferentes entre 0-2.8 (Fig. 4.4.5 A, B).

Las especies de *Eucoleus* parasitan generalmente a un hospedador. El número máximo de especies hospedadoras parasitadas es igual a 6 (Fig. 4.4.2 D). La distribución de frecuencias indica que las 8 especies analizadas presentaron valores de S_{TD} diferentes entre 0-2.66 (Fig. 4.4.5 C, D).

Las especies de *Echinocoleus* y *Pseudocapillaria* parasitan generalmente a una especie hospedadora. El número máximo de especies hospedadoras parasitadas es igual a 3 y 2, respectivamente (Fig. 4.4.2 E, F). La distribución de frecuencias indica que las pocas especies analizadas presentaron valores de S_{TD} principalmente igual a 0 (Fig. 4.4.5 E-H).

DISCUSIÓN

La medida de la especificidad hospedatoria es de central importancia para el estudio de la ecología y evolución de los parásitos (Adamson y Caira, 1994; Poulin, 1998). El hallazgo de especies parásitas altamente específicas puede brindar información sobre los hospedadores, por lo cual es importante utilizar una medida apropiada para comparar diferentes especies parásitas.

Tres puntos importantes fueron considerados en este trabajo para obtener inequívocos patrones de especificidad hospedatoria (Poulin et al., 2006):

- una exacta definición operacional de especificidad hospedatoria
- un esfuerzo de muestreo considerable
- una correcta identificación de las especies hospedadoras y parásitas

Tradicionalmente el número de especies hospedadoras usadas por un parásito, o su rango de hospedadores, fue utilizado como una simple medida de la especificidad

(Lymbery, 1989). Sin embargo este índice es inapropiado, porque asume que todas las especies hospedadoras parasitadas son iguales.

Rohde (1980, 1993) desarrolló índices de especificidad basados sobre la prevalencia relativa y abundancia de los parásitos en sus diferentes hospedadores. Sin embargo, este índice no considera la identidad de los hospedadores y las relaciones entre estos.

En este sentido, algunas de las especies hospedadoras usadas por un parásito son cercanas filogenéticamente, mientras que otras presentan relaciones más distantes. De esta manera, la taxonomía y filogenia de las especies hospedadoras proporciona información sobre la especificidad hospedatoria. Los índices propuestos por Poulin y Moulliot (2003, 2005) proveen una nueva visión sobre la especificidad hospedatoria y tiene relevancia para estudios comparativos enfocados en la historia evolutiva de los parásitos.

En este estudio, el índice de especificidad de Poulin y Moulliot (2003) permitió calcular la especificidad hospedatoria para diferentes especies de las cuales no se conocen los datos ecológicos. Por otra parte, también se utilizó el índice de especificidad de Poulin y Moulliot (2005) que combina la información ecológica y filogenética.

Estos índices indican la distribución de una misma especie en un rango de hospedadores. Sin embargo, no pueden ser aplicados para conocer el rango jerárquico de hospedadores que parasita cada grupo. En este sentido, aunque los valores de S_{TD} mostraron alta especificidad en Syphaciini y Trichuridae, la diferencia entre estos grupos radica en la capacidad de dispersión y colonización de hospedadores pertenecientes a diferentes niveles taxonómicos. Si bien este estudio se ha acotado a los hospedadores americanos que se encuentran parasitados por cada grupo de nematodos, puede tomarse como modelo para observar el rango jerárquico de hospedadores explotados por cada uno. De esta forma, se observó la distribución que estos nematodos presentan entre sus hospedadores, y su potencial como posibles marcadores biológicos de un grupo particular de hospedadores.

Así, el rango más restringido se observa en el género *Syphacia*, que centra su distribución principalmente en los roedores cricétidos. El género *Trichuris* se encuentra distribuido en nueve familias dentro del orden Rodentia, elevando considerablemente el nivel jerárquico de hospedadores parasitados con respecto al grupo anterior.

En el caso de los Capillaridae, este estudio no representa la distribución real del grupo entre sus hospedadores, excepto para *Liniscus*. En este género, se han considerado todas las especies, por lo cual puede observarse que el rango de hospedadores parasitados alcanza el nivel de clase, dado que se halla tanto en roedores (Muridae y Cricetidae) como en insectívoros (Soricidae). Las especies de *Echinocoleus* y *Eucoleus* se encuentran en aves y

mamíferos, mientras que *Pseudocapillaria* parasita además peces y reptiles. Esto implica que el rango de especies hospedadoras supera el nivel de clase. De esta forma, la especificidad hospedatoria de este último grupo será muy difícil de evaluar, por lo menos hasta tener un mayor conocimiento de la sistemática del grupo, así como de sus hospedadores definitivos e intermediarios.

Los parásitos pueden presentar una amplia área de distribución, superando el rango de hospedadores presentes en un área. De esta forma, no siempre los registros de hallazgos de parásitos en distintos hospedadores derivan de muestreos exhaustivos (Wisnivesky, 2003).

Es interesante observar que los valores de S_{TD} obtenidos para las seis especies parásitas halladas en esta investigación son mayores a los S_{TD} registrados para las restantes especies consideradas dentro *Syphacia* y *Trichuris* ($S_{TD}=0$, un hospedador). Probablemente esto se debe a que la mayoría de las especies fueron descritas como resultado de estudios realizados en áreas acotadas y sobre pocas especies hospedadoras. En contraste, en esta investigación se consideraron la mayoría de los diferentes ambientes presentes en el área de estudio y el número de especies hospedadoras que se encuentran en éstos. En este sentido, se tomaron en cuenta 41 localidades, 7 provincias y 7 ecoregiones y se capturaron 825 roedores akodontinos pertenecientes a 13 especies hospedadoras de los cuales se colectaron más de 3600 nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae. Asimismo, se estudiaron paralelamente los nematodos de las especies de roedores sigmodontinos simpátricas pertenecientes a otras tribus (N=97). Debido a que en cada área varía el número y tipo de hospedador presente, es importante realizar muestreos considerando diferentes localidades ocupadas por distintos ensambles de potenciales hospedadores, con el fin de observar la real distribución de las especies parásitas.

Si bien es poco probable que el rango de hospedadores sea ampliado considerablemente, es posible que los valores de S_{TD} para cada especie parásita cambien luego que estudios más profundos impliquen la prospección de un mayor número de especies hospedadoras en un área dada.

Por último, los errores en la identificación taxonómica de las especies parásitas y hospedadoras pueden introducir sesgos en la estimación de la especificidad (Wisnivesky, 2003). En este sentido, se encuentran en progreso diferentes estudios relacionados con la revalidación y sinonimia de no pocas especies de roedores. El resultado de S_{TD}^* obtenido

para *S. alata* debería tomarse como provisorio, debido a que puede modificarse próximamente con la finalización y publicación de estudios que sugieren que *N. temchuki* y *N. benefactus* posiblemente sean sinónimos junior de *N. lasiurus* (D'Elía et al., en prensa).

Además, los grupos de nematodos estudiados presentan una problemática taxonómica particular. Es probable que la diversidad de *Trichuris* este sobre-estimada como consecuencia de la plasticidad fenotípica que resulta de la inducción que cada hospedador ejerce, mientras que en los nematodos Syphaciini probablemente este sub-estimada dado que es factible la presencia de especies crípticas (diferentes especies reconocidas como una misma y albergada por diferentes hospedadores). A partir de las muestras de Syphaciini obtenidas en esta investigación se comenzó la realización de estudios moleculares, que permitirán dilucidar estos aspectos en un futuro cercano.

Aunque los resultados obtenidos están sujetos a cambios en la medida que se obtenga nueva y mayor información de los parásitos y sus hospedadores, el presente estudio constituye un sustancial aporte al conocimiento de la especificidad de los nematodos estudiados, debido a que provee una exacta correspondencia entre estos y la identificación de sus hospedadores. Asimismo, se cuenta con datos precisos de hospedadores y localidades de procedencia, que permitirán futuros estudios sobre barreras ecológicas y geográficas y su implicancia en la especificidad hospedatoria.

El presente estudio sobre especificidad hospedatoria constituye el primero realizado sobre nematodos de la Argentina.

Tabla 4.4.1. Índice S_{TD}^* para cada especie parásita hallada en más de un hospedador

		Par de especies hospedadoras	ω	$P_i P_j$	$[\omega (p_i p_j)]$	S_{TD}^*
Syphaciini	<i>S. carlitosi</i>	<i>A. azarae</i> - <i>A. montensis</i>	1	0,06	0,06	
		<i>A. montensis</i> - <i>A. philipmyersi</i>	1	0,089	0,089	
		<i>A. philipmyersi</i> - <i>A. azarae</i>	1	0,079	0,079	
		total		0,228	0,228	1
	<i>S. alata</i>	<i>N. temchuki</i> - <i>N. benefactus</i>	1	0,23	0,23	
		<i>N. benefactus</i> - <i>T. nigrita</i>	2	0,2	0,4	
		<i>T. nigrita</i> - <i>N. temchuki</i>	2	0,184	0,368	
		total		0,614	0,998	1,63
	<i>C. boliviensis</i>	<i>O. rufus</i> - <i>O. paramensis</i>	1	0,125	0,125	
		<i>O. paramensis</i> - <i>O. inca</i>	1	0,08	0,08	
		<i>O. inca</i> - <i>O. rufus</i>	1	0,165	0,165	
		total		0,37	0,37	1
Trichuridae	<i>T. laevitestis</i>	<i>A. azarae</i> - <i>N. benefactus</i>	2	0,003	0,006	
		<i>N. benefactus</i> - <i>S. aquaticus</i>	2	0,009	0,018	
		<i>S. aquaticus</i> - <i>A. azarae</i>	2	0,005	0,01	
		total		0,017	0,034	2
	<i>Trichuris</i> n. sp.	<i>A. montensis</i> - <i>T. nigrita</i>	2	0,171	0,342	
	total		0,171	0,342	2	
Capillaridae	<i>L. diazae</i>	<i>A. azarae</i> - <i>O. rufus</i>	2	0,023	0,047	
		total		0,023	0,047	2,04

Figura 4.4.1. Índice de especificidad hospedatoria S_{TD}^* (Poulin y Mouillot, 2005) calculado para las especies del presente estudio.

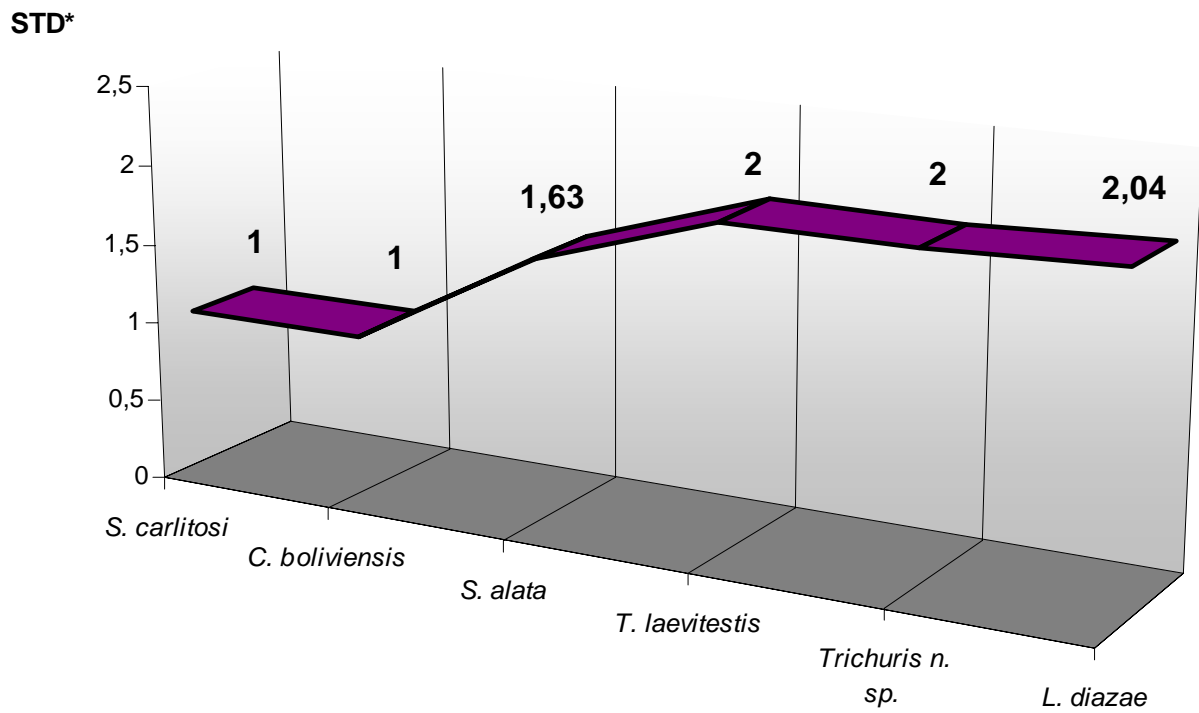
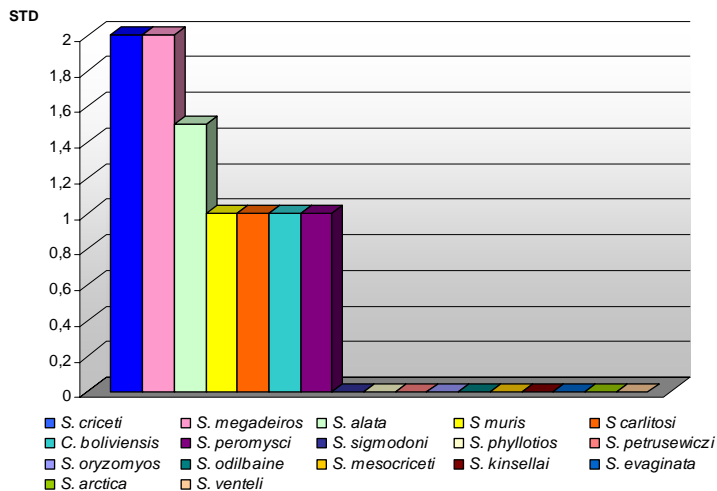
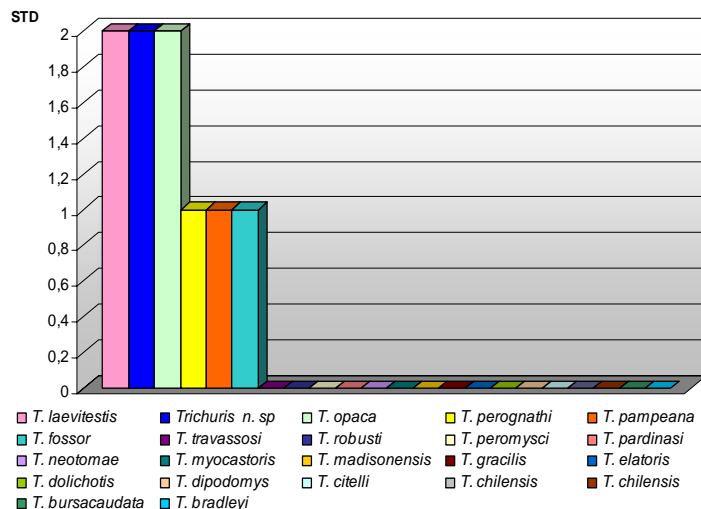


Figura 4.4.2. Valores de STD de cada especie parásita.

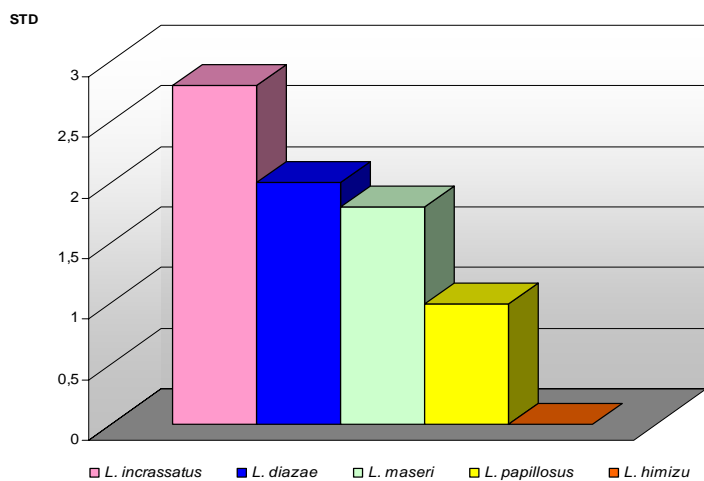
A. Syphaciini: Géneros *Syphacia* y *Caroloxuyuris*



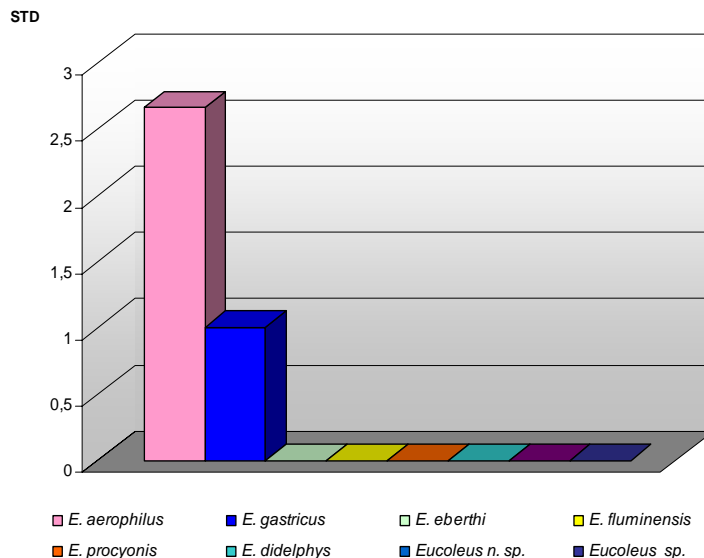
B. Trichuridae: Género *Trichuris*



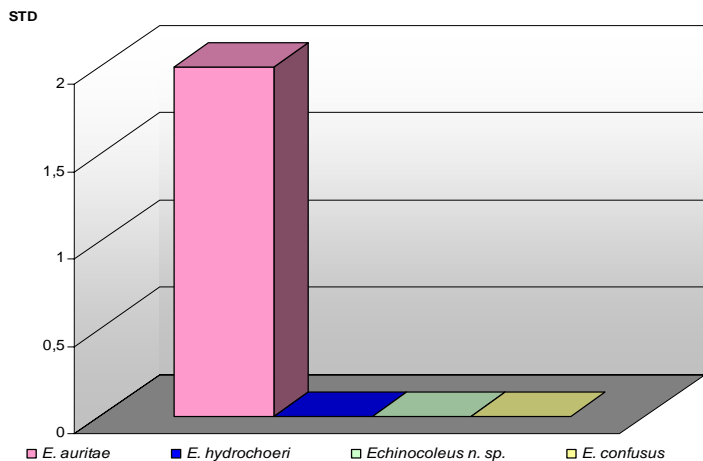
C. Capillariidae: Género *Liniscus*



D. Capillariidae: Género *Eucoleus*



E. Capillariidae: Género *Echinocoleus*



F. Capillariidae: Género *Pseudocapillaria*

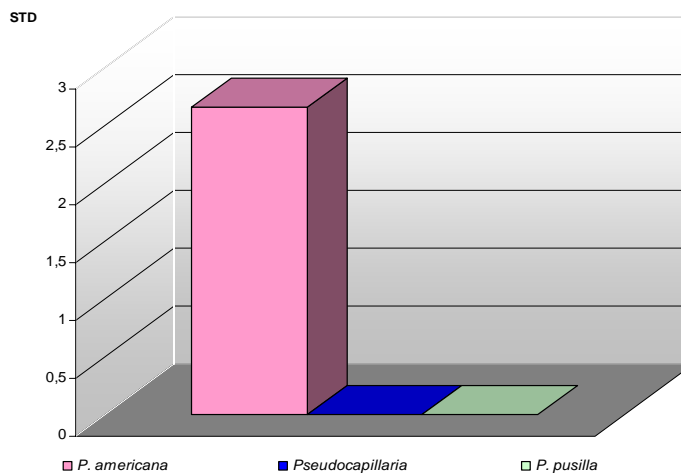


Figura 4.4.3. Distribución de frecuencias del número de especies y diversidad taxonómica (S_{TD}) de los hospedadores de Syphaciini.

