PATRONES DE DIVERSIDAD DE HELMINTOS EN ROEDORES SIGMODONTINOS DE LA SELVA ATLANTICA INTERIOR EN ARGENTINA

Guillermo Panisse

Tesis presentada para optar al título de Doctor de Ciencias Naturales

**Directoras
Graciela T. Navone
María del Rosario Robles**

2015

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN	i
ABSTRACT	iii

■ *Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL*

1.1. INTRODUCCIÓN	1
1.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO Y OBJETIVOS	3
1.3. RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN	4

■ *Capítulo 2: METODOLOGÍA GENERAL*

2.1. CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	5
Método de muestreo	6
Sitios relevados	6
2.2. CARACTERIZACIÓN DE LOS HOSPEDADORES	1 3
Composición de especies en la muestra obtenida	1 3
2.3. TOMA DE MUESTRAS	1 6
Procesamiento de los hospedadores	1 6
Procesamiento de los parásitos	1 9

■ *Capítulo 3: ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD DE HELMINTOS*

DE AKODON MONTENSIS Y OLIGORYZOMYS NIGRIPES

3.1. INTRODUCCIÓN	2 0
ASPECTOS TAXONÓMICOS	2 0
ASPECTOS ECOLÓGICOS	2 3
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS	2 6

3.2. METODOLOGÍA	2 7
ASPECTOS TAXONÓMICOS	2 7
Tratamiento y estudio de los parásitos	2 7
Presentación de las especies estudiadas	2 7
ASPECTOS ECOLÓGICOS	2 8
Áreas y ambientes relevados	2 8
Ambientes muestreados	2 8
Estaciones del año	3 1
Esfuerzo de muestreo	3 1
Hospedadores	3 3
Análisis estadísticos	3 4
3.3. RESULTADOS: <i>AKODON MONTENSIS</i>	3 7
Características	3 8
ASPECTOS TAXONÓMICOS	3 9
Resultados helmintológicos	3 9
<i>Tapironema coronatum</i>	3 9
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	4 1
<i>Trichofreitasia lenti</i>	4 6
<i>Angiostrongylus morerae</i>	5 0
<i>Syphacia carlitosi</i>	5 2
<i>Trichuris navonae</i>	5 5
<i>Eucoleus</i> sp. 1	5 7
<i>Platynosomoides</i> sp.	6 0
<i>Rodentolepis akodontis</i>	6 2

ASPECTOS ECOLÓGICOS	6 5
Población componente	6 6
Infracomunidad	7 2
Comunidad componente	7 7
Especies principales, secundarias y satélites	7 9
3.4. RESULTADOS: <i>OLIGORYZOMYS NIGRIPES</i>	8 1
Características	8 2
ASPECTOS TAXONÓMICOS	8 3
Resultados helmintológicos	8 3
<i>Tapironema coronatum</i>	8 3
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	8 4
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	8 7
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	9 0
<i>Syphacia kinsellai</i>	9 3
<i>Litomosoides navonae</i>	9 5
Especie indeterminada	9 7
ASPECTOS ECOLÓGICOS	9 8
Población componente	9 9
Infracomunidad	10 4
Comunidad componente	10 7
Especies principales, secundarias y satélites	10 9
3.5. DISCUSIÓN	11 1

■ **Capítulo 4: DESCRIPCIÓN DE LA HELMINTOFAUNA DEL ENSAMBLE DE ROEDORES DE LA SELVA ATLÁNTICA INTERIOR**

4.1. INTRODUCCIÓN	11 7
HIPÓTESIS Y OBJETIVOS ESPECÍFICOS	11 9
4.2. METODOLOGÍA	12 0

4.3. RESULTADOS: LISTADO DE ESPECIES PARÁSITAS	1 2 1
<i>Akodon montensis</i>	1 2 2
<i>Brucepattersonius</i> sp.	1 2 3
<i>Thaptomys nigrita</i>	1 2 4
<i>Euryoryzomys russatus</i>	1 2 4
<i>Nectomys squamipes</i>	1 2 5
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	1 2 6
<i>Sooretamys angouya</i>	1 2 7
Similitud de faunas parásitas	1 2 8
4.4. ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN HOSPEDATORIA Y GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES PARÁSITAS	1 3 0
Nuevos registros hospedatorios y geográficos	1 3 0
Registro de hospedadores	1 3 0
Registro geográficos	1 3 6
Análisis de la distribución hospedatoria y geográfica	1 3 7
Fauna parásita	1 3 7
Especies parásitas compartidas entre especies hospedadoras	1 4 2
4.5. DISCUSIÓN	1 4 6
 ■ Capítulo 5: CONCLUSIONES GENERALES	 1 4 9
 ■ BIBLIOGRAFÍA CITADA	 1 5 1

RESUMEN

La distribución de los parásitos está determinada por la combinación de diversos factores tales como la disposición espacial de los hospedadores y parásitos, la variación entre individuos en su exposición a los estados infectivos de los parásitos, una susceptibilidad diferencial de los hospedadores asociada a su condición general, edad, sexo y comportamiento. En este contexto la diversidad de los parásitos no está aleatoriamente distribuida entre las especies hospedadoras. La riqueza parasitaria generalmente muestra un conservacionismo filogenético en el cual dos especies hospedadoras relacionadas estrechamente tienden a albergar faunas parásitas más similares que dos especies hospedadoras más alejadas. Sin embargo, las características ecológicas de cada especie hospedadora juegan un rol independiente y determinan si pocas o muchas especies parásitas explotan a una especie hospedadora en particular. Así la variación de la riqueza parasitaria deriva también de la biología del parásito, y de la forma en que estos son adquiridos por los hospedadores. Diferentes comunidades componentes de la misma especie hospedadora pueden compartir frecuentemente especies parásitas, pero sólo ocasionalmente tienen la misma composición.

En los roedores sigmodontinos, la vagilidad y migración de especímenes, a través de diferentes poblaciones afecta la riqueza y composición de las comunidades componentes. Asimismo, los hospedadores intermediarios juegan un rol importante en la colonización de nuevas especies parásitas en diferentes especies hospedadoras.

El Bosque Atlántico Interior en Argentina, o Selva Paranaense, ocupa la mayor parte de la Provincia de Misiones constituyendo la eco-región de mayor biodiversidad del país y los ensambles de roedores sigmodontinos de estos bosques se encuentran entre los más diversos de Argentina.

Uno de los ejes principales de esta tesis fue determinar el ensamble de helmintos parásitos de roedores sigmodontinos del Bosque atlántico interior en Argentina y la búsqueda de posibles relaciones con características de las especies hospedadoras. De este modo se propuso dar a conocer los rangos de distribución hospedatoria y geográfica de las especies parásitas halladas y analizar las características de la especie hospedadora (sexo, tamaño, abundancia, ambiente, estación del año de captura y distribución geográfica) en relación a los índices ecológicos poblacionales, comunitarios y de la fauna parásita.

Se revisaron 160 especímenes de roedores sigmodontinos del Bosque Atlántico Interior en Argentina o Selva Paranaense, pertenecientes a 7 especies: *Akodon montensis*, *Oligoryzomys nigripes*, *Euryoryzomys russatus*, *Sooretamya angouya*, *Brucepattersonius* sp. *Nectomys squamipes* y *Thaptomys nigrita* siendo las dos primeras las más abundantes.

La comunidad componente de *Akodon montensis* estuvo constituida por *Tapironema coronatum*, *Stilestrongylus aculeata*, *Trichofreitasia lenti*, *Angiostrongylus morerae*, *Syphacia carlitosi*, *Trichuris navonae*, *Eucolues* sp. (Nematoda), *Platynosomoides* sp., (Trematoda) y *Rodentolepis akodontis* (Cestoda). En las especies más frecuentes (*S. aculeata*, *T. lenti*, *S. carlitosi*, y *T. navonae*) se encontraron diferencias significativas entre sus poblaciones y el sexo, ambiente y estación del año de captura del hospedador. Se observó una relación entre la diversidad y dominancia infracomunitaria respecto de la abundancia de *A. montensis*. Se encontraron diferencias significativas al comparar la carga del ensamble parasitario con el sexo del hospedador, el ambiente donde se capturó y la estación del año de muestreo. Se observó que las especies que más aportaron a esta diferencia fueron *Stilestrongylus aculeata* y *Syphacia carlitosi* por su condición de abundancia.

La comunidad componente de *O. nigripes* estuvo constituida por *Tapironema coronatum*, *Guerrerostrongylus zetta*, *Stilestrongylus lanfrediae*, *Hassalstrongylus epsilon*, *Syphacia kinsellai*, *Litomosoides navonae*. (Nematoda) y un cestode Hymenolepididae. En las especies más frecuentes (*G. zetta* y *S. lanfrediae*) se encontraron diferencias significativas entre sus poblaciones y, el sexo y la estación del año de captura del hospedador. Además se observó una relación positiva entre la riqueza de la infracomunidad respecto del tamaño de esta especie hospedadora. Teniendo en cuenta que ha mayor tamaño mayor disponibilidad de nichos a ser colonizados.

En este trabajo se compendia y resume el total de especies de helmintos parásitos hallados para las 7 especies de roedores sigmodontinos analizadas. Asimismo, se comparan los resultados obtenidos en estudios previos y se indican las especies parásitas compartidas entre diferentes especies y poblaciones hospedadoras. De manera exploratoria se muestran los resultados de la fauna parásita presente en cada especie hospedadora analizada en relación a las hipótesis puestas a prueba sobre la biogeografía de islas y epidemiología. En este sentido, se observó que existiría relación entre el área de distribución de la especie hospedadora y la riqueza específica de sus parásitos, teniendo en cuenta que las especies con distribuciones más amplias (e.g. *O. nigripes*) presentan una mayor riqueza de especies parásitas que aquellas con distribución menor (*A. montensis*).

Este estudio surge de relevamientos completos realizados en forma sincrónica sobre hospedadores y parásitos, en un área dada, entendiendo que es un modelo que ofrece resultados concluyentes de la composición y estructura de los ensambles parasitarios. De este modo se provee una base sustancial para la continuidad de estas investigaciones en otras especies hospedadoras y en nuevas áreas de distribución.

ABSTRACT

Parasites distribution is determined by the combination of diverse factors such as the spatial arrangement of hosts and parasites, individual variation in exposure to infective stages of parasites, a differential susceptibility of hosts associated to their general condition, age, sex and behavior. In this context the diversity of parasites is not randomly distributed between the host species. Parasite species richness generally shows a phylogenetic conservatism in which two closely related host species tend to harbor more similar parasitic fauna than two further related host species. However, the ecological characteristics of each host species play an independent role and determine whether few or many parasitic species prey on a particular host species. Thus the variation of the parasites species richness also stems from the biology of the parasite, and from the way these are acquired by the hosts. Different component communities of the same host species can often share parasite species, but only occasionally they have the same composition.

In sigmodontines rodents, vagility and migration of specimens across different populations affects the richness and composition of component communities. Also, the intermediate hosts play an important role in the colonization of new parasite species in different host species.

The interior Atlantic forest in Argentina, or Paranaense forest, occupies most of the Province of Misiones constituting the eco-region of greatest biodiversity in the country and the assemblies of sigmodontines rodents of these forests are among the most diverse in Argentina. One of the main axes of this thesis was to determine the assembly of helminth parasites of sigmodontines of the interior Atlantic forest in Argentina and to search for possible relationships with characteristics of the host species. By this way it was proposed to present the ranges of geographical distribution of host and parasitic species found and to analyze the characteristics of the host species (sex, size, abundance, environment, season catch and geographic distribution) in relation to ecological indexes of population, community and parasitic fauna.

One hundred and sixty specimens of sigmodontines rodents of the Interior Atlantic forest in Argentina or Paranaense forest were reviewed, belonging to 7 species: *Akodon montensis*, *Oligoryzomys nigripes*, *Euryoryzomys russatus*, *Sooretamya angouya*, *Brucepattersonius* sp. *Nectomys squamipes* and *Thaptomys nigrita* being the first two the most abundant.

The *Akodon montensis* component community consisted of *Tapironema coronatum*, *Stilestrongylus aculeata*, *Trichofreitasia lenti*, *Angiostrongylus morerae*, *Syphacia carlitosi*, *Trichuris navonae*, *Eucolues* sp. (Nematoda) *Platynosomoides* sp. (Trematoda) and

Rodentolepis akodontis (Cestoda). In the most frequent species (*S. aculeata*, *T. lenti*, *S. carlitosi* and *T. navonae*) significant differences between populations and sex, environment and capture season of the host were found. A relationship between diversity and infracommunity dominance on abundance of *A. montensis* was observed. Significant differences were found when comparing the parasitic load assembly with host sex, the environment where it was captured and sampling season. It was noted that species that contributed the most to this difference were *Stilestrongylus aculeata* and *Syphacia carlitosi* because of their condition of abundance.

The component community of *O. nigripes* consisted of *Tapironema coronatum*, *Guerrerostrongylus zetta*, *Stilestrongylus lanfrediae*, *Hassalstrongylus epsilon*, *Syphacia kinsellai*, y *Litomosoides navonae* (Nematoda) and one Hymenolepididae cestode. In the most common species (*G. zetta* and *S. lanfrediae*) significant differences between their populations and sex and sampling season host were found. Besides a positive relationship between the richness of infracommunity regarding the size of the host species was observed. Considering that the larger the size, the greater the availability of niches to be colonized.

This thesis summarizes and resumes the total helminthes species found for the 7 species of sigmodontines rodents analyzed. Also, the results obtained in previous studies are compared, and shared parasitic species among different species and host populations are listed. In an exploratory manner the results of the parasitic fauna found in each host species analyzed are shown in relation to the hypotheses tested on island biogeography and epidemiology. In this sense, it was noted that there would exist a relationship between the range of host species and species richness of their parasites, taking account that species with higher distributions (e.g. *O. nigripes*) have a greater parasites species richness that those with lower distribution (*A. montensis*).

This study arises of complete surveys conducted synchronously on hosts and parasites in a given area, understanding that it is a model that provides conclusive results on the composition and structure of parasite assemblages. This will provide a substantial basis for the continuation of these investigations in other host species and in new distribution areas.

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN
HIPÓTESIS DE TRABAJO Y OBJETIVOS
RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN

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).

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 (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 (Mitter y Brooks, 1983; Brooks y Mitter, 1984). Ambos tipos de patrones pueden estar representados a lo largo de la historia evolutiva, en la cual 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 diferir 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, 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 el establecimiento de los parásitos en los hospedadores (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 y representan un excelente modelo para la realización de estudios parasitológicos.

El bosque atlántico interior en Argentina o Selva Paranaense ocupa la mayor parte de la Provincia de Misiones, constituyendo la eco-región de mayor biodiversidad del país. Los ensambles de roedores sigmodontinos de estos bosques se encuentran entre los más diversos de Argentina. Las especies más frecuentes de estos ensambles son *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes*, conformando el 75% de la abundancia. Especies tales como *Thaptomys nigrita*, *Bucepattersonius* sp., *Euryoryzomys rusattus*, *Nectomys squamipes*, *Oxymycterus misionalis* y *Sooretamys angouya* son escasas en el ambiente (Crespo, 1982; Cirignoli et al., 2011).

En Argentina, hasta el momento, los estudios parasitológicos en roedores sigmodontinos han generado significativos aportes al conocimiento taxonómico de los endoparásitos, especialmente nematodos, pero estas contribuciones se han limitado al estudio de especies parásitas aisladas en especies hospedadoras particulares (e.g. Sutton, 1974, 1983, 1994; Suriano y Navone, 1993, 1994, 1996; Notarnicola et al., 2000, 2002; Robles y Navone, 2007 a, b, 2010; Navone et al., 2009; Notarnicola y Navone, 2011; Robles et al., 2008, 2012; Digiani et al., 2012; Digiani y Kinsella, 2014). Los ensambles de parásitos en roedores han sido estudiados en forma exploratoria, principalmente en el NE de la provincia de Buenos Aires y más recientemente en Misiones (Lareschi et al., 2003, 2007; Navone et al., 2009a, 2009b; Notarnicola, 2009). La falta de un exhaustivo conocimiento de

los ensambles parasitarios de roedores sigmodontinos ha sido un obstáculo para diseñar planes de investigación que contemplen aspectos ecológicos y evolutivos.

De este modo la profundización de este tipo de estudios permitiría conocer cómo la diversidad de parásitos ha evolucionado, variando a diferentes escalas y particularmente entre diferentes especies hospedadoras.

1.2. HIPÓTESIS DE TRABAJO Y OBJETIVOS

A través del presente trabajo se describen los ensambles parasitarios de roedores sigmodontinos en la Selva Paranaense y se examina si estos se encuentran relacionados con diferentes aspectos de la historia natural de las especies hospedadoras.

De este modo mediante la integración de conocimientos parasitológicos y mastozoológicos se pusieron a prueba las siguientes **HIPÓTESIS DE TRABAJO**:

- ✓ **H1:** los ensambles parasitarios están determinados por un mayor número de co-ocurrencias y especies dominantes a nivel de cada especie hospedadora.
- ✓ **H2:** el sexo, la masa corporal, la abundancia relativa y el ambiente frecuentado de las especies hospedadoras se correlacionan positivamente con las estimaciones de abundancia y diversidad de los ensambles parasitarios.
- ✓ **H3:** la diversidad de parásitos de los roedores sigmodontinos que conforman el ensamble de la Selva Atlántica Interior está subestimada.

Las hipótesis fueron testeadas a través del cumplimiento de los siguientes **OBJETIVOS**:

Objetivos específicos

- Aportar a la identificación taxonómica de las especies parásitas presentes en cada especie hospedadora.
- Describir los ensambles parasitarios para cada especie hospedadora.
- Estimar indicadores ecológicos (Prevalencia, Intensidad Media, Abundancia media) para cada especie parásita en cada especie hospedadora.
- Describir la estructura de los ensambles parasitarios (Riqueza específica, Diversidad, Dominancia) para cada especie hospedadora.
- Conocer los rangos de distribución de las especies parásitas halladas en las especies hospedadoras estudiadas.

- Analizar las características de la especie hospedadora (i.e. tamaño, sexo, abundancia relativa y ambiente frecuentado) correlacionándolas con indicadores ecológicos poblacionales para cada especie parásita.
- Determinar si algunas de las características de la especie hospedadora (i.e. tamaño, sexo, abundancia y ambiente frecuentado) se correlacionan con algunos indicadores ecológicos que describen la comunidad parasitaria.
- Comparar la fauna parásita de cada especie hospedadora y encontrar posibles relaciones con los aspectos ecológicos propios de cada especie hospedadora las características del ambiente y la distribución geográfica.

Estos objetivos fueron cumplidos a través de los siguientes modelos hospedatorios: la amplitud de rangos de masa corporal entre 15 y 250 grs (e.g. *Thaptomys nigrita* y *Nectomys squamipes*); diferentes abundancias relativas (e.g. *Akodon montensis* con abundancia alta y *Brucepattersonius* sp./ *Sooretamys angouya* con abundancias bajas); distintos rangos de distribución ambiental/ geográfica (e.g. *Oligoryzomys nigripes* -amplia- vs. *Thaptomys nigrita*/ *Brucepattersonius* sp -restringida-).

1.3. RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN

La información generada contribuye a la creación de una actualizada compilación y clara identificación de las especies parásitas, y además explica cuáles son los posibles factores que determinan las asociaciones parásito-hospedador-ambiente.

Este estudio contempla diversas características y fue abordado en forma parcial mediante la observación de un modelo representativo. De esta forma el presente trabajo brinda una base sustancial en el estudio de los ensambles hospedador/parásito, el cual podrá replicarse en otras áreas y eco-regiones del país, permitiendo aportar aspectos sobre la diversidad global, entender cómo los ensambles parasitarios están estructurados y comprender el efecto de las características del hospedador y el ambiente sobre esa estructuración.

METODOLOGÍA GENERAL

CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO
CARACTERIZACIÓN DE LOS HOSPEDADORES
TOMA DE MUESTRAS

Capítulo 2. METODOLOGÍA GENERAL

2.1. CARACTERIZACIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La mayor parte de la Provincia de Misiones está ocupada por la Selva Paranaense, que constituye la eco-región de mayor biodiversidad del país. Se asienta sobre el macizo basáltico de la Serra Geral, cuyas altitudes alcanzan los 800 m snm en el noreste de la provincia. Estos bosques se emplazan sobre terrenos quebrados y/o llanos, en suelos ricos en óxidos de hierro y aluminio, entre los ríos Paraná y Uruguay (Burkart et al., 1999; Placi y Di Bittetti, 2005) (Figura 2.1.1). El clima es cálido y húmedo. La temperatura media anual es de 20°, oscilando entre 16° en julio y 27° en enero. Durante los meses de invierno son frecuentes las heladas, especialmente en las áreas de mayor elevación. Las precipitaciones son bastante uniformes, variando entre los 1800 a 2000 mm anuales. No hay estación seca, aunque pueden registrarse sequías en cualquier época del año. La primavera y el otoño son las estaciones de máxima precipitación, siendo la media mensual, superior a los 100 mm.

Figura 2.1.1. Selva Paranaense, área de estudio, ocupando gran parte de la provincia de Misiones.

Método de muestreo

Se utilizaron 240 trampas de caja “cerradas” tipo Sherman de 8x9x24 cm (Fig. 2.1.2) y 37 trampas de 12x12x37 cm. Se establecieron transectas o loci de captura, cada uno con un número variable (usualmente 40) de trampas separadas entre 8 y 10 m.

Las trampas fueron cebadas con una mezcla de avena arrollada, esencia de vainilla y/o aceite de oliva y fueron revisadas durante las primeras horas de la mañana para recolectar los animales capturados y recebadas diariamente en horas de la tarde.

El esfuerzo de captura se determinó usando la unidad de trampas noche (TN), definido como el número de trampas utilizadas por el tiempo de muestreo (Jones et al., 1996).

Figura 2.1.2. Trampas tipo Sherman de 8x9x24 cm.

Sitios relevados

Los sitios de muestreo en la Provincia de Misiones fueron (Figura 2.1.3):

1. Refugio Moconá (**RMO**) (27°08'30.38"S, 53°55'33.93"O) y Arroyo Oveja Negra -y Cruce Ruta 2 -(27°08'14.94" S, 53°55'27.62"O).
2. Reserva de Usos Múltiples Guaraní (**RUMG**) (26°55'7.86"S, 54°13'23.09"O).
3. Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (**CAMB**) (26°02'54.21"S, 53°46'32.40"O).

Estos muestreos fueron realizados como parte de proyectos de investigación ejecutados por el equipo de trabajo del Laboratorio de Biodiversidad y Epidemiología parasitaria en animales silvestres y el hombre del CEPAVE.

Posteriormente, en el marco de la presente tesis doctoral se intensificaron los muestreos en los sitios detallados a continuación con el fin de contemplar los aspectos relacionados a las especies hospedadoras y aportar a la resolución de todos los objetivos planteados.

4. Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (**RVSU**) (25° 58'32.29"S, 54° 07'00.08"O).
5. Parque Provincial Urugua-í (**PPU**) (25°58'S, 54°06'O).

En este marco y para comprender la estructura y desarrollo del presente trabajo de tesis es importante advertir que se tomaron cinco sitios de muestreo (1-5) para desarrollar la sección sobre los **Aspectos taxonómicos** de los helmintos y se tomaron dos sitios (4, 5) para interpretar las relaciones Parásito-Hospedador en la sección de **Aspectos ecológicos**.

Figura 2.1.3. Selva Paranaense, se indican con puntos amarillos los 5 sitios relevados.

1) Refugio Moconá y Arroyo Oveja Negra (RMO)

Se trata de una propiedad privada sobre el A° Oveja Negra hasta su desembocadura en el A° Yabotí. Los bosques en el área son totalmente secundarios, o han sido alterados por extracción de especies maderables, dándole al dosel alturas inferiores a los 10 m. Los bordes de caminos y senderos presentan un sotobosque denso, invadidos por matorrales de tacuarembós (*Chusquea ramosissima*), y talas (*Celtis* sp). El A° Oveja Negra, es un cuerpo de agua de 10 a 15 metros de ancho, con extensos sectores de baja profundidad y pedregosos. El arroyo presenta crecidas provocadas por lluvias locales, aumentando varias veces su caudal de estiaje.

Fecha y esfuerzo de muestreo

Esta zona fue relevada durante 5 días en septiembre de 2009 con un total de 1119 noches trampa.

Ambientes muestreados (Fig. 2.1.4)

Las 12 transectas de muestreo fueron ubicadas entre el A° Oveja Negra y la R.P. 2 y sus inmediaciones, en las rocas del mismo curso de agua, en sus bordes, entre la vegetación ribereña, en los bordes de caminos y sendas internas de bosques secundarios y/o bosques perturbados del Refugio Moconá y en bordes del A° Yabotí.

Figura 2.1.4. Ubicación de las transectas de muestreo dentro del Refugio Moconá y en el A° Oveja Negra.

2) Reserva de Usos Múltiples Guaraní (RUMG)

La RUMG forma parte de la Reserva de la Biósfera Yabotí y se emplaza en el Distrito de las Selvas Mixtas, Provincia Paranaense (Cabrera y Willink, 1973). Dispuesta sobre el borde oriental de la Sierra Central de Misiones y limitada por los Arroyos El Soberbio y El Paraíso, presenta una topografía con pendientes suaves a muy pronunciadas, desarrollada entre los 267 y 574 m snm, predominando la selva higrófila multiestratificada, con doseles arbóreos entre 25 y 28 m y emergentes que superan los 30 m. Junto con las Reservas “Provincial Caá Yari” y “de Papel Misionero”, conforman un núcleo de selva relativamente prístina y presentan áreas de vegetación secundaria en los bordes de los caminos y en las chacras de las comunidades indígenas. Las especies arbóreas pertenecen mayormente a las familias Myrtaceae y Fabaceae. Esta fisonomía vegetal muestra variaciones en su

estructura y composición ligadas al tipo de suelo, al relieve y a la presencia de bañados y cursos de agua más o menos importantes (Tressens et al., 2008).

Fecha y esfuerzo de muestreo

Esta zona fue relevada durante 6 días en junio de 2010 con un total de 1208 noches trampa.

Ambientes muestreados (Fig. 2.1.5)

Las 7 transectas de muestreo fueron ubicadas en el interior de selva primaria modificada (Locus 1); Vertiente y Arroyo Celeste (Locus 2); Borde de bosque, con predominio de hierbas y plantas heliófitas (Loci 3 y 5); Bordes del Arroyo Aguará (Locus 4); Interior del bosque, con sectores con chachíes bravos (*Alsophila setosa*) (Loci 6 y 7).

Figura 2.1.5. Ubicación de las transectas de muestreo dentro Reserva de Usos Múltiples Guaraní.

3) Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (CAMB)

El CAMB, dependiente de la Estación Experimental Agropecuaria del INTA Montecarlo, se encuentra a 3 km de la localidad de San Antonio, sobre el km 452 de la Ruta

Nacional 101, a más de 500 m snm. Esta región se emplaza en la Selva de Laurel, Guatambú y Pino del Distrito de las Selvas Mixtas de la Provincia Paranaense (Cabrera, 1976). Actualmente, la CAMB es uno de los pocos núcleos con vegetación arbórea en la zona, rodeada de chacras. La comunidad climax original está representada por pinares de *Araucaria angustifolia*.

Fecha y esfuerzo de muestreo

Esta zona fue relevada durante 4 días en septiembre de 2011 con un total de 554 noches trampa.

Ambientes muestreados (Fig. 2.1.6)

Las 4 transectas de muestreo fueron ubicadas en el Bosque implantado de *Araucaria A. angustifolia* (círculo blanco); en el Bosque nativo modificado (círculo naranja); en el Bosque secundario en el borde del Arroyo El Tigre (círculo violeta) y en el Bosque implantado de *Eucalyptus* sp (círculo celeste).

Figura 2.1.6. Ubicación de las transectas de muestreo dentro del Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio.

4) Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (RVSU)

La RVSU se emplaza en la cuenca media del Arroyo Urugua-í, en el centro norte del denominado Corredor Verde de Misiones. Se trata de una reserva privada, gestionada por Fundación Vida Silvestre Argentina. Limita al norte con el Parque Provincial Urugua-í, al sur y este con una propiedad de Alto Paraná SA, el Campo Los Palmitos y al oeste con otra propiedad privada, la Armida. Biogeográficamente, la RVSU se encuentra en el Distrito de las Selvas Mixtas de la Provincia Paranaense (Cabrera, 1976). Las especies de

micromamíferos presentes en este sitio fueron dadas a conocer en agosto de 2004, cuando fue realizado el primer relevamiento de cinco días de duración, registrándose 9 especies (Pereira et al., 2005).

Fecha y esfuerzo de muestreo

Esta zona fue relevada durante 4 días en septiembre de 2011 con un total de 534 noches trampa.

Ambientes muestreados (Fig. 2.1.7).

Las 4 transectas de muestreo fueron ubicadas en tres ambientes, Selvas de terrazas (Locus 1); Selvas y sarandisales de bordes de arroyo (Loci 2 y 4); Selvas mixtas y abiertas de laureles de medias lomas (Locus 3).

Figura 2.1.7. Ubicación de las transectas de muestreo dentro de la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í. El cuerpo de agua que surca la imagen es el Arroyo Urugua-í.

5) Parque Provincial Urugua-í (PPU)

El PPU está ubicado sobre la cuenca del Arroyo Urugua-í, uno de los afluentes misioneros más importantes del río Paraná, en el extremo nordeste de la provincia de Misiones (Departamentos Iguazú y General Belgrano). Se emplaza en la Provincia Paranaense, en el Distrito de las Selvas Mixtas (Cabrera, 1976) en el cual se desarrollan tres comunidades climáticas: "Selvas de Laurel y Guatambú"; "Selvas de Laurel, Guatambú y Palo Rosa" y "Selvas de Laurel, Guatambú y Pino Paraná (*Araucaria angustifolia*)".

El área muestreada se ubicó en los alrededores del cruce del Arroyo Uruzú con la RP 19. Otro muestreo fue efectuado a unos 5 km al este, en el borde de la vieja RP19 – actualmente una franja con vegetación de especies pioneras- y la selva circundante.

Fecha y esfuerzo de muestreo

Esta zona fue relevada durante un total de 15 días en Septiembre de 2012, Mayo y Agosto de 2013 con un total de 3498 noches trampa.

Ambientes muestreados (Figs. 2.1.8)

Las 13 transectas de muestreo fueron ubicadas en cuatro ambientes, Selvas de terrazas (Loci 1 - 6); Selvas y sarandisales de bordes de arroyo (Locus 4); Bordes de selva (Loci 7 - 11 y 13); Pajonal inundado (partes del Locus 12) y Locus 12 en borde de la antigua traza de la RP19 y la selva circundante.

Figura 2.1.8. Loci 1 al 7 en los alrededores del Arroyo Uruzú y la RP19, y locus 13 alrededor casa guardaparques

Figura 2.1.8. Loci del 8 al 12 en el Parque Provincial Urugua-í, Recodo Antigua RP19

2.2. CARACTERIZACIÓN DE LOS HOSPEDADORES

Composición de especies en la muestra obtenida

Si bien la taxocenosis de roedores sigmodontinos de estos bosques es una de las más diversas del país, las especies dominantes de estos ensambles son *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes*, seguidas por las menos frecuentes *Thaptomys nigrita*, *Bucepattersonius* sp., *Euryoryzomys rusattus*, *Nectomys squamipes*, *Oxymycterus misionalis* y *Sooretamys angouya* que se restringen a ciertos microambientes (Crespo, 1982; Cirignoli et al., 2011).

Se registraron 7 especies de roedores Sigmodontinae (ver fotos en Figura 2.2.1).

Tabla 2.2.1. Especímenes de roedores sigmodontinos revisados y estudiados.

TRIBU	ESPECIES DE ROEDORES	SITIOS DE MUESTREO					
		1	2	3	4	5	TOTAL
<i>Akodontini</i>	<i>Akodon montensis</i>	20	1	21	23	81	146
	<i>Bucepattersonius</i> sp	1	-	-	1	6	8
	<i>Thaptomys nigrita</i>	7	-	2	2	2	13
<i>Oryzomyini</i>	<i>Euryoryzomys russatus</i>	1	3	3	3	8	18
	<i>Nectomys squamipes</i>	2	2	-	1	1	6
	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	14	14	17	3	23	71
	<i>Sooretamys angouya</i>	4	2	-	2	4	12
	TOTAL	49	22	43	35	125	274

Para la distribución geográfica y caracterización ecológica de las especies estudiadas se siguió principalmente a Redford y Eisenberg (1992); Musser y Carleton, (2005) y Pardiñas et al. (2006), entre otros.

Akodontini:

- ❖ ***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. La especie habita al este de Paraguay, noreste de Argentina, y sudeste de Brasil (Rio de Janeiro a Rio Grande do Sul) (Gamarra de Fox y Martin, 1996; Geise et al., 2001; Pardiñas et al., 2003).
- ❖ ***Bucepattersonius* sp.:** se distribuye únicamente en la Selva Paranaense. No hay registros sobre su alimentación. Su identificación específica es actualmente compleja y se ha sugerido que el estatus de las poblaciones misioneras sea re-evaluado a través

de un estudio integral con una mayor cantidad de ejemplares y caracteres (Pardiñas et al., 2006).

- ❖ ***Thaptomys nigrita*** (Lichtenstein, 1829): se encuentra en Argentina, 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. La especie ocupa el sudeste brasileiro (San Pablo, Paraná, Santa Catarina y Río Grande do Sul); el este de Paraguay y la Provincia de Misiones en Argentina (Musser y Carleton, 2005).