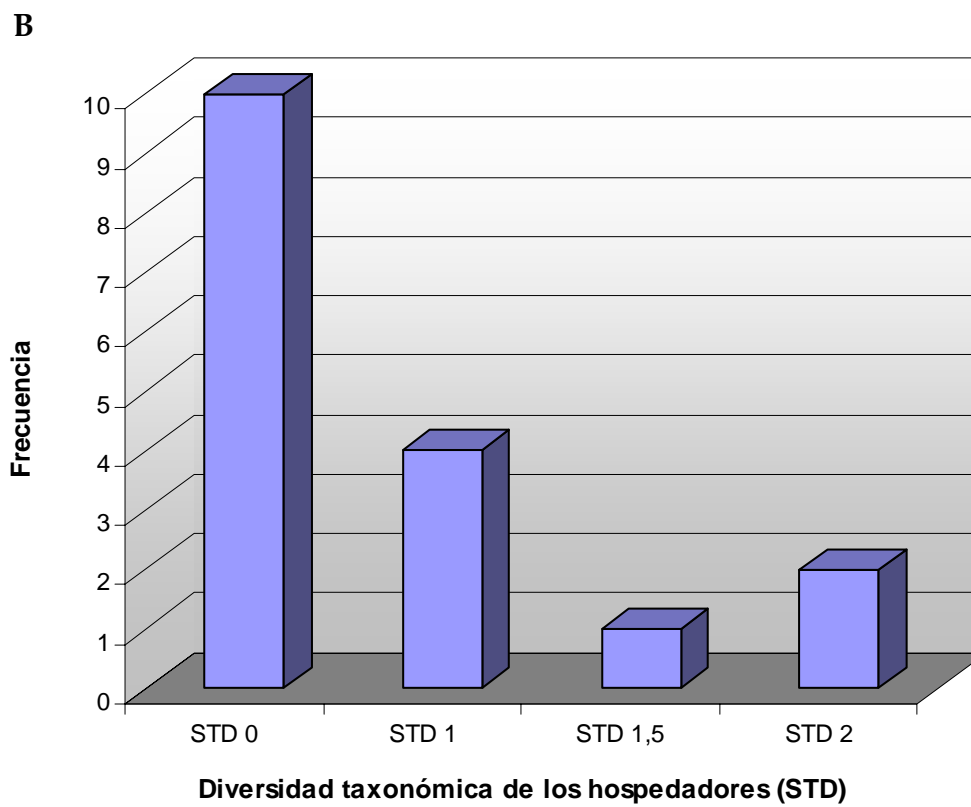
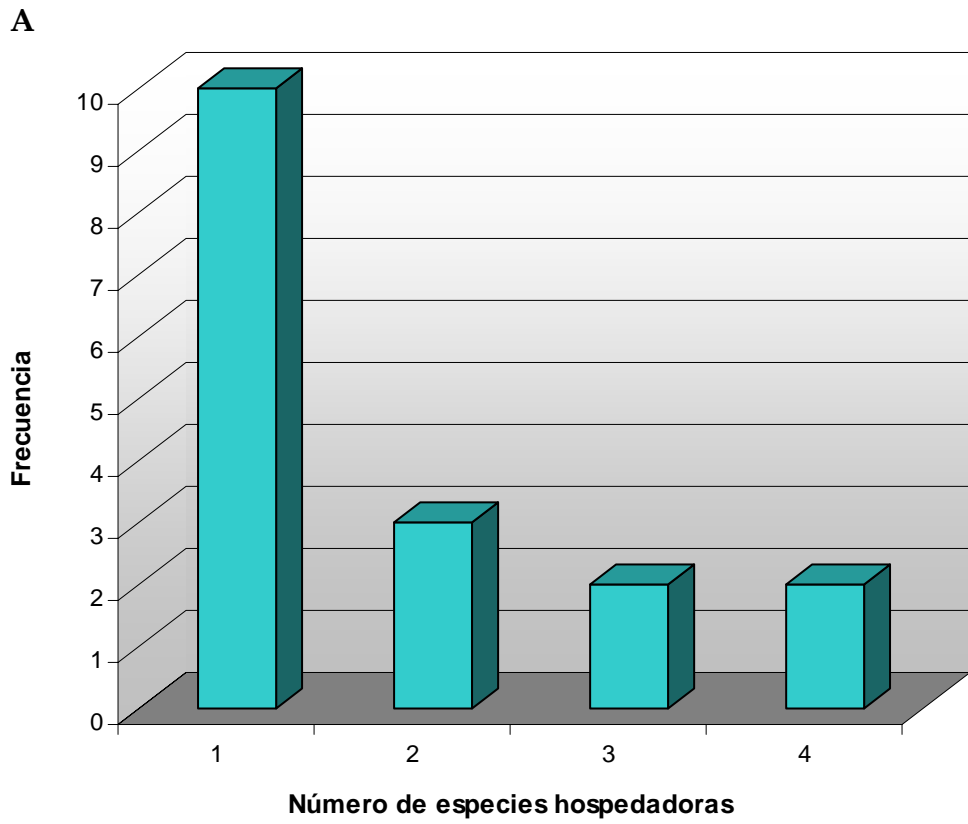


Figura 4.4.4. Distribución de frecuencias del número de especies y diversidad taxonómica (S_{TD}) de los hospedadores de *Trichuris*.

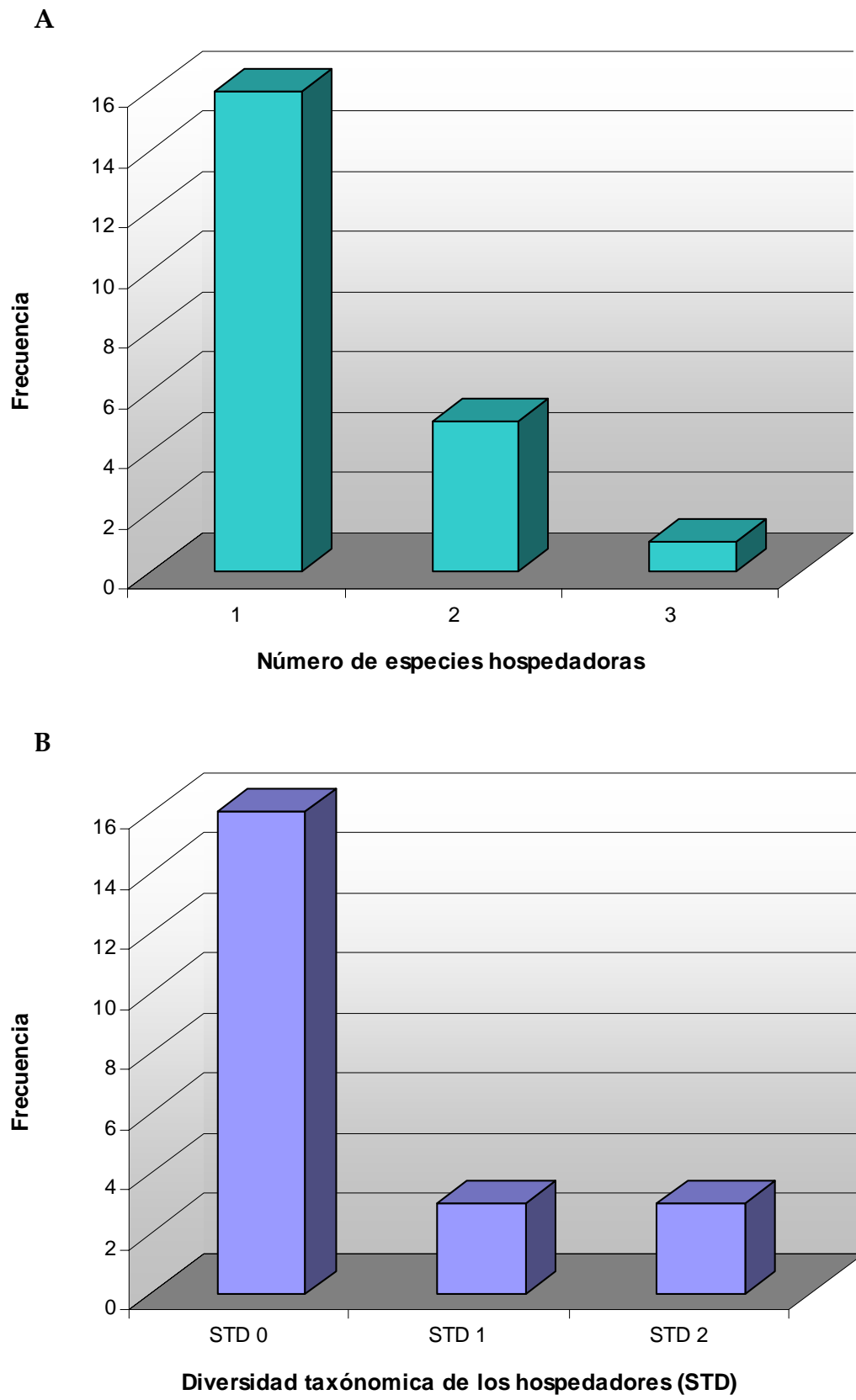
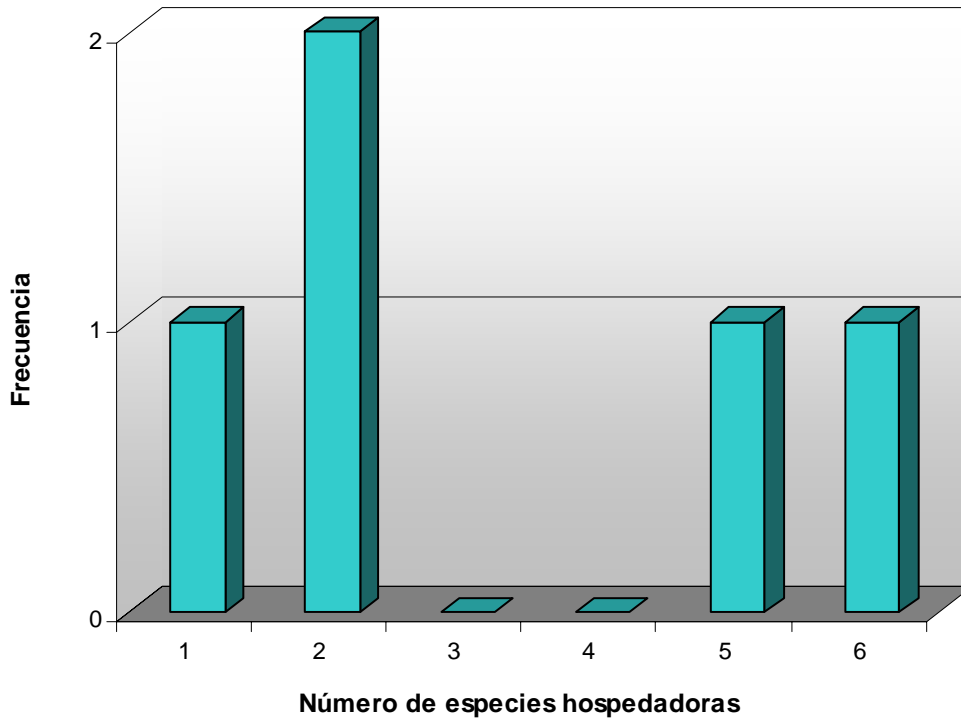


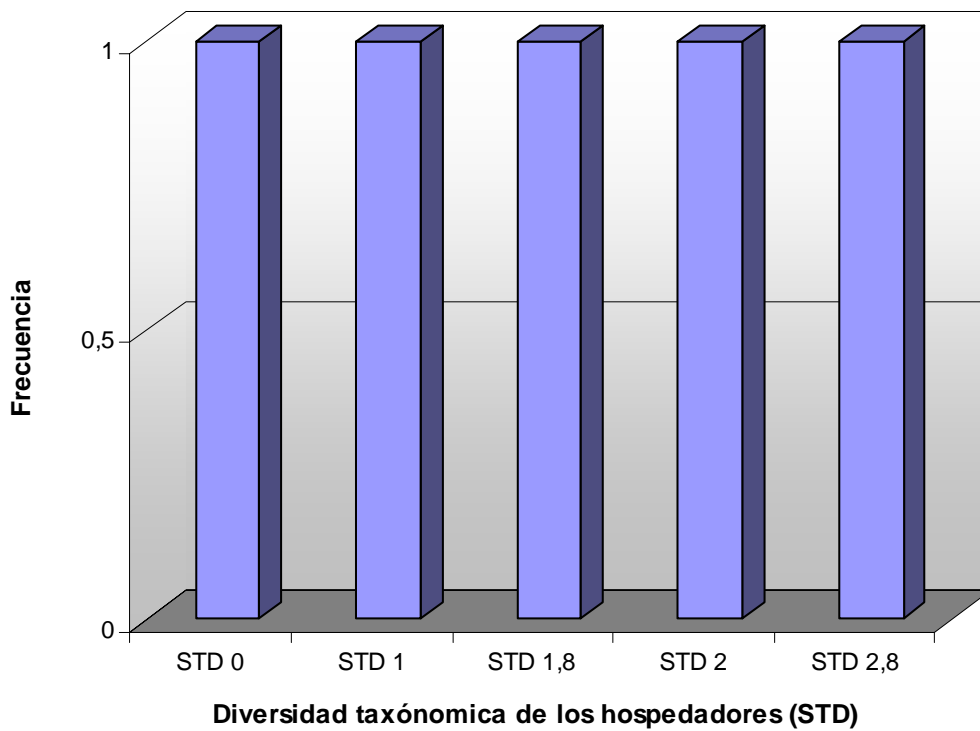
Figura 4.4.5. Distribución de frecuencias del número de especies y diversidad taxonómica (STD) de los hospedadores de cada género de Capillariidae.

Género *Liniscus*:

A

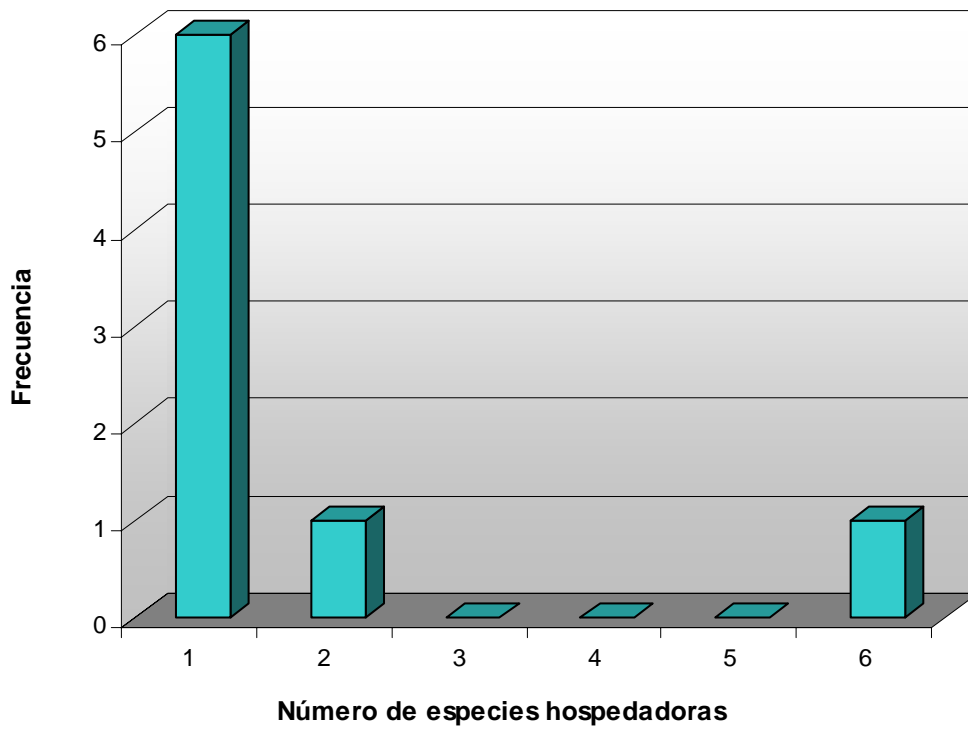


B

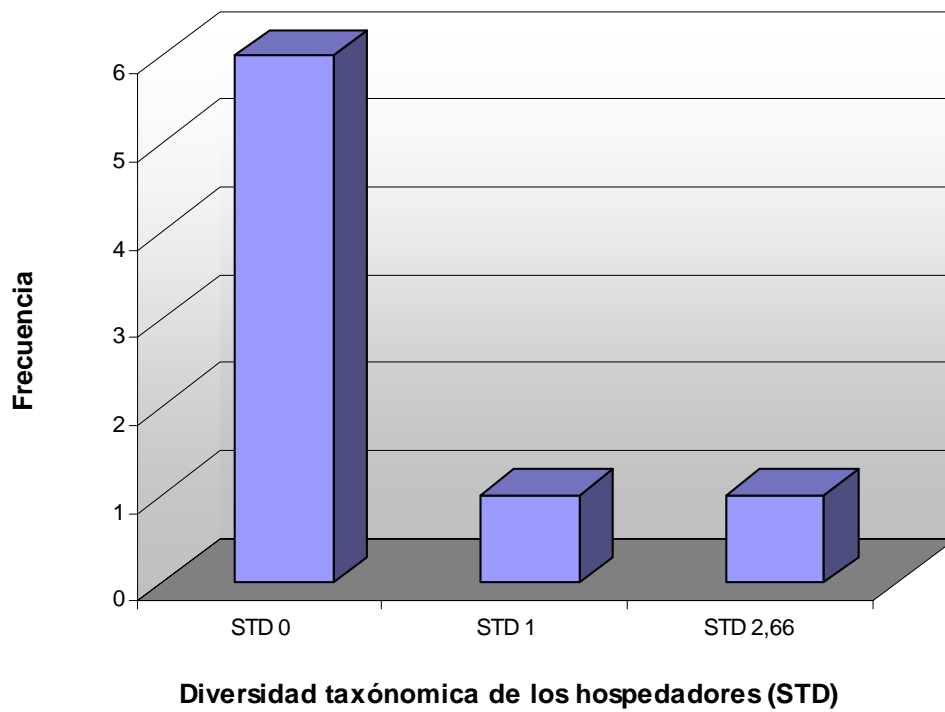


Género *Eucoleus*:

C

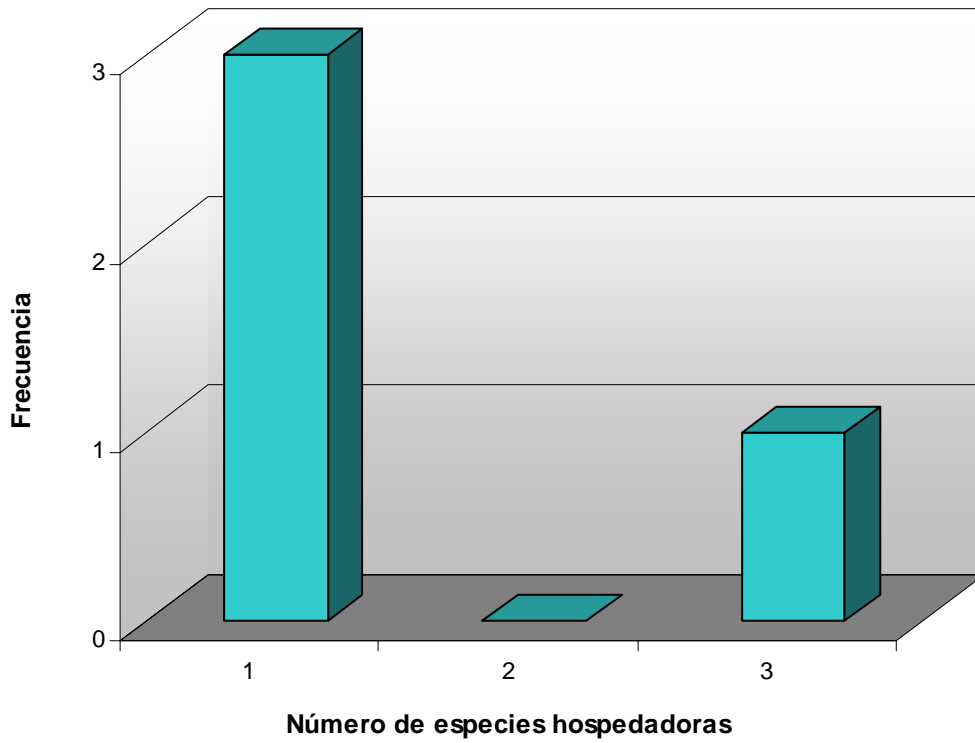


D

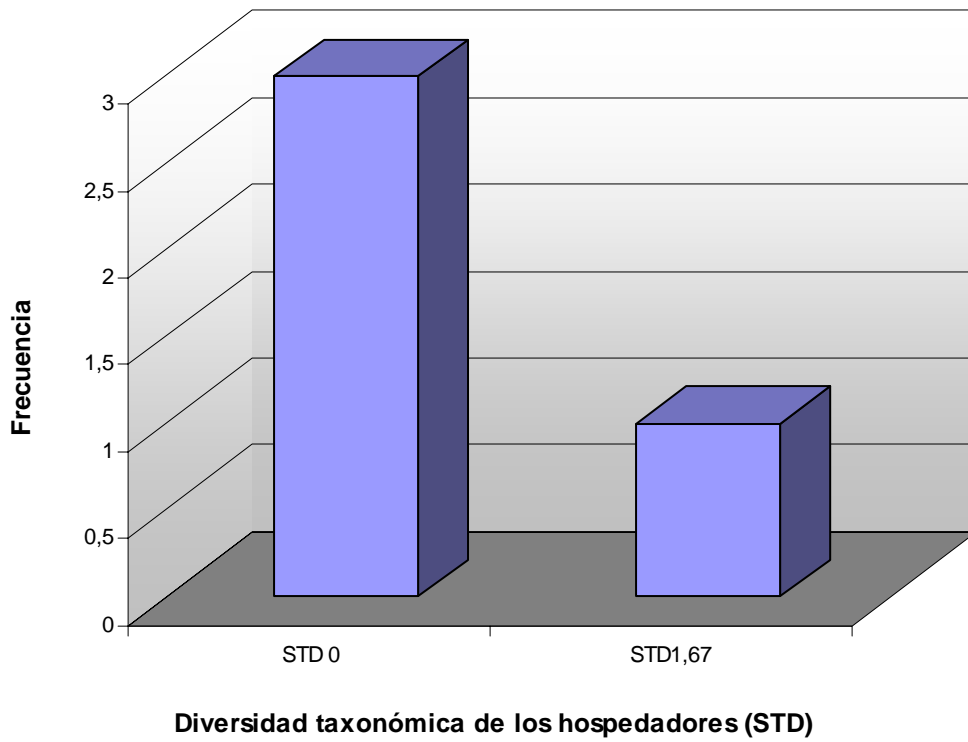


Género *Echinocoleus*:

E

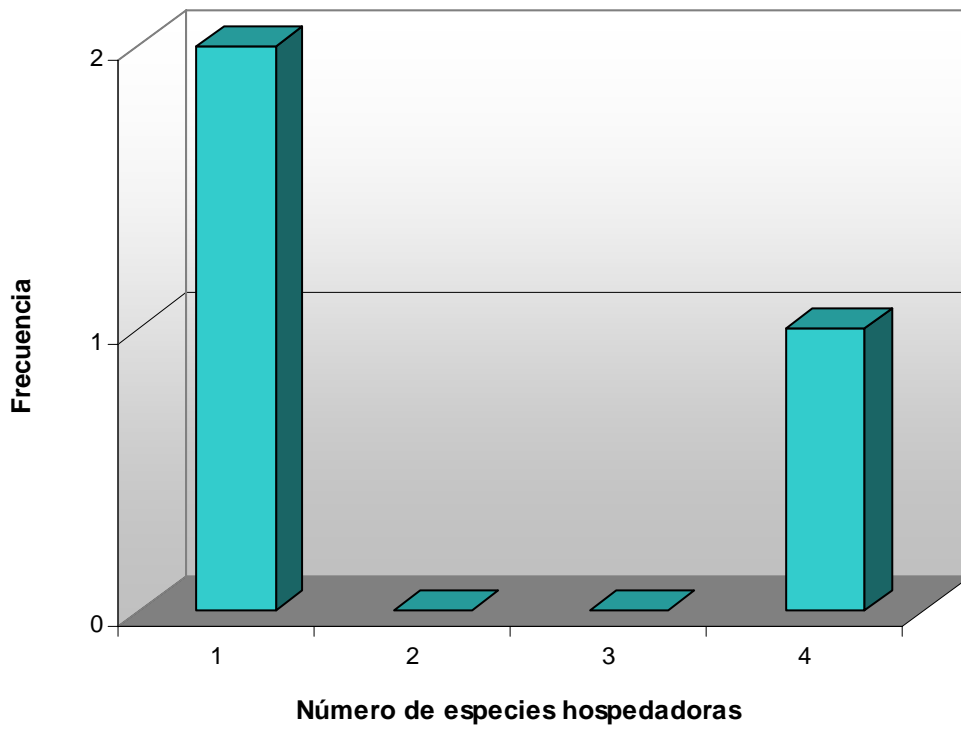


F

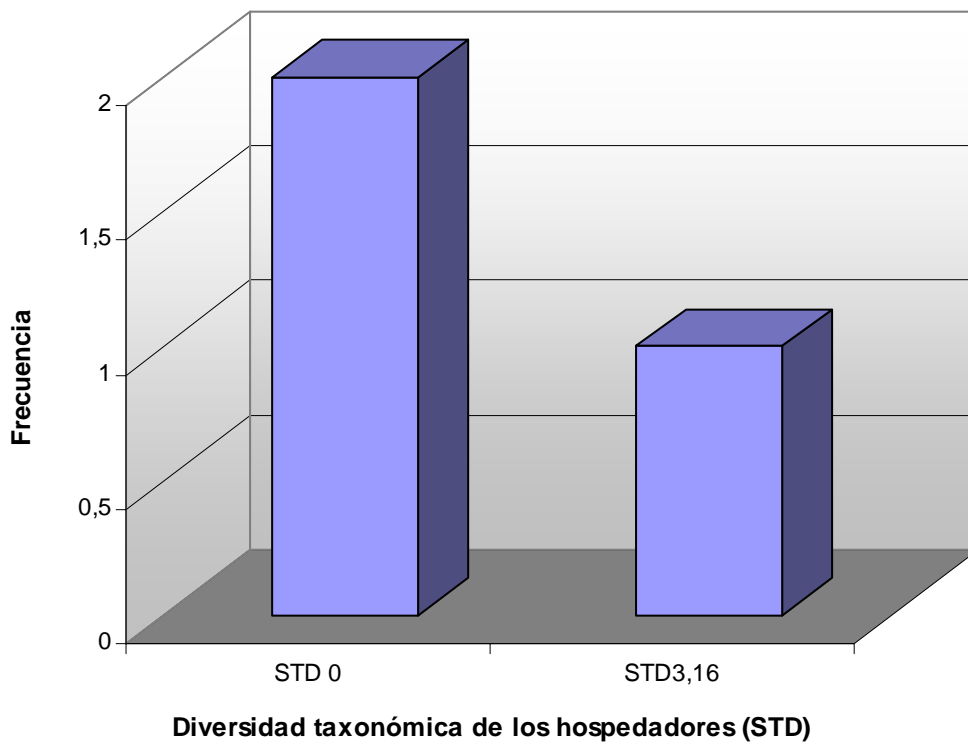


Género *Pseudocapillaria*:

G



H



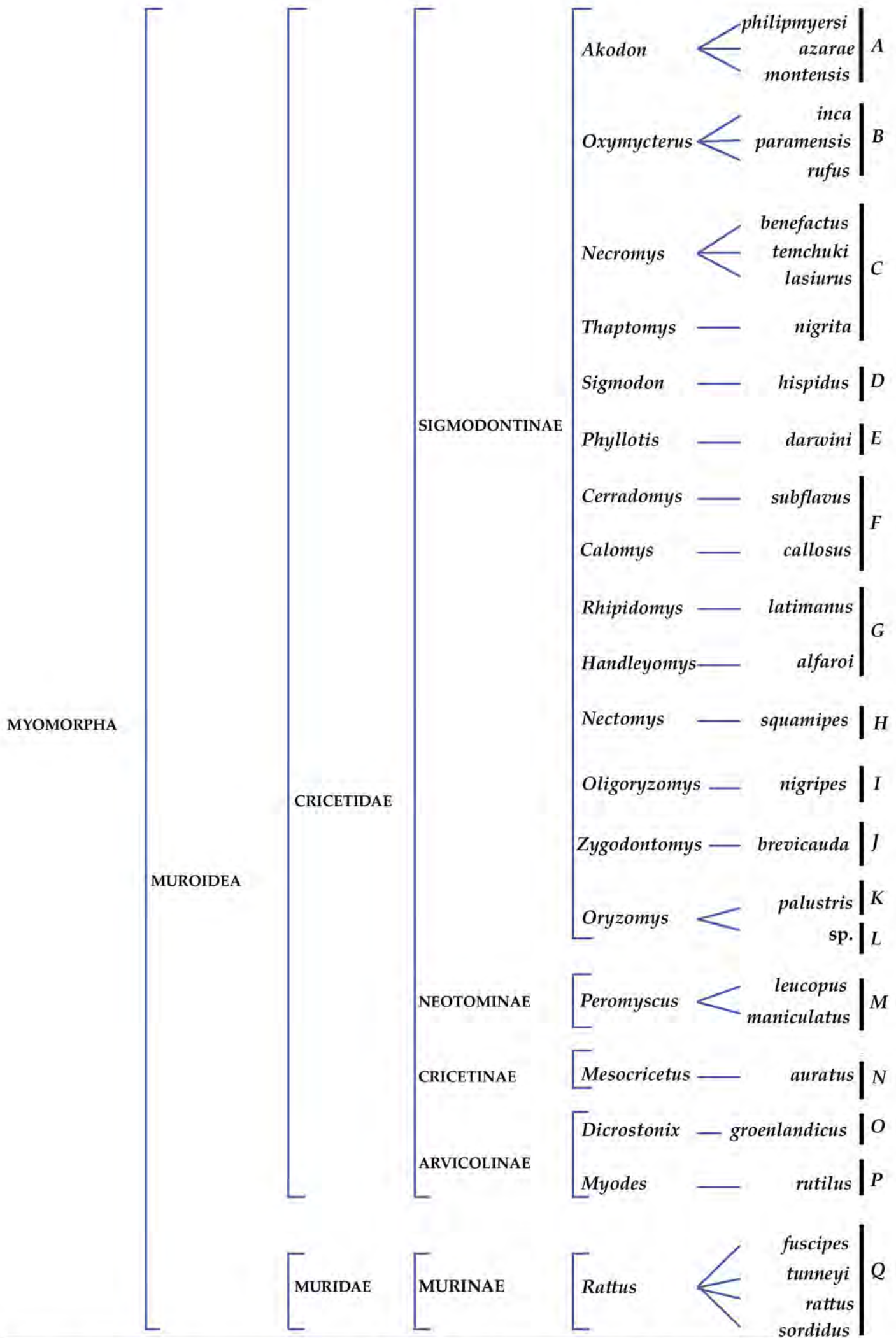


Lámina 4.4.1. Estructura taxonómica de las especies hospedadoras de Syphaciini. Ver referencia de especies (A-Q) de Syphaciini en cuadro siguiente.

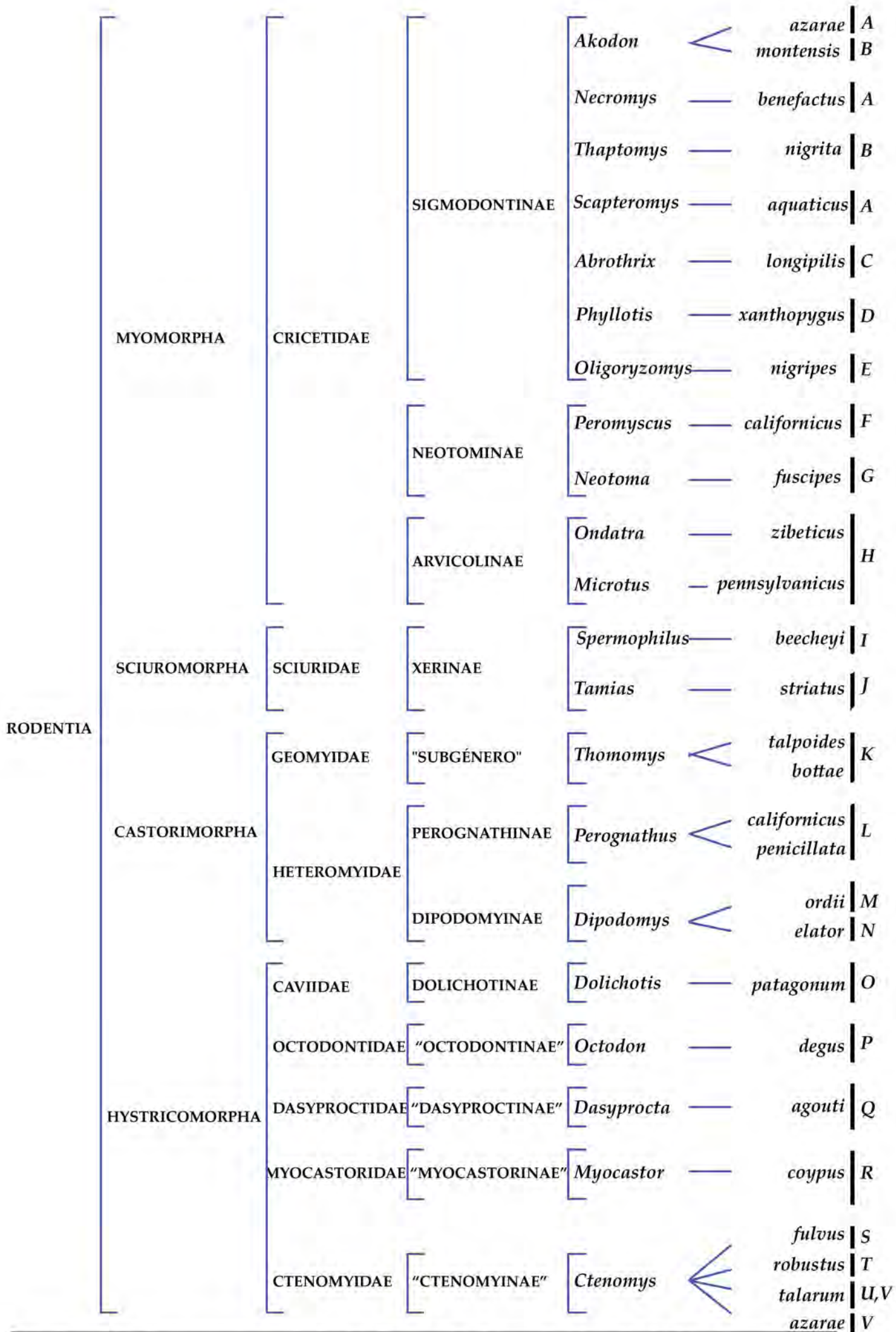


Lámina 4.4.2. Estructura taxonómica de las especies hospedadoras de *Trichuris*
 Ver referencia de especies (A-V) de *Trichuris* en cuadro siguiente.

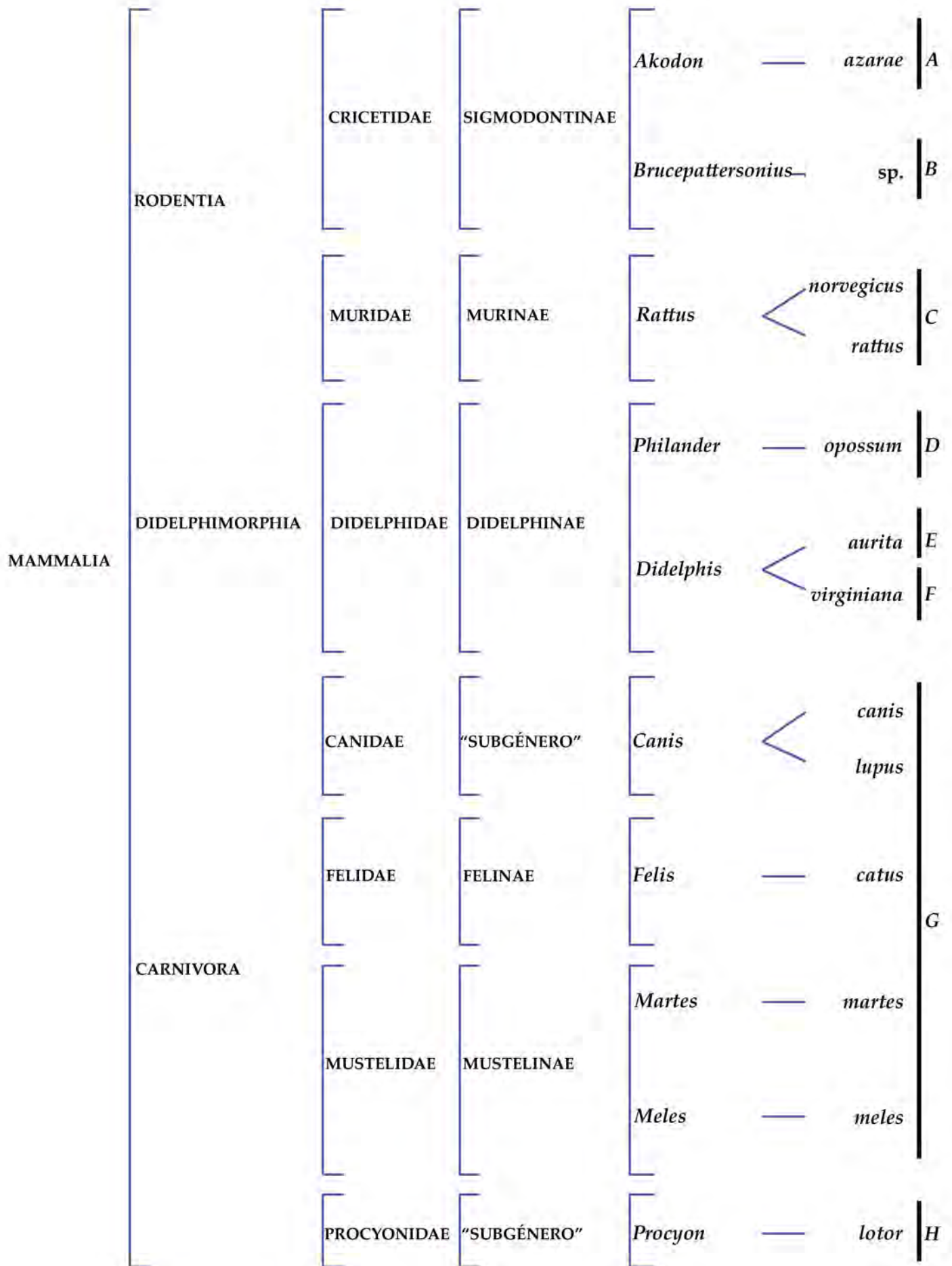


Lámina 4.4.4. Estructura taxonómica de las especies hospedadoras de *Eucoleus*.
Ver referencia de especies (A-H) de *Eucoleus* en cuadro siguiente.

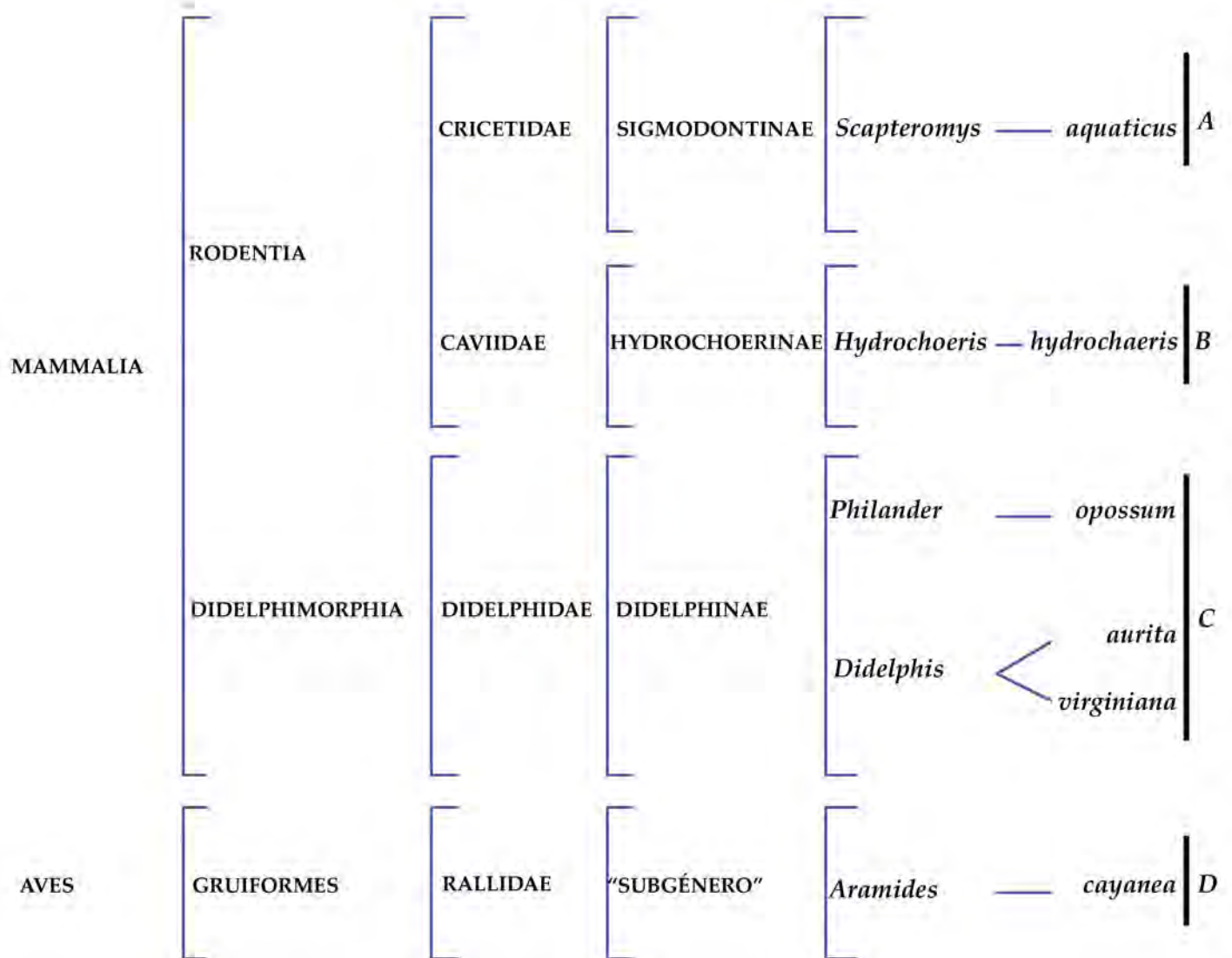


Lámina 4.4.5 Estructura taxonómica de las especies hospedadoras de *Echinocoleus*
 Ver referencia de especies (A-D) de *Echinocoleus* en cuadro siguiente.

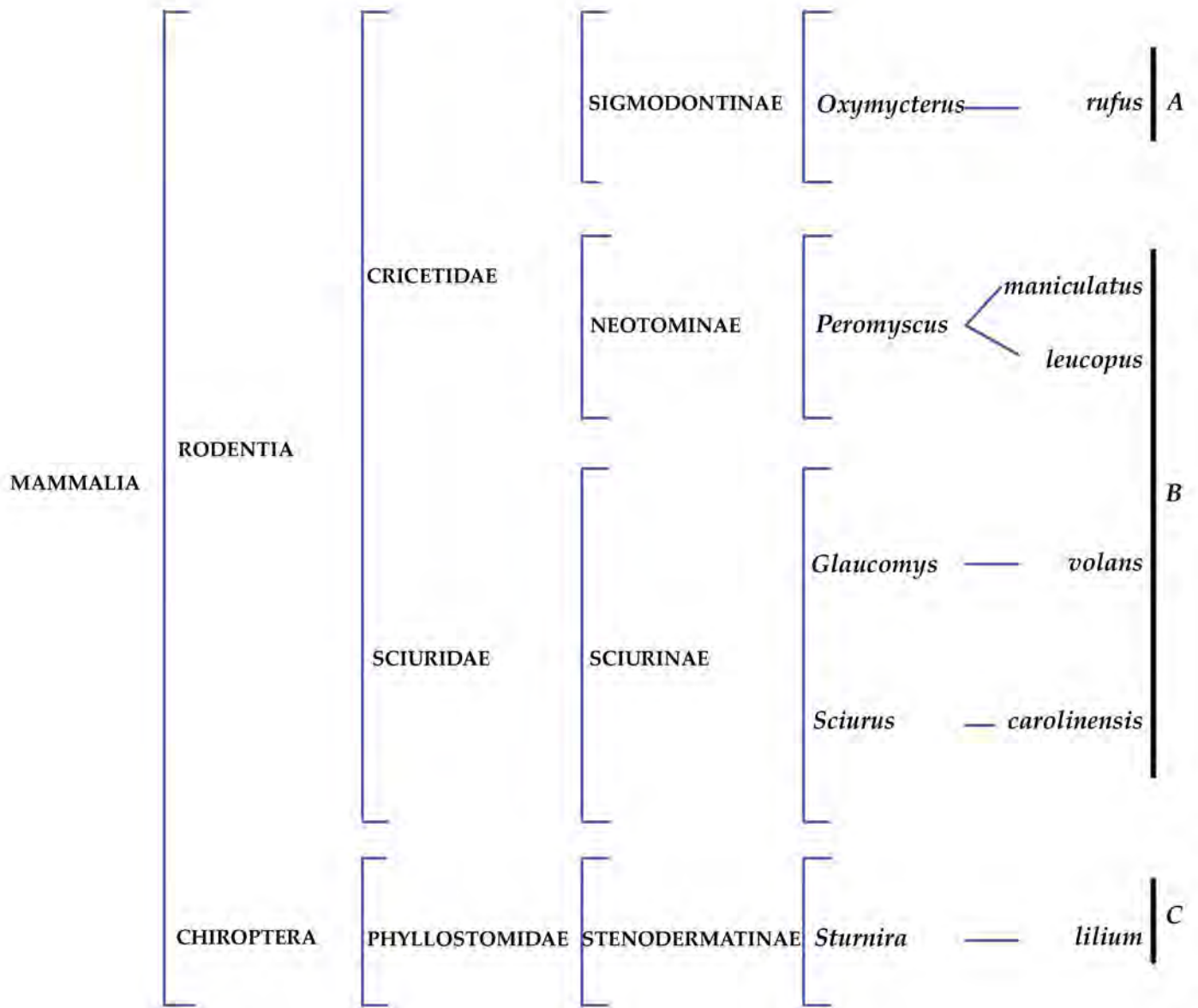


Lámina 4.4.6 Estructura taxonómica de las especies hospedadoras de *Pseudocapillaria*
 Ver referencia de especies (A-C) de *Pseudocapillaria* en cuadro siguiente.

Cuadro con referencias de láminas 4.4.1-4.4.6: Especies parásitas mencionadas en las láminas

SYPHACIINI 4.4.1

A	<i>S. carlitosi</i>
B	<i>C. boliviensis</i>
C	<i>S. alata</i>
D	<i>S. sigmodoni</i>
E	<i>S. phyllotios</i>
F	<i>S. criceti</i>
G	<i>S. megadeiros</i>
H	<i>S. venteli</i>
I	<i>S. kinsellai</i>
J	<i>S. odilbaine</i>
K	<i>S. oryzomyos</i>
L	<i>S. evaginata</i>
M	<i>S. peromysci</i>
N	<i>S. mesocriceti</i>
O	<i>S. arctica</i>
P	<i>S. petrusewiczii</i>
Q	<i>S. muris</i>

TRICHURIS 4.4.2

A	<i>T. laevitestis</i>
B	<i>Trichuris</i> n. sp.
C	<i>T. chilensis</i>
D	<i>T. padinasi</i>
E	<i>T. travassosi</i>
F	<i>T. peromysci</i>
G	<i>T. neotomae</i>
H	<i>T. opaca</i>
I	<i>T. citelli</i>
J	<i>T. madisonensis</i>
K	<i>T. fossor</i>
L	<i>T. perognathi</i>
M	<i>T. dipodomys</i>
N	<i>T. elatoris</i>
O	<i>T. dolichotis</i>
P	<i>T. bradleyi</i>
Q	<i>T. gracilis</i>
R	<i>T. myocastoris</i>
S	<i>T. fulvi</i>
T	<i>T. robusti</i>
U	<i>T. bursacaudata</i>
V	<i>T. pampeana</i>

LINISCUS 4.4.3

A	<i>L. diazae</i>
B	<i>L. papillosus</i>
C	<i>L. incrassatus</i>
D	<i>L. maseri</i>
E	<i>L. himizu</i>

EUCOLEUS 4.4.4

A	<i>Eucoleus</i> sp.
B	<i>Eucoleus</i> n. sp.
C	<i>E. gastricus</i>
D	<i>E. eberthi</i>
E	<i>E. fluminensis</i>
F	<i>E. didelphys</i>
G	<i>E. aerophilus</i>
H	<i>E. procyonis</i>

ECHINOCOLEUS 4.4.5

A	<i>Echinocoleus</i> n. sp.
B	<i>E. hydrochoeri</i>
C	<i>E. auritae</i>
D	<i>E. confusus</i>

PSEUDOCAPILLARIA 4.4.6

A	<i>Pseudocapillaria</i> n. sp.
B	<i>P. americana</i>
C	<i>P. pusilla</i>

4.5 DISTRIBUCIÓN DE LOS NEMATODES SYPHACIINI, TRICHURIDAE Y CAPILLARIIDAE EN LOS ROEDORES DE LA TRIBU AKODONTINI

Aunque este estudio no aporta a las relaciones filogenéticas de los nematodos estudiados, se analiza la distribución de los nematodos en la filogenia de los roedores Akodontini disponible, mediante la información del contexto ecológico y de la especificidad hospedatoria (D'Elía, 2003b; Pardiñas et al., 2003, Jayat et al., enviado) (Anexo 6).

En las Láminas 4.5.1-4.5.3 se observa la distribución de las 10 especies de nematodos halladas sobre la filogenia de los hospedadores (D'Elía, 2003b).

Algunas de las especies presentes en la filogenia de los Akodontini no fueron capturadas en este estudio (e.g. *Blarinomys breviceps*, *Kunsia* spp.), otras están muy poco representadas en la muestra (e.g. *Deltamys kempi*, "*Akodon*" *serrensis*, *Bibimys chacoensis*, *Brucepattersonius* spp.) y otras no tienen distribución en la Argentina (e.g. *Juscelinomys* spp., *Lenoxus apicalis*, *Thalpomys* spp.).

Syphacia carlitosi se encuentra en *Akodon montensis*, *A. azarae* y *A. philipmyersi*, reflejándose su especificidad a nivel genérico. *Syphacia alata* se ha encontrado distribuida en especies pertenecientes a los géneros *Necromys* y *Thaptomys*, sin embargo puede observarse que ambos se encuentran en el mismo clado (Lámina 4.5.1). De esta forma, estas dos especies de *Syphacia* encuentran una correspondencia con cada uno de los clados más inclusivos dentro de la división *Akodon* (Lámina 4.5.1). *Caroloxymyris boliviensis* parasita a *Oxymycterus rufus*, *O. paramensis* y *O. misionalis* los cuales se encuentran en un clado que se corresponde con la división *Oxymycterus*.

En las divisiones *Blarinomys* y *Scapteromys* los nematodos Syphaciini estarían ausentes (basado en especímenes de *Brucepattersonius* y *Scapteromys*) (Lámina 4.5.1).

Los nematodos Trichuridae y Capillariidae no encuentran una correspondencia con cada clado o división dentro de la tribu Akodontini (Lámina 4.5.2, 4.5.3).

La distribución hospedatoria de las dos especies de *Trichuris* reflejan los resultados obtenidos en las secciones previas. De esta forma, *Trichuris* n. sp. se encuentra distribuida en *Akodon montensis* y *Thaptomys nigrita* ubicadas en cada uno de los dos clados más inclusivos que conforman la división *Akodon*. Mientras que *T. laevitesticis* se encuentra en los mismos clados de la división *Akodon* y en otro clado que se corresponde con la división *Scapteromys* (Lámina 4.5.2).

En las divisiones *Oxymycterus* y *Blarinomys* los nematodos *Trichuris* estarían ausentes (basado en especímenes de *Oxymycterus* y *Brucepattersonius* sp.) (Lámina 4.5.2).

Debido a que algunas especies de Capillariidae se encuentran en una sola especie hospedadora no puede evaluarse una posible correspondencia con los clados o divisiones de la tribu Akodontini. *Liniscus diazae* es la única especie que parasita a 2 hospedadores, *Akodon azarae* y *Oxymycterus rufus*, los cuales se ubican en las divisiones *Akodon* y *Oxymycterus*, respectivamente (Lámina 4.5.3).

DISCUSIÓN

Los altos niveles de especificidad hospedatoria y los niveles medios-altos de P e IM muestran indicios de una posible co-especiación entre las especies de Syphaciini y el género hospedador parasitado. En esta instancia puede sugerirse un retraso en la especiación de Syphaciini con respecto a la especiación de sus hospedadores.

Los géneros de la división *Akodon* son muy similares morfológicamente y alternativamente han sido considerados como sinónimos, subgéneros de *Akodon* o géneros plenos, dependiendo del peso relativo otorgado a los diferentes caracteres y del paradigma clasificatorio imperante en cada momento (e.g., Ellerman, 1941; Cabrera, 1961; Reig, 1987; Hershkovitz, 1990, 1998). Paralelamente, en las especies de *Syphacia* parásitas de estos hospedadores las diferencias morfológicas son escasas. Sin embargo, hasta el momento no se cuenta con otra información (e.g. molecular) que permita poner a prueba una hipótesis taxonómica alternativa a la aquí planteada.

Syphacia carlitosi se encontró únicamente en especies del género *Akodon*. Sin embargo, considerando la filogenia de los hospedadores, los resultados de especificidad de esta especie podrían alterarse luego del estudio de un mayor número de ejemplares de *Deltamys kempi* y su posible infección. Por otro lado, también es importante considerar que la baja captura de ejemplares de *Deltamys*, refleja su aparente baja densidad en el área. De esta forma, debe contemplarse la posibilidad de que el número de hospedadores disponibles en el área sea más bajo que el requerido por el parásito para establecerse en la población hospedadora. Asimismo, la ausencia de nematodos Syphaciini en los ejemplares estudiados podrían indicar que *D. kempi* no es un hospedador adecuado de *S. carlitosi*.

De todas las especies de muroideos consideradas en el estudio de los Syphaciini, el género *Oxymycterus* es el único que presenta una especie perteneciente a un género diferente de *Syphacia* (*Caroloxymycterus boliviensis*-género monotípico). Si bien la ubicación de *Oxymycterus* ha fluctuado a nivel tribal, su establecimiento entre los sigmodontinos no fue puesto en

duda. Entonces, es factible que esta distribución responda a un cambio de hospedador (*host switching*) anterior a la diversificación del género *Oxymycterus*. En este caso, debe asumirse la posibilidad de una superioridad competitiva de la especie de *Caroloxymycterus* respecto a la de *Syphacia* o la existencia de un nicho disponible, ya sea por una previa extinción o por otras causas.

Hasta el momento, se conoce una única especie, *Syphacia darwini*, parásita de *Melomys cervinipes* Gould, 1852 (Murinae), que podría ser reubicada en el género *Caroloxymycterus*. De corroborarse esta presunción, puede considerarse un posible cambio de hospedador y posterior especiación (*switch with speciation*). Sin embargo, para que esto ocurra ambas especies hospedadoras o sus ancestros comunes deberían haber sido sintópicos y/o simpátricos.

Es evidente que el ingreso de los Syphaciini a los roedores es a nivel del orden Rodentia. Esta investigación muestra a los sigmodontinos como hospedadores habituales de las especies de *Syphacia*. El estudio particular de los roedores Akodontini muestra los eventos evolutivos que pueden encontrarse entre los roedores sigmodontinos y los nematodos Syphaciini. Este análisis a pequeña escala permite sugerir la presencia de eventos de co-especiación y cambios de hospedador, así como también la ausencia de estos nematodos en algunos clados.

Como resultado de una competencia interespecífica, una de las especies puede disminuir su abundancia hasta que la dificultad de establecerse en su hospedador se convierta en una barrera. De esta forma, ese linaje no presenta al parásito traduciéndose como una extinción. En este sentido, puede observarse la ausencia de Syphaciini en *Scapteromys*, lo cual previamente se relacionó con la presencia de otro nematode (*Nematomystes* spp.) que ocupa su mismo nicho. Por otra parte, también puede sugerirse que estos nematodos se diversificaron en el resto de los linajes pero no en el de *Scapteromys* y *Blarinomys*, reflejando un posible evento de "missing the boat".

Las especies de *Trichuris* se encuentran presentes en clados distantes y cercanos. Debido a que *Trichuris laevitestis* y *Trichuris* n. sp. se encuentran alternadas en su distribución sobre la filogenia de los hospedadores akodontinos, la presunción más factible podría ser un cambio de hospedador incompleto (*partial switch*), favorecido principalmente por su distribución simpátrica.

La misma explicación puede ser sugerida para la distribución observada de *Liniscus diazae* en sus hospedadores.

En resumen, considerando la asociación parásito-hospedador, se observa que la alta especificidad hospedatoria está directamente relacionada con aquellos parásitos que presentan una limitada habilidad de dispersión, ciclos de vida directos, contagio a nivel familiar y altas abundancias y prevalencias, beneficiando finalmente a los procesos de co-especiación (Nieberding y Morand, 2006); mientras que un mayor grado de supervivencia en el ambiente, la alta dispersión y la habilidad de colonización de los parásitos favorece los cambios de hospedador, cuyo éxito también se relaciona con el comportamiento de los hospedadores y con la complejidad estructural del hábitat (Poulin et al., 2006).

Por lo expuesto, puede proponerse que los nematodos del género *Syphacia* serían de utilidad como marcadores taxonómicos de la historia evolutiva de los roedores Akodontini, y que los *Trichuris* podrían serlo en menor medida. Mientras que puede predecirse que la distribución de los Capillariidae entre sus hospedadores no refleja relaciones entre sus hospedadores.

Finalmente, debe entenderse que lo referido previamente constituye un punto de partida para el apasionante –y no menos arduo– análisis de los procesos co-evolutivos. En la medida que se obtengan filogenias de los parásitos estudiados y se cuente con la de sus hospedadores, se podrán realizar aproximaciones más rigurosas sobre la temática.

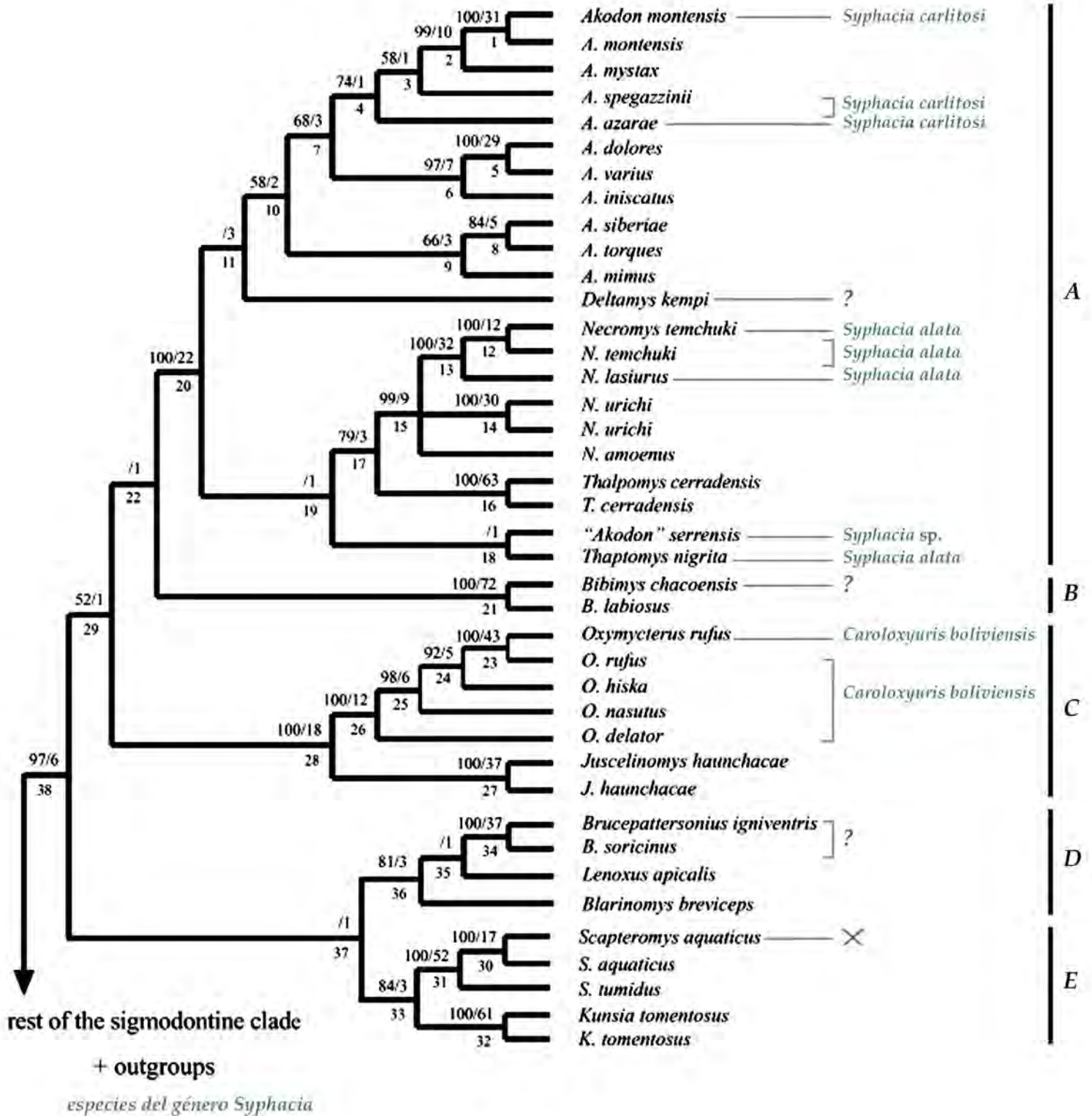


Lámina 4.5.1. Distribución de las especies de Syphaciini en el árbol de consenso estricto obtenido para los roedores Akodontini. Divisiones informales propuestas (A-E): (A) *Akodon*. (B) *Bibimys*. (C) *Oxymycterus*. (D) *Blarinomys*. (E) *Scapteromys*.