Oryzomyini:

- ❖ ***Euryoryzomys russatus*** (Wagner, 1848): no hay registros sobre su comportamiento y alimentación. Se distribuye en el sudeste de Brasil, desde San Salvador de Bahía a Río Grande do Sul; este de Paraguay y en selvas en galería de la Selva paranaense en Argentina.
- ❖ ***Oligoryzomys nigripes*** (Olfers, 1818) frecuenta el sotobosque y bordes de caminos y es herbívora e insectívora. (Bonvicino y Weksler, 1998; Andrades-Miranda et al., 2001). Se distribuye en el centro y sudeste de Brasil, este de Paraguay, noreste de Argentina y Uruguay (Weksler y Bonvicino, 2005).
- ❖ ***Nectomys squamipes*** (Brants, 1827): frecuenta los bordes de arroyo y ambientes inundables y es omnívora. Se distribuye desde el sudeste de Brasil (Pernambuco -Río Grande do Sul), este de Paraguay y en la Selva paranaense en Argentina (Musser y Carleton, 2005).
- ❖ ***Sooretamys angouya*** (Fischer, 1814): no hay registros sobre su comportamiento y alimentación. Se distribuye en el sudeste de Brasil, este de Paraguay y norte de Argentina; vive en selvas húmedas (Musser y Carleton 2005).

Figura 2.2.1. *Akodon montensis* (A), *Bucepattersonius* sp. (B), *Thaptomys nigrita* (C), *Oligoryzomys nigripes* (D), *Nectomys squamipes* (E), *Sooretamys angouya* (F).

2.3. TOMA DE MUESTRAS

Permisos

Se obtuvieron los permisos pertinentes de acceso a los Recursos Genéticos en jurisdicción de la Provincia de Misiones”, de acuerdo a la Resolución 509/2007 del Ministerio de Ecología, Recursos Naturales Renovables y Turismo de la Provincia de Misiones.

Procesamiento de los hospedadores

Cada espécimen de roedor capturado fue determinado por los especialistas Carlos Galliari y Ulyses Pardiñas hasta el nivel de especie.

En el sitio 4 (Reserva de Vida Silvestre Urugua-í –RVSU-) y 5 Parque Provincial Urugua-í (PPU), se obtuvieron los siguientes datos:

- Sexo y condición reproductiva.
- Tamaño corporal: peso y diferentes longitudes corporales.
- Abundancia: se calculó la abundancia relativa de las especies hospedadoras registradas, utilizando el índice de Densidad Relativa (IDR) (Jones et al., 1996). Este índice divide el total de especímenes capturados de cada especie hospedadora por el total de noches trampa, y el resultado se multiplica por 100 para calcular el número de individuos capturados cada 100 noches trampa.
- Ambiente de captura: con el propósito de anexar los datos de campo a las bases parasitológicas se referenciaron los puntos geográficos y se registraron los ambientes según Izquierdo y Srur (2009).
- Estación del año en la que se capturó el ejemplar. Cada estación del año fue considerada teniendo en cuenta un único muestreo para otoño (OTO) e invierno (INV), y dos para primavera (PRI). Por esta razón los resultados obtenidos serán considerados como exploratorios.

Los ejemplares obtenidos fueron sacrificados bajo procedimientos de manejo animal incruento aprobado por pautas internacionales (Animal Care y Use Committee. 1998), procesados según protocolo estándar y conservados en formol 10 % o alcohol 96% (Fig. 2.3.1).

Para la recuperación de las vísceras de los hospedadores, se colocó a cada animal en posición decúbito dorsal y se realizó un corte ventral longitudinal para extraer los órganos. La cavidad del cuerpo fue examinada detalladamente en búsqueda de parásitos (e.g. filarias), y las vísceras fueron extraídas.

Algunos roedores fueron revisados en el campo para la extracción inmediata de sus parásitos, pero en la mayoría de los casos las vísceras fueron extraídas en el campo y fijadas en formol al 10% o conservadas en alcohol al 96% para realizar luego la búsqueda de los helmintos en el laboratorio (Fig. 2.3.1).

En el laboratorio, se separaron los órganos en corazón, pulmones, riñones, hígado, estómago, intestino delgado e intestino grueso, se colocaron en cápsulas de Petri y se observaron bajo microscopio estereoscópico (Leica MZ6 y Olympus SZ).

La preservación de los roedores colectados se realizó de acuerdo a los métodos usuales para conservar este material como parte de colecciones mastozoológicas (Ramírez-Pulido et al., 1989).

Los especímenes de roedores (cráneo, post-cráneo, pieles y tejidos) fueron depositados en colecciones de referencia: Colección de Mastozoología del Museo de La Plata, La Plata (MLP) y Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn (CNP).

Figura 2.3.1. Se muestran diferentes etapas del procesamiento de los roedores en el campo, que incluyen la captura, procesamiento de los roedores, evisceración y revisión de los órganos para la búsqueda de los parásitos.

Procesamiento de los parásitos

Cuando los roedores fueron revisados en el campo, los parásitos fueron colectados vivos. Algunos nematodos, especialmente aquellos que se fijan a las vellosidades intestinales (Trichostrongylina), se pasaron por ácido acético glacial de 2 a 3 minutos antes de ser fijados en formol o conservados en alcohol 70°. Los especímenes de cestodos y trematodos colectados se colocaron en agua destilada para que mueran relajados por un “shock” osmótico. Posteriormente se fijaron en formol 10% caliente y conservaron en alcohol 70°.

En el laboratorio, los helmintos hallados en cada órgano se contabilizaron y luego se conservaron en alcohol 70° para su identificación.

ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD DE HELMINTOS DE *AKODON MONTENSIS* Y *OLIGORYZOMYS NIGRIPES*

INTRODUCCIÓN
METODOLOGÍA
RESULTADOS

- *Akodon montensis*
 - Aspectos taxonómicos
 - Aspectos ecológicos
- *Oligoryzomys nigripes*
 - Aspectos taxonómicos
 - Aspectos ecológicos

DISCUSIÓN

Capítulo 3. ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD DE HELMINTOS DE *AKODON MONTENSIS* Y *OLIGORYZOMYS NIGRIPES*

3.1. INTRODUCCIÓN

ASPECTOS TAXONÓMICOS

En Argentina, los estudios parasitológicos en roedores sigmodontinos han generado numerosos aportes al conocimiento taxonómico de los helmintos (e.g. Sutton, 1974, 1983, 1994; Suriano y Navone, 1993, 1994; Notarnicola et al., 2000, 2002; Robles y Navone, 2007; Notarnicola y Navone, 2011; Robles et al., 2008, 2012; Digiani et al., 2012; Digiani y Kinsella, 2014). Como estudio integral puede mencionarse el trabajo de Sutton (1989) en el cual se registra una lista preliminar de los helmintos presentes en roedores neotropicales; el estudio de Navone et al. (2009) en el cual se brinda detalle de los helmintos presentes en cinco especies de roedores sigmodontinos de los humedales del Río de la Plata, y Navone et al. (2010) en el cual se compendian los registros parasitológicos de los roedores distribuidos en la Pampa. Asimismo, Lunaschi y Drago (2007) publican una check list de digeneos de mamíferos de Argentina y mencionan al menos 25 especies presentes en roedores.

Entre los helmintos, los Nematodes son gusanos redondos, dioicos que pueden presentar ciclos directos o indirectos. Son los parásitos más ubicuos y se han desarrollado en diferentes hospedadores y ambientes. Se han registrado siete órdenes en pequeños mamíferos, tales como Rhabditida, Strongylida, Panagrolaimida, Ascaridida, Oxyurida, Spirurida y Trichurida y 36 las familias en roedores (Morand et al., 2006c)

Al respecto los Trichostrongylina Durette-Desset y Chabaud (1993) (Strongylida) representan un grupo extremadamente diverso, parásito de todos los taxa de vertebrados terrestres, en especial de roedores, murciélagos y rumiantes. Incluso parasitan monotremas y marsupiales australianos. Son mucho menos diversos en anfibios, reptiles y aves. En roedores la infección puede ser oral o a través de la piel. Presentan un complejo cuticular llamado synlophe, que le permite fijarse una vez que se enrolla en una vellosidad intestinal (Durette-Desset, 1971). En el caso de los Heligmonellidae el eje de orientación de las crestas es generalmente oblicuo al eje axial (Durette-Desset, 1983). En Argentina se han publicado un importante número de trabajos que incluyen aportes principalmente sistemáticos, pero también ecológicos y filogenéticos de esta familia de nematodes en roedores Sigmodontinos. Los trabajos desarrollados en los roedores sigmodontinos de Argentina registran más de 17 especies de al menos ocho géneros (*Alppistrongylus*, *Stilestrongylus*, *Suttonema*, *Malvinema*, *Hassalstrongylus*, *Guerrerostrongylus*, *Mazzanema*, *Trichofreitasia*) parásitas de *Akodon azarae*, *A. simulator*, *Delomys dorsalis*, *Holochilus*

chacarius, *Graomys griseoflavus*, *Oligoryzomys nigripes*, *O. flavescens*, *Oxymycterus rufus*, *Reithrodon auritus*, *Scapteromys aquaticus*, *Sooretamys angouya* (Digiani et al., 2003; Digiani y Durette-Desset, 2003a, b, c; 2007; Digiani et al., 2007; Digiani et al., 2012, 2013; Digiani y Kinsella, 2014; entre otros).

Los nematodes Angiostrongylidae (Secernentea-Strongylida) son parásitos exclusivos de mamíferos, se encuentran principalmente en Insectivora, Carnivora, Marsupialia y Roedentia. Por lo general, estos nematodes están asociados al sistema circulatorio, entre estos, *Angiostrongylus* habita en las arterias pulmonares y mesentéricas. Los roedores pueden ser hospedadores definitivos pero también paraténicos en los ciclos donde el hospedador definitivo es un carnívoro. El ciclo de vida normalmente presenta un hospedador intermediario (generalmente un gastrópodo terrestre) donde se desarrolla la larva infectiva (L3). En Argentina se ha registrado *Angiostrongylus morerae* Robles et al., (2008) en *Akodon azarae* y *A. molinae* de la provincia de Buenos Aires (Robles et al., 2008b; 2012). En Brasil se han registrado *A. costaricensis* Morera y Céspedes (1971) y *A. lenzii* Souza, Simões, Thiengo, Lima, Mota, Rodrigues-Silva, Lanfredi, y Maldonado, 2009. también en sigmodontinos (*O. nigripes* y *A. montensis*) (Graeff-Teixeira et al. (1990) Souza et al. (2009).

Los nematodes Oxyuridae (Secernentea-Oxyurida) son parásitos principalmente de mamíferos, pero se hallan también en invertebrados, anfibios y aves. Estos nematodes son estrictamente monoxenos; las hembras grávidas migran al ano del hospedador para depositar los huevos con la larva infectiva (L3) en la región perianal (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 trabajos desarrollados en los roedores sigmodontinos de Argentina registran cinco especies del género *Syphacia* Seurat, 1916 y una del género *Caroloxyluris* Jiménez Ruiz y Gardner, 2003 parásitas de *Akodon azarae*, *A. montensis*, *Calomys laucha*, *Necomys lasirus*, *Nectomys squamipes*, *Oxymycterus rufus*, *Sooretamys angouya*, *Thaptomys nigrita* (Robles y Navone, 2007a, b; 2010; Robles, 2008; Robles 2010; Rojas et al., 2011; Robles et al., 2014).

Los nematodes Trichuridae (Adenophorea-Enoplida) son parásitos de algunos órdenes de mamíferos, incluidos los roedores (Cafrune et al., 1999). Estos nematodes son estrictamente monoxenos, las hembras grávidas liberan sus huevos al exterior junto con la materia fecal para embrionar en el suelo (geo-helminths) (Bundy y Cooper, 1989; Anderson, 2000). Una vez que se desarrolla el estadio infectivo (L1) en el huevo los hospedadores pueden infectarse mediante su ingestión, principalmente a través del agua o alimentos (Bundy y Cooper, 1989). La mayoría de las especies de *Trichuris* han sido descritas mediante el empleo de caracteres morfométricos y considerando la identidad y la distribución

del hospedador (Beer, 1976). Los trabajos desarrollados en los roedores sigmodontinos de Argentina registran al menos cuatro especies (Suriano y Navone, 1994; Robles et al., 2006; Robles, 2011; Robles et al., 2014) y *Trichuris* spp. (Robles y Navone, 2014) parásitas de *Akodon azarae*, *A. montensis*, *Chelemys macronix*, *Euryoryzomys russatus*, *Holochilus chacarius*, *Phyllotis xanthopygus*, *P. bonariensis*, *Necromys lasiurus*, *N. obscurus*, *Scapteromys aquaticus*, *Sooretamys angouya*, *Thaptomys nigrita*.

Los nematodes Capillariidae (Adenophorea-Enoplida) son parásitos de todos los grupos de vertebrados, principalmente aves y mamíferos. Esta familia comprende más de 300 especies de al menos 16 géneros, de los cuales sólo nueve géneros comprenden especies presentes en roedores. Estos nematodes presentan ciclos monoxenos y heteroxenos. Los huevos, en general embrionados, se liberan al medio y son ingeridos por un hospedador definitivo (monoxeno) o intermediario (heteroxeno) (Anderson, 2000, Moravec, 2001). Se han estudiado los ciclos de vida de pocas especies (e.g. *Eucoleus*: monoxeno y heteroxeno y *Pseudocapillaria*: monoxeno) (Moravec, 2001). Los trabajos desarrollados en los roedores sigmodontinos de Argentina registran sólo dos especies *Liniscus diazae* Robles, Carballo y Navone, 2008 en *Oxymycterus rufus* y *Akodon azarae* y *Capillaria alainchabaudi* Robles, Bain y Navone, 2012 en *Scapteromys aquaticus*.

Los nematodes Onchocercidae (Secernentea-Spirurida), corresponden al grupo de filarias más diverso, con más de 70 géneros distribuidos en ocho subfamilias. En general, su ciclo de vida comprende el desarrollo de los adultos en un animal vertebrado, principalmente homeotermo, un estadio larval (microfilarias) en sangre o piel de ese hospedador, y la transmisión a otros hospedadores a través de un vector, que puede ser prácticamente de cualquier grupo de artrópodos hematófagos (Anderson, 2000). La subfamilia Onchocercinae parasita principalmente a mamíferos y, en Argentina, cuenta con siete especies registradas en Sigmodontinae, todas pertenecientes al género *Litomosoides* parásitas de *Holochilus brasiliensis*, *H. chacarius*, *Oxymycterus misionalis*, *O. rufus*, *Oligoryzomys longicaudatus*, *O. nigripes*, *N. squamipes*, *Phyllotis xanthopygus* (Notarnicola et al., 2000; Notarnicola y Navone, 2002; Notarnicola et al., 2002; Notarnicola, 2005; Notarnicola y Navone, 2011).

Los Trematodes son Platyhelminthes aplanados dorsoventralmente, habitualmente hermafroditas, que presentan un ciclo de vida que comprende fases de multiplicación asexual en hospedadores intermediarios (invertebrados) y de reproducción sexual en hospedadores definitivos (vertebrados). En los roedores Muroideos se registran 29 familias de Trematodes (Feliu et al., 2006). Entre estos, los Dicrocoellidae (Gorgoderoidea) son una familia muy diversa, que parasita principalmente aves y mamíferos eutherios aunque también reptiles y mamíferos metatherios. Sus ciclos de vida son íntegramente terrestres, generalmente con dos hospedadores intermediarios, un molusco (frecuentemente Pulmonata) y un artrópodo

(frecuentemente Insecta). En algunos casos puede participar un hospedador terciario o paraténico (anfibios o reptiles). Habitan los conductos hepáticos y vesícula biliar, en raras oportunidades pueden registrarse en páncreas o intestino. Son cosmopolitas. Dentro de la subfamilia Leiptrematinae, se conocen 24 géneros (Pojmanska 2001) de los cuales 2 parasitan a sigmodontinos de Argentina, *Skrjabinus oxymicterae* en *Oxymicterus rufus* (Sutton, 1983), y *Conspicuum minor* Mañé-Garzón y Holcman-Spector, 1975 en *Scapteromys aquaticus* (Sutton, 1998), ambos hallados en la provincia de Buenos Aires.

Los Cestodes son Plathyhelminthes hermafroditas cuyo ciclo de vida comprende usualmente dos hospedadores (definitivo un vertebrado e intermediario un invertebrado). Los Cestodes registrados en roedores como hospedadores definitivos, pertenecen mayoritariamente a seis familias de Cyclophyllidea: Anoplocephalidae, Catenotaeniidae, Davaineidae, Dilepididae y Paruteriniidae (Georgiev et al., 2006). Sin embargo, otras familias como Hymenolepididae (Cyclophyllidea) han sido frecuentemente registradas. Esta última es una familia de cestodes con más de 900 especies y si bien parasitan principalmente a aves, una cuarta parte del total de las especies conocidas, tiene a un mamífero como hospedador definitivo. Los ciclos de vida presentan habitualmente a un artrópodo como hospedador intermediario tales como coleópteros, dermápteros, lepidópteros, sifonápteros y ortópteros. Los trabajos desarrollados en los roedores sigmodontinos de Argentina registran una especie del género *Rodentolepis*, en 3 especies hospedadoras *Scapteromys aquaticus*, *Oxymicterus rufus*, *Deltamys kemp* (Navone et al., 2009; Guerreiro Martins et al., 2015). Otros Hymenolepididae como *R. octocoranata* se registran en Argentina en *Myocastor coypus* (Sutton, 1974) y el género *Hymenolepis* en roedores urbanos (Gomes Villafañe et al., 2008; Hancke et al., 2011),

En este marco, los helmintos de roedores sigmodontinos ofrecen un campo de estudio interesante de ser abordado. Se espera que la consideración de un grupo diverso de hospedadores en un área geográfica acotada aporte al conocimiento integral de estos parásitos y sus relaciones con los hospedadores y el ambiente.

De este modo, la identificación taxonómica de los parásitos hallados es fundamental para poner a prueba las hipótesis planteadas en el presente trabajo de tesis.

ASPECTOS ECOLÓGICOS

La parasitología, en la actualidad se esfuerza por entender cómo los procesos modeladores de la biodiversidad se han desarrollado en el escenario evolutivo que proponen los hospedadores y los parásitos (Poulin y Morand, 2000; Poulin y Moulliot, 2004). Dos

teorías diferentes han servido para generar predicciones acerca de los factores que pueden haber promovido la diversificación de los ensambles parasitarios: la teoría biogeográfica de islas (MacArthur y Wilson, 1967; Kuris et al. 1980) y la teoría epidemiológica (Dobson y Roberts, 1994; Roberts et al., 2002).

La teoría de biogeografía de islas presume que las características del hospedador, tales como tamaño corporal y distribución geográfica, promueven altas tasas de especiación o colonización de nuevas especies y estarían asociadas con una alta diversidad de parásitos. De este modo, se esperaría que los hospedadores más grandes alberguen los ensambles de parásitos más ricos, dado que proporcionan una variedad espacial mayor para la diversificación de nichos (Gregory et al., 1996, Arneberg, 2002; Morand y Harvey, 2000; Vitone et al., 2004). Asimismo, una mayor distribución geográfica del hospedador permitiría alojar una mayor diversidad de parásitos, debido a que su distribución se solaparía con un mayor número de potenciales especies hospedadoras, promoviendo la adquisición de nuevas especies parásitas (Gregory, 1990; Feliu et al., 1997; Krasnov et al., 2004).

La segunda teoría considera que la diversidad parasitaria sigue un modelo epidemiológico, lo cual determina que la densidad poblacional es uno de los factores más importantes que influyen la distribución de los parásitos entre los individuos hospedadores (Anderson y May, 1978). Así, se predice que aquellas poblaciones hospedadoras con mayor densidad albergarían más especies parásitas que aquellas que se presentan con bajas densidades, dado que altas tasas de contacto entre hospedadores disponibles facilitarían los procesos de transmisión entre individuos y especies (Morand y Poulin 1998; Arneberg, 2002; Stanko et al., 2002, Poulin y Mouillot, 2004).

Si bien la mayoría de los estudios en mamíferos han usado riqueza de especies como la única medida de la diversidad de los ensambles parasitarios, Poulin y Mouillot (2004) obtuvieron mejores aproximaciones cuando incluyeron estimaciones sobre la relación existente entre las especies parásitas y diferentes parámetros del hospedador, analizando a diferentes escalas el ensamble de parásitos.

A pesar de los aportes realizados, diferentes estudios han producido resultados contradictorios o no predecibles. Muchos de éstos estudios se sustentaron en datos recopilados a lo largo de varias décadas de investigación, basados en bibliografía publicada por diferentes autores y bases de datos (e.g. Poulin, 1995; Morand y Poulin, 1998; Clayton y Walther, 2001; Krasnov et al., 2004). Los resultados indicaron que hasta el momento no se han determinado patrones que expliquen las causas de la diversidad de los ensambles parasitarios, revelando que no hay modelos que interpreten la relación entre las características de la especie hospedadora y la diversidad de los ensambles parasitarios.

Sin embargo, no han sido llevados a cabo, relevamientos completos realizados en forma sincrónica sobre hospedadores y sus parásitos, en un área dada, entendiendo que un

modelo de estas características ofrecería resultados concluyentes de la composición y estructura de los ensambles parasitarios.

Entre los 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, y en las características y uso del hábitat que frecuentan (Cueto et al., 1995a, b).

Algunas aproximaciones han sido generadas principalmente considerando la riqueza de especies parásitas y ciertas características del hospedador y el ambiente, siendo generalmente considerados los roedores del género *Rattus* y *Apodemus* (e.g. Zain et al., 2012; Palmeirim et al., 2014 -en Asia; Pawelczyk et al., 2004; Eira et al., 2006- en Europa; Opara y Fagbemi, 2008- en África, Panti et al., 2013-en América central; entre otros).

Los estudios realizados en roedores en América del Sur son escasos, destacándose algunos en roedores urbanos, principalmente en Argentina (Gómez Villafañe et al., 2008; Hancke et al., 2011; Miño et al., 2012). En estos casos, sólo se han realizado análisis sobre la prevalencia y abundancia respecto de pocos parámetros del hospedador. También pueden mencionarse estudios más profundos sobre la estructura de la comunidad de helmintos presentes en roedores Ctenomyidae (e.g. Rossin y Malizia, 2002; Rossin et al., 2010). Sin embargo, no se han llevado a cabo estudios con este enfoque en roedores sigmodontinos, con excepción del trabajo preliminar de Navone et al. (2009) en el cual se estudió el ensamble parasitario de artrópodos y helmintos en roedores sigmodontinos en una franja de los humedales del Río de la Plata, Argentina. Los autores sugirieron que el ambiente y/o el comportamiento diferencial de las especies hospedadoras (i.e. uso de microhábitat, comportamiento trófico) pueden influenciar la estructura de los ensambles parasitarios. En Brasil, Simões et al. (2011) describieron la comunidad de helmintos de tres especies de sigmodontinos simpátricas.

La Selva Paranaense, equivalente al Bosque atlántico interior en Argentina, constituye la eco-región de mayor biodiversidad del país. Si bien la taxocenosis de roedores cricétidos de estos bosques son una de las más diversas del país, las especies nucleares de estos ensambles son *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes* (Crespo, 1982; Cirignoli et al., 2011). En este marco y considerando sus diferentes tamaños, densidades poblacionales, rangos de distribución ambiental y temporal se plantean las hipótesis y objetivos particulares del presente estudio.

HIPÓTESIS

- ✓ **H1:** los ensambles parasitarios están determinados por un mayor número de co-ocurrencias y especies dominantes a nivel de cada especie hospedadora.
- ✓ **H2:** el sexo, la masa corporal, la abundancia relativa, el ambiente frecuentado y la estación de captura de los roedores sigmodontinos presentes en la Selva Paranaense se correlacionan positivamente con las estimaciones de abundancia y diversidad de sus ensambles parasitarios.

OBJETIVO

El objetivo del presente capítulo es aportar a la identificación taxonómica de las especies parásitas presentes en *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes*, para luego poder describir la estructura del ensamble parasitario.

Objetivos específicos

- Aportar a la identificación taxonómica de las especies parásitas presentes en cada especie hospedadora.
- Describir los ensambles parasitarios para cada especie hospedadora.
- Estimar indicadores ecológicos (Prevalencia, Intensidad Media, Abundancia media) para cada especie parásita en cada especie hospedadora.
- Describir la estructura de los ensambles parasitarios (Riqueza específica, Diversidad, Dominancia) para cada especie hospedadora.
- Conocer los rangos de distribución de las especies parásitas halladas en las especies hospedadoras estudiadas.
- Analizar las características de la especie hospedadora (i.e. tamaño, sexo, ambiente frecuentado y estación de captura) correlacionándola con descriptores poblacionales para cada especie parásita.
- Determinar si algunas de las características de la especie hospedadora (i.e. tamaño, sexo, abundancia, ambiente frecuentado y estación de captura) se correlacionan con algunos descriptores ecológicos para cada comunidad parasitaria.

3.2. METODOLOGÍA

ASPECTOS TAXONÓMICOS

Tratamiento y estudio de los parásitos

Para la identificación de los helmintos se trató a cada grupo con las técnicas convencionales:

-Los nematodos colectados fueron aclarados en alcohol glicerinado o lactofenol y observados al microscopio óptico (MO). En los Trichostrongylina, se estudió el synlophe y la bursa caudal siguiendo a Durette-Desset (1985) y Durette-Desset y Digiani (2012), respectivamente.

-Los trematodes fueron fijados entre porta y cubreobjetos. Los cestodes fueron estirados y fijados entre dos portaobjetos. Luego se tiñeron con Carmín Clorhídrico o Acético. Posteriormente se deshidrataron por pasajes de 15 minutos en alcoholes de concentración creciente (70°, 80°, 90°, 96° y 100°) y se transfirieron a Creosota de la Haya para ser aclarados y montados entre porta y cubreobjetos en Bálsamo de Canadá.

Se realizaron dibujos con cámara clara para tomar medidas, y se tomaron fotografías con el microscopio óptico. Olympus BX51 equipado con DIC, cámara fotográfica, ocular micrométrico y tubo de dibujo.

La identificación de los diferentes taxones se realizó siguiendo las claves de Anderson et al. (2009) y Gibbons (2010) para Nematoda, Bray et al. (2008) Gibson et al. (2008) y Jones et al. (2008) para Trematoda y Khalil et al. (1994) para Cestoda y trabajos taxonómicos específicos para cada grupo de parásitos. A la vez, se contó con el apoyo de especialistas en los diferentes grupos parásitos, miembros del equipo de trabajo del Laboratorio de Biodiversidad y Epidemiología parasitaria en animales silvestres y el hombre, del CEPAVE y, del Departamento de Zoología Invertebrados del Museo de La Plata.

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

Presentación de las especies estudiadas

La macroclasificación sistemática de los parásitos sigue las propuestas de: Anderson (2000) para Nematodes, Czaplinski y Vaucher (1994) para Cestodes, Pojmańska (2008) para Trematodes. La bibliografía específica es citada para cada caso.

Cada especie hospedadora presenta una lista detallada de las especies parásitas halladas brindando los siguientes datos:

Descripción: datos morfológicos y morfométricos de las especies halladas. Las medidas obtenidas para cada especie parásita se expresan en micras, excepto aclaración (mm: milímetros). Los valores presentados son la media seguida del rango entre paréntesis, o bien, sólo el rango.

Resumen taxonómico: Sitio de infección, Especímenes estudiados y Nuevos Hospedadores- Localidades.

Comentarios: análisis y discusión sobre la especie estudiada.

Láminas con fotos obtenidas con Microscopio óptico

Para algunas especies se agregaron tablas comparativas con el fin de respaldar las identificaciones realizadas.

ASPECTOS ECOLÓGICOS

Áreas y ambientes relevados

Asentado sobre el macizo basáltico de la Serra Geral, con altitudes que alcanzan los 800 m snm en el noreste de la provincia de Misiones, se emplaza el Bosque atlántico interior en Argentina, sobre terrenos quebrados a llanos, en suelos ricos en óxidos de hierro y aluminio, entre los ríos Paraná y Uruguay (Burkart et al., 1999; Placi y Di Bittetti, 2005). Sitios de muestreo:

- RVSU= Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58'S, 54° 07'O).
- PPU= Parque Provincial Urugua-í (25°58'S, 54°06'O).

Ambientes muestreados

Para definir y delimitar los sectores muestreados en la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í y el Parque Provincial Urugua-í, se adoptaron los criterios sustentados por Izquierdo y Srur (2009) que asocian a características morfo-estructurales del paisaje las comunidades vegetales:

Ambiente selvas de terrazas (AST). Estas selvas están asociadas a los bajos planos y bases de lomas que rodean a tacuarales cercanos a bordes de ríos, sobre pendientes nulas a muy leves de suelos pardos, nada o poco pedregosos y bien drenados superficialmente. Son selvas altas mixtas con dosel dominado por rabo itá, laurel negro y laurel amarillo. El sotobosque es oscuro y abierto con abundancia de arbolitos, pastos y helechos. Pueden ser comunes las tacuaras de *Chusquea*, aunque durante el período de

muestreo eran poco abundantes, igual que los yatebozales de Guadua, debido a que habían completado un ciclo de floración y fructificación masivo pocos años atrás.

Ambiente selvas y sarandisales de bordes arroyos (ASA). En los playones basálticos del lecho y bordes de arroyos. Son formaciones vegetales que se encuentran dentro del mismo cauce del arroyo o en el área afectada por las crecidas periódicas del mismo, generalmente provocadas por lluvias regionales. Las inundaciones tienen pocas horas de persistencia.

Ambiente selvas mixtas (ASM): Se encontraron en las laderas hacia cursos de agua de régimen permanente, con pendientes fuertes y suelos rojos de pedregosidad superficial baja y muy bien drenados, hacia el límite sur y este de la cuenca del arroyo Uruzú. Constituyen selvas altas mixtas con dosel dominado por laurel negro, maría preta, guayubira y camboatá colorado (*Cupania vernalis*). En los sectores oscuros del sotobosque dominan arbolitos (*Allophylus guaraniticus*, el kokú-rá, como especie dominante) y helechos, mientras que en los más abiertos se torna más abundante el tacuarembó.

Ambiente bordes de selva (ABO). En caminos abandonados, como antiguos tramos de la RP19 y capueras, en cuyos bordes se desarrolla la selva primaria. En este tipo de ambientes predomina una comunidad vegetal heliófila, fundamentalmente gramíneas, especies arbóreas pioneras, tales como pequeños arbolitos de *Trema micrantha* y *Solanum* sp y arbustos de *Baccharis* sp. El dosel es abierto y la cobertura del suelo es alta.

Ambiente pajonales anegados (APA). Denominados por Srur et al. (2009) “pajonales de laguna”, éstos ambientes generalmente tienen límites netos con las selvas densas circundantes, y coinciden con relieves deprimidos o negativos, aunque no siempre perceptibles. Los pastos altos son la forma de crecimiento dominante, aunque puede encontrarse algunas especies arbóreas achaparradas y especies arbustivas. Durante el período de muestreo el suelo se encontraba anegado.

Figura 3.2.1. Diferentes ambientes muestreados. A. Selvas de terrazas; B. Selvas y sarandisales de bordes del arroyo Uruzú; C. Selvas mixtas y abiertas de laureles de medias loma; D. Borde de selvas.

Estaciones del año

Se realizaron 4 muestreos. El primero exploratorio realizado en la Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (RVSU) correspondiente a Primavera de 2011. Los otros tres realizados en el Parque Provincial Urugua-í (PPU) en Primavera de 2012, Otoño e Invierno de 2013.

Esfuerzo de muestreo

El esfuerzo realizado en ambos sitios de muestreo fue de 4032 trampas noche. El número de trampas noche por sitio de muestreo, por época del año y por ambiente se indican a continuación.

Tabla 3.2.1. Esfuerzo de muestreo de RVSU. AST (Ambiente Selvas de terrazas), ASA (Ambiente selvas y sarandisales de bordes de arroyos), ASM (ambiente selvas mixtas)

Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (Fundación Vida Silvestre)			PRIMAVERA 2011					
Loci Muestreos	FISONOMIA	COORDENADAS GEOGRÁFICAS Y ALTURA SNM	N1	N2	N3	N4	N5	TN total
Locus 1	AST	25° 58' 24.77"S; 54° 06' 58.32" O; 263m	40	•	•	•	•	40
Locus 2	ASA	25° 58' 32.29"S; 54° 07' 00.08" O; 254m	80	80	80	20	•	260
Locus 3	ASM	25° 59' 08.19"S; 54° 06' 36.15" O; 362m	•	80	80	•	•	160
Locus 4	ASA	25° 58' 57.56"S; 54° 06' 53.08" O; 266m	•	38	36	•	•	74
Total			120	198	196	20	•	534

Tabla 3.2.2. Esfuerzo de muestreo de PPU. AST (Ambiente Selvas de terrazas), ASA (Ambiente selvas y sarandisales de bordes de arroyos), ASM (ambiente selvas mixtas) ABO (Ambiente de borde de selva) APA (Ambiente de pajonales anegados)

Parque Provincial Urugua-í			PRIMAVERA 2012						OTOÑO 2013						INVIERNO 2013						TOTAL
Loci Muestreos	FISONOMIA	COORDENADAS GEOGRÁFICAS Y ALTURA SNM	N1	N2	N3	N4	N5	TN Total	N1	N2	N3	N4	N5	TN Total	N1	N2	N3	N4	N5	TN Total	
Locus 1	AST	25° 51' 39.62"S; 54° 10' 02.51" W, 311m	39	39	39	39	39	195	40	40	37	37	33	187	40	33	35	37	30	175	557
Locus 2	AST	25° 51' 41.66"S; 54° 09' 44.79" W, 287m	40	40	40	40	40	200	40	21	35	29	39	164	40	39	33	33	26	171	535
Locus 3	AST	25° 51' 30.02"S; 54° 09' 47.08"W, 287m	40	40	40	40	40	200	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	200
Locus 4	ASA	25° 51' 25.58"S; 54° 09' 59.87"W, 284m	20	35	35	35	.	125	20	17	15	15	15	82	52	35	48	50	43	228	435
Locus 5	AST	25° 51' 22.71"S; 54° 10' 23.06"W, 283m	.	40	40	40	40	160	.	.	.	.	.	.	40	33	35	.	.	108	268
Locus 6	AST	25° 51' 10.29"S; 54° 10' 41.53"W, 297m	.	40	40	40	40	160	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	160
Locus 7	ABO	25° 51' 29.68"S; 54° 10' 40.58"W, 314m	.	40	40	.	.	80	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0	80
Locus 8	ABO	25° 49' 43.47"S; 54° 07' 45.78"W, 365m	.	.	.	40	40	80	40	34	35	38	38	185	.	57	49	56	54	216	481
Locus 9	ABO	25° 49' 43.47"S; 54° 07' 45.78"W, 365m	.	.	.	.	.	.	40	34	36	37	40	187	.	40	33	32	39	144	331
Locus 10	ABO	25° 49' 43.47"S; 54° 07' 45.78"W, 365m	.	.	.	.	.	.	.	40	31	39	39	149	.	.	40	27	38	105	254
Locus 11	ABO	25° 49' 43.47"S; 54° 07' 45.78"W, 365m	.	.	.	.	.	.	.	40	29	37	40	146	.	.	.	.	.	0	146
Locus 12	APA	25° 51' 20.05"S; 54° 10' 1.13 "W; 281m	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	6	8	22	22
Locus 13	ABO	25° 49' 43.47"S; 54° 07' 45.78"W, 365m	.	.	.	.	.	.	.	.	10	9	10	29	.	.	.	.	.	0	29
Total			139	274	274	274	239	1200	180	226	228	241	254	1129	172	237	281	241	238	1169	3498

Selvas de Terrazas fue el ambiente más relevado, seguido por los Bordes de Selva, y las Selvas y bordes de Arroyo.

Hospedadores

Con el fin de comprender la estructura del ensamble hospedador y las densidades relativas de las especies de roedores estudiadas se brinda a continuación la composición de la muestra obtenida.

Tabla 3.2.3. Ejemplares capturados de acuerdo a los distintos ambientes relevados y épocas del año en Reserva de Vida Silvestre Urugua-í.

Especies	PRIMAVERA			
	AST	ASM	ASA	TOTAL
<i>Akodon montensis</i>	7	14	11	32
<i>Bucepattersonius</i> sp.	0	0	1	1
<i>Thaptomys nigrita</i>	0	1	1	2
<i>Euryoryzomys russatus</i>	0	3	0	3
<i>Nectomys squamipes</i>	0	0	2	2
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0	0	4	4
<i>Sooretamys angouya</i>	0	0	2	2
TOTAL	7	18	21	46

Tabla 3.2.4. Ejemplares capturados de acuerdo a los distintos ambientes relevados y épocas del año en el Parque Provincial Urugua-í.

Especies	PRIMAVERA				OTOÑO				INVIERNO				TOTAL
	AST	ABO	ASA	APA	AST	ABO	ASA	APA	AST	ABO	ASA	APA	
<i>Akodon montensis</i>	54	16	0	•	67	48	16	•	66	41	21	2	331
<i>Bucepattersonius</i> sp	4	0	0	•	0	3	0	•	0	0	0	0	7
<i>Thaptomys nigrita</i>	0	0	0	•	1	0	0	•	1	0	0	0	2
<i>Euryoryzomys rusattus</i>	1	0	0	•	3	1	0	•	2	1	1	0	9
<i>Nectomys squamipes</i>	0	0	1	•	0	0	0	•	0	0	0	0	1
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	3	2	1	•	0	3	3	•	2	10	4	0	28
<i>Sooretamys angouya</i>	1	1	0	•	0	0	0	•	1	0	1	0	4
TOTAL	63	19	2		71	55	19		72	52	27	2	382

El número de ejemplares de *A. montensis* representados en la muestra fue del 84% superior al registrado por Crespo (1982) y Cirignoli et al. (2011). Se liberó el 9% de los especímenes capturados y el 54% no fue sometido a estudios parasitológicos.

Así es que de un total de 429 especímenes capturados pertenecientes a siete especies de roedores sigmodontinos, se estudió el 37% (=160) con fines parasitológicos, de los cuales el 65% correspondieron a *A. montensis* y el 16% a *O. nigripes*.

Curvas de acumulación de especies de hospedadores

Se elaboró una curva de acumulación de especies que permite estimar el esfuerzo de muestreo requerido para lograr datos fiables (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Para esto se tomaron individuos como unidad de muestreo, se optó por la ecuación de Clench como función descriptiva de la curva. El ajuste de las funciones se realizó mediante el algoritmo de Quasi-Newton. Finalmente se obtuvieron un valor de ocho para la riqueza de especies, 383 individuos Sigmodontinos, que arrojaron un coeficiente de determinación R^2 de 0,970858 (cercano a 1 indica un buen ajuste de modelo) y una pendiente de 0,00251354 que al ser menor a 0,1 indica que es un buen inventario y altamente fiable.

Análisis estadísticos

Los análisis ecológicos de los helmintos encontrados se realizaron siguiendo los conceptos de Infrapoblación, Población componente, Infracomunidad, Comunidad componente (Bush et al 1997; Esch et al., 2002).

Además se consideró el concepto de Fauna Parásita Local que se explica como la totalidad de las especies parásitas que integran las comunidades componentes en un área dada; y el de Fauna Parásita Regional que considera la totalidad de registros de especies parásitas para cada especie hospedadora en su distribución geográfica (Esch y Fernández, 1993, Poulin, 2014).

Según los diferentes niveles de organización definidos, se calcularon distintos descriptores e índices parasitológicos:

A nivel de población componente se calcularon prevalencia, intensidad media y abundancia media siguiendo a Bush et al. (1997) y se buscaron diferencias comparando sexos, ambiente y estación del año de captura de los hospedadores.

Las prevalencias se compararon mediante una prueba exacta incondicional para pares de prevalencias y la abundancia media e intensidad media mediante un test de t con bootstrap, utilizando el programa "Quatitative Parasitology 3.0" (Reiczigel y Rózsa, 2005).

A nivel de infracomunidad se calculó el número total de parásitos (NTP), la riqueza específica (S), el Índice de diversidad de Brillouin (HB) y Dominancia de Berger-Parker (Di) obtenidos con el programa PAST.

A partir de los valores obtenidos, se confeccionaron matrices de disimilitud sobre las distancias euclidianas y se modelaron en función de variables predictoras de hospedadores.

Se calcularon PERMANOVAS para evaluar si existen diferencias entre los índices ecológicos infracomunitarios al utilizar las variables predictoras (Sexo, Ambiente, Época del año) como factores, y DISTLM (regresiones múltiples no paramétricas a partir de matrices de disimilitud) para testear posibles relaciones entre los valores obtenidos y variables biológicas de los hospedadores (Peso, Talla, Abundancia relativa). Las matrices y cálculos mencionados se realizaron con el programa "Primer-E 6" (Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research) con el programa adicional PERMANOVA + add on.

En los análisis mediante rutina DISTLM, los valores de significancia para evaluar la hipótesis nula de no relación entre variables predictoras (Peso, Talla) y variables respuestas (NTP, S, HB y D) se obtuvieron a partir de 9999 permutaciones. La rutina DISTLM provee una medida de variación explicada por una o más variables predictoras. Así, en los análisis marginales se presenta la información de la relación entre cada variable predictora individual y la variable respuesta, mientras que en los análisis secuenciales, la cantidad de varianza explicada por cada variable predictora adicionada al modelo está condicionada por la variabilidad ya explicada por la variable previamente incorporada según el procedimiento de selección elegido.

Se ajustaron modelos usando el criterio de selección R^2 . El criterio de selección R^2 siempre se incrementa con el aumento del número de variables predictoras utilizadas permitiendo determinar cuánto de la variación total de los datos puede ser explicada por el conjunto de variables predictoras. Además se utilizaron los procedimientos de selección "forward" que primero incorpora la variable predictora con el mejor valor (mejor contribución a la varianza explicada) según el criterio de selección elegido, seguido de la variable que, en

conjunto con las variables ya incluidas en el modelo mejore dicho criterio y así sucesivamente.

A nivel comunidad componente se calcularon, también con el programa PAST, la riqueza específica (S), el índice de diversidad de Shannon y Wiener (H'), el índice de equitatividad (E) y el índice de dominancia simple de Berger-Parker. Y, se determinó la presencia de especies principales o “core”, secundarias y satélites a partir de la verificación de la bi o trimodalidad de las distribuciones de frecuencias de las prevalencias y de la correlación entre prevalencia e intensidad media de las especies parásitas. Se calculó el coeficiente de correlación de Spearman (Hanski, 1982; Bush y Holmes, 1986; Bush et al 2001) para establecer el grado de asociación entre las variables, mediante el uso del programa PAST (Hammer et al., 2001). Se utilizó la prueba asintótica en D que está estrechamente relacionada con la prueba en rs de Spearman pero no es afectada por números bajos de muestra (Press et al. 1992).

Con el fin de evaluar si existen diferencias entre sexo del hospedador, ambiente o estación del año de captura (factores) al tomar todas las especies parásitas. Se calcularon tres PERMANOVAS de un factor a partir de una matriz de disimilitud sobre las distancias euclidianas. La matriz fue construida a partir de valores de carga parasitaria para cada especie.

RESULTADOS

3.3. *AKODON MONTENSIS*

Figura 3.3.1. Muestra uno de los ambientes de captura y diferentes ejemplares de *A. montensis*.

Características:

- **Taxonomía:** *Akodon montensis* Thomas, 1913 (Akodontini: Sigmodontinae). Originalmente mencionado por Gyldenstolpe en 1932, como una subespecie de *A. arviculoides*. Ha sido tradicionalmente confundida con *A. cursor* (Winge 1887) (Barquez et al., 2006).
- **Hábitat y distribución geográfica:** De hábitos crepusculares (Graipel et al., 2003); completamente terrestres, se desplazan por túneles en la hojarasca y anidan en madrigueras (Emmons y Feer, 1997).

Habita gran parte del Bosque Atlántico, desde el nivel del mar hasta los 2100m snm. En Argentina se distribuye en Misiones norte de Corrientes y este de Formosa y Chaco. En Brasil, límite norte de su distribución, *A. montensis* se encuentra en simpatria, pero no en sintopía con *A. cursor*, prefiriendo elevaciones mayores (Geise et al. 2001). Es la especie de sigmodontino más abundante en gran parte de su distribución geográfica.

Figura 3.3.2. Mapa de distribución de *A. montensis*, modificado de IUCN:

<http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=136197>

ASPECTOS TAXONÓMICOS

Se hallaron un total de 9 especies pertenecientes a 7 familias, 5 de Nematodes, 1 Trematodes y 1 de Cestodes.

- **Resultados helmintológicos**

NEMATODA

CLASE SECERNENTEA

ORDEN STRONGYLIDA

SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA

FAMILIA COOPERIDAE

SUBFAMILIA OBELISCOIDINAE

Tapironema coronatum Durette-Desset, Chabaud y Sutton 1997

➤ **Descripción general**

Nematodes desenrollados, grandes, con los deiridos en forma de espina, ubicados a nivel del poro excretor y a la mitad del largo del esófago. Vesícula cefálica ausente, presencia de un diente dorsal grande y una corona radiada. El synlophe presenta 73 crestas en machos y 122 en hembras, de igual tamaño y perpendiculares a la superficie del cuerpo.

Machos [n=1]: Largo total de 14,95 mm y 200 de ancho a la mitad del cuerpo. Anillo nervioso y deiridos a 320 y 630 del extremo anterior del cuerpo, respectivamente. Esófago de 870 de largo. Bursa caudal simétrica, fuertemente esclerotizada, alargada lateralmente con un lóbulo dorsal pequeño. Patrón de los rayos bursales 2-1-2, con los rayos 2 más cortos que los rayos 3. Rayo 4 más corto que los demás. Rayos 5 y 6 son los más largos y paralelos entre sí. Los rayos 8 surgen de la base del rayo dorsal y se mantienen unidos a los rayos 6 hasta la mitad del largo de estos. El rayo dorsal se divide distalmente en dos ramas con tres puntas cada una, rayos 9, 10 y fasmidios. Espículas robustas de 285 de largo con tres puntas. Gubernáculo 100 de largo. Cono genital prominente, esclerotizado con las papilas 7 conspicuas.

Hembras [n=1]: Largo total 22,95 mm y 410 de ancho a la mitad del cuerpo. Anillo nervioso y deiridos a 300 y 400 del extremo anterior, respectivamente. Esófago de 930 de largo. Didelfas, vulva situada a 4,8 mm del extremo distal en la cuarta parte posterior del cuerpo (79,1%) del largo total. Oviyector simétrico, vestíbulos de 150, esfínteres de 70 x 100 e infundíbulos de 250. Ambos úteros con más de 200 huevos, en estadio de mórula de 100 x 55. Cola de 340 de largo con la punta redondeada.

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: estómago.

Especímenes estudiados: 2 machos y 4 hembras.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25°58'S, 54°06'W), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58'S, 54° 07'O), Departamento General Manuel Belgrano Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios:**

En la familia Cooperiidae (parásitos de Aves -Ratites- y mamíferos) los machos de Obeliscoidinae tienen una bursa caudal con los rayos 5 y 6 largos que se disponen juntos y paralelos. Dos géneros de esta subfamilia, *Obeliscoides* y *Biogastranema* parasitan lagomorfos de distribución Holártica y Neártica, los otros dos géneros, *Hoazinstrongylus* y *Tapironema*, tienen distribución neotropical, el primero parasita aves y el segundo perisodáctilos (Tapir) (Durette-Desset et al., 1999). Llama la atención la omisión de los sigmodontinos como hospedador definitivo de *Tapironema coronatum* en el trabajo de Durette-Desset et al. (1999), dado que el material tipo de esta especie fue descrito sobre individuos recuperados de *Holochilus brasiliensis* proveniente de la localidad de Campana, Provincia de Buenos Aires (Durette-Desset et al., 1997).

El presente hallazgo amplía la lista de hospedadores y registra a esta especie por primera vez para la Provincia de Misiones, confirmando a los roedores sigmodontinos como hospedadores definitivos de esta especie.

Figura 3.3.3. *Tapironema coronatum* Vista general extremo posterior del macho. A: bursa caudal y espículas; B: detalle de espículas, vista ventral.

FAMILIA HELIGMONELLIDAE

SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE

Stilestrongylus aculeata (Travassos, 1918) Durette-Desset, 1971➤ **Descripción general**

Nematodes pequeños fuertemente enrollados con dos o más vueltas en espiral. Vesícula cefálica presente. Poro excretor posterior a los deiridos. Esófago de aproximadamente un 15 % del largo total del cuerpo. Synlophe: en ambos sexos se extiende desde del extremo anterior, por detrás de la vesícula cefálica hasta el extremo posterior, antes del inicio de la bursa caudal en machos y la cola en hembras. A mitad del cuerpo presenta 19 crestas (17-19) subiguales, sin gradiente de tamaño, con doble eje de orientación en ambos sexos. En los machos las crestas del lado izquierdo tienen una inclinación de 59° respecto al eje sagital y las del lado derecho se inclinan 31° respecto al mismo eje. En las hembras, las crestas se inclinan 60 y 85°, respectivamente.

Machos [n=17]: Largo del cuerpo 1,90 (1,4-2,7) mm y ancho a la mitad del cuerpo 65, (30-80) [n=13]. Largo y ancho de la vesícula cefálica 43,53 (35-51) y 22,41 (18-35) [n=19], respectivamente. Anillo nervioso, deiridos y poro excretor a una distancia de 106,7 (70-140) [n=11]; 186,67 (120-240) [n=12]; 185,45 (135-260) [n=11], del extremo anterior, respectivamente. Largo del esófago 273,41 (220-310). Espículas del mismo largo 355,88 (270-475). Largo del gubernáculo 20,63 (15-30) y ancho 5,75 (5-10) [n=16]. Cono genital 35 (15-80) de largo y 23,82 (10-40) de ancho en la base. Bursa caudal asimétrica con el lóbulo derecho más desarrollado que el izquierdo. Los rayos 2 son robustos, los 4 y 5 se encuentran unidos en la base y separados distalmente. Los rayos 8 se originan a diferentes alturas del tronco común resultando en un lóbulo dorsal también asimétrico.

Hembras [n=7]: Largo del cuerpo y ancho a la mitad del cuerpo 2,61 (1,9-3,55) mm y 80,83 (70-100) [n=6]. Largo y ancho de vesícula cefálica 48,57 (40-55) y 25 (20-30). Anillo nervioso 110 [n= 1], poro excretor 241,25 (150-315) [n= 4] y deiridos a 185 (150-215) [n= 4] respectivamente del extremo anterior. Largo del esófago 343,33 (260-570) [n=6]. Monodelfas. Ovíjector desarrollado, útero simple, con pocos huevos elipsoides 60,67 (57-65) x 36,67 (35-40). Las distancias de la vulva y el ano al extremo posterior, no pudieron medirse por encontrarse todos los individuos con la cola retraída.

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: intestino delgado.

Especímenes estudiados: 17 machos y 8 hembras.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O), Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (26° 02' S, 53° 46' 32.40"O), Reserva de Vida Silvestre

Urugua-í (25° 58'S, 54° 07'O), Departamento General Manuel Belgrano; Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Esta especie fue descrita originalmente como *Heligmosomum aculeatum* por Travassos en 1918, y posteriormente incluida en el género *Longistriata* por Travassos y Darriba en 1929. En 1971, Durette-Desset propone la nueva combinación *Stilestrongylus aculeata*, pero la menciona como especie no estudiada. En la descripción original el hospedador tipo fue referido como “Camondongo salvajem” proveniente de Angra dos Reis, Río de Janeiro, Brasil.

En 2003, *S. aculeata* fue reportada en *Akodon cursor* en Suruí-Magé (Gomes et al., 2003) y más tarde en *Akodon montensis* y *Oligoryzomys nigripes* en Serra dos Órgãos, ambas localidades en Río de Janeiro (Simões et al., 2011).

Los especímenes hallados en *A. montensis* en este trabajo fueron estudiados y determinados como *S. aculeata sensu* Simões et al. (2011) considerando caracteres diagnósticos tales como características del synlophe, la morfología de la bursa, y el largo de las espículas, entre otros caracteres morfométricos. Sin embargo, algunas discrepancias fueron observadas respecto al largo total (1,90 vs. 2,75 mm), vesícula cefálica (43,53 vs. 53), distancia al poro excretor (185,45 vs. 238).

Por otra parte, Travassos (1918) no menciona la asimetría de la bursa, y tampoco puede inferirse de la descripción de los rayos bursales. Además, la ilustración de la bursa publicada por Travassos (1921) no coincide con la presentada por Simões et al. (2011). Sin embargo, estos últimos autores comparan los especímenes estudiados en *A. montensis* de Brasil con el material tipo de Travassos (1918). Probablemente, nuevos estudios debieran realizarse para establecer la correspondencia específica del material estudiado por Travassos (1918) y Simões et al (2011).

A través del análisis morfométrico realizado en el presente estudio se pudo observar la existencia de dos grupos distinguibles sobre la base de la relación Largo de la espícula (L esp). vs. Largo total del cuerpo (LT). Los nematodos de ambos grupos coexisten en los mismos especímenes hospedadores, y se ubican en la porción anterior del intestino delgado, sin ningún patrón de segregación observado. Se contrastaron las medidas en un gráfico cartesiano (tablas 3.3.1.A y B; y figura 3.3.5 A), y la relación L esp / LT fue determinante en la separación de los dos grupos: especímenes más cortos con espículas más largas (grupo A) y más largos con espículas más cortas (grupo B). La marcada delimitación de estos grupos sugiere la posible presencia de una especie críptica. Al respecto, llama la atención que las espículas del grupo A presentan un rango mayor (400-

475) y las del grupo B presentan un rango menor (270-375) que las descritas por Simões et al. (2011) (350-420).

Este estudio evidencia la necesidad de revisar esta especie, posiblemente complementando con herramientas moleculares con el fin de corroborar si las diferencias observadas se corresponden con dos morfotipos de la misma especie o bien, dos especies diferentes.

Asimismo, este es el primer registro de *S. aculeata* para la Argentina, en tres localidades de la provincia de Misiones, extendiendo hacia el sur el rango geográfico de la especie conocido hasta el momento.

Figura 3.3.4. *Stilestrongylus aculeata* A: macho completo (grupo B); B: detalle de la espícula (grupo B); C: macho completo (grupo A); D: detalle de la espícula (grupo A); E: hembra con cola no retraída; F: hembra con cola retraída.

Tabla 3.3.1.A. Comparaciones morfométricas de los especímenes macho de *S. aculeata* en diferentes trabajos publicados.

<i>Stilestrongylus aculeata</i>	Travassos 1918	Simões et al., 2011			Presente estudio								
Especie hospedadora	Camondongo salvajem	<i>A. montensis</i>			<i>A. montensis</i>								
Machos					A y B			Grupo A			Grupo B		
Medidas		Media	Min.	Máx.	Media	Min.	Máx.	Media	Min.	Máx.	Media	Min.	Máx.
Largo total (mm)	2,6	2,75	1,04	3,21	1,90	1,4	2,7	1,45	1,4	1,55	2,14	1,67	2,7
Ancho a 1/2 cuerpo	120	70	60	90	64,23	30	80	52	30	80	71,88	60	80
Largo de vesícula cefálica	49/56	53	46	63	43,53	35	51	37,83	35	40	46,64	40	51
Ancho de la vesícula cefálica	-	36	22	68	22,41	18	35	20,5	18	25	23,45	20	35
Distancia al anillo nervioso	160	110	95	136	108,85	70	140	107,5	100	115	113,00	80	140
Distancia al poro excretor	-	238	186	378	178,00	135	240	166	135	240	190,00	160	210
Distancia a los deiridos	-	-	-	-	186,67	120	240	166	120	230	201,43	160	240
Largo del esófago	320	308	250	345	273,41	220	310	241,67	220	270	290,73	260	310
Largo de las espículas	390	370	350	420	355,88	270	475	427,5	400	475	316,82	270	355
Largo del gubernáculo	-	23	15	27	20,63	15	30	21,6	20	25	20,18	15	30
Ancho del gubernáculo	-	11	8	13	5,75	5	10	5,4	5	7	5,91	5	10
Largo del cono genital	-	81	63	100	35,00	15	80	25	15	45	40,45	20	80
Ancho del cono genital	-	43	28	60	23,82	10	40	19,17	10	30	26,36	15	40
Relación Lesp/LT (%)	-	-	-	-	20,19	13,1	33,7	29,59	26,4	33,7	15,06	13,1	18

Tabla 3.3.1.B. Comparaciones morfométricas de los especímenes hembra de *S. aculeata* en diferentes trabajos publicados.

Hembras	Travassos, 1918	Simões et al., 2011			Presente estudio		
Medidas		Media	Min.	Máx.	Media	Min.	Máx.
Largo total (mm)		3,47	1,9	4,87	2,61	1,9	3,55
Ancho a 1/2 cuerpo		80	50	120	79,29	70	100
Largo de vesícula cefálica		59	55	70	48,57	40	55
Ancho de vesícula cefálica		33	22	48	25,00	20	30
Distancia del anillo nervioso al extremo anterior		117	83	151	121,67	110	140
Distancia del poro excretor al extremo anterior		217	152	240	241,25	150	315
Distancia de los deiridos al extremo anterior					175,00	135	215
Largo del esófago		344	282	403	343,33	260	570
Distancia de la vulva al extremo caudal	50-75	79	66	106		0	0
Largo de la vagina vera		17	13	20	24,67	20	27
Largo del vestíbulo		78	60	100	114,00	50	220
Largo del esfínter		33	23	50	30,40	30	32
Ancho del esfínter		34	25	53	28,40	20	35
Largo del infundíbulo		150	103	180	150,00	120	180
Cola		35	25	51			
Largo huevos	52-72	56	50	61	58,20	50	65
Ancho huevos	32-36	34	30	37	33,40	27	40

Figura 3.3.5.A. Relación Largo de espícula/Largo total del cuerpo (Lesp/LT): individuos pertenecientes al grupo A (en rosa espículas más largas y cuerpo más corto) y los del el grupo B, (en azul espículas más cortas y cuerpo más largo). Los elipses representan un límite de confianza del 95 %.

***Trichofreitasia lenti* Sutton y Durette-Desset, 1991**

➤ **Descripción general**

Cuerpo desenrollado o con una sola vuelta en espiral. Vesícula cefálica presente. Poro excretor anterior a la unión esofagico-intestinal. Deiridos al mismo nivel o inmediatamente posteriores al poro excretor, conspicuos y visibles por la interrupción del synlophe a ese nivel. Seis papilas labiales, 4 papilas cefálicas y 2 ánfidos. Hembras monodelfas y vulva posterior. Synlophe: en sección transversal, las crestas son gruesas y de punta roma. Ambos sexos a mitad del cuerpo presentan 22 crestas. En la parte anterior del cuerpo las crestas se dirigen del cuadrante derecho ventral al izquierdo dorsal con un ángulo de 65° con respecto al eje sagital. Esta orientación desaparece a la altura del comienzo del intestino y hasta el final del cuerpo se orienta perpendicular al eje del cuerpo. En los machos las crestas del cuadrante ventral derecho son ligeramente más pequeñas, excepto hacia los extremos del cuerpo, donde son similares. En las hembras las crestas son de tamaño equivalente, excepto en la parte anterior del cuerpo donde están más desarrolladas.

Machos [n=10]: Largo del cuerpo 6,21 (5,2-7,1) mm y ancho a la mitad del cuerpo 184 (150-250). Largo y ancho de la vesícula cefálica 57,5 (50-70) y 39,5 (30-50), respectivamente. Anillo nervioso, poro excretor y deiridos a una distancia de 243 (200-290) [n=5], 335,5 (290-400), 367,5 (310-425) [n=2] del extremo anterior, respectivamente. Largo del esófago 474,5 (425-520). Espículas filiformes y aladas de 215 (190-240) de largo, con los extremos distales contiguos pero no fusionados. Largo de gubernáculo 13,37 (11-15) [n=8] y ancho 5 (5-5) [n=8]. Cono genital 46,8 (31-60) de largo y 34 (25-40) de ancho en la

base. Bursa caudal subsimétrica, tipo 2-2-1, con los lóbulos laterales (rayos 2 a 6) hipertrofiados en comparación con el lóbulo dorsal. Los rayos son gruesos. Los rayos 8 surgen de la base del dorsal, que en su tercio posterior se divide en dos ramas (rayos 9 y 10).

Hembras [n=10]: Largo del cuerpo 8,95 (6,5-11,2) mm, y ancho a la mitad del cuerpo 225,56 (175-330) [n=9]. Largo y ancho de la vesícula cefálica 45,78 (35-60) y 42 (40-50), respectivamente. Anillo nervioso, poro excretor y deiridos a una distancia de 175 (150-190) [n=4], 288 (210-380), y 278,33 (210-340) [n=6] del extremo anterior, respectivamente. Largo del esófago 473,5 (430-510). Monodelfas, la vulva a 141 (120-175) del extremo caudal. Largo de la vagina vera 24,22 (20-30) [n=9], largo del vestíbulo 131 (100-190) y ancho 36,70 (25-45). Esfínter 43,5 (30-80) x 40,7 (30-55). Largo del infundíbulo 188,33 (85-260) [n=9] y el ancho 41,67 (35-50) [n=9]. Largo del útero 3 mm. Huevos 70 x 40. Largo de la cola 45 (40-50) [n=6], recurvada ventralmente.

➤ **Resumen taxonómico**

Sítio de infección: intestino delgado, colédoco.

Especímenes estudiados: 10 machos y 10 hembras.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25°58'S, 54°06'O), Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (26° 02' S, 53° 46' O), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58' S, 54° 07' O), Departamento General Manuel Belgrano; Refugio Moconá (27° 8' S, 53° 55' O), Departamento San Pedro; Reserva de Usos Múltiples Guaraní (26° 55' S, 54° 13' O), Departamento Guaraní, Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Trichofreitasia lenti fue descrita originalmente por Sutton y Durette-Desset (1991) en *Oligoryzomys flavescens* de la provincia de Buenos Aires. Suriano y Navone (1992) describieron *Hassalstrongylus multiovatus* en *Akodon simulator* de la provincia de Tucumán. Posteriormente, Digiani et al. (2007) sinonimizaron *H. multiovatus* con *T. lenti*. En 2011, Simões y colaboradores registraron la presencia de *T. lenti* en *A. montensis*, *A. cursor* y *Oligoryzomys nigripes* de Serra dos Órgãos, Río de Janeiro, sin aportar datos morfométricos de los especímenes hallados.

Los caracteres diagnósticos observados en Sutton y Durette-Desset (1991), y Suriano y Navone (1992) se corresponden con aquellos registrados en este trabajo (ver tabla 3.3.2.A y 3.3.2 B). Sin embargo, algunas diferencias fueron observadas respecto al largo de la vesícula cefálica, distancia del anillo nervioso y poro excretor al extremo anterior en las hembras, largo del esófago y largo del gubernáculo en machos. Estas diferencias son

atribuibles a las características propias de cada población parasitaria estudiada desde diferentes especies hospedadoras.

En este trabajo se brinda por primera vez la descripción de esta especie en *A. montensis*, y se registra su distribución en la provincia de Misiones.

Figura 3.3.6. *Trichofreitasia lenti* A: macho completo; B: macho, extremo anterior, detalle de vesícula cefálica; C: macho, espículas, vista lateral; D: macho, bursa caudal, vista ventral; E: hembra, extremo posterior vista lateral; F: detalle del synlophe, aspecto “cremallera” vista mediana.

Tabla 3.3.2.A. Comparaciones morfométricas de los especímenes machos de *Trichistofreitasia lenti* en diferentes especies hospedadoras.

<i>Trichofreitasia lenti</i>	Sutton y Durette Desett 1991	Suriano y Navone 1992			Presente estudio		
Especie hospedadora	<i>Oligoryzomys flavescens</i>	<i>Akodon simulator</i>			<i>Akodon montensis</i>		
Medidas		Media	Min.	Máx.	Media	Min.	Máx.
Largo (mm)	7	6,7	5,55	7,9	6,21	5,20	7,10
Ancho a 1/2 cuerpo	-	190	130	240	184	150	250
Vesícula cefálica largo	62	60	50	70	58	50	70
Vesícula cefálica ancho	40	50	40	60	40	30	50
Anillo nervioso	220	200	180	240	243	200	290
Poro excretor	370	400	380	430	336	290	400
Deiridos	395	-	-	-	368	310	425
Esófago	410	400	390	480	475	425	520
Espículas (mm)	0,24	0,28	0,23	0,31	0,22	0,19	0,24
Gubernáculo largo	25	-	-	-	13	11	15
Gubernáculo ancho	10	-	-	-	5	5	5
Cono genital largo	40	55	-	-	47	31	60
Cono genital ancho	35	20	-	-	34	25	40
Relación Lsp/LT (%)	3,5	4,18	-	-	3,49	2,82	4,04

Tabla 3.3.2.B. Comparaciones morfométricas de los especímenes hembra de *Trichofreitasia lenti* en diferentes especies hospedadoras.

<i>Trichofreitasia lenti</i>	Sutton y Durette Desett, 1991	Suriano y Navone, 1992			Presente estudio		
Medidas		Media	Min.	Máx.	Media	Min.	Máx.
Largo (mm)	13,4	12,58	9,85	17,32	8,9	6,50	11,20
Ancho a 1/2 cuerpo	300	290	200	360	225,6	175	330
Vesícula cefálica largo	75	70	50	80	45,8	35	60
Vesícula cefálica ancho	45	50	30	60	42	40	50
Anillo nervioso	290	220	210	230	175	150	190
Poro excretor	425	450	340	540	288	210	380
Deiridos	450	-	-	-	278,3	210	340
Esófago	475	520	420	650	473,5	430	510
Vulva al extremo caudal	144	180	150	220	141	120	175
Vagina vera	25	40	30	50	24,2	20	30
Vestíbulo largo	194	140	100	180	131	100	190
Ancho	-	-	-	-	36,7	25	45
Esfínter largo	80	30	-	-	43,5	30	80
Ancho	75	-	-	-	40,7	30	55
Infundíbulo largo	195	170	150	220	188,3	85	260
Ancho	-	-	-	-	41,7	35	50
Cola	50	60	50	80	45	40	50

SUPERFAMILIA METASTRONGYLOIDEA**FAMILIA ANGIOSTRONGYLIDAE*****Angiostrongylus morerai* Robles, Navone y Kinsella, 2008****➤ Descripción general**

El cuerpo en ambos sexos es filiforme aguzado hacia el extremo anterior. Boca sin labios rodeada por un anillo simétrico de 6 papilas y 2 grandes ánfidos laterales. El anillo nervioso se encuentra en el primer tercio del esófago que es claviforme. Poro excretor levemente posterior al extremo distal del esófago.