Los números sobre y debajo de las ramas indican los valores de Jackknife/Bremer y nodo, respectivamente.

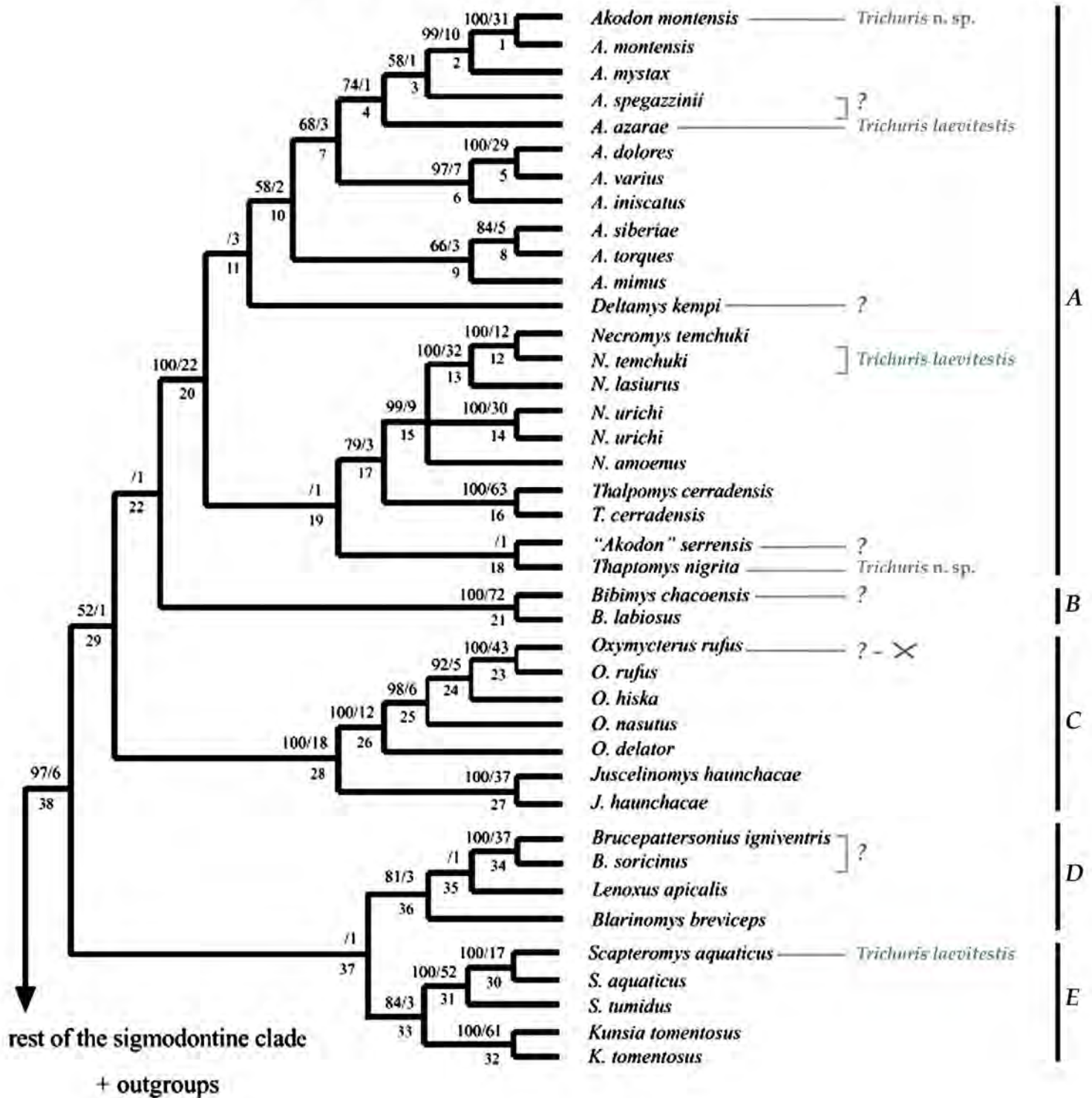


Lámina 4.5.2. Distribución de las especies de *Trichuris* en el árbol de consenso estricto obtenido para los roedores Akodontini. Divisiones informales propuestas (A-E): (A) *Akodon*. (B) *Bibimys*. (C) *Oxymycterus*. (D) *Blarinomys*. (E) *Scapteromys*.

Los números sobre y debajo de las ramas indican los valores de Jackknife/Bremer y nodo, respectivamente.

Capítulo 5: CONCLUSIONES

- ➡ Se hallaron 10 especies de nematodos en los roedores Akodontini de la Cuenca del Plata Argentina. Tres pertenecientes a Oxyuridae, dos a Trichuridae y cinco a Capillariidae.
- ➡ Se dieron a conocer las descripciones de siete especies *Syphacia carlitosi*, *Trichuris* n. sp., *Liniscus diazae*, *Eucoleus* n. sp., *Eucoleus* sp., *Echinocoleus* n. sp., *Pseudocapillaria* n. sp. y redescriptiones de *S. alata*, *Caroloxyluris boliviensis*, *T. laevitestis*, algunas de las cuales fueron publicadas durante el transcurso de la presente investigación.
- ➡ Diez de las 13 especies de akodontinos estuvieron parasitadas por diferente número de nematodos. *Akodon azarae* fue la especie más parasitada, con cuatro especies parásitas (*S. carlitosi*, *T. laevitestis*, *L. diazae* y *Eucoleus* sp.); seguida por *O. rufus* en la que se hallaron tres (*C. boliviensis*, *L. diazae* y *Pseudocapillaria* n. sp.). En tres especies hospedadoras se registraron dos especies parásitas, *A. montensis* (*S. carlitosi* y *Trichuris* n. sp.), *Scapteromys aquaticus* (*T. laevitestis* y *Echinocoleus* n. sp.) y *Thaptomys nigrita* (*S. alata* y *Trichuris* n. sp.). En las restantes especies hospedadoras se halló sólo una especie parásita, *A. philipmyersi* (*S. carlitosi*), *A. serrensis* (*Syphacia* sp.), *Brucepattersonius* sp. (*Eucoleus* n. sp.), *Necromys benefactus* (*S. alata*) y *N. temchuki*, (*S. alata*).
- ➡ Se registran por primera vez a *Akodon azarae*, *A. montensis*, *A. philipmyersi*, *O. rufus*, *N. benefactus*, *N. temchuki* y *Thaptomys nigrita* como hospedadores de Syphaciini; a *N. benefactus* como hospedador de Trichuridae y a *A. azarae*, *Brucepattersonius* sp., *O. rufus* y *Scapteromys aquaticus* como hospedadores de Capillariidae.
- ➡ El hallazgo de *S. alata* en *N. benefactus*, *N. temchuki* y *T. nigrita*, el de *C. boliviensis* en *O. rufus* y el de *T. laevitestis* en *N. benefactus* constituyen nuevos registros de hospedador.
- ➡ *Akodon philipmyersi*, *Brucepattersonius* sp., *Necromys benefactus*, *N. temchuki* y *Thaptomys nigrita* se registran por primera vez como hospedadores de endoparásitos.

- Treinta y nueve de las 41 localidades relevadas, cinco de las siete provincias y cuatro de las siete ecoregiones constituyen el primer registro geográfico de las familias Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae
- Las especies de Syphaciini constituyen el único registro para la Argentina. La nueva especie de *Trichuris* y las especies de *Eucoleus* constituyen el segundo y tercer registro de los géneros en Argentina, respectivamente. Las especies de *Echinocoleus* y *Pseudocapillaria* se registran por primera en Argentina y la de *Liniscus* en América del Sur.
- Los hallazgos de *S. alata* y *C. boliviensis* constituyen nuevos registros para la Argentina. El hallazgo de *T. laevitestis* constituye nuevos registros geográficos en 2 provincias y 12 localidades.
- La mayoría de los caracteres diagnósticos en cada grupo fueron redefinidos y determinados para una mejor separación de las especies. El estudio con MEB es importante para la observación de estos caracteres.
- Las particularidades del ciclo de vida de Syphaciinae, Trichuridae y Capillariidae condicionan su distribución geográfica y hospedatoria. La distribución de las especies de Syphaciini se relaciona con la distribución de sus especies hospedadoras particulares, la distribución de las especies de *Trichuris* puede asociarse con las características del ambiente, mientras que la distribución de las especies de Capillariidae se relacionan con la dieta de sus hospedadores y la presencia de hospedadores intermediarios en el área.
- Las especies de *Syphacia* y *Caroloxuyuris* tienen mayor especificidad hospedatoria que las especies de *Trichuris*, *Liniscus*, *Eucoleus*, *Echinocoleus* y *Pseudocapillaria*, dado que el rango de hospedadores potenciales de Syphaciini es acotado y se limita a una superfamilia, en contraste Trichuridae y Capillariidae parasitan diferentes órdenes y clases.
- El modelo de estudio permitió indicar posibles eventos evolutivos involucrados en la distribución de los parásitos, sugiriendo que Oxyuridae acompaña la diversificación

de sus hospedadores, mientras que los Trichuridae y Capillariidae responden a fenómenos de cambios de hospedador (*host switching*).

- ➡ Los nematodos del género *Syphacia* serían de utilidad como marcadores taxonómicos de la historia evolutiva de Akodontini y los nematodos del género *Trichuris* pueden considerarse como marcadores de la ecología y distribución de sus especies hospedadoras. La distribución de Capillariidae no refleja una relación con sus hospedadores.

BIBLIOGRAFÍA

- Ⓔ **Adamson M. L. y J. N. Caira. 1994.** Evolutionary factors influencing the nature of parasite specificity. *Parasitology*, 109: S85-S95.
- Ⓔ **Anderson R. C. 2000.** Nematode parasites of vertebrates. Their Development and Transmission. 2nd ed. CAB International, ed. Wallingford, Oxon, U. K., pp. 650.
- Ⓔ **Anderson R. y O. Bain. 1982.** No 9. Keys to genera of the superfamilies Rhabditoidea, Dioctophymatoidea, Trichinelloidea and Muspiceoidea. En CIH Keys to the Nematode Parasites of vertebrates. Anderson R. C., Chabaud A. G. y S. Willmont, eds. Common-wealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, U. K., pp. 1-26.
- Ⓔ **Babero B. B. y R. B. Murúa. 1987.** The helminth fauna of Chile. X. A new species of whipworm from a Chilean Rodent. *Transactions of the Americal Microscopical Society*, 106: 190-193.
- Ⓔ **Babero B. B. y R. B. Murúa. 1990.** A new species of whipworm from a South American hystricomorf rodent. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 85: 211-213.
- Ⓔ **Babero B. B., Cattán P. E. y C. Cabello. 1975.** *Trichuris bradleyi* sp. n. a whipworm from *Octodon degus* in Chile. *Journal of Parasitology*, 61: 198-206.
- Ⓔ **Babero B. B., Cattán P. E. y C. Cabello. 1976.** A new species of whipworm from the rodent *Akodon longipilis* in Chile. *Transactions of the Americal Microscopical Society*, 95: 232-235.
- Ⓔ **Barnard C. J. y J. M. Behnke. 1990.** Parasitism and Host Behaviour. Taylor and Francis, New York, pp. 330.
- Ⓔ **Barus V. y J. Libosvsky. 1984.** On phenetic and cladistic relations among genera of family Capillariidae. *Folia Parasitologica*, 31: 227-240.
- Ⓔ **Baschek B. y M. Hegglin. 2002.** The Plata-Parana river basin, summer/autumn. Swiss Federal Institute for Environmental Science and Technology, Zurich, pp. 20.
- Ⓔ **Baylis H. A. 1926.** A new species of *Hepaticola* (Nematoda) from the rats stomach. *Journal Tropical Medical*, 29: 226-227.
- Ⓔ **Baylis H. A. 1928.** On a collection of Nematodes from Nigerian Mammals (Chiefly Rodents). *Parasitology*, 20: 280-304.
- Ⓔ **Baylis H. A. 1931.** On the structure and relationships of the nematode *Capillaria (Hepaticola) hepatica* (Bancroft). *Parasitology*, 23: 533-544.
- Ⓔ **Beaver P. C. 1952.** Observations on the epidemiology of ascariasis in a region of high hookworm endemicity. *Journal of Parasitology*, 38: 445-453.
- Ⓔ **Beer R. J. S. 1971.** Whipworms of domestic animals. *Veterinary Bulletin*, 41: 343-349.

- Beer R. J. S. 1976. The relationship between *Trichuris trichura* (Linnaeus, 1758) of the man and *Trichuris suis* (Schrank, 1788) of the pig. *Research in Veterinary Science*, 20: 47-54.
- Bertonatti C. y J. Corcuera. 2000. Situación ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, pp. 31.
- Bird A. F. y J. Bird. 1991. The structure of nematodes. 2nd ed. Academia press, ed. San Diego, USA, pp. 316.
- Brooks D. y C. Mitter. 1984. Analytical basis of coevolution. En *Fungus/Insect Relationships: Perspectives in Ecology and Evolution*. Wheeler Q. y M. Blackwell, eds. Columbia University Press, New York, pp. 42-53.
- Brooks D. y D. A. McLennan. 1993. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington and London, pp. 430.
- Bundy D. A. P y E. S. Cooper. 1988. Trichuriasis. En *Tropical and Geographical Medicine*. 2nd ed. Warren K. S. y A. A. Mahmoud, eds. Mc Graw-Hill, New York, pp. 120-156.
- Bundy D. A. P. y E. S. Cooper. 1989. *Trichuris* and Trichuriasis in humans. *Advances in Parasitology*, 28: 107-173.
- Bundy D. A. P., Kan S. P. y R. Rose. 1988. Age-related prevalence, intensity and frequency distribution of gastrointestinal helminth infection in urban slum children from Kuala Lumpur, Malaysia. *Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene*, 82: 289-294.
- Burden D. J., Whitehead A., Green E. A., MacFadzean J. A. y R. J. S. Reed. 1976. The treatment of soil infested with the human whipworms, *Trichiuris trichiura*. *Journal of Hygiene*, 77: 377-382.
- Burkart R., Bárbaro N., Sánchez R. y D. Gómez. 1999. Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Programa de Desarrollo Institucional Ambiental Buenos Aires, pp. 42.
- Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M. y A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575-583.
- Butterworth E. W. y M. Beverly-Burton. 1977. *Capillaria didelphis* n. sp. (Nematoda: Trichuroidea) from the opossum, *Didelphis virginiana* L. in Georgia. *Canadian Journal of Zoology*, 55: 616-619.
- Butterworth E. W. y M. Beverly-Burton. 1980. The taxonomy of *Capillaria* spp. (Nematoda: Trichuroidea) in carnivorous mammals from Ontario, Canada. *Systematic Parasitology*, 1: 211-236.

- ④ **Butterworth E. W. y M. Beverly-Burton. 1981.** Observations on the Prevalence and Intensity of *Capillaria* spp. (Nematoda: Trichuroidea) in Wild Carnivora from Ontario, Canada. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 48: 24-37
- ④ **Cabrera A. 1961.** Catálogo de los Mamíferos de América del Sur. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas*, 4: 309-732.
- ④ **Cabrera A. L. y A. Willink. 1973.** Biogeografía de América Latina. Monografía Nro. 13. Serie de Biología, pp. 177.
- ④ **Cafrune M. M., Aguirre D. H. y L. G. Rickard. 1999.** Recovery of *Trichuris tenuis* Chandler, 1930, from camelids (*Lama glama* and *Vicugna vicugna*) in Argentina. *Journal of Parasitology*, 85: 961-962.
- ④ **Cameron T. W. M. y M. R. Reesal. 1951.** Studies on the endoparasitic fauna of Trinidad mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 29: 276-289.
- ④ **Carballo, M. C. y G. T. Navone. 2007.** A new *Huffmanella* species (Nematoda-Trichosomoididae) parasitizing atherinid fishes in north Patagonian gulfs, Argentina. *Journal of Parasitology*, 93: 377-382.
- ④ **Caro A., Combes C. y L. Euzet. 1997.** What makes a fish a suitable host for Monogenea in the Mediterranean? *Journal of Helminthology*, 71: 203-210.
- ④ **Cattadori I. M., Haukisalmi V., Henttonen H. y P. J. Hudson. 2006.** Transmission ecology and the structure of parasite communities in small mammals. En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 647.
- ④ **Chabaud A. G. y E. Biocca. 1955.** Vicariances spécifiques (et non génériques), chez des Oxyures parasites de *Xerus africanus*. Description de *Syphacia transafricana* n. sp., division du genre *Syphacia* Seurat, 1915. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 80: 124-131.
- ④ **Chandler A. C. 1930.** Specific characters in the genus *Trichuris*, with description of a new species *Trichuris tenuis*, from a Camel. *Journal of Parasitology*, 16: 198-206.
- ④ **Chandler A. C. 1945.** *Trichuris* species from California. *Journal of Parasitology*, 31: 284-287.
- ④ **Chandler A. C. 1946.** *Trichuris peromyxi* n. sp. from *Peromyscus californicus* and further notes on *T. perognathi* Chandler, 1945. *Journal of parasitology*, 32: 208.
- ④ **Clayton D. H., Al-Tamimi S. y K. P. Johnson. 2003.** The ecological basis of the coevolutionary history. En *Tangles trees, Phylogeny, Cospeciation and Coevolution*. Page R. D. M., ed. The University of Chicago press, Chicago, London, pp. 310-343.

- Correa Gomes D., Lanfredi R. M., Pinto R. M. y W. De Souza. 1992. Description of *Trichuris travassosi* n. sp. (Nematoda: Trichurinae) from a Brazilian rodent, by light and scanning electron microscopy. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 87: 1-10.
- Cote I. M. y R. Poulin. 1995. Parasitism and group size in social animals: A meta-analysis. *Behaviour Ecology*, 6: 159-165.
- Crespo J. A. 1982. Ecología de la comunidad de mamíferos del Parque Nacional Iguazú, Misiones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ecología*, 3: 145-162.
- Cueto V. R., Cagnoni M. y M. J. Piantanida. 1995a. Habitat use of *Scapteromys tumidus* (Rodentia: Cricetidae) in the delta of the Paraná River, Argentina. *Mammalia*, 59: 25-34.
- Cueto V. R., Piantanida M. J. y M. Cagnoni. 1995b. Population demography of *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Cricetidae) inhabiting a patchy environment of the delta of the Parana River, Argentina. *Acta Theriologica*, 40: 123-130.
- Cutillas C., de Rojas M., Ariza C., Ubeda J. M. y D. C. Guevara. 2007. Molecular identification of *Trichuris vulpis* and *Trichuris suis* isolated from different hosts. *Parasitology Research*, 100: 383-389.
- Cutillas C., Oliveros R., de Rojas M. y D. C. Guevara. 2004. Determination of *Trichuris skrjabini* by sequencing of the ITS1-5.8S-ITS2 segment of the ribosomal DNA: comparative molecular study of different species of trichurids. *Journal of Parasitology*, 90: 648-652.
- Cutillas C., Oliveros R., de Rojas M. y D. C. Guevara. 2002. Determination of *Trichuris muris* from murid hosts and *T. arvicolae* (Nematoda) from arvicolid rodents by amplification and sequencing of the ITS1-5.8S-ITS2 segment of the ribosomal DNA. *Parasitology Research*, 88: 574-582.
- D'Elía G. 2000. Comments on recent advances in understanding sigmodontine phylogeny and evolution. *Mastozoología Neotropical*, 7: 47-54.
- D'Elía G. 2003a. Rats, mice, and relatives IV: Sigmodontinae. En Grzimek's animal life encyclopedia. Hutchins M., Geist V., Kleiman D. y M. McDade, eds. Thomson-Gale, Farmington Hills, Michigan, pp. 263-279.
- D'Elía G. 2003b. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics*, 19: 307-323.
- D'Elía G. y U. F. J. Pardiñas. 2007. Putting names to the phylogenetic diversity of Neotropical sigmodontine rodents: new genera for known species. *Mammalia*, 71: 143-145.

- ④ **D'Elía G., Gonzalez E. M y U. F. J. Pardiñas. 2003.** Phylogenetic analysis of sigmodontine rodents (Muroidea), with special reference to the akodont genus *Deltamys*. *Mammalian Biology*, 68: 351-364.
- ④ **D'Elía G., Pardiñas U. F. J., Teta P. y J. Patton. 2007.** Definition and diagnosis of a new tribe of sigmodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae), and a revised classification of the subfamily. *Gayana, Zoología*, 71: 151-158.
- ④ **Darrigran G. A. 1997.** Invasores en la Cuenca del Plata. *Ciencia Hoy*, 7: 17-22.
- ④ **Dick T. A. y K. A. Wright. 1973a.** The ultrastructure of the cuticle of the nematode *Syphacia obvelata* (Rudolphi, 1802). I. The body cuticle of larvae, males, and females, and observations on its development. *Canadian Journal of Zoology*, 51: 187-196.
- ④ **Dick T. A. y K. A. Wright. 1973b.** The ultrastructure of the cuticle of the nematode *Syphacia obvelata* (Rudolphi, 1802). II. Modifications of the cuticle in the head end. *Canadian Journal of Zoology*, 51: 197-202.
- ④ **Dick T. A., Quentin J. C. y R. S. Freeman. 1973.** Redescription of *Syphacia mesocriceti* (Nematoda: Oxyuroidea) parasite of golden hamster. *Journal of Parasitology*, 59: 256-259.
- ④ **Diesing K. M. 1851.** Sistema Helminthum. Vol 2. Vindobonae, pp. 588.
- ④ **Digiani M. C. 1999.** Estudios helmintológicos en aves limnícolas del Litoral Rioplatense. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. UNLP, pp. 248.
- ④ **Digiani M. C. y M. C. Durette-Desset. 2003.** Two new species of Nippostrongylineae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmonellidae) from the grey leaf-eared mouse *Graomys griceoflavus* (Sigmodontinae) in Argentina. *Parasite*, 10: 21-29.
- ④ **Digiani M. C., Sutton C. A. y M. C. Durette-Desset. 2003.** A new genus of Nippostrongylineae (Nemadoda: Heligmonellidae) from the water rat *Scapteromys aquaticus* (Sigmodontinae) in Argentina. *Journal of Parasitology*, 89: 124-132.
- ④ **Dujardin F. 1845.** Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Paris, XVI, pp. 654.
- ④ **Ellerman J. R. 1941.** The families and genera of living rodents. Vol II. Family Muridae. British Museum. Natural History, London, pp. 690.
- ④ **Erickson A. B. 1938.** Parasites of some Minesota Cricetidae and Zapodidae and host catalogue of Helminth parasites of native American mice. *The American Midland Naturalist*, 20: 575-589.
- ④ **Esch G. W. y J. C. Fernández. 1993.** A Functional Biology of Parasitism. Ecology and evolutionary implications. Chapman y Hall Eds. University California press, USA, pp. 337.
- ④ **Fager F. W. 1975.** Determination and analysis of recurrent group. *Ecology*, 38: 586-595.

- ④ **Feliú C., Spakulová M., Casanova J. C., Renaud F., Morand S., Hugot J. P., Santalla F. y P. Durand. 2000.** Genetic and morphological heterogeneity in small rodent whipworms in southwestern Europe: characterization of *Trichuris muris* and description of *Trichuris arvicolae* n. sp. (Nematoda: Trichuridae). *Journal of Parasitology*, 86: 442-449.
- ④ **Freitas J. F. T. 1946.** *Capillaria fluminensis* n. sp. parasita de marsupial (Nematoda: Trichuroidea). *Revista Brasileira de Biología*, 6: 13-14.
- ④ **Freitas J. F. T. 1959.** Esboco de novo arranjo sistemático para os Nematódeos Capilariíneos (Trichuroidea). *Atas da Sociedade de Biología de Rio de Janeiro*, 3: 4-7.
- ④ **Freitas J. F. T. y H. Lent. 1935.** Duas especies do genera “*Capillaria*” Zeder 1800, parasitos de “*Metachirops opossum*”. (Temm.). (Nematoda: Trichuroidea). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 7: 351-353.
- ④ **Freitas J. F. T. y H. Lent. 1936.** Estudo sobre os Capillarinae parasitos de mamíferos. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 3: 123-156.
- ④ **Futuyma D. J. y G. Moreno. 1988.** The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19: 207-233.
- ④ **Gagarin V. G. 1972.** Analysis of the species structure of trichocephalids of ruminants, registered in the Sovietic Union. *Trudy Vsesoiuznogo Instituta Gelmintologii imeni K. I. Skrjabina*, 19: 39-57 (en ruso).
- ④ **Galliari C., Pardiñas U. F. J. y F. Goin. 1996.** Lista comentada de los mamíferos argentinos. *Mastozoología Neotropical*, 3: 39-61.
- ④ **Gamboa M. I. 2006.** El suelo como reservorio y dispersor de parásitos de importancia en la sanidad humana y animal. En *Temas de Zoonosis III*. Asociación Argentina de Zoonosis, pp. 259-268.
- ④ **González E. M. y U. F. J. Pardiñas. 2002.** *Deltamys kempi*. *Mammalian Species*, 711: 1-4.
- ④ **Graczyk T. K. y B. Fried. 2001.** Helminths biology, adaptation, transmission and survival. Recent research development. *Microbiology*, 5: 171-185.
- ④ **Grice L. R. y P. Prociv. 1993.** In vitro embryonation of *Syphacia obvelata* eggs. *International Journal for Parasitology*, 23: 257-260.
- ④ **Gubanov N. M. 1964.** Helminthofaune de Mammiferes d'importance économique dans la République de Yakut (U.R.S.S.). *Isdatelsvo Nauka Moscou*: 1-164 (en ruso).
- ④ **Gulden W. J. I. 1967.** De rattendade *Syphacia muris* (Yamaguti, 1935). Thesis Katholieke Universiteit, Nijmegen, The Netherlands.
- ④ **Harkema R. 1936.** The parasite of some North Carolina rodents. *Ecological Monography*, 6: 151-232.

- © **Hart B. L. 1990.** Behavioural adaptations to pathogens and parasites: Five strategies. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, 14: 273-294.
- © **Hershkovitz, P. 1990.** Mice of the *Akodon boliviensis* size class (Sigmodontinae, Cricetidae), with the description of two species from Brazil. *Fieldiana, Zoology, new series*, 57: 1-35.
- © **Hershkovitz, P. 1998.** Report on some sigmodontine rodents collected in southeastern Brazil with descriptions of a new genus and six new species. *Bonner zoologische Beiträge*, 47: 193-256.
- © **Hinks M. I. y R. J. Thomas. 1974.** A new record of the occurrence of *Trichuris skrajabini* Baskakov, 1924, in sheep in Britain. *Journal of Helminthology*, 48: 33-38.
- © **Hoberg E. P. 1992.** Congruent and synchronic patterns in biogeography and speciation among seabirds, pinnipeds, and cestodes. *Journal of Parasitology*, 78: 601-615.
- © **Hoberg E., Brooks D. R. y D. Siegel-Causey. 1997.** Host-parasite co-speciation: History, principles, and prospects. En *Host-parasite evolution: General principles and avian models*. Clayton D. H. y J. Moore, eds. Oxford Univ Press, Oxford, pp. 212-235.
- © **Holmes J. C. y W. M. Bethel. 1972.** Modification of intermediate host behaviour by parasites. En *Behavioural Aspects of Parasitic Transmission*. Canning E. V. y C. A. Wright, eds. Academy Press, New York, pp. 123-143.
- © **Hsieh H. C., Kang B. T., Stoll N. R., Chen E. R., Reber E. W. y M. Kuo. 1971.** Relation of hookworm prevalence to soil characteristics in Liberia. *Chinese Journal of Microbiology*, 4: 132-156.
- © **Hugot J. P. 1981.** Les sypthaciinae (Oxyuridae, Nematoda) parasites de Sciuridés. Evolution des genres *Syphatineria* et *Syphabulea*. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 121: 1-64.
- © **Hugot J. P. 1988.** Les Nematodes Syphaciinae parasites de Rongeurs et de Lagomorphes. Taxonomie, Zoogeographie, Evolution. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle série A*, 141: 1-153.
- © **Hugot J. P. 1990.** The Syphaciinae (Oxyuridae, Nematoda) parasitic in Rodents and Lagomorpha. Numerical Taxonomy. Cladistic Analysis of Evolution. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, I: 27-29.
- © **Hugot J. P. 1991.** The Syphaciinae (Oxyuridae, Nematoda) parasites de Rongeurs et Lagomorphes: un exemple de co-évolution hôte-parasite. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 116: 57-62.
- © **Hugot J. P. 1999.** Primates and their pinworm parasites: Cameron hypothesis revisited. *Systematical Biology*, 48: 523-546.

- ④ **Hugot J. P. 2003.** New evidence for Hystricognath rodent monophyly from the phylogeny of their pinworms. En *Tangles trees, Phylogeny, Cospeciation and Coevolution*. Page R. D. M., ed. The University of Chicago press, Chicago, London, pp. 144-174.
- ④ **Hugot J. P. 2006.** Coevolution of macroparasites and their small mammalian hosts: Cophylogeny and coadaptation. En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 647.
- ④ **Hugot J. P. y C. Feliú. 1990.** Description de *Syphabulea mascomai* n. sp. et analyse du genre *Syphabulea*. *Systematic Parasitology*, 17: 219-230.
- ④ **Hugot J. P. y C. Sutton. 1989.** Contribution a la connaissance de la faune parasitaire d'Argentine, XV. Etude morphologique de *Heteroxyinema (Cavioxyura) viscaciae* n. sp. (Nematoda, Heteroxyinematidae) parasite de *Lagidium viscacia boxi* (mammalia, Rodentia). *Systematic Parasitology*, 13: 111-120.
- ④ **Hugot J. P. y J. C. Quentin. 1985.** Etude morphologique de six espèces nouvelles ou peu connues appartenant au genre *Syphacia* (Oxyuridae, Nematoda), parasites de Rongeurs Cricétidés et Muridés. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle* 4 série, 2: 383-400.
- ④ **Hurd, H. 1990.** Physiological and behavioural interactions between parasites and invertebrate hosts. *Advances in Parasitology*, 29: 271-318.
- ④ **Hussey K. I. 1957.** *Syphacia muris* vs. *S. obvelata* in laboratory rats and mice. *Journal of Parasitology*, 43: 555-559.
- ④ **Jayat J. P., D'Elía G., Pardiñas U. F. J. y J. G. Namen. 2007.** A new species of *Phyllotis* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae) from the upper montane forest of the yungas of northwestern Argentina. En *The Quentessential Naturalist, Honoring the life and Legacy of Oliver P. Pearson*. Kelt D. A., Lessa E. P, Salazar-Bravo J. y J. L. Patton, eds. *University of California Publications in Zoology*, 134: 1-981.
- ④ **Jayat J. P., D'Elía G., Pardiñas U. F. J., Miotti M. D. y P. E. Ortiz. Enviado.** A new species of the genus *Oxymycterus* (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) from the vanishing Yungas of Argentina. *Zootaxa*.
- ④ **Jiménez Ruiz F. A. 2001.** Systematics of the family Aspidoderidae Skrjabin & Schikhobalova, 1947 (Heterakoidea) parasites of neotropical mammals. Thesis presented to the Faculty of The Graduate College at the University of Nebraska, pp. 150.
- ④ **Jiménez Ruiz F. A. y S. L. Gardner. 2003.** The nematode fauna of long-nosed mice *Oxymycterus* spp. from the bolivian yungas. *Journal of Parasitology*, 89: 299-308.
- ④ **Joyeux C. H. y J. G. Baery. 1937.** Quelques helminthes nouveaux et peu connues de la cephales. *Revue Suisse de Zoologie*, XLIV: 40.

- ④ **Justine J. L. 1990.** *Capillaria dessetae* n. sp. (Nematoda: Capillariinae) parasite de Lagomorphe au Népal: intérêt de l'appareil reproducteur male interne pour la taxonomie des Capillariinae. *Systematic Parasitology*, 17: 125-132.
- ④ **Kenneth S. T. y D. L. Leep. 1972.** Redescription of *Trichuris fossor* Hall, 1916 (Nematoda: Trichuridae) from the Northern Pocket Gopher, *Thomomys talpoides*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 39: 203-205.
- ④ **Kikuchi, S. 1974a.** Scanning electron microscopy of nematodes of mammals and birds. III *Trichuris* (1). *Journal of Veterinary Medicine*, 625: 1023-1026.
- ④ **Kikuchi, S. 1974b.** Scanning electron microscopy of nematodes of mammals and birds. III *Trichuris* (2). *Journal of Veterinary Medicine*, 625: 1082-1084.
- ④ **Kinsella J. M. y D. B. Pence, 1987.** Description of *Capillaria forresteri* sp. n. (Nematoda: Trichuridae) from the rice rat *Oryzomys palustris* in Florida, with notes on its ecology and seasonal variation. *Canadian Journal of Zoology*, 65: 1294-1297.
- ④ **Knight R. A. 1971.** Redescriptions of *Trichuris discolor* (von Linstow, 1906) and *T. skrjabini* (Baskakov, 1924) from domestic ruminants in the United States and comparison with *T. ovis* (Abildgaard, 1795). *Journal of Parasitology*, 57: 302-310.
- ④ **Knight R. A. 1972.** New geographic distribution records of *Trichuris skrjabini* Baskakov, 1924, in sheep in the United States and measurements of various morphological characters. *Journal of Parasitology*, 39: 242-244.
- ④ **Knight R. A. 1984.** Morphological differences in *Trichuris ovis* associated with different host species. *Journal of Parasitology*, 70: 842-843.
- ④ **Krasnov B. R., Poulin R. y S. Morand. 2006.** Patterns of macroparasite diversity in small mammals. En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S, Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 647.
- ④ **Kruidenier F. J., Mehra K. y R. Harkema. 1961.** Comparative studies of *Syphacia peromysci* and *S. samarotini* (Nematoda, Oxyurida). *Journal of Parasitology*, 47: 47-51.
- ④ **Landaeta-Aqueveque C. A., Robles M. R. y P. E. Cattán. 2008.** The community of gastrointestinal helminths in the housemouse, *Mus musculus*, in Santiago, Chile. *Parasitologia Latinoamericana*, 62:165 -169.
- ④ **Lanfredi R. M., De Souza W. y D. Correa Gomes. 1995.** Comparative study of four species of *Trichuris* Roederer, 1761 (Nematoda, Trichurinae) by Scanning Electron Microscopy. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 90: 489-496.
- ④ **Lent H. y J. F. T. Freitas. 1936.** Sobre o *Trichuris* da nutria. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 8: 319-322.

- ④ **Lomakin V. V. y B. V. Romashov. 1987.** Morphological-taxonomical analysis and phylogenetic relationships of nematodes of the family Capillariidae Railliet, 1915. *Trudy Gelan* 35: 87-94. (en ruso).
- ④ **López-Neyra C. R. 1947.** Los Capillariinae. *Memorias de la real academia de Ciencias Exactas, físicas y naturales de Madrid. Serie de Ciencias Naturales*, 12: 1-248.
- ④ **Lymbery A. J. 1989.** Host specificity, host range, and host preference. *Parasitology Today*, 5: 298.
- ④ **Lýsek H., Komenda S., Cuervo Pineda N. y N. L. Hernandez. 1975.** Discriminant analysis in biometrical study of eggs of *Trichuris trichiura* and *Trichuris suis*. *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis*, 73: 121-136.
- ④ **Madsen H. 1951.** Notes on the species of *Capillaria* Zeder, 1800 known from gallinaceous birds. *Journal of Parasitology*, 37: 257-265.
- ④ **Magalhaes R., Vicente J. y D. Noronha. 1994.** Helminth parasites of conventionally maintained laboratory mice. *Memoires do Instituto Oswaldo Cruz*, 89: 33-40.
- ④ **Maier S. F., Watkins L. R. y M. Fleshner. 1994.** Psychoneuroimmunology: The interface between behavior, brain and immunology. *American Psychologist*, 49: 1004-1017.
- ④ **Malvárez A. I. 1993.** El Delta del río Paraná como región ecológica. En *El Holoceno en la Argentina*. Iriondo M., ed. CADINQUA (INQUA-AGA-CONICET), Paraná, Argentina, pp. 229.
- ④ **Malvárez A. I. 1999.** El Delta del Rio Paraná como mosaico de humedales. En *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. Malvárez A., ed. MAB. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay, pp. 35-55.
- ④ **Massoia E. 1980.** El estado sistemático de cuatro especies de cricétidos sudamericanos y comentarios sobre otras especies congénicas (Mammalia-Rodentia). *Ameghiniana*, 17: 280-287.
- ④ **Massoia E. y A. Fornes. 1964.** Notas sobre el género *Scapteromys* (Rodentia-Cricetidae). I. Sistemática, distribución geográfica y rasgos etoecológicos de *Scapteromys tumidus* (Waterhouse). *Physis*, 24: 279-297.
- ④ **Mitter C. y D. Brooks. 1983.** Phylogenetic aspects of coevolution. En *Coevolution*. Futuyma D. J. y M. Slatk, eds. Sinauer, Sunderland, M. A., pp. 65-98.
- ④ **Moore J. 2002.** Parasites and behaviour of animals. Oxford University Press, Oxford, New York, pp. 315.

- © **Morales G. y L. A. Pino. 1987.** Parasitología Cuantitativa. Fundación Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela, pp. 131.
- © **Morand S., Krasnov B. R., Poulin R. y A. A. Degen. 2006a.** Who is who and how they interact? En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 1-9.
- © **Morand S. S., Bouamer S. y J. P. Hugot. 2006b.** Nematodes. En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 63-79.
- © **Moravec F. 1980a.** Revision of nematodes of the genus *Capillaria* from European freshwater fishes. *Folia Parasitologica*, 27: 309-324.
- © **Moravec F. 1980b.** Notes on the morphology of *Capillaria catostomi* Pearse, 1924. *Folia Parasitologica*, 27: 115-116.
- © **Moravec F. 1982.** Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. *Folia Parasitologica*, 29: 119-132.
- © **Moravec F. 2000.** Review of capillariid and trichosomoidid nematodes from mammals in the Czech Republic and the Slovak Republic. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 64: 271-304.
- © **Moravec F. 2001.** Trichinelloid nematodes parasitic in cold-blooded vertebrates. Academia, Praha, Czech Republic, pp. 429.
- © **Moravec F., Ergens R. y R. Repová. 1984.** First record of the nematode *Pseudocapillaria brevispicula* (Linstow, 1873) from aquarium fishes. *Folia Parasitologica*, 31: 241-245.
- © **Moravec F., Prokopic J. y A. V. Shlikas. 1987.** The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936. *Folia Parasitologica*, 34: 39-56.
- © **Morini E. G., Boero J. y A. Rodriguez. 1955.** Parasitos intestinales en el «Marra» (*Dolichotis patagonum patagonum*). *Publicación Misión de Estudios de Patología Regional Argentina*, 26: 83-89.
- © **Musser G. G. y M. D. Carleton. 2005.** Superfamily Muroidea. En *Mammal species of the world*. Wilson D. E. y D. M. Reeder, eds. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 894-1531.
- © **Navone G. T., Notarnicola J., Nava S., Robles M. R., Galliari C. y M. Lareschi. En prensa.** Arthropods and helminths assemblage in sigmodontine rodents from wetlands of the Rio de la Plata, Argentina. *Mastozoología Neotropical*.
- © **Nieberding C. M. y S. Morand. 2006.** Comparative phylogeography: The use of parasites for insights into host history. En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 277-293.