Machos [n=2]: Largo del cuerpo 13,6; 15,00 mm. Largo del esófago 220; 225. Espículas delgadas con un reborde visiblemente estriado y largo de 345; 400. Presentan en su parte proximal un borde irregular y se estrechan distalmente hasta terminar en una espina. Gubernáculo poco conspicuo, curvado. Bursa simétrica, bien desarrollada con una pequeña hendidura dorsal. El rayo dorsal grueso, con dos ramas, generalmente, más largo que los externodorsales. Externodorsales digitiformes y separados de la base. Los rayos laterales presentan un tronco común, los posterolaterales y mediolaterales se fusionan en las 3/4 partes de su recorrido, los ventrolaterales se unen más cerca de la base. Tronco ventral y lateral bien separados.

➤ Resumen taxonómico

Sitio de infección: arterias pulmonares.

Especímenes estudiados: 2 machos.

Nueva localidad: Refugio Moconá, Departamento San Pedro (27° 8' S, 53° 55' O), Provincia de Misiones, Argentina.

➤ Comentarios

Los especímenes hallados en *A. montensis* fueron determinados como *A. morerai* aunque no pudieron tomarse todas las medidas diagnósticas debido a que su estado de conservación no fue óptimo. Sin embargo, se consideraron aquellos caracteres diagnósticos básicos y determinantes tales como la morfología de la bursa, el largo del cuerpo, del esófago y de las espículas.

El hallazgo de *A. lenzii* Souza et al., 2009b en *Akodon montensis* del Bosque Atlántico del estado de Río de Janeiro, Brasil (Souza et al., 2009; Simões et al., 2011) fue posterior al hallazgo de *A. morerai* en *Akodon azarae* en Cerro de la Gloria, Partido de Castelli, Buenos Aires, Argentina (Robles et al., 2008b). La diagnosis diferencial de *Angiostrongylus lenzii* respecto de *A. morerai* no es convincente dado que no hay diferencias morfológicas claras desde la bursa como la supuesta asimetría del tronco lateral izquierdo vs. derecho, la

posición de algunos rayos, y aquellas relacionadas a la presencia de botones en *A. lenzii* y su ausencia en *A. morerai*. Será necesario realizar una revisión del material tipo de *A. lenzii* que permita corroborar la identidad de esta especie nominal, para evaluar su sinonimia con *A. morerai*, dado que en este estudio fue hallada en la misma especie hospedadora (*A. montensis*) y en áreas geográficas cercanas (Provincia de Misiones), con similares características biogeográficas.

Figura 3.3.7. ***Angiostrongylus morerai*** Macho A: bursa vista dorsal; B: bursa vista ventral; C: bursa vista medio lateral, y espículas; D: detalle espículas, vista dorso lateral.

ORDEN OXYURIDA
FAMILIA OXYURIDAE
SUBFAMILIA SYPHACIINAE
Syphacia carlitosi Robles y Navone, 2007

➤ **Descripción general**

Cutícula con estriaciones transversales finas. Plato cefálico redondeado en el macho y alargado lateralmente en la hembra. Papilas submedianas y ánfidos observados en vista lateral. Placa porosa situada inmediatamente por debajo del ánfido. Labios no delimitados y boca tri-radiada. Deiridos ausentes. Hembra con alas cervicales. Alas laterales ausentes. Pliegue cuticular lateral en la hembra. Poro excretor localizado en una depresión, posterior a la unión esofágico-intestinal. Macho con tres mamelones ventrales no equidistantes. Gancho accesorio del gubernáculo con ornamentación limitada a los bordes laterales. Tres pares de papilas caudales pedunculadas: 1 par pre-cloacal, 1 par ad-cloacal, y 1 par post-cloacal grande, localizados lateralmente.

Machos [n=5]: Largo del cuerpo 1,28 (0,9-1,5) mm y ancho del cuerpo 140 (84-187). Largo total del esófago 240 (125-311), largo del bulbo esofágico 71 (39-93). Distancia del anillo nervioso y poro excretor al extremo anterior 86 (62-100) y 289 (200-300), respectivamente. Longitud del primer mamelón 60 (31-75); del segundo mamelón 61 (30-87) y del tercer mamelón 74 (31-120). Distancia de los bordes anteriores de cada mamelón al extremo anterior 420 (300-540); 550 (440-720) y 813 (560-1200), respectivamente. Largo de la espícula 69 (60-85). Largo del gubernáculo 35 (30-45). Ancho del gubernáculo 9,5 (8-10,2). Largo de la cola 248 (190-297), y punta caudal 206 (125-260). Largo total del cuerpo/largo de la espícula 18,45 (12,85-23,33). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 4,47 (3,29-5,6).

Hembra [n=5]: Largo del cuerpo 5,50 (4,20-7,67) mm y ancho del cuerpo 239 (170-350). Alas cervicales bien desarrolladas, comienzan aproximadamente 35 (25-40) del extremo anterior. Pliegue cuticular lateral extendido hasta la cola. Largo total del esófago 463 (360-550), largo del bulbo esofágico 130 (90-180). Distancia de anillo nervioso, poro excretor y vulva al extremo anterior 134 (80-187), 531 (340-680) y 851 (650-1200), respectivamente. Vulva no protrusiva. Largo de la cola 910 (700-1125). Huevos elípticos y operculados, 91 (70-100) x 29 (20-37). Largo total del cuerpo/distancia de la vulva al extremo apical 6,52 (4,47-10). Largo total del cuerpo/distancia del poro excretor al extremo apical 10,44 (6,93-15,77).

➤ **Resumen taxonómico**

Sítio de infección: ciego e intestino grueso.

Especímenes estudiados: 20 machos y 20 hembras.

Nuevas localidades: Refugio Moconá (27° 8' S, 53° 55' O), Departamento San Pedro; Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (26° 02' S, 53° 46' O), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58' S, 54° 07' O), Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O) Departamento General Manuel Belgrano; Reserva de Usos Múltiples Guaraní (26° 55' S, 54° 13' O), Departamento Guaraní, Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Los especímenes hallados fueron estudiados e identificados como *S. carlitosi*. Esta especie fue descrita para *A. azarae* de la provincia de Buenos Aires y Formosa; y posteriormente registrada para otros roedores Akodontini, tales como *Akodon montensis* Thomas, 1913, *Akodon phyllipmyersi* Pardiñas, D'Elía, Cirignoli y Suarez, 2005; "*Akodon*" *serrensis* Thomas, 1902 en diferentes localidades de la provincia de Misiones (Robles 2008, 2010), y en *Akodon cursor* Winger, 1887 en Serra dos Órgãos, Río de Janeiro, Brasil (Simões et al., 2011).

Quedan pendientes estudios moleculares que permitan conocer las distancias genéticas de aquellos especímenes hallados en diferentes especies hospedadoras (Akodontini) y procedentes de distintas localidades, con el fin de obtener mapas filogeográficos que brinden un mayor conocimiento sobre la distribución de la especie, así como también provean la posibilidad de reconocer especies crípticas.

El hallazgo de *S. carlitosi* en el presente trabajo extiende el rango de distribución de la especie a nuevas localidades de la provincia de Misiones.

Figura 3.3.8. *Syphacia carlitosi* A: macho completo; B: macho detalle de espícula, pieza accesoria del gubernáculo y papilas caudales vista lateral; C: hembra completa; D: hembra detalle de alas cervicales, vista ventral; E: hembra grávida, vista lateral.

NEMATODA
CLASE ADENOPHOREA
ORDEN ENOPLIDA
SUPERFAMILIA TRICHINELLOIDEA
FAMILIA TRICHURIDAE
SUBFAMILIA TRICHURINAE
Trichuris navonae Robles, 2011

➤ **Descripción general**

Cutícula con finas estriaciones transversales. Esticosoma formado por una hilera de esticocitos y un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esófago-intestinal. Macho con tubo espicular ausente. El cirro presenta espinas uniformemente distribuidas desde la parte proximal hasta la distal, las espinas distales son de extremos muy aguzados. Hembra con vulva no protrusiva localizada a nivel de la unión esofágico-intestinal. Ano subterminal, extremo caudal terminado en punta larga. 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.

Macho [n=8]: Largo del cuerpo 12,41 (10,6-15,02) mm. Largo de la porción anterior 6,89 (5,5-8,5) mm y porción posterior 5,37 (4,35-6,75) mm del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 13 (10-18), ancho máximo posterior 48 (40-60) y ancho a nivel unión esófago-intestino 24 (20-30). Largo total del esófago 6,87 (5,32-8,5) mm; porción muscular 418 (300-550) y porción glandular 6,45 (5,02-8,1) mm. Largo de la espícula 1660 (1300-2000). Largo del tubo cloacal proximal 1130 (970-1350) y tubo cloacal distal 1390 (1200-1850). Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1,3-1,4:1. Largo total /largo de la porción posterior del cuerpo 2,29 (2,12-2,57). Largo de la porción posterior del cuerpo/largo de la espícula 3,26 (2,8-3,97). Largo del tubo cloacal proximal/largo del tubo cloacal distal 0,8 (0,6-0,95)

Hembras [n=10]: Largo del cuerpo 18,52 (15,04-21,33) mm. Largo de la porción anterior 10,29 (7,8-12,23) mm y posterior 7,47 (4-9,1) mm del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 14 (12-15), ancho máximo posterior 54 (40-93) y ancho a nivel unión esófago-intestino 28 (25-31). Largo total del esófago 10,27 (7,8-12,23) mm; porción muscular 46 (38-60) y porción glandular 9,8 (7,35-11,85) mm. Distancia de la vulva al extremo anterior 10,41 (7,8-12,23) mm. Huevos ovalados con tapones (n=10) 25-30 x 50-60. Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1.2:1. Largo total /largo de la porción posterior del cuerpo 2,25 (2,06-2,5).

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: ciego e intestino grueso.

Especímenes estudiados: 10 machos y 10 hembras.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O), Departamento General Manuel Belgrano, Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Los especímenes hallados fueron estudiados e identificados como *T. navonae*. Esta especie fue descrita para *A. montensis* y *Thaptomys nigrita* de numerosas localidades de la provincia de Misiones (Robles, 2011; Robles y Navone, 2014). Las localidades registradas previamente distan aproximadamente entre 50 y 150 km. de la nueva registrada en este estudio.

Estudios moleculares en curso han verificado la identidad de *T. navonae* en *A. montensis*, a la vez que han permitido resolver en parte las relaciones filogenéticas entre diferentes especies de *Trichuris*, y vislumbrar una interesante especificidad hospedatoria. Así es que en áreas cercanas a las localidades registradas pudieron observarse dos especies, *Trichuris navonae* y *T. baina* en distintas especies hospedadoras simpátricas, como *A. montensis* y *S. angouya*, respectivamente (Robles et al., en prensa). Se espera que futuros estudios que incorporen todos los puntos geográficos registrados provean datos relevantes sobre el potencial de transmisión de cada especie de *Trichuris* y su posible rango de distribución.

Figura 3.3.9. *Trichuris navonae* A: macho, extremo posterior con detalle de tubo cloacal distal.; B: macho, extremo posterior con detalle de cirro, vista lateral; C: hembra, detalle de la vulva, vista lateral; D: hembra, detalle del extremo posterior, vista dorsal.

SUBFAMILIA CAPILARIINAE

Eucoleus sp. 1

➤ *Descripción general*

Cutícula con finas estriaciones transversales. Similitud entre el diámetro de la porción anterior y posterior del cuerpo. Esticosoma formado por una hilera de esticocitos y presenta un par de células glandulares conspicuas a nivel de la unión esofágico-intestinal. Esticocitos más largos que anchos, alargándose próximos a la unión esofágico-intestinal. Dos bandas bacilares localizadas lateralmente. Abundantes y prominentes glándulas bacilares.

Cola del macho con dos lóbulos en posición dorsolateral a la cloaca y unidos por una membrana cuticular reducida (pseudobursa). Cada lóbulo con una proyección dorsal tan ancha como el lóbulo, y una proyección ventral pequeña y redondeada ubicada en el borde

externo del lóbulo. Presenta un tubo cloacal distal que contiene al cirro, y en el proximal confluye el intestino y el ducto eyaculador. Cirro espinoso, con espinas visibles en su extremo distal. La espícula poco visible. Hembra con vulva no protrusiva (2 ejemplares incompletos y mal conservados) y ano terminal. Huevos con paredes gruesas, tapones en los polos planos y superficie granulada, de 60-65 x 30-35.

Macho [n=4 incompletos]: Largo del cuerpo 17,5 mm. Largo de la porción anterior 4,3 y posterior 13,2 mm del cuerpo. Ancho anterior del cuerpo 0.018, ancho máximo posterior 35-40 y ancho a nivel de la unión esofágico-intestinal 30-40. Largo total del esófago 4,3; mm porción muscular 265 y porción glandular 4,06 mm. Largo del cirro 3,05. Relación entre la porción anterior y posterior del cuerpo 1:3.

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: estómago.

Especímenes estudiados: 4 machos y 2 hembras.

Nueva especie hospedadora: *A. montensis*.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58'S, 54° 07'O), Departamento General Manuel Belgrano; Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Si bien el material hallado no se encontró en condiciones adecuadas de conservación y no pudo identificarse a nivel específico, *Eucoleus* sp.1 pudo ser separada de sus congéneres presentes en mamíferos. La obtención de especímenes completos permitirá realizar un estudio exhaustivo de la morfología, dado que el presente hallazgo permitió presentar las bases para distinguirla de otras especies conocidas del género.

El hallazgo de *Eucoleus* sp. 1 representa el tercer registro del género en un roedor Sigmodontinae, ampliando el rango de distribución hospedatorio a una nueva especie (*A. montensis*) y a dos nuevas localidades en la provincia de Misiones.

Figura 3.3.10. ***Eucoleus* sp. 1** A: macho, extremo posterior, vista lateral; B: macho, detalle del extremo posterior y cirro evertido, vista lateral; C: macho, detalle del cirro espinoso, vista mediana; D: macho, detalle de tubo cloacal proximal, y unión con el tubo cloacal distal; E: hembra, detalle de la vulva, vista lateral; F: huevo

PLATHYELMINTHES
CLASE TREMATODA
SUBCLASE DIGENEA
SUPERFAMILIA GORGODEROIDEA
FAMILIA DICROCOELLIDAE
SUBFAMILIA LEIPERTREMATINAE
Platynosomoides sp. Yamaguti, 1971

➤ **Descripción general**

Cuerpo pequeño, fusiforme, con la región posterior alargada. Tegumento sin espinas. Ventosa oral subterminal, levemente más pequeña que el acetábulo. Este último en el cuarto anterior del cuerpo. Faringe bien desarrollada. Esófago corto. Bifurcación intestinal en la parte anterior, los ciegos terminan cerca del extremo posterior. Testículos redondos, sub-simétricos, inmediatamente posteriores al acetábulo y mediales respecto a los ciegos. Bolsa del cirro alargada, se extiende desde la parte posterior a la bifurcación intestinal hacia el extremo anterior. Poro genital a nivel de la faringe. Ovario redondo, submedial, posterior al testículo izquierdo y de menor tamaño, seguido por el receptáculo seminal. El útero ocupa toda la parte posterior del cuerpo entre los ciegos. Vitelarios extendidos desde el nivel del acetábulo hasta la porción posterior al ovario. Sistema excretor no observado. Parásitos del hígado de mamíferos, especialmente roedores.

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: conducto colédoco.

Especímenes estudiados: 6.

Nuevo hospedador: *Akodon montensis*.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58'S, 54° 07'O), Departamento General Manuel Belgrano; Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Existen registros de *Canaania obesa* Travassos, 1944 (Dicrocoellidae, Leipertrematinae) en *A. montensis* de Río de Janeiro y el material recuperado en este trabajo si bien pertenece a la familia Dicrocoellidae, no es asignable a esa especie por diferencias en la relación de tamaño entre el acetábulo y la ventosa oral, la disposición del útero en relación a los ciegos y vitelarios, y de los testículos y ovario. Tampoco es asignable a otros dicrocélidos hallados

en grupos de hospedadores taxonómicamente cercanos a *A. montensis* (e.g. *Skrjabinus oxymycterae* Sutton, 1983 en *Akodon azarae*).

El material estudiado sería atribuible al género *Platynosomoides* aunque en los especímenes estudiados se observa una leve diferencia en la relación de tamaño entre testículos y ovario. Este taxón se encuentra citado para roedores Muroideos (*Leopoldamys siporamus* Thomas) de Asia (Malasia, Armenia y Daguestán, Federación Rusa) y un Soricidae (*Crocidura olivieri* Lesson) de África (República Democrática del Congo). Los especímenes de *Platynosomoides* hallados se encuentran en estudio y se espera corroborar esta determinación que implicaría el primer registro de este género para el continente americano.

Figura 3.3.11. *Platynosomoides* sp. A: relación de tamaño entre testículos y ovario; extremo distal de los ciegos y vitelarios en relación al largo del cuerpo; disposición del útero.

CLASE CESTODA
SUBCLASE EUCESTODA
ORDEN CYCLOPHYLLIDEA
SUPERFAMILIA HYMENOLEPIDOIDEA
FAMILIA HYMENOLEPIDIDAE
Rodentolepis akodontis Rego, 1967

➤ **Descripción general**

Proglótides craspédotas, numerosas y más anchas que largas. Maduración gradual de las proglótides. Escólex bien desarrollado 130 (100-200) x 230 (180-280). Cuatro ventosas ovals relativamente pequeñas de diámetro 60 (60-70). Rostelo 100 (80-130) de largo y 60 (50-80) de ancho, armado con una corona de 24 (23-26) ganchos, de 18 (16-20) de longitud. Cuello ligeramente diferenciado. El tamaño de las proglótides aumenta gradualmente. Las proglótides jóvenes contienen sólo los primordios de los testículos. Las proglótides maduras miden 80 (50-100) de largo x 520 (360-670) de ancho. Poros genitales unilaterales. Tres testículos subesféricos relativamente grandes, uno poral y dos aporales, ubicados en triángulo en medio de la proglótide, 50 (50-60) diámetro máximo, 30 (20-40) diámetro mínimo. La bolsa del cirro cruza los canales excretores 90(50-100) x 30 (30-40); con vesículas seminales internas y externas. Receptáculo seminal bien desarrollado, visible incluso en segmentos grávidos. Proglótides grávidas 300 (0150-550) x 700 (600-800). El útero ocupa casi toda la proglótide, cruza los canales excretores; las proglótides grávidas contienen muchos huevos 20 (20-30) de diámetro. Canales excretores difíciles de observar.

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: Intestino delgado y conductos biliares.

Especímenes estudiados: 3.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O) Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (26° 02' S, 53° 46' 32.40"O), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58'S, 54° 07'O), Departamento General Manuel Belgrano; Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

La morfología general y medidas de los *R. akodontis* examinados en el presente estudio acuerdan con los datos presentados por Rêgo (1967) para *Necromys lasiurus* (= *A. arviculoides*) del *Estado do Espírito Santo*, Brasil; especialmente en la forma y la longitud de los ganchos (16-22 vs 18). Sin embargo, existen algunas discrepancias tales como longitud del róstelo (100 vs 158), longitud y ancho del escólex (130x230 vs. 300x360), diámetro de

las ventosas (60 vs 82), longitud de la bolsa del cirro (90 vs 105), diámetro máximo y mínimo de los testículos (63x36 vs. 113x94) y el diámetro de los huevos (20 vs. 56). Las diferencias observadas en la morfometría de *R. akodontis* respecto de la descripción original, podría atribuirse a un mayor número de ejemplares estudiados (ver tabla 3.3.3).

Esta especie fue registrada previamente para *Akodon montensis*, *Akodon cursor*, *Oligoryzomys nigripes* (Simões et al., 2011) de Serra dos Órgãos, Río de Janeiro, Brasil, sin embargo no fueron aportados datos morfológicos que permitan conocer el rango morfométrico de la especie. Recientemente, Guerreiro Martins et al. (2015) describieron los Hymenolepididae presentes en *Oxymecterus rufus* Thomas distribuidos desde la provincia de Corrientes hasta Sierra de la Ventana en la provincia de Buenos Aires, Argentina y señalaron la presencia de *R. cf akodontis* en las localidades estudiadas en su área de distribución.

Figura 3.3.12. *Rodentolepis akodontis* A: detalle de escólex y proglótides maduras.

Tabla 3.3.3. Comparaciones morfométricas de los especímenes de *R. akodontis* hallados en diferentes estudios.

<i>Rodentolepis akodontis</i>	Rêgo, 1967	Guerreiro Martins et al., 2015	Presente estudio
Especie hospedadora	<i>Akodon arviculoides</i>	<i>Oxymycterus rufus</i>	<i>Akodon montensis</i>
Longitud total mm	50	-	-
Ancho máximo posterior	825	700	700 (600-800)
Tamaño del escólex L/A	300 x 360	110 x 100	130 (100-200) x 230 (180-280)
Tamaño de las ventosas L/A	82	60	60 (60-70)
Rostelo	158 x 71	60 x 70	100 (80-130) x 60 (50-80)
Número de ganchos rostelares	24	28	24 (23-26)
Longitud de ganchos rostelares	18	10	18 (16-20)
Posición de testículos	En triángulo	En triángulo	En triángulo
Bolsa del cirro L/A	105 x 38	80 x 30	90 (50-100) x 30 (30-40)
Diametro de testículos L/A	113 x 94	60 x 30	50 (50-60) x 30 (30-40)
Huevos	56		20 (20-30)

ASPECTOS ECOLÓGICOS

Se analizaron un total de 104 individuos de *A. montensis*, colectados en cuatro ambientes en tres estaciones del año.

Tabla 3.3.4. Cantidades de especímenes capturados por estación del año, por ambiente y por sexo (H=hembra, M=macho).

Época del año	PRIMAVERA								OTOÑO				INVIERNO			
Ambientes	AST		ABO		ASA		ASM		AST		ABO		ASA		ASM	
Nº total de especímenes	25		4		7		10		17		7		8		-	
Nº especímenes = H/M	15	10	3	1	4	3	5	5	11	6	6	1	1	7	-	-

El ambiente con mayor cantidad de capturas fue el de selvas de terrazas (AST) en las tres estaciones, seguido en primavera por el de selvas mixtas (ASM) y selvas y sarandisales de bordes de arroyo (ASA). En otoño el ASA y el de bordes de selva (ABO) tuvieron valores similares de capturas, mientras que en invierno en el ABO se obtuvieron más capturas que en el ASA.

Se identificaron un total de 8 especies de helmintos (*T. coronatum*, *S. aculeata*, *T. lenti*, *S. carlitosi*, *T. navonae*, *Eucoleus* sp., *Platynosomoides* sp. y *R. akodontis*).

A continuación se presentan los resultados del análisis de poblaciones componentes, infracomunidades y comunidades componentes.

Población componente

Tabla 3.3.5. Resultados de Prevalencia (P), Intensidad media (IM) y Abundancia media (AM) de cada Población componente. DE: desvío estándar.

Especies	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema coronatum</i>	3,8	1,5	0,6	0,1	0,3
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	64,4	69,5	86,2	44,8	76,8
<i>Trichofreitasia lenti</i>	57,7	10,8	11,8	6,2	10,7
<i>Syphacia carlitosi</i>	49,0	36,7	50,7	18,0	39,6
<i>Trichuris navonae</i>	72,1	6,0	5,5	4,3	5,3
<i>Eucoleus</i> sp,	6,7	5,7	7,2	0,4	2,3
<i>Platynosomoides</i> sp,	6,7	4,1	2,9	0,3	1,1
<i>Rodentolepis akodontis</i>	44,2	2,7	3,5	1,2	2,6

Los taxa de helmintos con mayor prevalencia (44 - 72%) fueron *T. navonae* seguido por *S. aculeata*, *T. lenti*, *S. carlitosi* y *R. akodontis*. *Eucoleus* sp., *Platynosomoides* sp. y *T. coronatum* resultaron ser los de menor prevalencia (3,8 - 6,7 %). En cuanto a la intensidad media, los mayores registros corresponden a *S. aculeata* (69,5) y *S. carlitosi* (36,7) y los menores (entre 1,5 - 10,8) a *T. lenti*, *T. navonae*, *Eucoleus* sp., *Platynosomoides* sp., *R. akodontis* y *T. coronatum*. La abundancia media de *S. aculeata* presentó el valor más alto (44,8) seguido por *S. carlitosi* (18), *T. lenti* (6,2), *T. navonae* (4,3). Mientras que el resto de las especies obtuvieron valores cercanos a 1.

Tabla 3.3.6. Resultados de Prevalencia (P), Intensidad media (IM) y Abundancia media (AM) de la Población componente en cada sexo. DE: Desvío estándar.

	Machos					Hembras				
	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema coronatum</i>	5,3	1,7	0,6	0,1	0,4	0	0	-	0	0,1
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	66,7	84,8	106,8	56,5	96,1	60,4	49,4	40,4	29,8	39,8
<i>Trichofreitasia lenti</i>	61,4	12,4	13,7	7,6	12,6	53,2	8,6	8	4,6	7,2
<i>Syphacia carlitosi</i>	57,9	49	58,3	28,4	50,3	37,5	14,1	15,3	5,3	11,5
<i>Trichuris navonae</i>	82,5	6,8	6,5	5,6	6,4	59,6	4,6	3,0	2,7	3,3
<i>Eucoleus</i> sp.	3,5	15,5	6,4	0,5	3	10,6	1,8	0,8	0,2	0,6
<i>Platynosomoides</i> sp.	5,3	3,3	3,5	0,2	1,4	6,3	3,3	-	0,2	0,6
<i>Rodentolepis akodontis</i>	52,6	3,3	4,2	1,7	3,4	34	1,8	1,3	0,6	1,1

Tabla 3.3.7. Resultados de la Población componente en cada ambiente relevado. Prevalencia (P), Intensidad media (IM), Abundancia media (AM) y Desvío estándar (DE)

	ASM					AST					ABO					ASA				
	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema. coronatum</i>	0	0	-	0	0	3,6	1,5	-	0,1	0	0	0	-	0	0	10	1,5	0,7	0,2	0,5
<i>Stilesrongylus. aculeata</i>	28,6	19,5	17,1	5,6	14	65,5	71,6	17,1	46,8	14	78,9	70,5	44,8	55,6	49,3	65	73,1	64	47,5	62,2
<i>Trichofreitasia lenti</i>	42,9	11	6,8	4,7	6,7	56,4	12,6	6,8	7,1	6,7	63,2	8,8	10,3	5,6	9,5	60	9,8	6,2	5,9	5,7
<i>Syphacia carlitosi</i>	85,7	41,8	40,4	35,9	39,4	45,5	42,4	40,4	19,3	39,4	31,6	9,3	11,5	2,9	7,3	55	41,8	52,2	23	43,4
<i>Trichuris navonae</i>	71,4	9,4	4,7	6,7	5,1	74,5	7,1	4,7	5,3	5,1	52,6	3,7	2,8	1,9	2,7	80	4,1	2,7	3,3	3,0
<i>Eucoleus sp.</i>	14,3	20	10,1	2,9	6,2	5,5	4,7	10,1	0,3	6,2	5,3	1	-	0,1	0,2	0	0	-	0	0
<i>Platynosomoides sp.</i>	0	0	-	0	0	12,7	4,1	-	0,5	0	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0
<i>Rodentolepis akodontis</i>	42,9	1,3	0,6	0,6	0,8	49,1	2,9	0,6	1,4	0,8	26,3	1,6	1,3	0,4	1,0	50	3,4	4,9	1,7	3,8

Tabla 3.3.8. Resultados de la Población componente en cada estación del año. Prevalencia (P), Intensidad media (IM), Abundancia media (AM) y Desvío estándar (DE)

	OTO					INV					PRI				
	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema coronatum</i>	0	0	-	0	0	7,7	1,5	0,7	0,1	0,4	4,3	1,5	0,7	0,1	0,3
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	78,1	64,9	54,4	50,7	54,8	69,2	68,9	49,4	47,7	52,1	52,2	74,6	128,6	38,9	99,3
<i>Trichofreitasia lenti</i>	56,3	8,6	12,7	4,8	10,3	69,2	16,0	14,1	11,1	13,9	52,2	8,5	8,6	4,5	8,1
<i>Syphacia carlitosi</i>	31,3	12,6	16,8	3,9	10,6	53,8	42,5	58,0	22,9	46,9	58,7	42,6	53,3	25,0	45,7
<i>Trichuris navonae</i>	59,4	3,8	3,1	2,3	2,9	73,1	5,2	6,2	3,8	5,6	80,4	7,5	5,7	6,0	5,9
<i>Eucoleus sp.</i>	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	15,2	5,7	7,2	0,9	3,4
<i>Platynosomoides sp.</i>	6,3	2,5	-	1,6	0	0	0	-	0	0	10,9	4,8	3,0	0,5	1,7
<i>Rodentolepis akodontis</i>	34,4	2,9	4,7	1	3,0	46,2	3,5	4,8	1,6	3,5	50,0	2,3	1,8	1,1	1,7

Los resultados de las tablas 3.3.6 (sexo), 3.3.7 (ambientes) y 3.3.8 (estación del año) permitieron mostrar los valores comparativos de la tabla 3.3.9.

Tabla 3.3.9. Resultados que mostraron diferencias significativas.

Especies	Indicadores	Sexo	Ambiente	Estación del año
<i>S. aculeata</i>	Prevalencia		ABO ≠ ASM (p=0,0203)	OTO ≠ PRI (p=0,0204)
	Abundancia media		ABO ≠ ASM (p=0,0010)	
			ASA ≠ ASM (p=0,0215)	
			AST ≠ ASM (p=0,0265)	
<i>T. lenti</i>	Abundancia media			INV ≠ PRI (p=0,0440)
<i>S. carlitosi</i>	Prevalencia	H ≠ M (p=0,0389)	ABO ≠ ASM (p=0,0179)	OTO ≠ PRI (p=0,0186)
			AST ≠ ASM (p=0,0489)	
	Abundancia media	H ≠ M (p=0,0065)	ABO ≠ AST (p=0,0355)	OTO ≠ PRI (p=0,0185)
	Intensidad media	H ≠ M (p=0,0090)	ABO ≠ AST (p=0,0255)	OTO ≠ PRI (p=0,0195)
<i>T. navonae</i>	Prevalencia	H ≠ M (p=0,0108)		OTO ≠ PRI (p=0,0484)
	Abundancia media	H ≠ M (p=0,0045)	ABO ≠ AST (p= 0,0045)	OTO ≠ PRI (p=0,0005)
	Intensidad media		ABO ≠ ASM (p=0,0235)	OTO ≠ PRI (p=0,002)
			ABO ≠ AST (p= 0,0045)	
			ASA ≠ AST (p=0,0165)	
			ASA ≠ ASM (p=0,0260)	
<i>R. akodontis</i>	Abundancia media		ABO≠AST (p=0,0235)	

Abreviaturas: ABO: ambiente borde de selva, ASA: ambiente selvas y sarandisales de bordes de arroyo, ASM: ambiente selvas mixtas y AST: ambiente selvas en terraza. OTO: otoño, INV: invierno y PRI: primavera. H: hembras y M: machos. A la derecha de cada diferencia encontrada se reporta la probabilidad (p) de que la diferencia sea por azar.

El análisis por especie parásita muestra que:

Tapironema coronatum se encontró únicamente en machos del AST y ASA en INV y PRI. Los bajos valores de los indicadores ecológicos y la falta de registros anteriores en esta especie no permiten fundamentar explicaciones posibles sobre la distribución de este helminto entre sus hospedadores.

La prevalencia de ***S. aculeata*** no muestra diferencias en relación al sexo (66,7 vs. 60,4) en hembras). En cuanto a los ambientes, el ASM muestra un valor significativamente menor que el ABO (28,6 vs. 78,9)(p=0,0203). Asimismo, también el ASM muestra una abundancia media significativamente menor (5,6) al resto de los ambientes, ABO (55,6) (p=0,0010), ASA (47,5) (p=0,0215) y AST (46,8) (p=0,0265). En relación a la estación del año muestra un valor menor en PRI que en INV (52,2 vs. 62,2) (p=0,0204).

El análisis de ***T. lenti*** en cuanto al sexo del hospedador mostró valores, si bien no significativos, mayores en machos que en hembras (P: 61,4 vs. 53,2; IM: 12,4 vs. 8,6; y AM: 7,6 vs. 4,6). Entre ambientes se observa una frecuencia mayor en el ABO y ASA (63,2 y 60) que en el ASM y AST (42,9 y 56,4 respectivamente). Al comparar las estaciones del año se

observaron valores de abundancia media significativamente menores en PRI que en INV (11,1 vs. 4,5) ($p=0,0440$).

➤ **Comentarios**

Si bien no se conoce en forma precisa el ciclo de vida de los *Stilestrongylus* spp. y de *Trichofreitasia* sp. en lo referente a los tiempos de desarrollo, sí se sabe de su monoxenia, por ser un Trichostrongylina (Anderson, 2000). En ambos casos, en PRI se hallaron valores significativamente menores que en el resto de las estaciones analizadas. Esta estación es la que registra mayores precipitaciones, y posiblemente dadas las condiciones del suelo y pendientes naturales, los estadios infectivos son arrastrados y removidos de los ambientes más frecuentados por los roedores. En apoyo a esta hipótesis, en el ASM con laderas de pendientes fuertes y cursos de agua de régimen permanente se observaron valores de P y AM significativamente menores que en el resto de los ambientes.

En relación a *S. carlitosi* cuando se compararon los valores de P, IM y AM entre ambos sexos, se observó que en hembras fueron significativamente menores (P: 57,9 vs. 37,5) $p=0,0389$; IM: (49 vs. 14,1) $p=0,0065$; y AM: (28,4 vs. 5,3) $p=0,009$. Asimismo, en cuanto a los ambientes, la P registrada para el ASM (85,7%) fue significativamente mayor que la registrada para el ABO (31,6%; $p=0,0179$) y AST (45,5%; $p=0,0489$). En el caso de la IM y AM fue menor en el ABO (9,3 y 2,9) que en el resto de los ambientes; (ASM 41,8 y 35,9) (ASA 41,8 y 23), observando diferencias significativas con respecto al AST (42,4 y 19,3; $p=0,0255$ y $p=0,0355$, respectivamente). Respecto a la estación del año se observaron valores de P, IM y AM significativamente menores en OTO (31,3; 12,6 y 3,9) que en PRI (58,7; 42,6 y 25) ($p=0,0186$; $p=0,0195$; $p=0,0185$ respectivamente).

➤ **Comentarios**

El ciclo de vida de estos nematodos es monoxeno de transmisión oral-anal, e indica un contagio familiar, que frecuentemente se produce en las madrigueras (Anderson, 2000; Robles, 2010). Los machos indican infecciones más frecuentes y numerosas, lo cual podría corresponderse con un “home range” más amplio y una mayor probabilidad de contacto con un mayor número de individuos congéneres. Asimismo, estos resultados indicarían que la distribución de estos nematodos estaría afectada por la baja densidad de los roedores observada en el ABO. En este caso, la PRI parece favorecer el contagio, y probablemente se relacione con una mayor actividad y contacto entre roedores en esa época del año.

En *T. navonae* al comparar los sexos, se observaron valores de P y AM significativamente menores en las hembras (59,6; 2,7) que en los machos (82,5; 5,6)

($p=0,0108$, $p=0,0045$). En cuanto a los ambientes, se observó que la AM es menor en ABO (1,9) que en AST (5,3) ($p= 0,0045$). Mientras que la IM fue mayor en ASM (9,4) y AST (7,1) que en ABO (3,7) ($p=0,0235$); ($p=0,0260$) y ASA (4,1) ($p= 0,0045$); ($p=0,0165$). En relación a las estaciones del año, en OTO se observaron valores de P, IM y AM significativamente menores (59,4; 3,8; y 2,3) que aquellos registrados en PRI (80,4; 7,5; y 6) ($p=0,0484$; $p=0,002$; $p=0,0005$) respectivamente.

➤ **Comentarios**

En *T. navonae* como en otros geohelminths, el huevo pasa un período en el suelo hasta que se desarrolla el estadio infectivo (L1/J1) (Anderson, 2000). Los hospedadores machos muestran infecciones más frecuentes y numerosas, (P: 82,5; AM: 5,6 vs. P: 59,6; AM: 2,7) ($p=0,0108$; $p=0,0045$) lo cual, al igual que en el caso de *S. carlitosi*, podría corresponderse con un “home range” más amplio y consecuentemente mayor probabilidad de ingerir huevos infectivos. Los resultados indicarían que la distribución de estos nematodos estaría afectada por la presencia de agua en el ambiente. Dado que en la selva paranaense la humedad no es limitante, los ambientes bien drenados (ASM y AST) serían los más aptos para el desarrollo de estos nematodos, mientras que aquellos con inundaciones o anegamientos regulares (ASA y ABO) dificultarían el desarrollo de los huevos y por consiguiente el establecimiento de estos helmintos. Por otra parte, una P mayor en PRI que en OTO e INV coincidiendo con la época reproductiva y de mayor actividad de los hospedadores y favoreciendo la transmisión de estos nematodos.

***Eucoleus* sp.** A diferencia de otros helmintos registrados, se observaron mayores valores de P en hembras que en machos (P= 3,5 vs 10,6 %), pero el valor de IM fue mayor en machos que en hembras (IM= 15, 5 vs. 1,8). Por otra parte, esta especie sólo fue registrada en PRI y en todos los ambientes, excepto en ASA, observándose los valores más altos de P, IM y AM en el ASM (14,3; 20; 2,9).

➤ **Comentarios**

Poco se sabe de los ciclos de vida de los Capillaridae y en el caso de *Eucoleus* spp. no hay registros que indiquen si son monoxenos o heteroxenos (Moravec, 2001). Sumado a ello los escasos registros en mamíferos (Robles et al., 2012), impiden sugerir hipótesis que puedan respaldar la distribución observada.

La distribución de ***Platynosomoides* sp.** no muestra diferencias entre sexos y fue registrada únicamente en el AST (P=12,7; IM= 4,1 y AM=0,5). Respecto a la estación del año se observó sólo en otoño y primavera con P e IM relativamente bajas (P< 10%; IM <6).

➤ **Comentarios**

Los digeneos tienen ciclos de vida heteroxenos y la presencia de *Platynosomoides* sp. en AST implica que el hospedador intermediario estaría presente sólo en ese ambiente y

forma parte del espectro trófico del hospedador definitivo. Sin embargo, las bajas P, IM y AM impiden hacer especulaciones al respecto.

En relación a *R. akodontis*, en general, los valores de P, IM y AM se mantuvieron constantes en ambos sexos, en las diferentes estaciones del año, y en los ambientes considerados, con la excepción de que la AM en el ABO (0,4) es significativamente menor que en AST (1,4) ($p=0,0235$).

➤ **Comentarios**

La condición de heteroxenia del ciclo de *R. akodontis* y su distribución regular en los diferentes ambientes, estaciones del año y sexo del hospedador definitivo sugieren que la especie no se vería afectada por las variables analizadas.

Infracomunidad

Del total de los 104 especímenes de *A. montensis* revisados, 4 (3,85%) no presentaron helmintos parásitos y sólo 8 (7,69%) estuvieron parasitados por una única especie. El 76% de las infracomunidades presentó una riqueza de entre 2 y 4 especies, siendo el valor de 3 el más frecuente. Los valores de riqueza entre 5 y 6 especies se registraron en un porcentaje del orden del 6 %.

Figura 3.3.13. Riqueza específica a nivel infracomunitario.

Las clases de 0 y 1 de especies parásitas (12 especímenes) se excluyeron de los cálculos de diversidad (HB) y dominancia (D). En la siguiente tabla se presentan la mediana y el rango de los índices calculados, sobre un total de 92 individuos (excluidos los hospedadores sin parásitos o con una sola especie parásita) y sobre los 104 individuos capturados.

Tabla 3.3.11. Mediana y rango de los índices infracomunitarios de *A. montensis*.

Índices	N=92		N=104	
	Mediana	Rango	Mediana	Rango
NTP	55,5	(4-737)	54,5	(0-737)
S	3	(2-6)	3	(0-6)
HB	0,58	(0,04-1,39)	X	X
D	0,76	(0,34-0,99)	X	X

NTP: número total de parásitos, S: riqueza específica, HB: índice de diversidad de Brillouin, D: Dominancia de Berger-Parker.

Los análisis de PERMANOVA realizados al comparar NTP, S, HB y D respecto del sexo, estado reproductivo, ambientes de captura y estación del año de muestreo de los hospedadores, no arrojaron diferencias significativas.

Al realizar las regresiones múltiples no paramétricas, se observa que en los análisis marginales se encontraron solamente dos diferencias significativas que indicarían una relación entre el HB y la abundancia total ($p=0.037$); y entre la D y la abundancia total ($p=0.02$) (ver tabla 3.3.11) Los análisis secuenciales demostraron que la variabilidad del HB y de la D se explica significativamente por la abundancia total en una proporción del 4,8% y 6%, respectivamente (ver tabla 3.3.12)

La talla, el peso y abundancia relativa por ambiente, (junto con la abundancia total en el caso de el NTP y la S), no mostraron diferencias significativas ni en los análisis marginales ni en los secuenciales por lo que no existiría relación entre estas variables y los índices infracomunitarios (ver tabla 3.3.11).

➤ **Comentarios**

La baja proporción de variabilidad de HB y D en relación a la abundancia total de roedores, estaría indicando que otro/s modelador/es podrían estar explicando la variación restante o la aleatoriedad en la variabilidad de las comunidades parásitas.

Tabla 3.3.11. Resultados de los análisis marginales de la regresión múltiple no paramétrica (DISTLM) entre NTP, S, HB y D de las infracomunidades y la Talla, el Peso, la Abundancia relativa por ambiente y la Abundancia relativa total de los hospedadores. Modelos ajustados utilizando el procedimiento de selección "forward" según el criterio R^2 .

Índices	Fuente de variación	Pseudo F	$P_{(perm)}$	Proporción % explicada
NTP	Talla	0,45	0,49	0,5
	Raíz ₃ Peso	0,40	0,50	0,4
	Abundancia por amb	0,002	0,96	0,002
	Abundancia total	0,1	0,77	0,1
S	Talla	2,18	0.14	2,4
	Raíz ₃ Peso	2,38	0.1232	2,6
	Abundancia por amb	1,54	0.2178	1,7
	Abundancia total	1,92	0.1752	2,1
HB	Talla	0,51	0,47	0,5
	Raíz ₃ Peso	0,56	0,46	0,6
	Abundancia por amb	0,31	0,58	0,3
	Abundancia total	4,48	0,037	4,8
D	Talla	0,27	0,61	0,3
	Raíz ₃ Peso	0,3	0,57	0,3
	Abundancia por amb	0,01	0,9	0,02
	Abundancia total	5,64	0,02	5,96

Tabla 3.3.12. Resultados de los análisis secuenciales de la regresión múltiple no paramétrica (DISTLM) entre NTP, S, HB y D de las infracomunidades y la Talla, el Peso (raíz cúbica), la Abundancia relativa por ambiente y la Abundancia relativa total de los hospedadores. Modelos ajustados utilizando el procedimiento de selección “forward” según el criterio R^2 .

Índices	Fuente de variación	Pseudo F	$P_{(perm)}$	Proporción % explicada
NTP	Talla	0,45	0,49	0,5
	Raíz ₃ Peso	0,41	0,46	0,5
	Abundancia por amb	0,009	0,93	0,01
	Abundancia total	0,001	0,97	0,001
S	Talla	1,66	0,2	9,8
	Raíz ₃ Peso	2,38	0,12	2,6
	Abundancia por amb	2,28	0,14	5,07
	Abundancia total	2,83	0,9	8,06
HB	Talla	0,36	0,55	0,4
	Raíz ₃ Peso	0,86	0,36	0,9
	Abundancia por amb	3,5	0,061	3,6
	Abundancia total	4,48	0,039	4,8
D	Talla	0,36	0,55	0,4
	Raíz ₃ Peso	0,86	0,36	0,9
	Abundancia por amb	3,5	0,062	0,4
	Abundancia total	4,48	0,04	6

Comunidad componente

Figura 3.3.14. S: Riqueza específica; Sobs: Riqueza específica observada. La línea azul representa la riqueza acumulada y las naranjas el rango.

Curvas de acumulación de especies de hospedadores

Se elaboró una curva de acumulación de especies que permite estimar el esfuerzo de muestreo requerido para lograr datos fiables (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Para esto se tomaron los roedores como unidad de muestreo, se optó por la ecuación de Clench como función descriptiva de la curva. El ajuste de las funciones se realizó mediante el algoritmo de Quasi-Newton. Finalmente se obtuvieron un valor de 8 para la riqueza de especies, 104 individuos de *A. montensis* (muestras), que arrojaron un coeficiente de determinación R^2 de 0.969933303 (cercano a 1 indica un buen ajuste de modelo) y una pendiente de 0.001662486 que al ser menor a 0,1 indica que es un buen inventario y altamente fiable.

Figura 3.3.15. Riqueza de especies a partir de estimadores ACE y Chao 2.

Un tamaño de muestra de 25 individuos hospedadores brinda información confiable sobre la comunidad componente de helmintos del bosque atlántico en Uruguay. La riqueza específica de la comunidad componente está representada por al menos 8 especies de parásitos, esta observación se confirma con la riqueza sugerida por los estimadores ACE y Chao2.

Tabla 3.3.13. Se presentan los descriptores a nivel de comunidad componente de *A. montensis*.

Descriptores	Min.	Max.
NTP	7820	7820
S	8	8
(H')	1,141	1,16
Equitatividad (J)	0,5486	0,558
Dominancia, Berger-Parker	0,5951	0,606

Número total de parásitos (NTP), riqueza de especies(S),I índice de Shannon (H'), Equitatividad y Dominancia simple de Berger-Parker con sus límites inferior y superior respectivamente.

El 96,15% de los *A. montensis* estuvo parasitado por al menos una especie de las 8 que conforman el ensamble de helmintos de esta especie de roedor. Se encontraron un total de 7820 especímenes parásitos. El índice de Shannon resultó ser de 1,41, la equitatividad de 0,55 que indica poca o ninguna dominancia que se confirma con el 0,59 encontrado en el índice de Berger-Parker.

Especies principales, secundarias y satélites

Figura 3.3.16. distribución de los diferentes taxa mediante el análisis de la P e IM.

TAP: *Tapironema coronatum*, SAC: *Stilestrongylus aculeata*, TLE: *Trichofreitasia lenti*, TRI: *Trichuris navonae* EUC: *Eucoleus* sp., SYP: *Syphacia carlitosi*, PLA: *Platynosomoides* sp., y ROD: *Rodentolepis akodontis*.

Se observan dos grupos, uno conformado por las especies con mayor P e IM; *S. aculeata* (SAC), *T. navonae* (TRI), *T. lenti* (TLI), *S. carlitosi* (SYP) y *R. akodontis* (ROD) y otro que presenta los menores valores; *Eucoleus* sp. (EUC), *Platynosomoides* sp. (PLA) y *T. coronatum* (TAP).

Figura 3.3.17. Distribución de frecuencias de las prevalencias de las especies parásitas

El gráfico de frecuencias (Fig. 3.3.17) muestra la bimodalidad de la distribución, con tres especies con prevalencias entre 3 y 20%, dos especies con prevalencias entre 37 y 55 % y tres especies con prevalencia mayor a 55 %. Dicha bimodalidad junto con la correlación positiva de la intensidad media con la prevalencia ($p=0,046$) $rd= 20.5$ evidencia la presencia de por lo menos tres grupos de especies, uno con valores menores al 20% de prevalencia (*T. coronatum* sp., *Eucoleus* sp1 y *Platynosomoides* sp.) -especies satélites-, otro formado por aquellos helmintos con más de 37% y menos de 55% de prevalencia (*R. akodontis* y *S. carlitosi*) -especies secundarias-, y otro con prevalencias mayores a 55% (*T. lenti*, *S. aculeata* y *T. navonae*) -especies principales- (Hanski, 1982; Bush et al., 1997).

➤ **Comentarios**

En este trabajo se cumplen con las dos hipótesis fundamentales propuestas Hanski, (1982) y apoyadas por Bush y Holmes (1986) para poder distinguir las especies satélites de las principales. Este análisis constituye una primera aproximación a la distribución de los helmintos en esta especie hospedadora.

Hasta el momento se han desarrollado escasos trabajos en los cuales se aborde la composición y diferenciación de grupos en la comunidad parasitaria (e.g. Bush y Holmes 1986; Díaz, 2006; Carballo, 2008; Cattadory et al., 2006, y en mamíferos Navone y Suriano, 1992; Haukisalmi y Henttonen, 1994; Ezquiaga, 2013).

Se calcularon tres PERMANOVAS de un factor a partir de una matriz de disimilitud sobre las distancias euclidianas, construida a partir de una matriz de valores de carga parasitaria de cada especie. Con el fin de evaluar si existen diferencias entre sexo del hospedador, ambiente de captura o estación del año de captura (factores) al considerar el ensamble parasitario, se observó que al tomar la carga parasitaria (NTP) de todas las especies, existen diferencias significativas entre machos y hembras (p perm 0,005), entre ambientes de captura (p perm 0,278) y entre estaciones del año (p perm 0,009).

Con estos resultados, se procedió a buscar cuáles especies son las que más aportan a las diferencias encontradas a través de una rutina SIMPER. Cuando los factores analizados fueron sexo, ambiente de captura o estación del año, las especies que más aportaron a las diferenciaciones fueron *S. aculeata* y *S. carlitosi* en todos los casos con una contribución acumulada superior al 80%, seguidas por *T. lenti* con cuyo aporte, la contribución acumulada superó el 90%. Indicando que las principales diferencias entre sexo, ambiente y estación del año son atribuibles a las cargas parasitarias de estas tres especies.

3.4. *OLIGORYZOMYS NIGRIPES*

Figura 3.4.1. Muestra uno de los ambientes de captura y diferentes ejemplares de *O. nigripes*.

Características:

- **Taxonomía:** *Oligoryzomys nigripes* Olfers, 1918 (Oryzomyini: Sigmodontinae). Descrito originalmente como *Mus nigripes*, de compleja historia taxonómica. Actualmente, *O. eliurus* y *O. delticola* están en sinonimia de *O. nigripes*.
- **Hábitat y distribución geográfica:** De hábitos nocturnos, se alimenta de tallos y yemas de hojas, frutos, semillas y artrópodos (Crespo 1982).

Se distribuye en el Bosque Atlántico, desde la parte meridional de Mina Gerais y San Pablo hasta el Estado de Pernambuco y Río Grande do Sul, desde los 100 a los 2000 m snm (Weksler y Bonvicino, 2005). Ingresa al este de Paraguay y por el nordeste de Argentina llega hasta Uruguay, atravesando la Provincia de Misiones, los bosques en galería de la cuenca de los ríos Paraná y Paraguay llegando al noreste de la Provincia de Buenos Aires, en la costa del Río de La Plata y el Delta del Paraná (Frances y D' Elía, 2006; Cirignoli et al., 2006). Especie con alta plasticidad para la ocupación de diferentes habitats, si bien siempre está asociado a formaciones arbóreas, ocurriendo tanto en bosques primarios como secundarios, selvas umbrófilas, bosques en galería y agrosistemas (Petters et al., 2010).

Figura 3.4.2. Mapa de distribución de *O. nigripes* modificado de:

<http://maps.iucnredlist.org/map.html?id=15253>

ASPECTOS TAXONÓMICOS

Se hallaron un total de 7 especies parásitas pertenecientes a 4 familias de Nematoda y una de Cestode.

- **Resultados helmintológicos**

NEMATODA

CLASE SECERNENTEA

ORDEN STRONGYLIDA

SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA

FAMILIA COOPERIDAE

SUBFAMILIA OBELISCOIDINAE

***Tapironema coronatum* Durette-Desset, Chabaud y Sutton 1997**

➤ **Descripción general**

Nematodes desenrollados, bastante grandes con los deiridos, en forma de espina al mismo nivel del poro excretor y a mitad del largo del esófago. Vesícula cefálica ausente, presencia de un diente dorsal grande y una corona radiada. El synlophe con 73 crestas en machos y 122 en hembras, de igual tamaño y perpendiculares a la superficie del cuerpo.

Machos [n=1]: Largo total de 13,8 mm y 250 de ancho a la mitad del cuerpo. Anillo nervioso y deiridos a 320 y 630 del extremo anterior del cuerpo respectivamente. Esófago de 930 de largo. Bursa caudal simétrica, fuertemente esclerotizada, alargada lateralmente con un lóbulo dorsal pequeño. Patrón de los rayos bursales 2-1-2, con los rayos 2 más cortos que los rayos 3. Rayo 4 más corto que los demás. Rayos 5 y 6 son los más largos y paralelos entre sí. Los rayos 8 surgen de la base del rayo dorsal y se mantienen unidos a los rayos 6 hasta la mitad del largo de estos. El rayo dorsal se divide distalmente en dos ramas con tres puntas cada una, rayos 9, 10 y fasmidios. Espículas robustas de 320 de largo con tres ramas. Gubernáculo 100 de largo. Cono genital prominente, esclerotizado con las papilas 7 conspicuas.

Hembras [n=1]: Largo total 25,1mm y 400 de ancho a la mitad del cuerpo. Anillo nervioso, deiridos y poro excretor a 310, 390 y 390, del extremo anterior respectivamente. Esófago de 1100 de largo. Didelfas, vulva situada a 7,6 mm del extremo distal en la cuarta parte posterior del cuerpo (69,5%) del largo total. Oviyector simétrico, vestíbulos de 150, esfínteres de 100

x100 e infundíbulos de 200. Ambos úteros con más de 200 huevos, en estadio de mórula, de 104 x 50 de largo medio y ancho medio [n=5]. Cola de 400 de largo con la punta redondeada.

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: estómago

Especímenes estudiados: 1 macho y 1 hembra.

Nuevo hospedador: *Oligoryzomys nigripes*

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25°58'S, 54°06'O), Departamento General Manuel Belgrano, Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios:**

Con el presente hallazgo, se incluye a *Oligoryzomys nigripes* como hospedador definitivo de *T. coronatum* ampliando la lista de especies hospedadoras conocidas hasta el momento. Ver comentarios en *T. coronatum* de *A. montensis*.

Ver Imagen 3.3.3 en *Akodon montensis*.

FAMILIA HELIGMONELLIDAE

SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE

Guerrerostrongylus zetta (Travassos, 1937) Sutton y Durette-Desset, 1991

➤ **Descripción general**

Nematodos de tamaño medio a grandes, desenrollados o poco enrollados. Vesícula cefálica presente y bien desarrollada. Poro excretor en machos entre el 66 y 84% del largo del esófago y en hembras entre el 75 y 81%. Con una dilatación cuticular del lado izquierdo a nivel esofágico. Synlophe: en ambos sexos se extiende desde del extremo anterior, por detrás de la vesícula cefálica hasta el extremo posterior, antes del inicio de la bursa caudal en machos y entre la vulva y ano en hembras. A mitad del cuerpo presentan numerosas crestas equidistantes de número levemente variable en machos (40-44) y fuertemente variables en hembras en relación al diámetro del cuerpo 35 a 48.

Machos [n=5]: Largo total 7,39 (6-8.45) mm ancho a la mitad del cuerpo 188 (120-210). Vesícula cefálica 59 (52-63) de largo por 46 (45-50) de ancho. Anillo nervioso, poro excretor y

deiridos a 197,5 (190-210) [n=4]; 352,5 (320-380) [n=4] y 325 (295-370) [n=3] del extremo anterior. Largo del esófago 421 (385-469). Bursa caudal sub-simétrica, con el lóbulo dorsal bien desarrollado. Patrón de rayos 2-2-1 que tiende a 1-3-1. Rayos 2 más cortos que los rayos 3 y sin llegar al borde de la bursa. Rayos 4 más largos que los 5 unidos en la base y separados distalmente. Los rayos 8 surgen de un tronco común con el rayo dorsal y son más cortos que este. Rayo dorsal bifurcado en la mitad de su extensión. Espículas esclerotizadas habitualmente en espiral de 1040 (820-1170) de largo. Relación largo de las espículas, largo total del cuerpo: 14,07%. Gubernáculo de 45 (40-50) de largo por 20 (15-25) de ancho. Cono genital de 30 (20-40) por 26,67 (20-30) de ancho en la base. Papilas 0 pedunculadas.

Hembras [n=5]: Largo total 9,34 (8-12,9) mm ancho a mitad del cuerpo 207,43 (200-240). Vesícula cefálica 55,78 (50-60) de largo por 45,64 (40-55) de ancho. Anillo nervioso y poro excretor a 189,87 (180-200) [n=4] y 304,96 (300-310) [n=3] del extremo anterior. Largo del esófago 457,85 (440-470). Monodélficas, con la vulva a 158,83 (130-180) [n=4] del extremo posterior, vagina vera de 23,21 (20-25) [n=3]. Vestíbulo 171,72 (90-270) esfínter 49,6(40-60) x 46,4 (40-60) infundíbulo 194,45 (70-500). Largo del útero 2,11 (1,8-2,6) mm con huevos de 59,61 (50-70) x 37,4 (30-45) de largo y ancho respectivamente Cola cónica de 51,6 (45-70) [n=4] de largo.

➤ **Resumen taxonómico**

Sítio de infección: Intestino delgado.

Especímenes estudiados: 5 hembras y 5 machos.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25°58'S, 54°06'O), Departamento General Manuel Belgrano Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios:**

Esta especie fue descripta originalmente por Travassos (1937) como *Longistriata zetta* en el intestino delgado de “rato rapé” en Angra dos Reis, RJ, Brasil. En 1971, Durette Desset lo incluye dentro de *Hassalstrongylus*, aunque lo menciona como especie no estudiada. Más tarde en 1991, Sutton y Durette-Desset lo incluyen en el género *Guerrerostrongylus*.

Digiani et al. (2012) enmendaron la descripción de *G. zetta* a partir de material recuperado de *O. nigripes* proveniente de la Provincia de Misiones. En el mismo trabajo, dan a conocer el hospedador tipo, *Nectomys squamipes*, hasta ese momento mencionado como “rato rapé” (Travassos, 1937). En el mismo año, Simões et al. (2012), publicaron nuevos datos del synlophe de *G. zetta* a partir de material recuperado de *O. nigripes* de Río de Janeiro.

Figura 3.4.3. *Guerrerostrongylus zetta* A: Macho extremo anterior. B: Extremo posterior. C: Bursa caudal, vista lateral. D: Bursa caudal, vista ventral. E: Hembra, extremo anterior. F: Hembra, extremo caudal.

Stilestrongylus lanfrediae**Souza, Digiani, Simões, Luque, Rodrigues-Silva y Maldonado Jr. 2009****➤ Descripción general**

Nematodos pequeños, fuertemente enrollados con más de dos vueltas en espiral. Extremo anterior con vesícula cefálica, boca rodeada por 6 papilas labiales internas, 4 labiales externas y 4 papilas cefálicas submedianas. Dos ánfidios. El poro excretor abre a la altura del tercio posterior del esófago. Synlophe: en ambos sexos se extiende desde detrás de la vesícula cefálica hasta el extremo posterior, antes del inicio de la bursa caudal en machos y la cola en hembras. Con 26 (13/13) crestas a mitad del cuerpo en machos y 25 (12/13) crestas en hembras al mismo nivel. Con una leve diferencia de tamaño, las crestas del cuadrante ventral derecho y dorsal izquierdo son más pequeñas. A mitad del cuerpo las hembras presentan un doble eje de orientación de las crestas (62° el eje derecho y 72° el izquierdo respecto al eje sagital) mientras que en los machos es simple (55° respecto al eje sagital).

Machos [n=5]: Largo total de 3.06 (2,6-3.8) mm y ancho a mitad del cuerpo de 80.83 (70-95). Largo y ancho de la vesícula cefálica 52.50 (45-55); 28.67 (25-35), respectivamente. Anillo nervioso, deiridos y poro excretor a una distancia de 136.67 (120-150) [n=3]; 242.50 (235-250) [n=2] y 196.67 (160-220) del extremo anterior, respectivamente. Largo del esófago 327 (285-430). Espículas del mismo largo 990 (850-1200). Largo del gubernáculo 33.75 (30-40) y ancho 22.50 (20-25). Cono genital 62.50 (50-80) de largo y 32.50 (25-45) de ancho en la base.

Hembras [n=5]: Largo total 4.22 (3.75-4.72) mm, ancho a mitad del cuerpo 99.8 (99-100) Vesícula cefálica 61.6 (56-65) de largo por 31 (30-35) de ancho. Anillo nervioso y poro excretor y deiridos [n=2] a 161 (145-190); 254 (230-260) y 260 (260-260) del extremo anterior respectivamente. Largo del esófago 385 (330-510) Monodelfas, con la vulva a 60 (50-70) del extremo posterior, vagina vera de 20,2 (20-21). Vestíbulo 91 (75-100) esfínter 40,2 (40-41) x 46 (40-50); infundíbulo 96 (80-130). Largo del útero 770 (620-1100) con huevos de 60,94 (58-70) de largo y 36,89 (30-45) ancho respectivamente Cola cónica de 19 (15-20) de largo.

➤ Resumen taxonómico

Sítio de infección: Intestino delgado.

Especímenes estudiados: 5 hembras y 5 machos.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O), Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (26° 02' S, 53° 46' 32.40"O), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í

(25° 58'S, 54° 07'O), Departamento General Manuel Belgrano; Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

La especie fue descrita por Souza et al. (2009) en *O. nigripes* de Río de Janeiro, Brasil. Luego registrada por Simões et al. (2011) en la misma región y especie hospedadora, sumando a *Akodon cursor* y *A. montensis* como hospedadores.

En este trabajo, se reporta por primera vez para Argentina, en la Provincia de Misiones ampliando su distribución geográfica unos 1100 km al sureste de su distribución original.

Figura 3.4.4. *Stilestrongylus lanfrediae* A: macho completo; B: macho, extremo posterior, detalle de espículas; C: macho, espículas vista ventral; D: hembra completa; E: hembra, extremo anterior; F: hembra, detalle del extremo posterior.

Hassalstrongylus epsilon* (Travassos 1937) Durette-Desset 1971*➤ Descripción general**

Nematodos pequeños. Cuerpo delgado, poco enrollado. Extremo anterior con vesícula cefálica. Poro excretor y deiridos al mismo nivel, en el final del esófago, o levemente posteriores a este. Synlophe. se extiende desde la vesícula cefálica hasta la bursa caudal en machos y la cola en las hembras. A mitad del cuerpo presenta 22 crestas, que dorsalmente presentan un gradiente de tamaño de derecha a izquierda y menos evidente que el gradiente de tamaño de las crestas ventrales de izquierda a derecha.

Machos [n=5]: Largo total de 2,32 (2,05-2,65) mm y 73,33 (70-75) de ancho a mitad del cuerpo. Largo y ancho de la vesícula cefálica 53,25 (50-58) x 26,75 (25-30), respectivamente. Anillo nervioso, deiridos y poro excretor a 120 (120-120) [n=3], 155 (130-180) [n=3], 197,5 (180-215) [n=4] del extremo anterior respectivamente. Largo del esófago 282 (270-300). Espículas de 128,75 (115-140). Cono genital poco desarrollado 20 (15-25) x 26,67 (20-40) [n=3] de largo y ancho respectivamente.

Hembras [n=4]: Largo total 2,72 (2,45-3) ancho 91,25 (85-100). Vesícula cefálica de 59,25 (57-60) de largo por 27,75 (27-30) de ancho. Anillo nervioso, deiridos y poro excretor a 151,67 (145-160) [n=3]; (180-200) [n=2] y (180-200) [n=2] del extremo anterior respectivamente. Esófago 310 (295-325). Vulva, cercana al ano, a 98,75 (60-130) del extremo posterior. Útero de (440-570). Cola cónica 40. Huevos de entre 60,37 (60-65) de largo por 32,56 (30-35) de ancho [n=16].

➤ Resumen taxonómico

Sitio de infección: Intestino delgado.

Nuevo hospedador: *Oligoryzomys nigripes*.

Especímenes estudiados: 5 machos y 4 hembras.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O), Reserva de Vida Silvestre Urugua-í (25° 58' S, 54° 07' O), Departamento General Manuel Belgrano; Provincia de Misiones, Argentina.

➤ Comentarios

Esta especie fue descrita por Travassos como *Longistriata epsilon* en 1937. Durette-Desset (1969) registra a *Nectomys squamipes* como el hospedador tipo, hasta ese momento mencionado como "Muridae" y describe el synlophe de la especie a partir de especímenes

macho, pertenecientes a la Colección Helminológica del Instituto Oswaldo Cruz. La misma autora en 1971, a partir de la creación del género *Hassalstrongylus*, propone la nueva combinación *H. epsilon*. Posteriormente, Pinto et al. (1982) la registran en *N. squamipes* de Formosa, en el estado de Goiás, y Gomes et al. (2003) lo encuentran en *N. squamipes* y *Akodon cursor* en Angra dos Reis, Río de Janeiro, Brasil.

En este trabajo se reporta la especie en un nuevo hospedador Oryzomyini y en Argentina ampliando su distribución de manera considerable hacia el sur y brindando nuevos aportes morfométricos.

Figura 3.4.5. *Hassalstrongylus epsilon* A: macho completo; B: macho, detalle de la bursa caudal, C: macho, bursa caudal, vista lateral; D: hembra completa; E: hembra extremo anterior; F: hembra, extremo posterior, vista lateral.

ORDEN OXYURIDA
FAMILIA OXYURIDAE
SUBFAMILIA SYPHACIINAE
***Syphacia kinsellai* Robles y Navone 2007**

➤ **Descripción general**

Cutícula con estriaciones transversales finas y espacios entre estrías con depresiones longitudinales poco profundas. Plato cefálico alargado lateralmente, similar en ambos sexos. Papilas sub-medianas localizadas a los lados de cada plato cefálico. Ánfidos observados en vista apical. Placa porosa situada por debajo de los ánfidos. Labios poco delimitados. Deiridos presentes sólo en hembras. Poro excretor circular y con bordes festoneados, abre posterior a la unión esofágica-intestinal.