- © **Nolf L. O. 1932.** Experimental studies on certain factors influencing the development and viability of the ova of human *Trichuris* as compared with those of the human *Ascaris*. *American Journal of Hygiene*, 16: 288-322.
- © **Notarnicola J. y G. T. Navone. 2002.** A new species, *Litomosoides odilae* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae) from *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Muridae) in the rainforest of Misiones, Argentina. *Journal of Parasitology*, 88: 967-971.
- © **Notarnicola J., Bain O. y G. T. Navone. 2002.** *Litomosoides anguyai* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae) from *Oxymycterus misionalis* (Rodentia: Muridae) in the rain forest of Misiones, Argentina. *Systematic Parasitology* 52: 129-135.
- © **Nunes C. M., Sinhorini I. L. y S. Ogassawara. 1994.** Influence of soil texture in the recovery of *Toxocara canis* eggs by a flotation method. *Veterinary Parasitology*, 53: 269-274.
- © **Ogden C. G. 1971.** Observations in the systematics of nematodes belonging to the genus *Syphacia* Seurat, 1916. *The Bulletin of the British Museum of Natural History*, 20: 255-291.
- © **Ohbayashi M., Masegi T. y K. Kubota. 1972.** Some nematodes of the Japanese shrew mole, *Urotrichus talpoides* Temmink. *Japanese Journal of Veterinary Research*, 20: 111-116.
- © **Oliveros R., Cutillas C., De Rojas M. y P. Arias. 2000.** Characterization of four species of *Trichuris* (Nematoda: Enoplida) by their second internal transcribed spacer ribosomal DNA sequence. *Parasitology Research*, 86: 1008-1013.
- © **Page R. D. M. 2003.** Tangled trees: Phylogeny, cospeciation, and coevolution. Chicago University Press, Chicago, pp. 350.
- © **Pardiñas U. F. J., D'Elía G. y S. Cirignoli. 2003.** The genus *Akodon* (Muroidea: Sigmodontinae) in Misiones, Argentina. *Mammalian Biology*, 68: 129-143.
- © **Pardiñas U. F. J., D'Elía G., Cirignoli S. y P. Suárez. 2005.** A new species of *Akodon* (Rodentia, Cricetidae) from the Northern Campos Grasslands of Argentina. *Journal of Mammalogy*, 86: 462-474.
- © **Pardiñas U. F. J., D'Elía G. y P. E. Ortiz. 2002.** Sigmodontinos fósiles (Rodentia, Muroidea, Sigmodontinae) de América del Sur: estado actual del conocimiento y prospectiva. *Mastozoología Neotropical*, 9: 209-252.
- © **Pardiñas U. F. J., D'Elía G., Teta P., Ortiz P. E., Jayat P. J. y S. Cirignoli. 2006.** Subfamilia Sigmodontini, Tribu Akodontini. En Mamíferos de Argentina, Sistemática y Distribución. Barquez R. M., Díaz M. M. y R. A. Ojeda, eds. Tucumán, Argentina, pp. 146-202.
- © **Patterson B. D. 2000.** Patterns and trends in the discovery of a new neotropical mammals. *Diversity and Distribution*, 6: 145-151.

- Ⓢ **Pawlowski Z. A. 1984.** Trichuriasis. En *Tropical and geographical medicine*. Warren K. S. Y. A. y A. F. Mahmoud, eds. McGraw-Hill Book Company, New York, pp. 380-384.
- Ⓢ **Pedersen A. B., Altizer S., Poss M., Cunningham A. A., C. L. Nunn. 2005.** Patterns of host specificity and transmission among parasites of wild primates. *International Journal for Parasitology*, 35: 647-657.
- Ⓢ **Pence D. B. 1975.** *Capillaria procyonis* sp. nov. (Nematoda: Trichuroidea) from the esophagus of the racoon, *Procyon lotor*. *Journal of Parasitology*, 61: 815-818.
- Ⓢ **Petter A. J. y J. C. Quentin. 1976.** N° 4. Keys to genera of the Oxyuroidea. En *CIH keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. Anderson R. C, Chabaud A. G. y S. Willmott, eds. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, U. K, pp. 1-31.
- Ⓢ **Pfaffenberger G. S. y T. Best. 1989.** *Trichuris elatoris* sp. n. (Nematoda: Trichuridae) from Texas kangaroo rat (*Dipodomys elator*). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 56: 76-81.
- Ⓢ **Pinto R. M., Gonçalves L., Noronha D. y D. Correa Gomes. 2001.** Worm burdens in Outbred and Inbred laboratory Rats with Morphometric Data on *Syphacia muris* (Yamaguti, 1935) Yamaguti, 1941 (Nematoda, Oxyuridea). *Memoires do Instituto Oswaldo Cruz*, 96: 133-136.
- Ⓢ **Pisanú B. y O. Bain. 1999.** *Aonchotheca musimon* n. sp. (Nematoda: Capillariinae) from the mouflon *Ovis musimon* in the sub-Antarctic Kerguelen archipelago, with comments on the relationships with *A. bilobata* (Bhalerao, 1933) Moravec, 1982 and other species of the genus. *Systematic Parasitology*, 43: 17-27.
- Ⓢ **Poulin R. 1998.** Evolutionary ecology of parasites. From individual to communities. Chapman y Hall, pp. 212.
- Ⓢ **Poulin R. y S. Morand. 2004.** Parasite Biodiversity. Smithsonian Books, Washington, pp. 216.
- Ⓢ **Poulin R. y D. Mouillot. 2003.** Parasite specialization from a phylogenetic perspective: A new index of host specificity. *Parasitology*, 126: 473-480.
- Ⓢ **Poulin R. y D. Mouillot. 2005.** Combining phylogenetic and ecological information into a new index of host specificity. *Journal of Parasitology*, 91: 511-514.
- Ⓢ **Poulin R., Krasnov B. R. y S. Morand. 2006.** Patterns of host specificity in parasites exploiting small mammals. En *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 233-256.
- Ⓢ **Quentin J. C. 1968.** Description de *Syphacia (Syphacia) alata* n. sp., oxyure parasite du rongeur cricetidae *Zygodontomys lasiurus* (Lund, 1839). *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle 2 série.*, 4: 807-813.

- ④ **Quentin J. C. 1969.** Etude de nématodes *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricetidae sud-américains et de leurs corrélations biogéographiques avec certaines espèces néartiques. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle 2 série.*, 4: 909-925.
- ④ **Quentin J. C. 1971.** Morphologie comparée des structures céphaliques et genitales des Oxyures du genre *Syphacia*. *Annales de Parasitologie*, 46: 15-60.
- ④ **Quentin J. C. y J. M. Kinsella. 1972.** Etude de trois espèces d'Oxyures *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricétidés nord-américains. *Annales de Parasitologie*, 47: 717-733.
- ④ **Quentin J. C., Babero B. B. y P. E. Cattán. 1979.** Helminthofauna du Chili. V *Syphacia* (*Syphacia*) *phyllostos* n. sp., nouvel Oxyure parasite d'un Rongeur Cricétidé au Chili. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle 4 série.*, 2: 323-327.
- ④ **Rausch R. L. y V. R. Rausch. 1973.** *Capillaria maseri* sp. n. (Nematoda) from insectivores (Soricidae and Talpidae) in Oregon. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 40: 107-112.
- ④ **Read C. P. 1949a.** Studies on North American helminths of the genus *Capillaria* Zeder, 1800 (Nematoda): I. Capillarids from mammals. *Journal of Parasitology*, 35: 223-230.
- ④ **Read C. P. 1949b.** Studies on North American helminths of the genus *Capillaria* Zeder, 1800 (Nematoda): II. Additional capillarids from mammals with keys to the North American mammalian species. *Journal of Parasitology*, 35: 231-239.
- ④ **Read C. P. 1956.** *Trichuris dipodomis*, n. sp., from Ord's Kangaroo Rat. *Proceeding of the Helminthological Society of Washington*, 23: 119.
- ④ **Redford K. H. y J. F. Eisenberg. 1992.** Mammals of the Neotropics. The Southern Cone, Vol. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp. 435.
- ④ **Reig O.A., 1987.** An assessment of the systematics and evolution of the Akodontini with the description of new fossil species of *Akodon* (Cricetidae: sigmodontinae). *Fieldiana, Zoologica*, 39: 347-399.
- ④ **Rickard L. G. y J. K. Bishop. 1991.** Redescription of *Trichuris tenuis* Chandler, 1930, from llamas (*Lama glama*) in Oregon with a key to the species of the *Trichuris* present in North American ruminant. *Journal of Parasitology*, 71: 70-75.
- ④ **Robles M. R. y G. T. Navone. 2006.** Redescription of *Trichuris laevitestis* (Nematoda: Trichuridae) from *Akodon azarae* and *Scapteromys aquaticus* (Sigmodontinae: Muridae) in Buenos Aires province, Argentina. *Journal of Parasitology* 92 (5) 1053-1057
- ④ **Robles M. R. y G. T. Navone. 2007a.** A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Akodon azarae* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Journal of Parasitology*, 93: 383-391.

- © **Robles M. R. y G. T. Navone. 2007b.** A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Parasitology Research*, 101: 1069-1075.
- © **Robles M. R., Carballo M. C. y G. T. Navone. En prensa.** A new species of *Liniscus* (Nematoda: Trichuridae) from *Oxymycterus rufus* and *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae) in Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Parasitology*.
- © **Robles M. R., Kinsella J. M. y G. T. Navone. Enviado.** New data on the morphology of three species of *Syphacia* (Nematoda, Oxyuridae), with a first record from Argentina.
- © **Robles M. R., Navone G. T. y J. M. Kinsella. 2008.** A new Angiostrongylid (Nematoda) species from the pulmonary arteries of *Akodon azarae* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Journal of Parasitology*, 94: 515-519.
- © **Robles M. R., Navone G. T. y J. Notarnicola. 2006.** A new species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuriidae) from Phyllotini Rodents in Argentina. *Journal of Parasitology*, 92: 100-104.
- © **Rohde K. 1980.** Diversity gradients of marine Monogenea in the Atlantic and Pacific Oceans. *Experientia*, 36: 1368-1369.
- © **Rohde K. 1993.** Ecology of Marine Parasites, 2nd ed. CAB International, Wallingford, U.K, pp. 320.
- © **Rohde K. 1994.** Niche restriction in parasites: Proximate and ultimate causes. *Parasitology*, 109: S69-S84.
- © **Ronquist F. 2003.** Parsimony analysis of coevolving species associations. En Tangled trees: Phylogeny, cospeciation, and coevolution. Chicago University Press, Chicago, pp. 22-64.
- © **Rossin M. A. y A. I. Malizia. 2005.** Redescription of *Trichuris pampeana* (Nematoda: Trichuridae) from south american subterranean rodent *Ctenomys talarum*, Thomas, 1898 (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Parasitology*, 91: 127-130.
- © **Sheffield H. G. 1963.** Electron Microscopy of the Bacillary Band and Stichosome of *Trichuris muris* and *T. vulpis*. *Journal of Parasitology*, 49: 998-1009.
- © **Skrjabin K. I., Shikhobalova N. P. y I. V. Orlov. 1957.** Trichocephalids and capillariids of animals and man and the diseases caused by them. Osnovy nematodologii 6. Izd. AN SSSR, Moscow, pp. 587. (en ruso)
- © **Skrjabin K. I., Shikhobalova N. P., Sobolev A. A., Paramonov A. A. y V. E. Sudarikov. 1954.** Camallanata, Rhabditata, Tylenchata, Trichocephalata, Dioctophymata and the list of parasitic nematodes according to their hosts. En Key to parasitic nematodes IV. Skrjabin K. I., ed. Publ. House of the USSR Academy Science., Moscow, pp. 927. (en ruso)

- © **Smales, L. R. 1997.** A Review of the Helminth Parasites of Australian Rodents. *Australian Journal of Zoology*, 45: 505-521.
- © **Southwood T. R. E. 1978.** Species-time relationships in human parasites. *Evolutionary Ecology*, 1: 245-246.
- © **Spakulová M. 1994.** Discriminant analysis as a method for the numerical evaluation of taxonomic characters in male trichurid nematodes. *Systematic Parasitology*, 29: 113-119.
- © **Spindler L. A. 1929.** The relation of moisture to the distribution of human *Trichuris* and *Ascaris*. *American Journal of Hygiene*, 10: 476-496.
- © **Suriano D. M. y G. T. Navone. 1993.** Systematic and ecology of *Stilestrongylus freitasi* Durette-Desset, 1968 and *Hassalstrongylus multiovatus* n. sp. (Nematoda: Nippostrongylineae) from *Akodon simulator* (Cricetidae) in Tucumán (Argentina). *Research and review in parasitology*, 52: 51-55.
- © **Suriano D. M. y G. T. Navone. 1994.** Three new species the genus *Trichuris* Roederer, 1761 (Nematoda-Trichuridae) from Caviomorph and Cricetid rodents in Argentina. *Research and Reviews in Parasitology*, 54: 39-46.
- © **Suriano D. M. y G. T. Navone. 1996.** *Stilestrongylus scapteromys* n. sp. (Nematoda) from *Scapteromys aquaticus* Thomas (Rodentia: Cricetidae) from the Marginal forest of Punta Lara (Buenos Aires, Argentina). *Physis, seccion C*, 51: 25-29.
- © **Sutton C. A. 1978.** Un Nuevo nematode (Oxyuridae) en el roedor *Oryzomys (Oligoryzomys)* sp. *Neotropica*, 71: 41-46.
- © **Sutton C. A. y J. P. Hugot. 1993.** First record of *Helminthoxys gigantea* (Quentin, Courtin et Fontecilla, 1975) (Nematoda: Oxyurida) in Argentina. *Research and Reviews in Parasitology*, 53: 141-142.
- © **Sutton C. A., Chabaud A. y M. C. Durette-Desset. 1980.** Contribución al conocimiento de la fauna parasitologica argentina VI. Sobre un nuevo Lauroiinae (Nematoda, Ascaridida). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 4° serie, 2 A 1: 81-85.
- © **Tenora F., Barus V., Spakulova M. y C. Cutillas. 1997.** Scanning electron microscopy on males of two *Trichuris* (Nematoda) species parasiting the hosts ovis and capra. *Acta Univsitatatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis Sbornik Mendelovy Zemedelske a Lensnicke Univerzity V Brne*, 45: 19-27.
- © **Tenora F., Kamiya M., Spakulová M., Asakava M., Stanek M. y H. K. Ooi. 1993.** Scanning electron microscopy of *Trichuris suis* and *Trichuris vulpis* from Slovakia and Japan. *Helmintologia*, 30: 93-98.

- ④ **Teta P., Cueto G. y O. Suárez. 2007.** New data on morphology and natural history of *Deltamys kempi* Thomas, 1919 (Cricetidae, Sigmodontinae) from central-eastern Argentina. *Zootaxa*, 1665: 43-51.
- ④ **Tiner J. D. 1950.** Two new species of *Trichuris* from North America with description of *Trichuris leporis* (Nematoda: Aphasmidia). *Journal of Parasitology*, 36: 350-354.
- ④ **Tiner J. D. y R. L. Rausch. 1950.** Two new *Syphacia* (Nematoda, Oxyuridae) and observations of the Inner Circle Circumoral papillae in North American species of the genus. *Natural History Miscellaneous*, 30: 202-203.
- ④ **Torchin M. E., Lafferty K. D., Dobson A. P., McKenzie V. J. y A. M. Kuris. 2003.** Introduced species and their missing parasites. *Nature*, 421: 628-630.
- ④ **Travassos L. 1914.** Contribution to the study of Brazilian Helminthology. III. A new genus of the family Heterakidae Railliet and Henry. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 6: 137-142.
- ④ **Travassos L. 1915.** Contribuicoes para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira. Sobre as especies brasileiras do genero *Capillaria* Zeder, 1800. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 7: 146-172.
- ④ **Travassos L. 1937.** Contribucao ao conhecimento da Phylogynia dos Oxyuridae (Nematoda). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 32: 607-613.
- ④ **Vicente J. J., De Oliveira Rodrigues H., Correa Gomes D. y R. M. Pinto. 1997.** Nematoides do Brasil. Parte V: Nematoides de mamiferos. *Revista Brasileira de Zoología*, 14: 1-452.
- ④ **Wiger R., Barus V. y F. Tenora. 1978.** Scanning electron microscopic studies on four species of genus *Syphacia* (Nematoda, Oxyuridae). *Zoologica Scripta*, 7: 25-31.
- ④ **Wilson D. E. y D. M. Reeder. 2005.** Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. 3rd Edition. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 2142.
- ④ **Windsor D. A. 1998.** Controversies in parasitology. Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology*, 28: 1939-1941.
- ④ **Wisnivesky C. 2003.** Ecología y epidemiología de las infecciones parasitarias. Libro Universitario Regional, Costa Rica, pp. 398.
- ④ **Wright K. A. 1963.** Cytology of the bacillary bands of the nematode *Capillaria hepatica* (Bancroft, 1893). *Journal of Morphology*, 112: 233-259.
- ④ **Wright K. A. 1978.** Structure and function of the male copulatory apparatus of the nematodes *Capillaria hepatica* and *Trichuris muris*. *Canadian Journal of Zoology*, 56: 651-662.
- ④ **Yamaguti S. 1961.** Systema Helminthum. Vol 3. The Nematodes of Vertebrates. Interscience Publisher, John Wiley & Sons, New York, pp. 1261.

- ④ **Yorke W. y P. A. Maplestone. 1926.** The nematode parasites of vertebrates. J. & A. Churchill, London, pp. 536.
- ④ **Zhu X., Spratt D. M., Beveridge I., Haycock P. y R. B. Gasser. 2000.** Mitochondrial DNA polymorphism within and among species of *Capillaria sensu lato* from Australian marsupials and rodents. *International Journal for Parasitology*, 30: 933-938.

Anexo 1. Subfamilia Sigmodontinae, composición genérica de cada tribu y Sigmodontinae incertae sedis (D'Elía et al., 2007).

Sigmodontinae incertae sedis Wagner, 1843	Abrotrichini D'Elía, Pardiñas, Teta et Patton, 2007	Akodontini Vorontsov, 1959
<i>Abrawayaomys</i> Souza Cunha et Cruz, 1979 <i>Andinomys</i> Thomas, 1902 <i>Chinchillula</i> Thomas, 1898 <i>Delomys</i> Thomas, 1917 <i>Euneomys</i> Coues, 1874 <i>Irenomys</i> Thomas, 1919 <i>Juliomys</i> González, 2000 <i>Neotomys</i> Thomas, 1894 <i>Phaenomys</i> Thomas, 1917 <i>Punomys</i> Osgood, 1943 <i>Wilfredomys</i> Avila-Pires, 1960	<i>Abrothrix</i> Waterhouse, 1837 <i>Chelemys</i> Thomas, 1903 <i>Geoxus</i> Thomas, 1919 <i>Notiomys</i> Thomas, 1890 <i>Pearsonomys</i> Patterson, 1992	<i>Akodon</i> Meyen, 1833 <i>Bibimys</i> Massoia, 1979 <i>Blarinomys</i> Thomas, 1896 <i>Brucepattersonius</i> Hershkovitz, 1998 <i>Deltamys</i> Thomas, 1917 <i>Juscelinomys</i> Moojen, 1965 <i>Kunsia</i> Hershkovitz, 1966 <i>Lenoxus</i> Thomas, 1909 <i>Necromys</i> Ameghino, 1889 <i>Oxymycterus</i> Waterhouse, 1837 <i>Podoxymys</i> Anthony, 1929 <i>Scapteromys</i> Waterhouse, 1837 <i>Thalpomys</i> Thomas, 1916 <i>Thaptomys</i> Thomas, 1916

Ichthyomyini Vorontsov, 1959	Oryzomyini Vorontsov, 1959	Phyllotini Vorontsov, 1959
<i>Anotomys</i> Thomas, 1906 <i>Chibchanomys</i> Voss, 1988 <i>Ichthyomys</i> Thomas, 1893 <i>Neusticomys</i> Anthony, 1921 <i>Rheomys</i> Thomas, 1906	<i>Aegialomys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Amphinectomys</i> Malygin, 1994 <i>Cerradomys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Eremoryzomys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Euryoryzomys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Handleyomys</i> Voss, Gómez-Laverde, et Pacheco, 2002 <i>Holochilus</i> Brandt, 1835 <i>Hylaeamys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Lundomys</i> Voss et Carleton, 1993 <i>Melanomys</i> Thomas, 1902 <i>Microryzomys</i> Thomas, 1917 <i>Mindomys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Neacomys</i> Thomas, 1900 <i>Nectomys</i> Peters, 1861 <i>Nephelomys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Nesoryzomys</i> Heller, 1904 <i>Oecomys</i> Thomas, 1906 <i>Oligoryzomys</i> Bangs, 1900 <i>Oreoryzomys</i> Weksler, Percequillo, et Voss, 2006 <i>Oryzomys</i> Baird, 1857 <i>Pseudoryzomys</i> Hershkovitz, 1962 <i>Scolomys</i> Anthony, 1924 <i>Sigmodontomys</i> J. A. Allen, 1897 <i>Sooretamys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Transandinomys</i> Weksler, Percequillo et Voss, 2006 <i>Zygodontomys</i> Allen, 1897	<i>Andalgalomys</i> Williams et Mares, 1978 <i>Auliscomys</i> Osgood, 1915 <i>Calomys</i> Waterhouse, 1837 <i>Eligmodontia</i> Cuvier, 1837 <i>Galenomys</i> Thomas, 1916 <i>Graomys</i> Thomas, 1916 <i>Loxodontomys</i> Osgood, 1947 <i>Phyllotis</i> Waterhouse, 1837 <i>Salinomys</i> Braun et Mares, 1995 <i>Tapecomys</i> Anderson et Yates, 2000

Reithrodontini Vorontsov, 1959	Sigmodontini Wagner, 1843	Thomasomyini Steadman et Ray, 1982	Wiedomyini Reig, 1980
<i>Reithrodon</i> Waterhouse, 1837	<i>Sigmodon</i> Say et Ord, 1825	<i>Aepeomys</i> Thomas, 1898 <i>Chilomys</i> Thomas, 1897 <i>Rhagomys</i> Thomas, 1917 <i>Rhipidomys</i> Tschudi, 1845 <i>Thomasomys</i> Coues, 1884	<i>Wiedomys</i> Hershkovitz, 1959

Esta clasificación solo incluye géneros vivientes.