Machos [n=5]: Largo del cuerpo 1,1 (0,9-1,3) mm y ancho del cuerpo 168 (137-200). Largo total del esófago 254 (212-307), largo del bulbo esofágico 67 (50-87). Distancia del anillo nervioso y poro excretor al extremo anterior 113 (87-150) y 392 (300-425), respectivamente. Longitud del primer mamelón 49 (37-62); del segundo mamelón 57 (37-75) y del tercer mamelón 54 (37-75). Distancia de los bordes anteriores de cada mamelón al extremo anterior 564 (450-660); 665 (530-780) y 817 (650-980), respectivamente. Largo de la espícula 90 (60-100). Largo del gubernáculo 40 (30-50). Ancho del gubernáculo 8,5 (8-9,2). Presencia de un gancho accesorio del gubernáculo con ornamentación. Largo de la cola 140 (130-140), y punta caudal 105 (100-110). Tres pares de papilas caudales pedunculadas, uno pre anal, uno para anal y otro postanal.

Hembras [n=5]: Largo del cuerpo 3,58 (3,34-3,9) mm y ancho del cuerpo 203 (187-220). Deiridos conspicuos 169 (150-187). En el extremo anterior la cutícula forma un par de "alas" cuyo espesor aumenta e incluye a los deiridos, pero no difiere de la cutícula. Alas laterales ausentes, pliegue lateral hasta la mitad del cuerpo. Largo total del esófago 383 (360-400), largo del bulbo esofágico 97 (70-110). Distancia de anillo nervioso, poro excretor y vulva al extremo anterior 134 (125-150), 493 (475-510) y 787 (770-830), respectivamente. Vulva no protruida. Largo de la cola 640 (560-750). Huevos elípticos y operculados, 87 (85-90) x 37 (30-41).

➤ **Resumen taxonómico**

Sítio de infección: ciego e intestino grueso.

Especímenes estudiados: 10 machos y 10 hembras.

Nuevas localidades: Refugio Moconá (27° 8' S, 53° 55' O), Departamento San Pedro; Campo Anexo M. Belgrano, INTA San Antonio (26° 02' S, 53° 46' O), Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O) Departamento General Manuel Belgrano; Reserva de Usos Múltiples Guaraní (26° 55' S, 54° 13' O), Departamento Guaraní, Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Esta especie fue descrita originalmente en *O. nigripes*, en Valle del Arroyo Cuña Pirú, Departamento Cainguás y en una localidad del área de estudio RVSU. El presente estudio extiende el rango de distribución de *S. kinsellai* a 4 nuevas localidades de la provincia de Misiones.

Figura 3.4.6. *Syphacia kinsellai* A: macho completo vista lateral; B: macho extremo posterior vista lateral; C: hembra completa vista lateral; D: hembra extremo anterior, vista ventral.

NEMATODA
CLASE SECERNENTEA
ORDEN SPIRURIDA
SUPERFAMILIA FILAROIDEA
FAMILIA ONCHOCERCIDAE
SUBFAMILIA ONCHOCERCINAE
***Litomosoides navonae* Notarnicola, 2005**

➤ **Descripción general**

Extremo anterior robusto. Extremidad cefálica redondeada. Extremo anterior rodeado por 4 papilas externo-labiales formando un rectángulo orientado dorsoventralmente, rodeando la cápsula bucal, 1 papila cefálica ventral izquierda. Ánfidos levemente salidos. Cápsula bucal desplazada ventralmente del eje central, levemente invaginada, la región anterior con un segmento transparente y la posterior bien cuticularizada. La pared externa presenta engrosamientos irregulares. La cavidad bucal es tubular, con forma de botella. Esófago con la porción glandular posterior bien diferenciada de la porción muscular. Cola aguzada en ambos sexos.

Machos [n=1]: la región posterior se adelgaza antes de enrollarse en 3 a 4 vueltas. Espícula izquierda con un mango más corto que la lámina; lámina llevando alas membranosas en la parte proximal y un filamento en la parte distal. Espícula derecha poco cuticularizada, con el extremo distal membranoso presentando 2 varillas paralelas. Apertura cloacal levemente protruida; en vista ventral se observa un anillo engrosado rodeando la cloaca. Papilas caudales conspicuas, 1 par de papilas adcloacales y 5 a 6 pares de papilas postcloacales. El área rugosa comienza anterior a la cloaca y se extiende en la zona enroscada, se compone de hileras transversales de crestas longitudinales. Medidas: largo 18,5 mm; ancho 120; externo; cápsula bucal: 25 de largo y 6 de diámetro externo distancia del anillo nervioso al extremo anterior 410; largo del esófago 550; largo de la cola 222; largo de la espícula izquierda 320, mango 170; largo de la espícula derecha 90. Radio espicular 3,5. Largo del área rugosa 800, extendiéndose desde 2.415 hasta 615 del extremo de la cola; crestas 1-2 de largo, entre 25-40 de ancho; distancia entre dos hileras consecutivas entre 7-11.

Hembras [n=1]: vulva posterior a la unión esofágico-intestinal; vagina globular Primer parte del ovijector dirigido hacia atrás. Cola ligeramente curvada ventralmente. Fásmidos paralelos o divergentes. En sección transversal posterior a la vulva, los cordones laterales presentan una forma cuadrangular Medidas: largo 27,4 mm; ancho 150; largo de la cápsula bucal 26 y 11 de

diámetro externo; distancia del anillo nervioso al extremo anterior 660; largo del esófago 940; distancia de la vulva al extremo anterior 1140; largo de la cola 450.

Figura 3.4.7. *Litomosoides navonae* A: macho extremo anterior, vista lateral. B: macho extremo posterior, vista lateral. (Fotos: J. Notarnicola)

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: Cavidad abdominal

Nuevo hospedador: *Oligoryzomys nigripes*.

Especímenes estudiados: 2 machos y 3 hembras.

Nuevas localidades: Parque Provincial Urugua-í (25° 58' S, 54° 06' O), Departamento General Manuel Belgrano; Provincia de Misiones, Argentina.

➤ **Comentarios**

Esta filaria fue descrita originalmente por Notarnicola (2005) desde material obtenido de *Nectomys squamipes* en la Provincia de Misiones (Reserva UNLP, en el valle del arroyo Cuña Pirú); *Oligoryzomys chacoensis*, *Holochilus chacarius* y *Akodon azarae bibianae* en la provincia de Formosa; y *O. fornesi* y *H. chacarius* en la Provincia del Chaco.

En este trabajo se registra a *O. nigripes* como nueva especie hospedadora y se extiende su distribución en la provincia de Misiones más de 160 km al Norte de su distribución original.

PLATYHELMINTHES
CLASE CESTODA
SUBCLASE EUCESTODA
ORDEN CYCLOPHYLLIDEA
SUPERFAMILIA HYMENOLEPIDOIDEA
FAMILIA HYMENOLEPIDIDAE
Especie indeterminada

➤ **Resumen taxonómico**

Sitio de infección: Intestino delgado.

Especímenes estudiados: 1.

➤ **Comentarios**

El estado de conservación permitió aproximar la determinación al nivel de la familia (Hymenolepididae). De obtener nuevos hallazgos sería interesante lograr la determinación a nivel específico para dilucidar si es una de las especies ya registradas por Simões et al. (2011) para *O. nigripes* en el bosque Atlántico de Brasil (*Rodentolepis akodontis*, *Taenia taeniaeformis* o *Raillientina* sp.) o se trata de una especie propia del bosque atlántico interior de Argentina.

ASPECTOS ECOLÓGICOS

Se analizaron un total de 27 individuos de *O. nigripes*, colectados en tres ambientes: AST (Ambiente de Selvas de Terraza) ABO (Ambiente de borde de Selva) ASA (Ambiente de Selvas y sarandisales de borde de Arroyo) de los cuatro ambientes estudiados, en primavera (PRI), otoño (OTO) e invierno (INV). En el ASM (ambiente selvas mixtas) no se capturaron ejemplares.

Tabla 3.4.1. Cantidades de especímenes capturados por estación del año, por ambiente y por sexo (H=hembra, M=macho).

Época del año	PRIMAVERA								OTOÑO				INVIERNO			
Ambientes	AST		ABO		ASA		ASM		AST		ABO		ASA		ASM	
Nº total de especímenes	3		1		4		0		0		2		3		-	
Nº especímenes = H/M	2	1	0	1	3	1	0	0	0	0	0	2	2	1	-	-

Las mayores capturas se observaron en invierno y ABO fue el sitio que registró mayor número de capturas para *O. nigripes*. En primavera y otoño el ASA registró mayor número de capturas.

Se identificaron un total de 7 especies de helmintos (*T. coronatum*, *G. zetta*, *S. lanfrediae*, *H. epsilon*, *S. kinsellai*, *L. navonae*, 1 especie indeterminada)

A continuación se presentan los resultados del análisis de poblaciones componentes, infracomunidades y comunidades componentes.

Población componente

Tabla 3.4.2: Resultados de Prevalencia (P), Intensidad media (IM) y Abundancia media (AM) de cada Población componente.

Especies	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema coronatum</i>	3,7	6	-	0,2	1,2
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	96,3	47,6	37,9	45,9	38,3
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	85	67,2	53,3	57,3	55,0
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	26	4,3	4,5	3,2	3,7
<i>Syphacia kinsellai</i>	33	46,2	43,7	15,4	32,9
<i>Litomosoides navonae</i> ,	3,7	5	-	0,18	1,0
Cestode indet	3,7	1	-	0,04	0,2

Los taxa de helmintos con mayor prevalencia (33 - 96,3 %) fueron *G. zetta* seguido por *S. lanfrediae*, *S. kinsellai* y *H. epsilon*. *Tapironema coronatum*, *L. navonae* y un cestode indet resultaron ser los de menor prevalencia del 3,7%. En cuanto a la intensidad media, los mayores registros corresponden a *S. lanfrediae* (67,2), *G. zetta* (47,6) y *S. kinsellai* (46,2), y los menores (entre 6-1) a *T. coronatum*, *L. navonae*, *H. epsilon* y Cestode indet. La abundancia media de *S. lanfrediae* presentó el valor más alto (57,3) seguido por *G. zetta* (45,9), *S. kinsellai* (15,4), *H. epsilon* (3,2). Mientras que el resto de las especies obtuvieron valores inferiores a 1.

Tabla 3.4.3. Resultados de Prevalencia, Intensidad media y Abundancia media de la Población componente en cada sexo.

	Macho					Hembra				
	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema coronatum</i>	7,1	6	-	0,43	1,6	0	0	-	0	0
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	92,9	51,8	37,1	48,14	38,2	100	43,46	39,7	43,46	39,7
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	92,9	86,4	53,7	80,21	56,5	76,92	46,3	45,8	35,62	44,6
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	28,6	9	4,2	2,57	4,7	23,08	4	3,5	0,92	2,3
<i>Syphacia kinsellai</i>	28,6	77,2	51,1	22,07	43,7	38,46	21,4	11,6	8,23	12,7
<i>Litomosoides navonae</i> ,	7,1	5	-	0,36	1,3	0	0	-	0	0
Cestode indet	0	0	-	0	0	7,69	1	-	0,08	0,3

Tabla 3.4.4. Resultados de Prevalencia, Intensidad media y Abundancia media de la Población componente en cada ambiente relevado.

	AST					ABO					ASA				
	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema coronatum</i>	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	9,09	6	-	0,55	1,8
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	100	76	41,9	76	41,9	90,9	24,1	15,0	21,9	15,9	100	56,2	40,6	56,2	40,6
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	80	45,5	37,6	36,4	38,4	90,9	60,4	49,2	54,9	50,1	81,8	88,9	61,3	72,8	65,6
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	0	0	-	0	0	36,4	2,7	2,9	1	2,7	27,3	10,3	4	2,8	5,2
<i>Syphacia kinsellai</i>	60	46,7	53,3	28	45,5	9,1	28	-	2,5	8,4	45,4	49,6	48	22,5	39,9
<i>Litomosoides navonae</i>	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	9,09	5	-	0,4	1,5
Cestode indet	20	1	-	0,2	0,4	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0

Si bien se presentan los resultados en cada ambiente relevado, estos no fueron tenidos en cuenta a la hora de realizar el análisis estadístico comparativo debido a su bajo n.

Tabla 3.4.5. Resultados de Prevalencia, Intensidad media y Abundancia media de la Población componente en cada estación del año.

	OTO					INV					PRI				
	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE	P	IM	DE	AM	DE
<i>Tapironema coronatum</i>	0	0	-	0	0	7,1	6	-	0,43	1,6	0	0	-	0	0
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	80	12,2	4,7	9,8	6,8	100	50,7	31,8	50,8	31,8	100	59,9	48,3	59,9	48,3
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	80	15,2	10,1	12,2	11,1	85,7	84,7	45,4	72,6	51,9	87,5	72,6	64,5	63,5	65
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	0	0	-	0	0	28,6	7,2	5,1	2,07	4,2	37,5	6,3	4,5	2,4	4,1
<i>Syphacia kinsellai</i>	0	0	-	0	0	35,7	56	50,9	20	39,7	50	34	35,9	17	29,7
<i>Litomosoides navonae</i> ,	0	0	-	0	0	0	0	-	0	0	12,5	5	-	0,6	1,8
Cestode indet	0	0	-	0	0	7,1	1	-	0,07	0,3	0	0	-	0	0

Los resultados obtenidos de Prevalencia, Intensidad media y Abundancia media de cada especie parásita, en relación al sexo del hospedador y estación del año del muestreo, fueron analizados comparativamente.

Tabla 3.4.6. Resultados que mostraron diferencias significativas.

Especies	Indicadores	Sexo	Estación del año
<i>G.zetta</i>	Abundancia media		OTO ≠ PRI (p=0,0325) OTO≠ INV(p=0,003)
	Intensidad		OTO ≠ PRI (p=0,049) OTO≠ INV(p=0,002)
<i>S. lanfrediae</i>	Abundancia media	H ≠ M (p=0,0295)	OTO ≠ INV (p=0,003)
	Intensidad		OTO ≠ INV (p=0,0005)

Abreviaturas: OTO: otoño, INV: invierno y PRI: primavera. H: hembras y M: machos. A la derecha de cada diferencia encontrada se reporta la probabilidad (p) de que la diferencia sea por azar.

El análisis por especie parásita muestra que:

Tapironema coronatum se registró únicamente en machos, con una prevalencia de 7,14 solamente en el ASA y en INV. Los bajos valores de los indicadores ecológicos y la falta de registros anteriores en esta especie no permiten fundamentar explicaciones posibles sobre la distribución de este helminto entre sus hospedadores

Guerrerostrongylus zetta no mostró diferencias entre la P, IM AM entre sexo y entre ambientes. La AM fue significativamente menor en OTO (9,8) que en PRI (59,88) (p=0.0325) e INV (50,79) (p=0,003). Teniendo en cuenta que la prevalencia fue alta (80-100%) en todas las estaciones del año estudiadas, la IM se comportó igual que la AM, y mostró valores menores en OTO (12,5) que en PRI (59,88) e INV (50,79) (p= 0,049 y 0,002 respectivamente).

Stilestrongylus lanfrediae tuvo valores similares de P y fue más abundante en machos (80,21) que en hembras (35,22) (p= 0,0295). En el análisis de las estaciones del año *S. lanfrediae* se comportó de manera similar a *G. zetta* respecto a la abundancia e intensidad medias, menores en OTO (12,2; 15,25) que en INV (72,64; 84,75) (p= 0,003; 0,0005)

Hassalstrongylus epsilon no se registró en AST. Además, si bien no mostró diferencias significativas en relación a la estación del año, se observó una P de 25% en INV y de 35% en PRI, mientras que en OTO estuvo ausente.

➤ Comentarios

Oligoryzomys nigripes si bien se reproduce en primavera, principalmente en octubre (Cabrera, 1982), los 14 especímenes capturados en invierno (estación del año con mayor

abundancia) se hallaron sexualmente activos y sólo una hembra mostró la vulva cerrada (inactiva sexualmente). Estos resultados sugieren que *O. nigripes* en el invierno está sexualmente activo y la dinámica de sus poblaciones se corresponde con la dinámica de las poblaciones componentes de especies parásitas observada en invierno y primavera, en relación al otoño.

Al respecto la diferencia hallada entre machos y hembras en la abundancia media de *G. zetta* y *S. lanfrediae* podría explicarse a partir del mayor “home range” de los machos en los momentos reproductivos. La dinámica de la población componente de *S. kinsellai* en los hospedadores capturados en INV y en PRI dan cuenta también de mayores abundancias de la especie hospedadora en estas estaciones con la consecuente mayor tasa de encuentro entre estado infectivo del parásito y hospedador susceptible, teniendo en cuenta que la transmisión de los Syphaciinae es oral-anal y muy frecuente en las especies hospedadoras con comportamiento social.

Otras especies (*Litomosoides navonae*/*Tapironema coronatum* y Cest. Indet) sólo se registraron en un único hospedador, en muy baja intensidad y en dos estaciones diferentes (PRI e INV). Este resultado sugiere que estos helmintos constituyen especies raras en la estructura de la comunidad componente en *O. nigripes*.

En OTO la comunidad de helmintos de esta especie hospedadora fue menos rica y diversa, al observarse sólo dos (*G. zetta* y *S. lanfrediae*) de las siete especies registradas en el área (*Tapironema coronatum*, *G. zetta*, *S. lanfrediae*, *Hassalstrongylus epsilon*, *Litomosoides navonae*, *Syphacia kinsellai* y un cestode indeterminado). Estos resultados indican que los patrones de distribución de las especies parásitas de *O. nigripes* estarían influenciados por la estacionalidad que además impacta en una mayor tasa de encuentro cuando se analiza la población hospedadora en el período reproductivo.

Si bien el diseño de muestreo de este trabajo no pretendió brindar datos sobre estacionalidad, se plantea aquí la necesidad de dar respuesta certera y válida a los interrogantes que pudieran surgir.

Infracomunidad

Del total de los 27 especímenes de *O. nigripes* revisados, 3 (11%) estuvieron parasitados por una única especie de helminto, mientras que en 10 (37%) se encontraron 2 especies parásitas y en 11 (41%) 3. Por lo cual, el 78% de los hospedadores registra entre 2 y 3 especies, siendo ésta, la riqueza frecuentemente observada. En sólo 3 especímenes (11%) se observaron 4 especies de helmintos.

Figura 3.4.10: Riqueza específica a nivel infracomunitario.

La clase de riqueza igual a 1 (3 roedores) se excluyó de los cálculos de diversidad (HB) y dominancia (D). En la siguiente tabla se presentan la mediana y el rango de los índices calculados, sobre un total de 21 individuos (excluidos los hospedadores con una sola especie parásita) y sobre 27 individuos, el total de los capturados.

Tabla 3.4.7 Mediana y rango de los descriptores infracomunitarios de *O. nigripes*.

Índice	N=24		N=27	
	Mediana	Rango	Mediana	Rango
NTP	76.5	(11-214)	56	(2-214)
S	3	(2-4)	3	(1-4)
HB	0.62	(0.3-1.03)	X	X
D	0.69	(0.42-0.91)	X	X

NTP: número total de parásitos, S: riqueza específica, HB: índice de diversidad de Brillouin, D: Dominancia de Berger-Parker.

Los análisis de PERMANOVA realizados al comparar NTP, S, HB y D respecto del sexo, estado reproductivo y estación del año de muestreo de los hospedadores, no arrojaron diferencias significativas.

En las regresiones múltiples no paramétricas realizadas, se observa en los análisis marginales una diferencia significativa que indicaría una relación entre la riqueza específica y el peso ($p=0,0129$); y también entre la riqueza específica y la talla ($p=0,0491$) (ver tabla 3.4.8). Los análisis secuenciales demostraron que la variabilidad de la riqueza se explica significativamente por el peso, en una proporción del 24,27% mientras que la talla no aporta explicación significativa una vez tomado el peso. (ver tabla 3.4.9)

Las restantes comparaciones: riqueza específica (S) vs abundancia relativa del hospedador por ambiente y por muestreo; número total de parásitos (NTP), Índice de diversidad de Brillouin (HB) y Dominancia simple de Berger-Parker (D) vs Peso, talla y abundancia del hospedador no mostraron relación alguna. (Tablas 3.4.8 y 3.4.9)

➤ **Comentarios**

Estos resultados revelan que sólo una cuarta parte de la variación en la riqueza de especies esta explicada por el peso, indicando que pueden existir otro/s modelador/es que expresen la variación restante.

Tabla 3.4.8. Resultados de los análisis marginales de la regresión múltiple no paramétrica (DISTLM) entre los descriptores infracomunitarios (NTP, S, HB y D) y las variables de los hospedadores (Talla, Peso _(raíz cúbica), y Abundancia relativa total.) Modelos ajustados utilizando el procedimiento de selección “forward” según el criterio R^2 .

Índice	Fuente de variación	Pseudo F	$P_{(perm)}$	Proporción % explicada
NTP	Talla	0,014	0,90	0,067
	Raíz ₃ Peso	1,472	0,23	6,2
	Abundancia total	0,226	0,63	1
S	Talla	4,46	0,049	16,85
	Raíz ₃ Peso	7,05	0,013	24,27
	Abundancia total	0,64	0,418	2,81
HB	Talla	0,21	0,647	0,94
	Raíz ₃ Peso	0,57	0,458	2,51
	Abundancia total	0,53	0,476	2,35
D	Talla	0,81	0,384	3,54
	Raíz ₃ Peso	0,14	0,714	0,63
	Abundancia total	0,36	0,548	1,6

Tabla 3.4.9. Resultados de los análisis secuenciales de la regresión múltiple no paramétrica (DISTLM) entre los descriptores infracomunitarios (NTP, S, HB y D) y las variables de los hospedadores (Talla, Peso _(raíz cúbica) y Abundancia relativa total.) Modelos ajustados utilizando el procedimiento de selección “forward” según el criterio R^2 .

Índice	Fuente de variación	Pseudo F	P _(perm)	Proporción % explicada
NTP	Talla	2,43	0,134	9,7
	Raíz ₃ Peso	1,47	0,236	6,27
	Abundancia total	0,98	0,336	3,91
S	Talla	0,01	0,91	0,049
	Raíz ₃ Peso	7,05	0,014	24,27
	Abundancia total	0,2	0,66	0,7
HB	Talla	0,29	0,59	1,37
	Raíz ₃ Peso	0,57	0,47	2,5
	Abundancia total	0,36	0,55	1,64
D	Talla	0,81	0,38	3,54
	Raíz ₃ Peso	0,38	0,54	1,7
	Abundancia total	0,02	0,88	0,1

Comunidad componente

Se reportan los descriptores comunitarios con sus respectivos límites de confianza.

Figura 3.4.11: S: Riqueza específica; Sobs: Riqueza específica observada. La línea negra representa la riqueza acumulada y las de color el rango.

Curvas de acumulación de especies de parásitos

Se elaboró una curva de acumulación de especies que permite estimar el esfuerzo de muestreo requerido para lograr datos fiables (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003). Para esto se tomaron los roedores como unidad de muestreo, se optó por la ecuación de Clench como función descriptiva de la curva. El ajuste de las funciones se realizó mediante el algoritmo de Quasi-Newton. Finalmente se obtuvieron un valor de 7 para la riqueza de especies, 27 individuos de *O. nigripes* (muestras), que arrojaron un coeficiente de determinación R^2 de 0,916966339 (cercano a 1 indica un buen ajuste de modelo) y una pendiente de 0,0267 que al ser menor a 0,1 indica que es un buen inventario y altamente fiable.

Figura 3.4.12. Riqueza de especies a partir de estimadores ACE y Chao 2.

Un tamaño de muestra de 27 individuos hospedadores brinda información confiable sobre la comunidad componente de helmintos del bosque atlántico en Uruguay-í. La riqueza específica de la comunidad componente está representada por al menos siete especies de parásitos, esta observación es menor que la calculada por los estimadores ACE y Chao2

Tabla 3.4.10: Se presentan los descriptores a nivel de comunidad componente de *O. nigripes*

Índice	Min.	Max.
NTP	3301	3301
S	7	7
(H')	1,066	1,088
Equitabilidad (J)	0,548	0603
Dominancia, Berger-Parker	0,480	0,497

Número total de parásitos (NTP), riqueza de especies(S),l índice de Shannon (H'), Equitabilidad y Dominancia simple de Berger-Parker con sus límites inferior y superior respectivamente.

El 100% de los *O. nigripes* examinados estuvo parasitado por al menos una especie de las 7 que conforman el ensamble de helmintos de esta especie de roedor en los ambientes considerados. Se encontraron un total de 3301 especímenes de helmintos. El índice de Shannon resultó ser de 1,066, la equidad de 0,548 que indica poca o ninguna dominancia que se confirma con el 0,48 encontrado en el índice de Berger-Parker.

Especies principales, secundarias y satélites

Figura 3.4.8. Distribución de los diferentes taxa mediante el análisis de la P e IM. GUE: *G. zetta*, STI: *S. lanfrediae*, SYP: *S. kinsellai*, CES: Cestode indet., HAS: *H. epsilon*, LIT: *L. navonae* y TAP: *T. coronatum*

Se observaron tres grupos de especies parásitas, uno conformado por las especies con mayor P e IM *S. lanfrediae* (STI) y *G. zetta* (GUE); uno intermedio formado sólo por *S. kinsellai* (SYP); y otro caracterizado por tener los valores más bajos de P e IM formado por *H. epsilon* (HAS), *T. coronatum* (TAP) *L. navonae* (LIT) y el cestode indeterminado (CES).

Figura 3.4.9. Distribución de frecuencias de las prevalencias de las especies parásitas

El gráfico de frecuencias (Fig. 3.4.9) muestra la bimodalidad en adición a la correlación positiva de la intensidad media con la prevalencia ($p=0.023$) $rd= 4$ evidencia la presencia de por lo menos tres grupos de especies, uno con valores menores al 10% de prevalencia, que estaría formado por las especies satélites (*T. coronatum*, *L. navonae* y el cestode indeterminado), otro formado por aquellos helmintos de entre 10 y 50% (*S. kinsellai* y *H. epsilon*) de prevalencia especies secundarias, y el tercer grupo con más de 50% (*S. lanfrediae* y *G. zetta*) de P formado por las especies principales (Hanski, 1982; Bush et al., 1997).

➤ **Comentarios**

En este trabajo se cumplen con las dos hipótesis fundamentales propuestas Hanski, (1982) y apoyadas por Stock y Holmes (1986) para poder distinguir las especies satélites de las principales. Este análisis constituye una primera aproximación a la distribución de los helmintos en esta especie hospedadora.

Hasta el momento se han desarrollado escasos trabajos en los cuales se aborde la composición y diferenciación de grupos en la comunidad parasitaria (e.g. Bush y Holmes 1986; Díaz, 2006; Carballo, 2008; Cattadory et al., 2006, y en mamíferos Navone y Suriano, 1992; Haukisalmu y Henttonen, 1994; Ezquiaga, 2013).

Con el fin de evaluar si, al considerar la comunidad componente, existen diferencias entre sexo del hospedador, ambiente de captura o estación del año de captura (factores), se calcularon tres PERMANOVAS de un factor a partir de una matriz de disimilitud sobre las distancias euclidianas, construida a partir de una matriz de valores de carga parasitaria de cada especie. Se observó que al considerar la carga parasitaria de todas las especies no existen diferencias significativas entre machos y hembras (p perm 0.0974), entre ambientes de captura (p perm 0.1216) ni entre estaciones del año (p perm 0.0555).

ASPECTOS TAXONÓMICOS

Akodon montensis

Aquí se compendia y resume el total de especies parásitas halladas en *A. montensis*, teniendo en cuenta que su distribución incluye gran parte del bosque atlántico, desde el nivel del mar a lo largo de la costa en los estados brasileños de Bahía hasta Río grande do Sul hasta los 2100 metros snm en la Serra do Mar, ingresando hacia el interior en el este de Paraguay y noreste de Argentina: (Misiones) y por los ríos Paraná y Paraguay, llega a Corrientes, Chaco y Formosa.

El presente estudio permitió reportar 9 especies parásitas en *A. montensis*: *Tapironema coronatum*, *Stilestrongylus aculeata*, *Trichofreitasia lenti*, *Angiostrongylus morerae*, *Syphacia carlitosi*, *Trichuris navonae*, *Eucoleus* sp1. *Platynosomoides* sp. y *Rodentolepis akodontis*. Todas se registran por primera vez para nuevas localidades de Misiones. *T. coronatum*, *Eucoleus* sp1. y *Platynosomoides* sp. se registran por primera vez para *A. montensis*, mientras que *S. aculeata* y *Platynosomoides* sp se registran por primera vez en Argentina.

Los registros bibliográficos indican que *A. montensis* es hospedador de varias especies no halladas en el presente estudio: *Stilestrongylus lanfrediae*, *Stilestrongylus eta*, *Angiostrongylus lenzii*, *Litomosoides silvai*, *Protospirura numidica criceticola*, *Canaania obesa* y *Echinostoma luisreyi*.

Llama la atención que *Stilestrongylus eta* (Travassos 1937) Durette-Desset 1971 fue registrada para *A. montensis*, *Akodon cursor* y *Oligoryzomys nigripes* en Río de Janeiro, Brasil (Gomes et al., 2003; Simões et al., 2011) y no en el presente estudio. Simões et al. (2011) destaca que *S. aculeata* es característico de *A. montensis*, seguido por *S. eta*. En el caso de *S. lanfrediae*, su presencia en *A. montensis* se registra con una baja prevalencia, lo cual podría indicar que es un hospedador menos frecuente que *O. nigripes* que presenta las prevalencias más altas.

Teniendo en cuenta que el tamaño de muestra analizado en este estudio fue similar al de Simões et al. (2011) (104 vs.98), es probable que la ausencia de *S. eta* se deba a factores ambientales complejos de advertir. En cambio la ausencia de *S. lanfrediae* en *A. montensis* podría justificarse en términos de la relación interespecífica de los hospedadores. Gentile et al. (2000) y Maldonado et al. (2010) sugieren que *A. cursor* comparte recursos alimenticios y de hábitat con *O. nigripes*, y que los periodos lluviosos afectan la dinámica poblacional de ambos, y en consecuencia aumenta el contacto interespecífico. En este

contexto, considerando que *A. cursor* podría funcionar como un “hospedador puente” entre *O. nigripes* y *A. montensis*, la ausencia de *A. cursor* en la Selva Paranaense, podría determinar la ausencia de *S. lanfrediae* en *A. montensis*, a pesar que en ambos estudios *S. lanfrediae* parasita a *O. nigripes*.

Si bien, se ha mencionado que las especies de *Trichuris* presentan cierta asociación con el área, más que con sus especies hospedadoras (Robles, 2008); es interesante notar que pese a la simpatria de *A. montensis* y *O. nigripes*, *T. navonae* sólo se halló en *A. montensis*. Aunque *T. travassosi* parasita a *O. nigripes* en Brasil (Gomes et al., 1992) en el presente estudio no fue hallada en los especímenes de *O. nigripes* examinados. Sin embargo, se registra en *Nectomys squamipes* (ver cap 4).

Respecto a *Protospirura numidica* criceticola Quentin, Karimi y Rodríguez de Almeida, 1968 (Nematoda-Spiruridae) hallada en *A. montensis* de Río de Janeiro (Simões et al., 2011), pero no en el presente trabajo, podría explicarse por su patrón de infección dado que es heteroxeno y la dinámica poblacional del hospedador intermediario y del hospedador definitivo deben estar en sincronía para garantizar la transmisión. (Grundmann, 1957; Haeley y Grundmann, 1974; Miño, 2008). En este marco, es posible sugerir que en el área de estudio no se encuentre el hospedador intermediario, o bien las fluctuaciones poblacionales de éstos y de los hospedadores definitivos no coincidan, disminuyendo la probabilidad de encuentro.

Simões et al. (2011) también registran a *Litomosoides silvai* Padilha y De Faria, 1977 (Nematoda- Onchoceridae) en *A. cursor* y *A. montensis* de Río de Janeiro, Brasil. Las filarias en general presentan baja especificidad hospedatoria (Notarnicola 2005, Notarnicola y Navone 2011, Landaeta-Aqueveque et al., 2014), y probablemente presentan un hospedador primario y otros secundarios (Landaeta Aqueveque et al., 2014). En este sentido, por ejemplo, los hallazgos registrados para *L. pardinasi* Notarnicola y Navone, 2011 en Chile y Argentina parecen establecer a los roedores Oryzomyini como los hospedadores más frecuentes. De igual forma, podrían homologarse los hallazgos poco comunes de *L. silvai* en *A. cursor* y *A. montensis* en Río de Janeiro y podrían justificar su ausencia en Misiones.

Canaania obesa Travassos, 1944 es un trematode de los conductos biliares y primer porción del intestino delgado de *A. cursor*, también reportado en *A. montensis*, *Nectomys squamipes* y *Oligoryzomys nigripes* (Maldonado et al., 2010) en Río de Janeiro, Brasil. A diferencia de lo discutido arriba, en este caso, los resultados obtenidos desde la región del Bosque atlántico brasileiro indican que el hospedador primario de *C. obesa* es *A. montensis* (Maldonado et al., 2010). Por otra parte, en este trabajo, no se registra *C. obesa* pero sí se registra *Platynosomoides* sp, un digeneo de la misma familia (Dicrocoellidae), que ocupa el mismo nicho ecológico y que no ha sido reportado para Brasil. Por esto, la falta de registro

de *C. obesa* en la región misionera podría atribuirse a factores ecológicos que posiblemente involucren al hospedador intermediario.

Echinostoma luisreyi Maldonado, Vieira y Lanfrediae, 2003 (Echinostomatidae) es un trematode cuyo hospedador definitivo es desconocido dado que fue encontrado en la naturaleza en uno de sus hospedadores intermediarios (el adulto se obtuvo desde la infección experimental en roedores de laboratorio). Posteriormente, fue registrado en *Akodon montensis* por Simões et al. (2011) en Río de Janeiro, Brasil. Sólo dos especímenes hospedadores estuvieron parasitados. Los escasos hallazgos de este digeneo, podrían justificar su ausencia en el presente estudio.

Oligoryzomys nigripes

Este trabajo compendia y resume el total de las especies parásitas halladas en *O. nigripes*, teniendo en cuenta que su distribución incluye el Bosque Atlántico interior, desde Brasil, Paraguay, Misiones, Corrientes, este de Formosa, Entre Ríos, el NE de Buenos Aires en Argentina y Uruguay.

El presente trabajo permitió reportar 6 especies parásitas en *O. nigripes*: *Tapironema coronatum*, *Guerrerostrongylus zetta*, *Stilestrongylus lanfrediae*, *Hassalstrongylus epsilon*, *Syphacia kinsellai* y *Litomosoides navonae*, todas constituyen registros para nuevas localidades de Misiones, *T. coronatum*, *H. epsilon* y *L. navonae* se registran por primera vez para *O. nigripes*, y *S. lanfrediae* para Argentina.

Sin embargo, los registros bibliográficos indican la existencia de un alto número de especies no halladas en el presente estudio tales como los trichostrongilidos *Stilestrongylus eta*, *S. aculeata*, *Trichofreitasia lenti*, *Hassalstrongylus hoineffae*, *Avellaria* sp., las filarias *Litomosoides odilae*, y *L. bonaerensis*; el oxiurido *Syphacia alata*; el digeneo *Canaania obesa* y los cestodes *Rodentolepis akodontis*, *Taenia taeniformis* y *Raillietina* sp.

Stilestrongylus eta (Travassos 1937) Durette-Desset 1971 es reportado en el 50% de los *O. nigripes* examinados (*n* no especificado) por Gomes et al., (2003). Más tarde Simões et al. (2011), lo reportan en sólo el 5% (*n*= 57) de los *O. nigripes* estudiados en Río de Janeiro, mientras que en *A. montensis* (*n*=98) y *A. cursor* (*n*=25) en condiciones de simpatria, las prevalencias fueron mayores (45%, 32 % respectivamente). Estas diferencias parecerían indicar que *S. eta* es frecuente en akodontinos, sin embargo en el presente trabajo no se halló en *A. montensis* (*n*=104), ni en *O. nigripes* (*n*=27), por lo que podría inferirse que no está presente en el área de estudio.

Stilestrongylus aculeata y *T. lenti* fueron registradas en *O. nigripes* por Simões et al., (2011), sin embargo no fueron observadas en el presente trabajo en *O. nigripes*, pero sí en *A. montensis*, por lo cual se registra su presencia en el área de estudio.

Hassalstrongylus hoineffae Durette-Desset, 1969 fue descrita en *O. nigripes* proveniente de Exú, Pernambuco, Brasil (Durette-Desset, 1969). Pinto et al. (1982), indicaron su presencia en Formosa, Goiás, Brasil. Sin embargo, cuando Gomes et al. (2003) y Simões et al. (2011) estudiaron ejemplares de *O. nigripes* de Río de Janeiro, no hallaron *H. hoineffae*. Tanto Goiás como Pernambuco son localidades que se ubican por afuera del bosque atlántico en Brasil, por lo que, su ausencia podría estar relacionada con las características de esta región.

El género *Avellaria* es parásito de Agutidae y Dasyproctidae (Gibbons 2010) y, si bien Simões et al. (2011) lo registran en *O. nigripes* hasta el presente no ha sido hallado en otros Sigmodontinos, por lo cual *O. nigripes* podría considerarse un hospedador no habitual.

Litomosoides odilae Notarnicola y Navone, 2002 (Nematoda, Onchocercidae) no fue hallada en este trabajo, sin embargo ha sido descrita en *O. nigripes* de Misiones. Del mismo modo, *L. bonaerensis* sólo fue hallada en la misma especie hospedadora pero en la Provincia de Buenos Aires. Posiblemente la ausencia de estas filarias en este trabajo, puede explicarse por la ausencia del vector, teniendo en cuenta la asociación de artrópodos ectoparásitos y filarias observada en *O. rufus* en la provincia de Buenos Aires (Lareschi et al., 2007). Así, cuando se cuantificó la significancia de la afinidad *Litomosoides oxymycteri* y *Ornithonyssus bacoti*, ácaro ectoparásito de *O. rufus*, se sugirió el rol de vector de *O. bacoti* en la transmisión de *L. oxymycteri* (Lareschi et al., 2007).

El hallazgo de *Syphacia alata* Quentin, 1968 en *O. nigripes* debe considerarse como un hallazgo casual, dado que posteriormente a ese registro, sólo se ha citado la presencia de *S. kinsellai* en este hospedador (Robles y Navone 2007b, Robles et al., 2014b).

Rodentolephis akodontis está presente en el área y fue registrado en *A. montensis* en el presente trabajo. Sin embargo, en Brasil fue hallado también en *O. nigripes* (Simões et al., 2011) junto a *Raillietina* sp y *Taenia taeniformis* con prevalencias menores al 4%. Esta distribución muestra que los cestodos son muy poco frecuentes en *O. nigripes*, y probablemente ello pueda explicarse por el ciclo de transmisión indirecto predador-presa y un rango de ítems presa más limitado que no favorece el encuentro parásito/hospedador.

Canaania obesa es un trematode que si bien no fue hallado en el presente trabajo, Maldonado et al., (2010) lo registran en los conductos biliares y primer porción del intestino delgado de *A. cursor*, *A. montensis*, *Nectomys squamipes* y *Oligoryzomys nigripes* en Río de Janeiro, Brasil. Posteriormente, Simões et al., (2011) lo registran con mayor frecuencia en *A. montensis* que en *O. nigripes*. En el presente trabajo, *C. obesa* no se registra en *O. nigripes*, ni en *A. montensis*. Posiblemente la ausencia de este trematode en *O. nigripes* se deba a

que su nicho fue ocupado por otro Dicrocoellidae (*Platynosomoides* sp.) hallado en muy baja prevalencia (6,4%) en *A. montensis* en el área de estudio del presente trabajo.

ASPECTOS ECOLÓGICOS

Akodon montensis

- ❖ *Akodon montensis* fue la especie dominante (84%) del ensamble de roedores sigmodontinos.
- ❖ *Trichuris navonae* fue la especie parásita más frecuente y *Stilestrongylus aculeata* la más abundante.
- ❖ *Syphacia carlitosi* y *Trichuris navonae* mostraron una distribución significativamente diferente en relación al sexo del hospedador.
- ❖ Las especies *S. aculeata*, *S. carlitosi*, *T. navone* y *R. akodontis* mostraron diferencias significativas en su distribución respecto del ambiente en el que fue capturada la especie hospedadora.
- ❖ Los especímenes de *S. aculeata*, *T. lenti*, *S. carlitosi* y *T. navonae* mostraron distribuciones significativamente diferentes en relación a la estación del año de captura del hospedador, siendo primavera la estación con mayor prevalencia observada.
- ❖ Se diferenciaron tres grupos de especies, el integrado por *T. lenti*, *S. aculeata* y *T. navonae* (principales); el de *R. akodontis* y *S. carlitosi* (secundarias) y el formado por *T. coronatum* sp., *Eucoleus* sp1 y *Platynosomoides* sp (satélites).
- ❖ A nivel infracomunitario se observó que el 30% de los especímenes de roedores presenta una riqueza de 3 especies, siendo 6 especies el valor más alto registrado, sólo en el 5, 7% de los roedores estudiados.
- ❖ La variabilidad del índice de Brillouin (diversidad) y del índice de dominancia se explica, aunque en proporciones menores, por la abundancia total de los hospedadores.
- ❖ A nivel de la comunidad componente se registró una riqueza de 8 especies parásitas (*Tapironema coronatum*, *Stilestrongylus aculeata*, *Trichofreitasia lenti*, *Syphacia*

carlitosi, *Trichuris navonae*, *Eucoleus* sp., *Platynosomoides* sp. y *Rodentolepis akodontis*) siendo el 96% de los roedores parasitados por al menos una de estas especies.

- ❖ A nivel de la comunidad componente se observaron diferencias significativas en relación al sexo, ambientes y estaciones del año de captura. Las especies que más aportaron a esas diferencias fueron *S. aculeata*, *S. carlitosi* y *T. lenti*.

Oligoryzomys nigripes

- ❖ *Oligoryzomys. nigripes* tuvo una dominancia del 7,46% en el ensamble de roedores sigmodontinos.
- ❖ *Guerrerostrongylus zetta* fue la especie parásita más frecuente y *Stilestrongylus lanfrediae* la más abundante.
- ❖ *Stilestrongylus lanfrediae* mostró una distribución significativamente diferente en relación al sexo del hospedador.
- ❖ *Guerrerostrongylus zetta* y *S. lanfrediae* mostraron distribuciones significativamente diferentes en relación a la estación del año de captura, siendo la primavera en la cual se observó mayor prevalencia
- ❖ Se diferenciaron tres grupos de especies, el integrado por *S. lanfrediae* y *G. zetta* (principales), el de *S. kinsellai* y *H. epsilon* (secundarias) y *T. coronatum*, *L. navonae*, y el cestode indeterminado (satélites).
- ❖ A nivel infracomunitario se observó que el 78% de los especímenes de *O. nigripes* presenta entre 2 y 3 especies parásitas, siendo la riqueza de 4 especies la observada en el 11,1% de los roedores estudiados.
- ❖ A nivel infracomunitario se observa una correlación positiva entre el peso del hospedador y la riqueza de helmintos.
- ❖ A nivel de la comunidad componente se registró una riqueza de 6 especies (*Tapironema coronatum*, *Guerrerostrongylus zetta*, *Stilestrongylus lanfrediae*, *Hassalstrongylus epsilon*, *Syphacia kinsellai* y *Litomosoides navonae*) y un cestode indeterminado, observándose el 100% de los roedores parasitados por al menos una de estas especies.

DESCRIPCIÓN DE LA HELMINTOFAUNA DEL ENSAMBLE DE ROEDORES DE LA SELVA ATLÁNTICA INTERIOR EN ARGENTINA

INTRODUCCIÓN
METODOLOGÍA
RESULTADOS

- Listado de especies parásitas
- Análisis de la distribución hospedatoria y geográfica de las especies parásitas

DISCUSIÓN

Capítulo 4. DESCRIPCIÓN DE LA HELMINTOFAUNA DEL ENSAMBLE DE ROEDORES DE LA SELVA ATLÁNTICA INTERIOR EN ARGENTINA

4.1. INTRODUCCIÓN

La diversidad de los parásitos no está aleatoriamente distribuida entre las especies hospedadoras. La riqueza parasitaria generalmente muestra un conservacionismo filogenético en el cual dos especies hospedadoras relacionadas estrechamente tienden a albergar faunas parásitas más similares que dos especies hospedadoras más alejadas. Sin embargo, las propiedades ecológicas de cada especie hospedadora juegan un rol independiente y determinan si pocas o muchas especies parásitas explotan a un hospedador en particular (Poulin, 2014). Como se expuso anteriormente en este trabajo de tesis, se brindan dos hipótesis que respaldan este concepto. La primera en la cual los hospedadores son considerados como recursos aislados disponibles para ser colonizados por parásitos en un tiempo evolutivo, en acuerdo con la amplia interpretación de la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967). En este marco se interpretaría que hospedadores de tamaños grandes proveen mayor espacio y recursos a los parásitos que aquellos de tamaños más pequeños (Poulin, 1995). En el mismo sentido, las especies hospedadoras con amplios rangos geográficos deberían ser más accesibles de encontrar y ser colonizados por muchas especies parásitas, dado que solapan su distribución con un gran número de especies hospedadoras que también actúan como recurso de otros parásitos, en contraste con aquellas especies que tienen rangos geográficos más restringidos y, en consecuencia, menor número de especies parásitas (Garrido-Olivera et al., 2012). La segunda hipótesis avala la teoría epidemiológica en la cual ciertas características del hospedador favorecen la infección parasitaria (Anderson y May, 1978). En este contexto, las especies hospedadoras con altas densidades poblacionales deberían ser más fácilmente colonizadas y tener un mayor número de especies que las de menor densidad (Morand y Poulin, 1998; Arneberg, 2002).

Otras predicciones sobre la variación de la riqueza parasitaria, son derivadas de la biología del parásito, y de la forma en que estas son adquiridas por los hospedadores. Por ejemplo, la presencia de los parásitos transmitidos por una vía trófica en un hospedador involucran factores relacionados con el alimento, la variación y amplitud de la dieta del hospedador, la posición de la presa en la cadena alimenticia, comportamiento del hospedador, entre otros (Poulin, 1997; Poulin y Leung, 2011a).

Así, diferentes comunidades componentes de la misma especie hospedadora pueden compartir frecuentemente especies parásitas, pero sólo ocasionalmente tienen la misma composición. La vagilidad y migración de especímenes hospedadores a través de

diferentes poblaciones afecta la riqueza y composición entre comunidades componentes. Asimismo, los hospedadores intermediarios juegan un rol importante en la colonización de nuevas especies parásitas en diferentes comunidades componentes (Poulin, 2014).

Cada comunidad componente puede ser definida como un subconjunto de la fauna parásita de una especie hospedadora en particular. La fauna parásita es un conjunto “artificial” dado que puede ser estudiado a varios niveles jerárquicos, escalas temporales y espaciales. En este sentido, la infracomunidad representa un extremo del nivel de estudio parasitario, formado por procesos ecológicos tales como infección y muerte dentro de una generación de hospedadores; mientras que en el otro extremo se encuentra la fauna parásita, reunida por procesos evolutivos tales como el host switching y la extinción dentro de toda la historia del linaje hospedador (Poulin, 1997).

Las comunidades componentes de especies hospedadoras particulares han sido estudiadas en diferentes oportunidades (e.g. Landaeta-Aqueveque et al., 2007). Sin embargo, escasos trabajos contemplan un estudio integrado de los helmintos presentes en un ensamble de roedores (e.g. Navone et al., 2009).

En el bosque atlántico se han realizado investigaciones parasitológicas que abordaron parcialmente al ensamble de roedores presente en el área. En este contexto, los estudios llevados a cabo por Simões et al. (2011; 2012) en Brasil, aportaron listas y algunos datos ecológicos de especies parásitas -en algunos casos sin determinación a nivel específica-, principalmente de los hospedadores más abundantes, tales como *A. cursor*, *A. montensis* y *O. nigripes*. Otros trabajos recopilan los registros parasitológicos de las especies de roedores presentes en una región (nivel de fauna parásita) (e.g. Vicente et al., 1997). Sin embargo, en algunos casos las fuentes son dudosas o erróneas (e.g. Pinto et al., 2011), y ello llevaría a desvirtuar los valores reales de especificidad hospedatoria al no tener certeza respecto al rango de hospedadores de una especie parásita.

En la Provincia de Misiones, en la ecorregión de la Selva Paranaense se realizaron un gran número de estudios sobre los roedores sigmodontinos (e.g. Crespo 1982, Galliari et al., 1996, Pardiñas et al., 2003, Pereira et al., 2005, Cirignoli et al., 2011). En el área se han registrado 22 especies, las cuales difieren en su distribución geográfica y ambiental, en su densidad poblacional, tamaños, comportamiento, etc. (e.g. Bárquez et al., 2006; Pardiñas et al., 2008, Percequillo et al., 2008, Vieira et al., 2008, Pardiñas et al., 2009). La información obtenida desde la bibliografía aborda principalmente cuestiones sobre la taxonomía alfa y propuestas sistemáticas (e.g. Pardiñas y Teta 2006), siendo muy escasa la información ecológica sobre las mismas. En este sentido, los parásitos pueden brindar datos desconocidos sobre la dieta, relaciones interespecíficas, uso del ambiente, entre otros aspectos de sus hospedadores (e.g. Esch y Fernández, 1993).

Hasta el momento, los estudios parasitológicos sobre las especies de roedores sigmodontinos han sido parciales, con un enfoque mayor sobre los grupos parásitos que, desde un abordaje integrado parásito-hospedador.

El presente trabajo pretende avanzar en este sentido al generar conocimiento sobre los helmintos hallados en cada especie de roedor sigmodontino de la Selva Atlántica Interior. Al mismo tiempo explorando la distribución hospedatoria y geográfica de las mismas y de aquellas registradas previamente, discutiendo el nivel de interacción entre las especies de estos roedores y sus posibles vías de infección parasitaria.

Hipótesis

- ✓ **H3:** la diversidad de parásitos de los roedores sigmodontinos que conforman el ensamble de la Selva Atlántica Interior está subestimada.

Objetivo

- Comparar la fauna parásita de cada especie hospedadora y encontrar posibles relaciones con los aspectos ecológicos de cada especie hospedadora en particular, las características del ambiente y la distribución geográfica.

4.2. METODOLOGÍA

Este capítulo basa sus análisis, resultados y discusión en información nueva y ofrecida en capítulos previos. Para mantener el orden, se reiteran los datos más relevantes:

Para la identificación de los helmintos de la **comunidad componente** se trató a cada grupo con las técnicas convencionales, ver Capítulo 3.

Se listan las especies halladas en cada especie hospedadora, aclarando su posición sistemática, localización y distribución geográfica.

Algunos grupos de parásitos aún se encuentran bajo estudio y serán posteriormente depositados en la Colección Helmintológica del Museo de La Plata, La Plata (CHMLP).

Análisis de similitud

A nivel ensamble de roedores y ensamble parasitario, mediante el uso del programa PAST, se construyó un fenograma mediante un análisis de Clusters, método UPGMA (Unweighted pair-group method), para analizar el grado de similitud cualitativa entre las especies de sigmodontinos según la parasitofauna asociada. El mismo fue empleado teniendo en cuenta el coeficiente descriptivo cualitativo de similitud de Jaccard (presencia-ausencia) que evalúa la proporción promedio de especies de helmintos compartidos por diferentes hospedadores (Magurran, 2004). En el fenograma resultante cada UTO (unidad taxonómica operacional) representa un individuo hospedador. Se excluyeron cuatro especímenes de *Brucepattersonius* sp., cuatro de *A. montensis* y uno de *T. nigrita*, en los que no se encontraron helmintos.

Nuevos registros hospedatorios y geográficos

Se listan los helmintos reportados en el presente trabajo con su hospedador, sitio de infección y localidades donde fueron encontrados. Asimismo, se presentan otras especies de hospedadores registradas previamente, otros sitios reportados y bibliografía de referencia. Se analizó así la **fauna parásita**, tomando en cuenta las características de los hospedadores y la base de datos del presente estudio.

Análisis de la distribución hospedatoria y geográfica

Se presentan resultados, como una primera aproximación, de las posibles relaciones entre características de los hospedadores (peso, abundancia o amplitud de la distribución geográfica) y de sus parásitos (riqueza específica). Mediante el uso del programa PAST se realizaron correlaciones no paramétricas utilizando el Coeficiente de correlación por rangos de Kendall en busca de relaciones entre las variables arriba mencionadas.

4.3. RESULTADOS. LISTADO DE ESPECIES PARÁSITAS

En este capítulo se da a conocer el listado de especies parásitas **presente en cada especie hospedadora del ensamble de roedores sigmodontinos en el área de estudio**, compuesto por las siguientes especies:

Tribu Akodontini

Akodon montensis

Brucepattersonius sp.

Thaptomys nigrita

Tribu Oryzomyini

Euryoryzomys russatus

Nectomys squamipes

Oligoryzomys nigripes

Sooretamys angouya

AKODON MONTENSIS

Se hallaron un total de 9 especies pertenecientes a 7 familias, 5 de Nematoda, 1 Trematoda y 1 de Cestoda.

NEMATODA**CLASE SECERNENTEA****ORDEN STRONGYLIDA****SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA****FAMILIA COOPERIIDAE****SUBFAMILIA OBELISCOIDINAE**

Tapironema coronatum Durette-Desset, Chabaud y
Sutton, 1997

FAMILIA HELIGMONELLIDAE**SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE**

Stilestrongylus aculeata (Travassos, 1918) Durette-
Desset, 1971

Trichofreitasia lenti Sutton y Durette-Desset, 1991

SUPERFAMILIA METASTRONGYLOIDEA**FAMILIA ANGIOSTRONGYLIDAE****SUBFAMILIA ANGIOSTRONGILINAE**

Angiostrongylus morerae Robles, Navone y Kinsella, 2008

ORDEN OXYURIDA**SUPERFAMILIA OXYUROIDEA****FAMILIA OXYURIDAE****SUBFAMILIA SYPHACIINAE**

Syphacia carlitosi Robles y Navone, 2007

CLASE ADENOPHOREA**ORDEN ENOPLIDA****SUPERFAMILIA TRICHINELLOIDEA****FAMILIA TRICHURIDAE****SUBFAMILIA TRICHURINAE**

Trichuris navonae Robles, 2011

SUBFAMILIA CAPILARIINAE

Eucoleus sp. 1

PLATHELMINTHES**CLASE TREMATODA****SUBCLASE DIGenea****ORDEN PLAGIORCHIIDA****SUPERFAMILIA GORGODEROIDEA****FAMILIA DICROCOELLIDAE****SUBFAMILIA LEIPERTREMATINAE***Platynosomoides* sp. Yamaguti, 1971**CLASE CESTODA****SUBCLASE EUCESTODA****ORDEN CYCLOPHYLLIDEA****SUPERFAMILIA HYMENOLEPIDOIDEA****FAMILIA HYMENOLEPIDIDAE***Rodentolepis akodontis* Rego, 1967***BRUCEPATTERSONIUS* SP.**

Se hallaron un total de 2 especies pertenecientes a 2 familias, 1 perteneciente a Nematoda y 1 a Cestoda.

NEMATODA**CLASE ADENOPHOREA****ORDEN ENOPLIDA****SUPERFAMILIA TRICHINELLOIDEA****FAMILIA TRICHURIDAE****SUBFAMILIA CAPILARIINAE***Eucoleus* sp. 2**PLATHELMINTHES****CLASE CESTODA****SUBCLASE EUCESTODA**

Indeterminado (juvenil)

THAPTOMYS NIGRITA

Se hallaron un total de 2 especies de Nematoda pertenecientes a 1 familia.

NEMATODA**CLASE SECERNENTEA****ORDEN STRONGYLIDA****SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA****FAMILIA HELIGMONELLIDAE****SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE**

Alippistrongylus sp.

Nippostrongylinae indeterminado

EURYORYZOMYS RUSSATUS

Se hallaron un total de 4 especies de Nematoda. pertenecientes a 2 familias.

NEMATODA**CLASE SECERNENTEA****ORDEN STRONGYLIDA****SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA****FAMILIA HELIGMONELLIDAE****SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE**

Stilestrongylus lanfrediae Souza, Digiani, Simões, Luque, Rodrigues-Silva, y Maldonado Jr, 2009

Guerrerostrongylus ulysi Digiani, Notarnicola y Navone, 2012

Nippostrongylinae n. gen. n. sp.

ORDEN OXYURIDA**SUPERFAMILIA OXYUROIDEA****FAMILIA OXYURIDAE****SUBFAMILIA SYPHACIINAE**

Syphacia evaginata Hugot y Quentin, 1985

NECTOMYS SQUAMIPES

Se hallaron un total de 4 especies de Nematoda. pertenecientes a 4 familias.

NEMATODA**CLASE SECERNENTEA****ORDEN STRONGYLIDA****SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA****FAMILIA HELIGMONELLIDAE****SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE**

Hassalstrongylus epsilon (Travassos, 1937)

ORDEN OXYURIDA**SUPERFAMILIA OXYUROIDEA****FAMILIA OXYURIDAE****SUBFAMILIA SYPHACIINAE**

Syphacia venteli Travassos 1937

ORDEN SPIRURIDA**SUPERFAMILIA FILARIOIDEA****FAMILIA ONCHOCERCIDAE****SUBFAMILY ONCHOCERCINAE**

Litomosoides navonae Notarnicola, 2005

CLASE ADENOPHOREA**ORDEN ENOPLIDA****SUPERFAMILIA TRICHINELLOIDEA****FAMILIA TRICHURIDAE****SUBFAMILIA TRICHURINAE**

Trichuris travassosi Gomes, Lanfredi, Pinto, De Souza,
1992

OLIGORYZOMYS NIGRIPES

Se hallaron un total de 7 especies 6 de Nematoda y 1 de Cestoda.

NEMATODA**CLASE SECERNENTEA****ORDEN STRONGYLIDA****SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA****FAMILIA COOPERIIDAE****SUBFAMILIA OBELISCOIDINAE**

Tapironema coronatum Durette-Desset, Chabaud y
Sutton, 1997

FAMILIA HELIGMONELLIDAE**SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE**

Stilestrongylus lanfrediae Souza, Digiani, Simões, Luque,
Rodrigues-Silva, y Maldonado Jr, 2009
Guerrerostrongylus zetta (Travassos, 1937)
Hassalstrongylus epsilon (Travassos, 1937)

ORDEN OXYURIDA**SUPERFAMILIA OXYUROIDEA****FAMILIA OXYURIDAE****SUBFAMILIA SYPHACIINAE**

Syphacia kinsellai Robles y Navone, 2007

ORDEN SPIRURIDA**SUPERFAMILIA FILARIOIDEA****FAMILIA ONCHOCERCIDAE****SUBFAMILY ONCHOCERCINAE**

Litomosoides navonae Notarnicola 2005

PLATHELMINTHES**CLASE CESTODA****SUBCLASE EUCESTODA****ORDEN CYCLOPHYLLIDEA****SUPERFAMILIA HYMENOLEPIDOIDEA****FAMILIA HYMENOLEPIDIDAE**

Especie indeterminada

SOORETAMYS ANGOUYA

Se hallaron un total de 4 especies de Nematoda pertenecientes a 4 familias

NEMATODA**CLASE SECERNENTEA****ORDEN STRONGYLIDA****SUPERFAMILIA TRICHOSTRONGYLOIDEA****FAMILIA HELIGMONELLIDAE****SUBFAMILIA NIPPOSTRONGYLINAE**

Stilestrongylus lanfrediae Souza, Digiani, Simões, Luque,
Rodrigues-Silva, y Maldonado Jr, 2009

Guerrerostrongylus ulysi Digiani, Notarnicola y Navone,
2012

Nippostrongylinae n. gen. sp. n.

CLASE ADENOPHOREA**ORDEN ENOPLIDA****SUPERFAMILIA TRICHINELLOIDEA****FAMILIA TRICHURIDAE****SUBFAMILIA TRICHURINAE**

Trichuris binae Robles, Cutillas, Panei y Callejón, 2014

SIMILITUD DE FAUNAS PARÁSITAS

En el fenograma se observan 4 grupos, 3 correspondientes a Akodontini y 1 a Oryzomyini. Los grupos G1 y G2 incluyen muy pocas UTOs, y cada uno se corresponde con una especie hospedadora (*T. nigrita* y *Brucepattersonius* sp.)

Los grupos G3 y G4 incluyen numerosas unidades operacionales. El G3 se corresponde con la tribu Oryzomyini, incluyendo las especies *E. russatus*, *N. squamipes*, *O. nigripes*, y *S. angouya*, y el G4 con la tribu Akodontini formado únicamente por *A. montensis*. Dentro del grupo G3 (Oryzomyini), se observan dos subgrupos: el subgrupo Sg A, correspondiente a *O. nigripes*, *E. russatus* y *S. angouya*, que se divide en un núcleo formado exclusivamente por *O. nigripes* (n1) y otro formado por *E. russatus* y *S. angouya* (n2); y el subgrupo Sg B formado por *N. squamipes*.

Figura 4.3.1. Fenograma resultante: Abreviaturas: G: grupo; Sg: sub grupo y n: núcleo.

4.4. ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN HOSPEDATORIA Y GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES PARÁSITAS

NUEVOS REGISTROS HOSPEDATORIOS Y GEOGRÁFICOS

Registros de hospedadores

Se observan 17 nuevos registros de especies hospedadoras (Tabla 4.4.1). En este sentido, cada especie parásita presenta diferentes rangos de hospedadores. Algunos órdenes, como Strongylida incluyen especies con el mayor rango de hospedadores, mientras que el resto muestra un rango inferior (Figura 4.4.2).

Si bien el análisis sobre la especificidad de los hospedadores requiere un estudio a diferentes niveles taxonómicos -género/familia- de todas las especies estudiadas, puede observarse que la mayoría se registra prácticamente sólo en roedores sigmodontinos (Tabla 4.4.1). Sin embargo, cada género representado en la muestra de especies parásitas, presenta un rango de hospedadores superior al registrado hasta el momento, indicando un mayor grado de potencialidad de infección al encontrado.

Entre los Strongylida el género *Tapironema* es parásito de diferentes órdenes de mamíferos mientras que *Stilestrongylus* de Roedores Cricétidos e Histricognatos, *Trichofreitasia* de roedores Sigmodontinos, *Guerrerostrongylus* de Sigmodontinos y Cávidos, *Hassalstrongylus* de Cricétidos americanos, *Angiostrongylus* de Rodentia seguido por Carnívora (Anderson, 2000; Durette-Desset, 2009; Gibbons 2010). Entre los Oxyurida; el género *Syphacia* presenta un rango hospedatorio restringido al orden Rodentia (Hugot, 1988; Anderson, 2000; Petter y Quentin 2009). Entre los Spirurida; el género *Litomosoides* presenta un vector que parece determinar la especificidad en el hospedador definitivo, en ese contexto algunas especies parasitan a un único hospedador y otras a varios, siendo los órdenes de mamíferos mejor representados Roedores, Quirópteros y Didelfimorfos (Anderson y Bain, 2009a, Notarnicola et al. 2010, Notarnicola com pers.). Entre los Enoplida, el género *Trichuris* es parásito de varios órdenes de mamíferos (incluido el hombre) (Anderson 2000), mientras que *Eucoleus* es parásito de aves y mamíferos. A la vez, *Eucoleus* puede presentar un hospedador intermediario que determina el rango de hospedadores definitivos (Anderson, 2000; Moravec, 2001; Anderson y Bain 2009b; Gibbons, 2010). En el caso de los Platyhelminthes la presencia de hospedadores intermediarios y los ambientes que estos explotan determinan posiblemente una mayor amplitud de nicho de hospedadores definitivos.

Tabla 4.4.1: distribución hospedatoria y geográfica de las especies parásitas halladas; diferenciando registros nuevos (indicados con *) y previos.

Especies	Sitio de infección	Especie hospedadora <i>Presente trabajo</i>	Localidades* Provincia País <i>Presente trabajo</i>	Otras especies hospedadoras	Otras áreas	Referencias
<i>T. coronatum</i>	EST	<i>A. montensis</i> * <i>O. nigripes</i> * <i>E. russatus</i> *	RVSU, PPU Misiones*	<i>H. brasiliensis</i> , <i>Tapirus terrestris</i>	Argentina Guayana francesa	Durette-Desset et al., 1997
<i>S. aculeata</i>	INT	<i>A. montensis</i>	CAMB, RVSU, PPU Argentina*	<i>A. cursor</i> , <i>O. nigripes</i>	Brasil	Gomes et al., 2003, Simões et al., 2011
<i>S. lanfrediae</i>	INT	<i>E. russatus</i> * <i>O. nigripes</i> <i>S. angouya</i> *	RMO, RUMG, CAMB, RVSU, PPU Argentina*	<i>A. cursor</i> , <i>A. montensis</i>	Brasil	Souza et al., 2009, Simões et al., 2011
<i>T. lenti</i>	INT	<i>A. montensis</i>	CAMB, RVSU, PPU Misiones*	<i>O. nigripes</i>	Brasil	Sutton y Durette-Desset, 1991, Simões et al., 2011
<i>G. ulysi</i>	INT	<i>E. russatus</i> * <i>S. angouya</i>	PPU*		Argentina	Digiani et al., 2012
<i>G. zetta</i>	INT	<i>O. nigripes</i>	CAMB*, RVSU, PPU*	<i>N. squamipes</i> <i>A. cursor</i> , <i>E. russatus</i> , <i>C. subflavus</i> ,	Argentina Brasil	Travassos, 1937, Vicente et al., 1997, Gomes et al., 2003, Digiani et al., 2012, Simões et al., 2012
<i>H. epsilon</i>	INT	<i>N. squamipes</i> <i>O. nigripes</i> *	CAMB, RVSU, PPU Argentina*		Brasil	Travassos, 1937, Vicente et al., 1997
<i>Alippistrongylus</i> sp.	INT	<i>T. nigrita</i> *	PPU		Argentina	Digiani y Kinsella, 2014
<i>Nippostrongylinae</i> indet	INT	<i>T. nigrita</i> *	PPU			

Nippostrongylinae n.gen.n.sp.	INT	<i>E. russatus*</i> <i>S. angouya*</i>	RVSU, PPU			
<i>A. morerae</i>	PUL	<i>A. montensis</i>	RMO	<i>A. azarae</i> , <i>A. dolores</i>	Argentina	Robles et al., 2008, Robles et al., 2012
<i>S. carlitosi</i>	CIE	<i>A. montensis</i>	RMO, RUMG, CAMB, RVSU, PPU	<i>A. azarae</i> , <i>A. philipmyersi</i>	Argentina	Robles y Navone, 2007, Robles, 2010
<i>S. evaginata</i>	CIE	<i>E. russatus*</i>	RVSU, PPU Argentina*	<i>Oryzomys</i> sp.	Brasil	Hugot y Quentin, 1985
<i>S. kinsellai</i>	CIE	<i>O. nigripes</i>	RUMG, CAMB, RVSU, PPU		Argentina	Robles y Navone, 2007
<i>S. venteli</i>	CIE	<i>N. squamipes</i>	RVSU		Argentina	Travassos, 1937;, Vicente et al., 1997, Robles y Navone, 2010
<i>L. navonae</i>	CAV	<i>N. squamipes</i> <i>O. nigripes*</i>	RVSU, PPU	<i>A. azarae</i> , <i>O. chacoensis</i> , <i>O. fornesi</i> , <i>H. chacarius</i>	Argentina	Notarnicola, 2005
<i>T. bainaie</i>	CIE	<i>S. angouya</i>	RVSU, PPU		Argentina	Robles et al., 2014a
<i>T. navonae</i>	CIE	<i>A. montensis</i>	PPU	<i>T. nigrita</i>	Argentina	Robles, 2011, Robles et al., 2014a
<i>T. travassosi</i>	CIE	<i>N. squamipes*</i>	RVSU Argentina*	<i>O. nigripes</i>	Brasil	Gomes et al., 1992
<i>Eucoleus</i> sp1	EST	<i>A. montensis*</i>	RVSU			
<i>Eucoleus</i> sp2	EST	<i>Brucepattersonius</i> sp.*	PPU			
<i>Platynosomoides</i> sp.	COL	<i>A. montensis*</i>	RVSU, PPU Argentina*			

<i>R. akodontis</i>	INT	<i>A. montensis</i>	RVSU, PPU Misiones*	<i>A. arviculoides</i> , <i>A. cursor</i> , <i>O. nigripes</i> , <i>O. rufus</i>	Argentina Brasil	Rego et al., 1967 Simões et al., 2011
Cestode indet (juv)	INT	<i>Brucepattersonius</i> sp*	PPU			
Cestode indet	INT	<i>O. nigripes</i>	PPU			

PUL: pulmón; CAV: cavidad general; EST: estomago; INT: intestino, CIE: ciego; COL: colédoco

Figura 4.4.2. Rango de hospedadores de las especies halladas, cada gráfico se corresponde con cada orden de Nematoda y con Platyhelminthes.