Anexo 2. Muestras realizados.

Localidad (incluyendo departamento/partido y provincia)	Hospedador	Colectores	Año
J.B. Molina, Dto. Constitución, Santa Fe	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
Máximo Paz, Dto. Constitución, Santa Fe	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
Maciel, Dto. San Jerónimo, Santa Fe	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
	<i>Necomys benefactus</i>		
Oliveros, Dto. Iriondo, Santa Fe	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
	<i>Necomys benefactus</i>		
Uranga, Dto. Rosario, Santa Fe	<i>Necomys benefactus</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
Rojas, Pdo. de Rojas, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
	<i>Necomys benefactus</i>		
Pergamino, Pdo. de Pergamino, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
	<i>Necomys benefactus</i>		
San Nicolás, Pdo. de San Nicolás de los Arroyos, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
Zárate, Pdo. de Campana, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Instituto INEVH, Dr. Julio I. Maiztegui	1992-1994
Reserva Natural de Otamendi, Pdo. de Campana, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Sanchez López y col.	1994
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
	<i>Scapteromys aquaticus</i>		
Reserva Selva Marginal de Punta Lara, Pdo. de Ensenada, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Navone y Lareschi. Podestá y col.	1994-1996 2007
	<i>Deltamys kempfi</i>		
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
	<i>Scapteromys aquaticus</i>		
Reserva Natural de Hudson, Pdo de Berazategui, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Navone y Lareschi	1995-1996
	<i>Deltamys kempfi</i>		
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
	<i>Scapteromys aquaticus</i>		
Balneario Bagliardi, Pdo. de Berisso, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Navone y Lareschi	1995-1996
	<i>Deltamys kempfi</i>		
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
	<i>Scapteromys aquaticus</i>		
Palo Blanco, Pdo. de Berisso, Buenos Aires	<i>Scapteromys aquaticus</i>	Navone y Lareschi	1994-1996
La Balandra, Pdo. de Berisso, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Navone y Lareschi. Pardiñas y col. Galliari y Robles	1995 2007
	<i>Deltamys kempfi</i>		
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
	<i>Scapteromys aquaticus</i>		
Punta Indio, Pdo. de Punta Piedras, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Pardiñas y col.	
Cerro de la Gloria, Pdo. de Catelli, Buenos Aires	<i>Akodon azarae</i>	Merino, Notarnicola y col.	1998 2000
Puerto Península, Dto. Iguazú, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Abba y col.	1999

Localidad (incluyendo departamento/partido y provincia)	Hospedador	Colectores	Año
Balneario Municipal de Aristóbulo del Valle sobre el arroyo Cuña Pirú, 10 km al NNO de Aristóbulo del Valle, Dto. Cainguás, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Cátedras de Parasitología y Mastozoología FCNyM, UNLP. Notarnicola, Robles, Udrizar Sauthier D., Almagro	1999-2005
	<i>Brucepattersonius</i> sp.		
	<i>Oxymycterus misionalis</i>		
	<i>Necromys temchuki</i>		
Selvas del Río de Oro, Dto. Libertador General San Martín, Chaco	<i>Akodon azarae bibianae</i>	Pardiñas, Galliari, Podestá, Cirignoli, Notarnicola, Cremonte	2000
	<i>Scapteromys aquaticus</i>		
Cancha Larga, Dto. Bermejo, Chaco	<i>Bibimys chacoensis</i>		
Mayor Villafañe, Dto. Pirané, Formosa	<i>Akodon azarae bibianae</i>	Pardiñas, Podestá, Cirignoli, Notarnicola, Merlo, Lunaschi	2001
	<i>Necromys temchuki</i>		
	<i>Scapteromys aquaticus</i>		
Margen izquierda río Bermejo, confluencia con el arroyo Correntoso, Dto. Pirané, Formosa	<i>Akodon azarae bibianae</i>		
Estancia Santa Inés RP 105 km 10, Dto. Capital, Misiones	<i>Akodon philipmyersi</i>	Pardiñas, y col. Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2001 2007
	<i>Necromys temchuki</i>		
Aº Feliciano, Dto. Feliciano, Entre Ríos	<i>Akodon azarae</i>	Cirignoli, Podestá y col.	2004
Puente Yunque, Dto. Esquina, Corrientes	<i>Oxymycterus rufus</i>	Cirignoli, Podestá y col.	2004
Costa Río Uruguay, Dto. Colón, Entre Ríos	<i>Oxymycterus rufus</i>	Abba, Udrizar Sauthier D.y Benot	2004
Reserva Costanera sur, Ciudad autónoma de Buenos Aires, Buenos Aires	<i>Deltamys kempii</i>	Suarez y col.	2005
San Juan Poriahú, Dto. San Miguel, Corrientes	<i>Akodon azarae</i>	Merino y col. Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2005 2007
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
Aº Caraballo, Dto. Colón, Entre Ríos	<i>Akodon azarae</i>	Abba, Udrizar Sauthier D.y Benot	2006
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
Villa Elisa, Dto. de Colón, Entre Ríos	<i>Akodon azarae</i>	Udrizar Sauthier W. y col.	2006
Estación Experimental del INTA Villa Miguel Lanús, Dto. Capital, Misiones	<i>Necromys temchuki</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
Club de Pesca Aº Paranay-Guazu, Caraguatay, Dto. Montecarlo, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
2 km aguas abajo desembocadura del Aº Paranay-Guazú, Caraguatay, Dto. Montecarlo, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
	<i>Thaptomys nigrita</i>		
Arroyo Salamanca, Reserva Natural Solar del Che, Caraguatay, Dto. Montecarlo, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
	<i>Thaptomys nigrita</i>		
Salto El Paraíso, Aº Paraíso, Dto. Guaraní, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
	<i>Brucepattersonius</i> sp.		
6 km NE Aº Paraíso sobre RP 2, Dto. Guaraní, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
	<i>Akodon serrensis</i>		
	<i>Brucepattersonius</i> sp.		
Posada "Las Malvinas", RP 2 km. 4, Dto. Guaraní, Misiones	<i>Akodon montensis</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
	<i>Thaptomys nigrita</i>		
Paraje Atalaya, Dto Santo Tomé, Corrientes	<i>Akodon azarae bibianae</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007

Finca La Adelita, Laguna Paiva, Dto. Capital, Corrientes	<i>Necomys temchuki</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
	<i>Oxymycterus rufus</i>		
Estación Biológica Corrientes, Dto. Capital, Corrientes	<i>Akodon montensis</i>	Pardiñas, Galliari, Lareschi, Notarnicola, Robles	2007
	<i>Necomys temchuki</i>		
	<i>Oxymycterus rufus</i>		

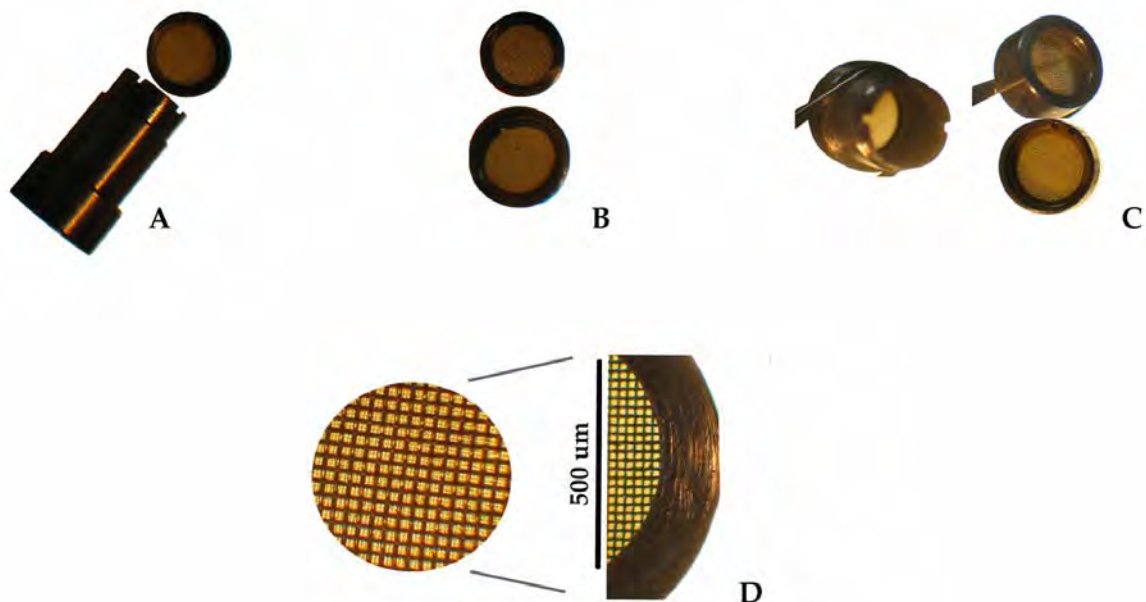
Anexo 3. Protocolo para preparación de los nematodos Oxyuridae, Trichuridae y Capillariidae para observación al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB)

- 1: vísceras fijadas en formol al 5% o alcohol 96%.
- 2: nematodos recuperados conservados en alcohol 70%.
- 3: limpieza de los especímenes mediante lavados sucesivos y a través de su colocación en el sonicador dentro de capsulas con alcohol 70%.
- 4: deshidratación, pasando por una serie ascendente de alcoholes: 70%, 78%, 85%, 96% durante 15' cada pasaje y 100% durante 30'.
- 5: secado por punto crítico (acetona).

Para la deshidratación y secado, los nematodos fueron colocados dentro de cápsulas de acero Jeol JNMT 100 (con modificaciones posteriores (Samiento-Robles)) (Figs. A-C).

-La malla de acero colocada es de 50 μ m, debajo de la cual se coloca papel de serigrafía sujetado con aros de acero (Fig. D).

- 6: montado, metalización y observación al MEB, Jeol JSMT 6360 LV® y Jeol JNMT 100®.



Anexo 4: Clasificación de Syphaciinae considerada en el presente estudio

Clase Secernentea Linstow, 1905

Orden Oxyurida Chabaud, 1974

Superfamilia Oxyuroidea Cobbold, 1864

Familia Oxyuridae Cobbold, 1864

Subfamilia Syphaciinae Raillet, 1916

Tribu Hilgertini Hugot, 1988

Tribu Passalurini Hugot, 1988

Tribu Acanthoxyurini Schulz, 1948

Tribu Syphaciini Raillet, 1916

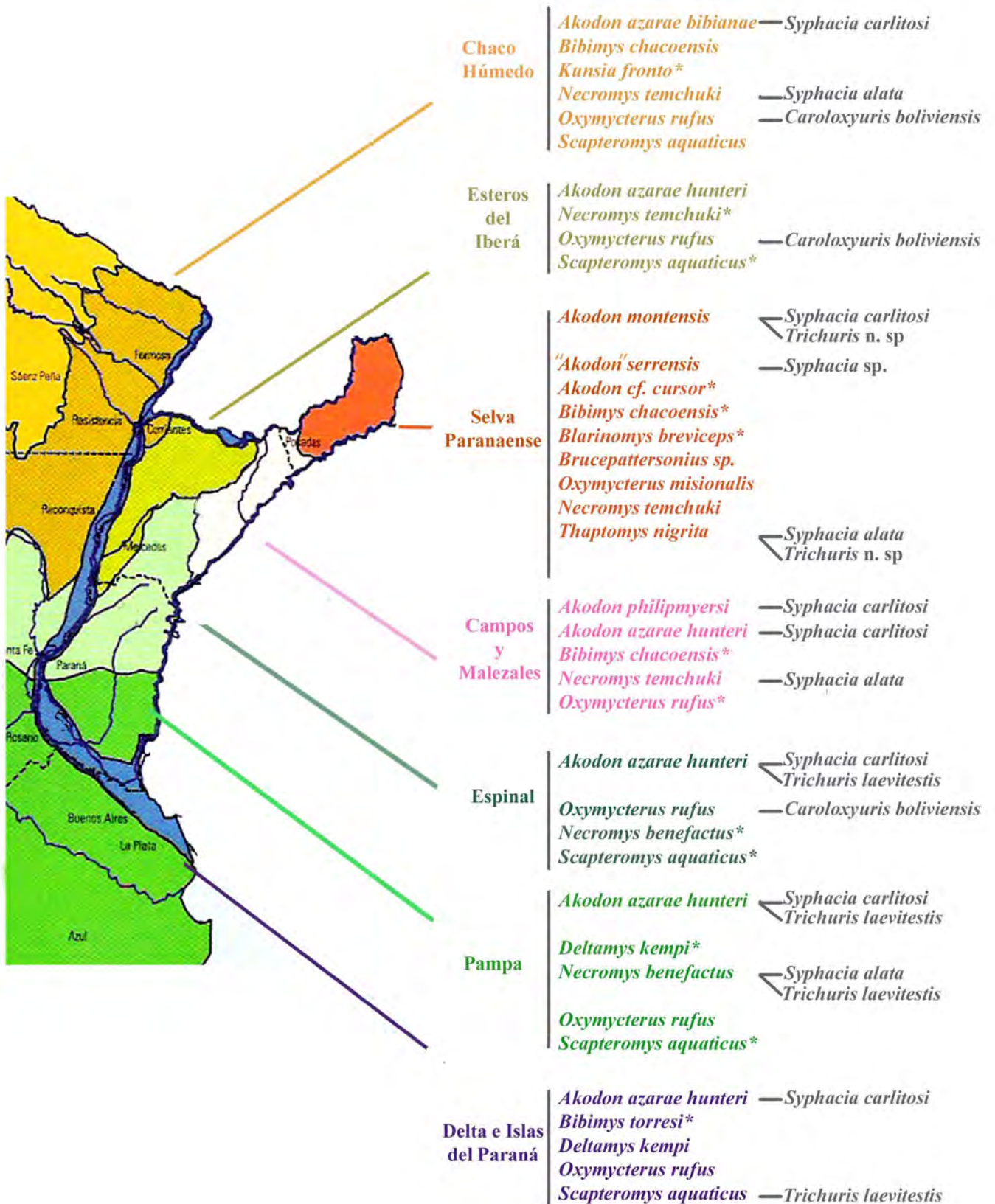
Género *Syphacia* Seurat, 1916

Género *Syphatineria* Chabaud et Biocca, 1955

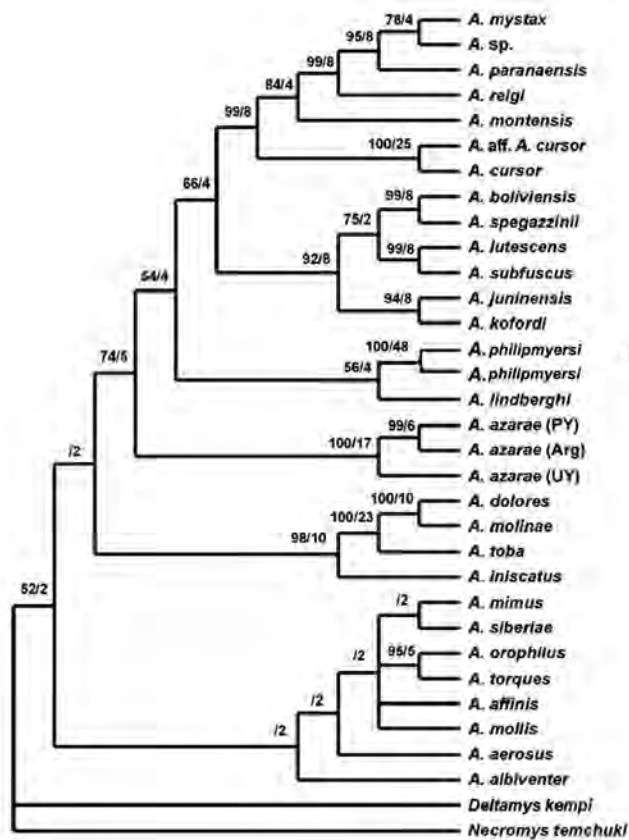
Género *Syphabulea* Gubanov, 1964

Género *Sypharista* Quentin, 1970

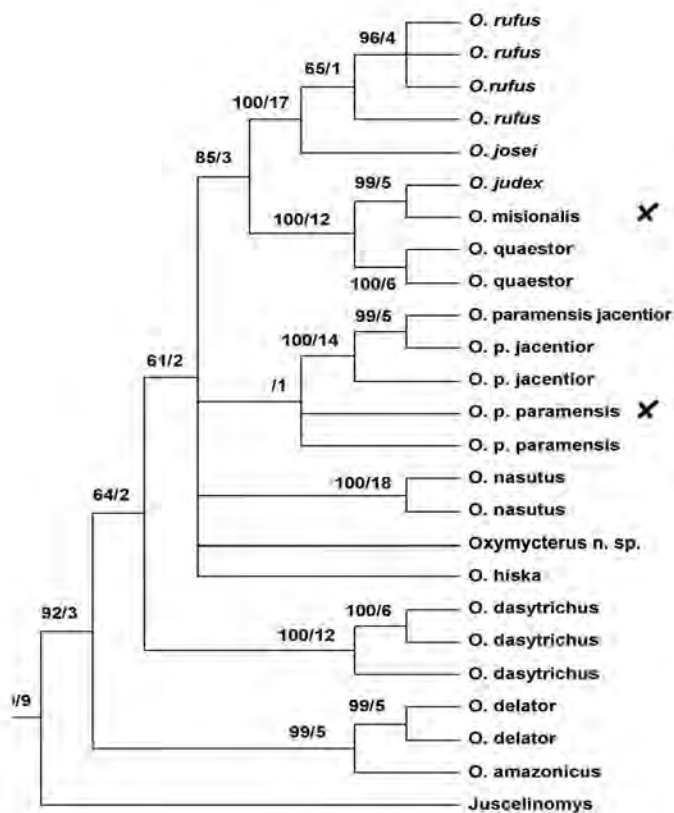
Género *Caroloxuris* Jiménez Ruiz et Gardner, 2003



Anexo 5. Distribución de las especies de Syphacini y Trichurini en los roedores simpátricos.



Extraído y modificado de Pardiñas et al., 2005



Extraído y modificado de Jayat et al., enviado

Anexo 6. Árboles de consenso de los géneros Akodon y Oxymycterus de la tribu Akodontini.

Los hospedadores y roedores examinados no considerados en el árbol de consenso D'Elía (2003) se indican con una cruz.