Spirurida: rango de hospedadores **Enoplida: rango de hospedadores**

Platyhelminthes: rango de hospedadores

Registros geográficos

Las 5 localidades relevadas se registran como nuevas (Refugio Moconá, Reserva de Usos Múltiples Guaraní, Campo anexo Manuel Belgrano INTA San Antonio, Reserva de Vida Silvestre Urugua-í y Parque Provincial Urugua-í); tres especies (*Tapironema coronatum*, *Trichofreitasia lenti* y *Rodentolepis akodontis*) se registran por primera vez en la Provincia de Misiones, y 6 (*Stilestrongylus aculeata*, *S. lanfrediae*, *Hassalstrongylus epsilon*, *Syphacia evaginata*, *Trichuris travassosi* y *Platynosomoides* sp.) en Argentina (Tabla 4.4.1), ampliando significativamente su distribución hacia el sur, respecto a las especies parásitas previamente registradas en la región brasilera.

ANÁLISIS DE LA DISTRIBUCIÓN HOSPEDATORIA Y GEOGRÁFICA DE LAS ESPECIES PARÁSITAS

Fauna parásita

Desde la perspectiva del hospedador, puede observarse que si bien algunas especies presentan una similar riqueza de parásitos, la composición es diferente.

En este sentido, entre los Akodontini, puede observarse que *A. montensis* presenta una fauna parásita muy diversa con la representación de 7 familias de nematodos, 2 de trematodos y 1 de cestodes. En cambio, especies escasamente representadas en el ensamble de roedores del área de estudio tales como *Brucepattersonius* sp. y *T. nigrita*, se encuentran parasitadas por un escaso número de especies que serán estudiadas en el futuro.

La comunidad parásita de *A. montensis* fue profundamente analizada en el capítulo 3, en el cual se indicó que en el presente estudio se encontraron la mayoría de las especies parásitas registradas hasta el momento para este hospedador, sumando 2 nuevos registros de especies. En el caso de *Brucepattersonius* sp. hasta el momento sólo se habían encontrado algunos especímenes incompletos de *Eucoleus* sp. cuyo registro no fue publicado (Robles com. pers.). En el caso de *T. nigrita*, en el presente estudio se hallaron dos especies de Nippostrongylinae que aparentemente son nuevas para la ciencia, aunque su estudio será abordado oportunamente. Sin embargo, especies registradas previamente en otras localidades de la Provincia de Misiones para *T. nigrita*, no fueron halladas en el presente trabajo, tales como *Syphacia alata* Quentin, 1968 (Robles, 2010) y *Trichuris navonae* (Robles y Navone, 2014; Robles et al., 2014a).

Entre los Oryzomyini, puede observarse que *O. nigripes* presenta una fauna parásita muy diversa con la representación de 7 familias de nematodos, 1 de trematodos y 3 de cestodes. Si bien el resto de las especies hospedadoras se encuentran representadas en un bajo número en el ensamble, se observan comunidades de parásitos de diferente composición.

La comunidad parásita de *O. nigripes* fue profundamente analizada en el capítulo 3, en el cual, se suman a la misma 3 especies (*Tapironema coronatum*, *Hassalstrongylus epsilon* y *Litomosoides navonae*). *Euryoryzomys russatus* y *S. angouya* compartieron todas las especies de Trichostrongyloidea: *S. lanfrediae*, *G. ulysi* y una nueva especie. Por otra parte, *S. evaginata* se encontró sólo en *E. russatus*, mientras que *T. binae* se halló únicamente en *S. angouya*. Otros registros para estas especies hospedadoras no fueron halladas en ese trabajo, tales como *Hassalstrongylus luquei* Almeida Rodrigues Costa, Maldonado Jr, Bóia, dos Santos Lucio, Simões, 2014 reportada en *E. russatus* de Brasil

(Almeida Rodrigues Costa et al., 2014); y Ancylostomidae e *Hymenolepis* sp. registradas en Brasil, y *S. hugoti* registrada en Argentina en *S. angouya* (Kuhnen et al., 2012; Robles et al., 2014b). *Nectomys squamipes* presenta 4 especies de 4 familias diferentes, compartiendo *H. epsilon* (presente estudio) y *T. travassosi* (registros previos) con *O. nigripes*. Además, otras especies no halladas en el presente estudio fueron registradas para este hospedador tales como *Aspidodera raillieti* Travassos, 1913, *Litomosoides carinii* (Travassos, 1919), *Physaloptera getula* Seurat, 1917, *Pseudechimostomum caballeroi* Kohn y Fernandes, 1977, *Railletina* sp. (Durette-Desset, 1971; Gomes y Vicente, 1984; Vicente, 1997).

Otras especies parásitas fueron registradas en Pinto et al. (2011) como por ejemplo *S. carlitosi* en *O. nigripes*, *S. kinsellai* en *A. montensis*. Sin embargo, se evidencia que en esa recopilación de antecedentes se presentan citas erróneas y hospedadores incorrectos.

En resumen:

El mayor número de especies parásitas se registra en *O. nigripes* (n=18) y el menor en *Brucepattersonius* sp. (n=2) (Figura 4.4.3).

Respondiendo a la exploración de las posibles relaciones entre la riqueza específica de la fauna parásita y el tamaño del hospedador, la distribución geográfica (teoría biogeográfica de islas) y la densidad poblacional (teoría epidemiológica) se observó:

❖ que dado que las especies hospedadoras con mayor **tamaño** son *N. squamipes*, *S. angouya*/*E. russatus* y las de menor tamaño son *O. nigripes* y *T. nigrita*, no se observa una posible asociación entre esta característica y la riqueza parasitaria (Fig. 4.4.3). Al evaluar la asociación entre la variable peso y la riqueza de especies con datos de PPU, tampoco se observa correlación ($\alpha=0.05$ y $p= 0.894$).

Figura 4.4.3. Número de especies parásitas en cada especie hospedadora asociada al tamaño del hospedador en orden creciente de izquierda a derecha.

❖ que dado las especies hospedadoras con mayor **distribución geográfica** son *A. montensis*, *O. nigripes* y *N. squamipes*, y para testear la hipótesis que a mayor rango de distribución geográfica del hospedador, mayor número de especies parásitas (Fig. 4.4.4), se realizó una correlación exploratoria entre el tamaño del área de distribución (según <http://www.iucnredlist.org>) y la riqueza parasitaria encontrándose un resultado positivo ($\alpha=0.651$ y $p= 0.04$).

Figura 4.4.4. Número de especies parásitas en cada especie hospedadora versus su distribución geográfica (mapas tomados de <http://www.iucnredlist.org>).

Nota: En el caso de *Brucepattersonius* sp se optó por tomar la distribución de *B. iheringi* que sería la mayor del género *Brucepattersonius* registrada en Argentina.

❖ que debido a que los esfuerzos de muestreo de los diferentes estudios que permiten discutir sobre la fauna parásita de cada especie hospedadora son muy diferentes, así como otras características del área y ensamble hospedatorio, se ofrece sólo una primera aproximación de los resultados obtenidos de la riqueza parasitaria de la comunidad componente en relación a la abundancia relativa de los especímenes hospedadores del área de estudio.

En este sentido puede observarse que las variaciones del número de especies parásitas registradas acompaña la abundancia de los especímenes de roedores (Fig. 4.4.5), siendo *N. squamipes* la especie que registra menor abundancia en relación a la riqueza de parásitos hallada (2 especímenes hospedadores con 4 especies parásitas). Sin embargo al testear si existe correlación entre la riqueza específica y la abundancia de cada especie hospedadora, no se detectó una relación entre esas variables. ($r=0.82$ y $p=0.55$).

Figura 4.4.5. Número de especies parásitas de la comunidad componente de PPU en cada especie hospedadora versus la abundancia relativa de cada hospedadora.

Especies parásitas compartidas entre especies hospedadoras

De las 7 especies de roedores estudiadas, 5 compartieron distintas especies de helmintos. De estas, 4 pertenecen a la tribu Oryzomyini siendo *Akodon montensis* la única especie de Akodontini que compartió especies parásitas con los Oryzomyini.

Considerando los resultados obtenidos y los registros parasitológicos previos (Tabla 4.4.2), o sea, la fauna parásita de cada especie hospedadora se observa que se comparten 6 especies intra-tribu y 8 inter-tribu (Figura 4.4.6).

Al contemplar los registros de este estudio en particular, se observan 4 especies parásitas compartidas intra-tribu y 1 inter-tribu (Figura 4.4.7).

Como resultado del desarrollo del presente trabajo, de la búsqueda de antecedentes parasitológicos y de los registros geográficos y hospedatorios, se observó que en la mayoría de los casos puede predecirse la composición de las especies parásitas en cada especie hospedadora.

El estudio de todo el ensamble de hospedadores y parásitos ofrece una perspectiva integrada de la relación parásito-hospedador, siendo muy complejo identificar los factores que determinan esa asociación. En este sentido, la Fig. 4.4.6 muestra la fauna parásita de cada especie hospedadora presente en el ensamble de roedores y la Fig. 4.4.7 muestra la composición de la comunidad componente del ensamble de roedores estudiado en el presente trabajo. Como se detalló anteriormente la composición de especies parásitas de cada especie hospedadora, es diferente contemplando cada escala, así es que en cada caso se observaron asociaciones parásito-hospedador diferentes.

A nivel de cada *comunidad componente* es posible que se hayan producido nuevas incorporaciones y/o remociones de especies, implicando pocas generaciones hospedatorias y justificando las diferencias observadas en el mismo ensamble de hospedadores de otras áreas (Fig. 4.4.7).

Contemplando la *fauna parásita*, las especies mencionadas representarían marcadores evolutivos de cada especie hospedadora, siendo la pérdida o adquisición de las especies parásitas explicadas en términos de extinción y host switching, para lo cual son necesarias varias generaciones y una escala temporal y geográfica mayor (Fig. 4.4.6). Esto último determina, en parte, que la fauna parásita listada en este trabajo es mayormente la esperada para cada especie hospedadora mencionada.

Tabla 4.4.2. Especies parásitas registradas en cada especie de roedor (en gris oscuro registros del presente estudio y en gris claro registros previos)

	<i>Ancylostomida</i> e	<i>T. coronatum</i>	<i>S. aculeata</i>	<i>S. lanfrediae</i>	<i>S. eta</i>	<i>T. lenti</i>	<i>G. ulysi</i>	<i>G. zetta</i>	<i>H. epsilon</i>	<i>H. luquei</i>	<i>Avellaria</i> sp.
<i>A. montensis</i>		x	x	x	x	x					
<i>Bucepattersonius</i> sp.											
<i>T. nigrita</i>											
<i>E. russatus</i>		x		x			x	x		x	
<i>N. squamipes</i>								x	x		
<i>O. nigripes</i>		x	x	x	x	x		x	x		x
<i>S. angouya</i>	x			x			x				

	<i>Alippistrongy</i> <i>lus</i> sp.	Nippostr. indet	Nippostr. nuevo	<i>A.</i> <i>costaricensis</i>	<i>A. morerai</i>	<i>A. lenzii</i>	<i>S. carlitosi</i>	<i>S. evaginata</i>	<i>S. hugoti</i>	<i>S. kinsellai</i>	<i>S. venteli</i>	<i>S. alata</i>
<i>A. montensis</i>					x	x	x					
<i>Bucepattersonius</i> sp.												
<i>T. nigrita</i>	x	x										x
<i>E. russatus</i>								x				
<i>N. squamipes</i>											x	
<i>O. nigripes</i>				x						x		x
<i>S. angouya</i>			x						x			

	<i>L. navonae</i>	<i>L. odilae</i>	<i>L. carinii</i>	<i>L. silvai</i>	<i>T. binae</i>	<i>T. navonae</i>	<i>T. travassosi</i>	<i>Eucoleus</i> sp1	<i>Eucoleus</i> sp2	<i>A. raillieti</i>	<i>P. getula</i>	<i>P. numidica</i>
<i>A. montensis</i>				X		X		X				X
<i>Brucepattersonius</i> sp.									X			
<i>T. nigríta</i>						X						
<i>E. russatus</i>												
<i>N. squamipes</i>	X		X				X			X	X	
<i>O. nigripes</i>	X	X					X					
<i>S. angouya</i>					X							

	<i>Platynosomoides</i> sp	<i>P. caballeroi</i>	<i>C. obesa</i>	<i>E. luisreyi</i>	<i>R. akodontis</i>	<i>T. taeniformis</i>	<i>Hymenolepis</i> sp.	<i>Raillietina</i> sp.	Cestode indet (juv)	Cestode indet
<i>A. montensis</i>	X		X	X	X					
<i>Brucepattersonius</i> sp.									X	
<i>T. nigríta</i>										
<i>E. russatus</i>										
<i>N. squamipes</i>		X						X		
<i>O. nigripes</i>			X		X	X				X
<i>S. angouya</i>							X			

Figura 4.4.6. Esquema de especies compartidas desde registros previos y resultados del presente trabajo.

Figura 4.4.7. Esquema de especies compartidas desde resultados de este trabajo.

4.5. DISCUSIÓN

El listado de especies presentados aquí es el primero para al menos 4 especies de roedores sigmodontinos, a la vez que se amplía la fauna parásita registrada hasta el momento para *A. montensis*, *O. nigripes*, *E. russatus*, *S. angouya*, *Brucepattersonius* sp. y *T. nigrita*.

Numerosos trabajos han planteado argumentos y evidencias que permiten respaldar propuestas sofisticadas para medir la diversidad biológica. Entre estas, muchas incluyen la abundancia relativa, las relaciones filogenéticas y rasgos funcionales de las especies hospedadoras (Magurran y McGill, 2011). Sin embargo, la riqueza específica sigue siendo la más estudiada, las más fácil de entender y por lo tanto el parámetro para evaluar la diversidad más relevante (Poulin 2014).

Este capítulo basó sus análisis en datos cualitativos, más que cuantitativos, intentando mostrar una primera aproximación a la asociación entre la riqueza parasitaria y algunos aspectos relacionados con el hospedador, principalmente aquellos asociados a las dos hipótesis planteadas por diversos autores respecto de la teoría de biogeografía de islas y epidemiológica. En este sentido, pudo observarse que la distribución geográfica, se asocia positivamente con la riqueza parasitaria de las especies hospedadoras presentes en el ensamble. Sin embargo, el tamaño de las especies hospedadoras y su densidad poblacional no parece tener relación con el número de especies presentes en la fauna parásita.

En el capítulo anterior, en el cual la base de datos cuantitativos permitió la realización de diversos análisis, pudo observarse que la riqueza de la comunidad componente se relacionó con el tamaño del hospedador en *O. nigripes*. Esto indica, que quizás el análisis de datos cuantitativos podría mostrar relaciones entre parámetros parasitarios y características del hospedador que quedan enmascarados en el análisis exploratorio presentado en este capítulo. Sin embargo, es claro que para lograrlo, la base de datos, o sea, el número de hospedadores por especie debe ser suficiente para lograr resultados estadísticos confiables.

Por otra parte, las diferencias observadas en la composición de las comunidades componentes, en las mismas especies hospedadoras, en diferentes estudios realizados, puede deberse a diferencias en el esfuerzo de muestreo, en la identificación de la especie hospedadora y del parásito, por falta de especialistas en grupos parásitos y asesoramiento mastozoológico, o bien a la influencia de diferentes factores históricos de las áreas que determinan diferentes patrones de distribución actual de los parásitos (e.g. Robles, 2010, Valdez y D'Elía, 2013).

Si bien siempre se ha considerado que la riqueza de la comunidad componente coincide en general con la riqueza de la fauna parásita, se ha evidenciado que la comunidad componente alcanza su saturación de riqueza específica muy por debajo de la riqueza de la fauna parásita (Aho, 1990; Kennedy y Guégan, 1994), incluso por debajo del número de especies parásitas presentes en el área según lo registrado en este trabajo. En este sentido, se observa que la riqueza de la comunidad componente no está significativamente influenciada por el pool de especies disponibles en la fauna parásita, sino por un número finito de nichos aprovechables para los parásitos y/o por la presencia de especies parásitas a nivel local (Poulin, 1997). El presente trabajo muestra que independientemente de la similitud de los ensambles hospedatorios en un mismo macro-ambiente (Selva Atlántica de Brasil, e.g. Simões et al. 2011), variables locales influyen la composición y riqueza de especies parásitas.

En este marco, también debieran contemplarse estudios parasitológicos locales sobre diferentes poblaciones hospedatorias. Por ejemplo, desde los estudios realizados sobre las poblaciones de *A. montesis* en la Selva Atlántica de Paraguay puede comprenderse que existen diferentes factores en relación a las características y comportamiento de esta especie, dado que la proporción de sexos presenta variaciones estacionales, la densidad poblacional cambia entre localidades y años, como así también prefiere áreas con cobertura vegetal densa y poco dosel de bosque (Goodin et al., 2009; Owen et al., 2010)

Es interesante mencionar el caso de *N. squamipes* que muestra una fauna parásita muy rica en relación a una amplia distribución geográfica, pero su nicho ecológico se restringe a los bordes de arroyos. Y en este contexto puede discutirse que muchas de las especies parásitas que alberga, serían adquiridas por su amplio espectro trófico en su micro-ambiente predominantemente acuático. A la vez, comparte varias especies con otros hospedadores, demostrando que probablemente, dada la disponibilidad de recursos alimenticios en su micro-hábitat, otras especies solapan sus distribuciones, aumentando la probabilidad de contacto con estadios infectivos.

Si bien esto podría estar indicando que la riqueza parasitaria de la infracomunidad y comunidad componente puede evidenciarse con pocos individuos estudiados, es importante profundizar los estudios que comprueben el número de especies presentes en el ambiente. Este trabajo, llevado a cabo en un área restringida implica un correcto procedimiento para conocer el ensamble de roedores presente, sin embargo, son necesarios más muestreos para lograr resultados concluyentes que permitan evaluar los factores que determinan los patrones y procesos de infección parasitaria.

Especies tales como *T. nigrita* y *Brucepattersonius* sp. parecen ser “difíciles de capturar”, indicando la posibilidad de una baja densidad poblacional o de un error de muestreo o ambas. El bajo grado de conocimiento de estas especies resulta en un escaso o nulo conocimiento de la parasitofauna asociada.

Sooretamys angouya y *E. russatus* presentan un tamaño similar, equivalentes distribuciones geográficas y ambientales, y bajas abundancias en el área, y consecuentemente su riqueza parasitaria refleja su grado de solapamiento y al menos tres especies parásitas compartidas. Probablemente el avance de estos estudios mostrará un mayor número de especies parásitas presentes así como de co-ocurrencias.

El análisis sobre *A. montensis* y *O. nigripes* integrados al ensamble, indica que ambas especies presentan la mayor riqueza parasitaria en relación a su extensa distribución geográfica-ambiental y a su densidad poblacional, que aumenta las probabilidades de encuentro parasito-hospedador.

DISCUSIÓN GENERAL

Capítulo 5. DISCUSIÓN GENERAL

Uno de los ejes principales de esta tesis fue dar a conocer el ensamble de helmintos parásitos de roedores sigmodontinos del Bosque atlántico interior en Argentina y su relación con diferentes características de las especies hospedadoras.

Inicialmente el esfuerzo estuvo dirigido a la determinación de las especies parásitas entre las cuales los nematodos nipostrongilinos resultaron ser los más frecuentes, encontrándose en 6 de las 7 especies de roedores analizadas y siendo los más abundantes en todos los casos.

Cuando se analizaron las comunidades componentes de *A. montensis* y *O. nigripes* se observó que los valores obtenidos de riqueza específica diversidad, equitabilidad y dominancia fueron similares en ambas especies, mostrando baja dominancia y una representatividad de los diferentes taxa equivalente.

La abundancia de *Akodon montensis* en el área de estudio se relacionó positivamente con la diversidad y dominancia de sus especies parásitas. Este resultado observado podría explicarse por el comportamiento de la población de *A. montensis* en un ensamble de roedores que tiene una composición y estructura particular en Uruguay o por las características intrínsecas de la especie *A. montensis*.

En *O. nigripes* no hubo una relación con la abundancia en el área, pero sí con el peso del hospedador respecto de la riqueza específica de sus parásitos. Quizá esta relación pueda explicarse porque a mayor peso, mayor edad y por consiguiente mayor tiempo de contacto con posibles formas infectivas de parásitos, que además encuentran una mayor disponibilidad de nichos a ser infectados. Por otra parte cuando se analizó el peso de las diferentes especies hospedadoras del ensamble de roedores, comprendido en un rango entre 15 y 250 grs., se observó que no influyó en la riqueza de especies de parásitos hallada. Este resultado indica que posiblemente las características de la especie hospedadora se enmascaran cuando se analizan en conjunto y que, por lo tanto, un análisis a escala poblacional podría brindar resultados más certeros y confiables.

Si bien existen trabajos interesantes en los que se analizan características de los hospedadores respecto de las características ecológicas de los parásitos (Poulin 2007, Poulin y Leung 2011B, Poulin et al., 2011, Tsukushi et al., 2014) en la mayoría de esos estudios se parte de ensamblajes resultantes de búsquedas bibliográficas. En el análisis de esos ensamblajes se puede sobrestimar la riqueza de especies parásitas en aquellos hospedadores más frecuentes y subestimarla en las especies hospedadoras más raras. Al respecto, en este trabajo, los datos bibliográficos referidos a *A. montensis*, indican la presencia de 16 especies parásitas, sin embargo en este estudio esta especie mostró una

riqueza de 9 especies siendo 6 el máximo de especies encontradas en un hospedador individual. Esta observación estaría indicando un número de especies parásitas menor en los especímenes hospedadores que aquellas disponibles en el ambiente, lo cual puede explicarse por un fenómeno de “saturación” en la composición de especies de cada infracomunidad.

Contrariamente en las especies hospedadoras raras como *E. russatus*, la bibliografía registra una única especie parásita, mientras que en el presente trabajo se dió a conocer una riqueza de 4 especies de helmintos en este hospedador. Probablemente la sistematización de un muestreo de roedores sigmodontinos en un área acotada y prolongada en el tiempo (dos años) haya permitido observar un mayor número de especies parásitas presentes en el área, en comparación con estudios fragmentarios y aislados realizados en otras localidades (Almeida Rodrigues Costa et al 2014), demostrando la importancia en el diseño del muestreo.

Cuando se analizó el fenograma resultante de la riqueza de las infracomunidades en las diferentes especies hospedadoras, pudo observarse la correspondencia entre especies parásitas y grupos hospedadores, evidenciando una mayor similitud entre especies hospedadoras de una tribu (e.g. Oryzomyini) que entre tribus diferentes (Oryzomini vs Akodontini). Ello indicaría que la composición específica de las infracomunidades está representada por especies que acompañan a su especie hospedadora/tribu hospedadora. Estas agrupaciones sugieren que cada especie hospedadora está asociada a un conjunto de especies parásitas que les es propia y constituyen un “sello” para esa especie en el área.

En este sentido pudo observarse además que, en las especies hospedadoras más abundantes, el conjunto de especies *Trichuris navonae*, *Stilestrongylus aculeata* y *Trichofreitasia lenti* fue común a *A. montensis*, mientras que *Guerrerostrongylus zetta* y *S. lanfrediae* definieron a *O. nigripes*.

Si bien estudios previos pueden afirmar que hospedadores emparentados tienden a albergar especies parásitas relacionadas entre sí, en este trabajo además se observó que los parásitos de una especie hospedadora en particular pueden estar determinados por el ambiente, los hábitos del hospedador y los cambios que estos pudieran haber experimentado en el curso de su evolución.

Los avances en la investigación parasitológica de roedores sigmodontinos permitirán ampliar el conocimiento taxonómico de su fauna parásita, su distribución geográfica y el rango de hospedadores, con el fin último de encontrar patrones de distribución que puedan referenciar áreas y especies hospedadoras.

BIBLIOGRAFÍA

- **Aho J. M. 1990.** Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. En: Parasite communities: patterns and processes (Eds.G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho). Chapman and Hall, New York.
- **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. M. y R. M. May. 1978.** Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. Journal of Animal Ecology, 47: 219-247.
- **Anderson R. C. y O. Bain. 2009a.** Spirurida. Diplotriaenoidea, Aprocotoidea and Filarioidea. En: Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Archival Volume. Anderson R.C., Chabaud A.G. y Willmott S. (eds), CAB International; Wallingford, pp. 391-448.
- **Anderson R. C. y O. Bain. 2009b.** Enoplida. Dioctophymatoidea, Trichinelloidea and Muspiceoidea. En: Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Archival Volume. Anderson R.C., Chabaud A.G. y Willmott S. (eds), CAB International; Wallingford, pp. 18-29.
- **Anderson R. C., Chabaud A. G. y S. Willmott. 2009.** Keys to the Nematode parasites of Vertebrates. Archival Volume. CAB International, UK, 463 pp.
- **Andrades-Miranda J., Oliveira F. B., Limarosa V., Nunes A. P., Zanchin N. I. T. y M. S. Mattevi. 2001.** Chromosome studies of seven species of *Oligoryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae) from Brazil. Journal of Mammalogy, 82: 1080-1091.
- **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.
- **Almeida Rodrigues Costa M., Maldonado Jr A., Bóia M. N., dos Santos Lucio C. y R. O. Simões. 2014.** A new species of *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonelidae) from *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic forest, Brazil. Neotropical Helminthology, 8 (2): 235-242.

- **Arneberg P. 2002.** Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography*, 25 (1): 88-94.
- **Barquez R. M., Díaz M. M. y R. A. Ojeda. 2006.** Mamíferos de Argentina: Sistemática y distribución. Rubén M. Barquez, M. Mónica Díaz y Ricardo A. Ojeda (eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán, 359 pp.
- **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.
- **Bray R. A., Gibson D.I. y A. Jones 2008** Keys to the Trematoda Volume 3. CAB International y Natural History Museum, London, Reino Unido.
- **Bonvicino C. R. y M. Weskler. 1998.** A new species of *Oligoryzomys* (Rodentia, Sigmodontinae) from northeastern and central Brazil. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 63: 90-103.
- **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. 1989.** *Trichuris* and Trichuriasis in humans. *Advances in Parasitology*, 28: 107-173.
- **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. y J. C. Holmes. 1986.** Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 132–141.
- **Bush A. O., Lafferty K. D., Lotz J. M., y A. W. Shostak. 1997.** Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisite. *Journal of Parasitology*, 83 (4): 575–583.
- **Bush A. O., Fernández J. C., Esch G. W. y J. R. Seed. 2001.** *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

- **Cabrera A. L. 1976.** Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler WF (Ed.) Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo 2. 2a edición. Acme. Buenos Aires. Argentina. Fascículo 1, pp. 1-85.
- **Cabrera A. L. y A. Willink. 1973.** Biogeografía de América Latina. Monografía Nro. 13. Serie de Biología, pp. 177.
- **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.
- **Carballo M. C. 2008.** Rol de los pejerreyes *Odontesthes smitti* y *O. nigricans* (Pisces: atherinopsidae) como hospedadores de helmintos en los golfos norpatagónicos, Chubut, Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, pp. 242.
- **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. 349-370.
- **Cirignoli S., Teta, P.V., Pardiñas U.F.J. y G. D'Elía 2006** Tribu Oryzomyini. En: Barquez, R. M., Díaz M. M. y R. A. Ojeda. 2006. Mamíferos de Argentina: Sistemática y distribución. Rubén M. Barquez, M. Mónica Díaz y Ricardo A. Ojeda (eds.). Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, Tucumán, 359 pp.
- **Cirignoli S., Galliari C. A., Pardiñas U. F. J., Podestá D. H. y R. Abramson. 2011.** Mamíferos de la Reserva Valle del Cuña Pirú, Misiones, Argentina. Mastozoología Neotropical, 18 (1): 25-43.
- **Clayton D. H. y B. A. Walther. 2001.** Influence of host ecology and morphology on the diversity of Neotropical bird lice. Oikos 94: 455-467.
- **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.
- **Czaplinski B. y C. Vaucher. 1994.** Family Hymenolepididae Ariola, 1899, p. 595-663. En: L.F Khalil, A. Jones y R.A. Bray (Eds). *Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates*. Wallingford, CABI International, 768 pp.
- **Diaz J. I. 2006** Las comunidades parásitas como expresión de distinto comportamiento trófico en aves del Mar Argentino. Tesis doctoral FCNyM UNLP 268 pp.
- **Digiani M. C. y M-C. Durette-Desset. 2003a.** *Suttonema delta* n.g., n.sp. (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmosomoidea) from *Oxymycterus rufus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Argentina. *Systematic Parasitology*, 55: 33-38.
- **Digiani M.C. y M-C. Durette-Desset. 2003b.** Two new species of Nippostrongylinae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmonellidae) from the grey leaf-eared mouse *Graomys griseoflavus* (Sigmodontinae) in Argentina. *Parasite*, 10: 21-29.
- **Digiani M. C. y M-C. Durette-Desset. 2003c.** Two new species of Nippostrongylinae (Nematoda: Heligmosomoidea: Heligmonellidae) from a Sigmodontine rodent in Argentina. *Acta Parasitologica*, 48 (1): 12-18.
- **Digiani M. C. y M-C. Durette-Desset. 2007.** Trichostrongylina (Nematoda) parasitic in *Phyllotis* sp. (Rodentia: Sigmodontinae) from Argentina, with description of three new species. *Parasitology International*, 56 (1): 9-18.
- **Digiani M. C. y J. M. Kinsella. 2014.** A new genus and species of Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina) parasitic in *Delomys dorsalis* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones, Argentina. *Folia Parasitologica*, 61: 473-478.
- **Digiani M. C., Sutton C. A. y M-C. Durette- Desset. 2003.** A new genus of Nippostrongylinae (Nematoda: Heligmonellidae) from the water rat *Scapteromys aquaticus* in Argentina. *Journal of Parasitology*, 89 (1): 124-132.
- **Digiani M. C., Navone G. T. y M-C. Durette-Desset. 2007.** The systematic position of some Nippostrongylinae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmosomoidea) parasitic in Argentinean sigmodontine rodents. *Systematic Parasitology*, 67 (2): 87-92.

- **Digiani M. C., Notarnicola J. y G. T. Navone. 2012.** The genus *Guerrerostrongylus* (Nematoda, Heligmonellidae) in cricetid rodents from the Atlantic Rain Forest of Misiones, Argentina: emended description of *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) and description of a new species. *Journal of Parasitology*, 98 (5): 985-991.
- **Digiani M. C., Notarnicola J. y M. S. Paulos. 2013.** *Mazzanema* n. gen. and *Mazzanema fortuita* n. comb. for *Longistriata fortuita* Freitas, Lent and Almeida, 1937 (Nematoda, Heligmonellidae), a parasite of the marsh rat *Holochilus chacarius* (Rodentia, Cricetidae) from Northern Argentina. *Journal of Parasitology*, 99: 816-820.
- **Dobson A. P. y M. G. Roberts. 1994.** The population dynamics of parasitic helminth communities. *Parasitology* 109 (suppl.): S97–S108.
- **Durette-Desset M. C. 1969.** Nématodes héligmosomes d'Amerique du Sud. IV. Description de *Longistriata hoineffae* sp. nov. parasite de Cricétides, et étude du système des arêtes cuticulaires de *L. epsilon* Travassos, 1937, et *L. dollfusi* Diaz-Ungria, 1963. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle*, 2^{ème} série, Paris, 41: 328-337
- **Durette-Desset M-C. 1971.** Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélation avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, nouvelle série, série A, Zoologie, 49: 1-126.
- **Durette-Desset M-C. 1983.** Keys to the genera of the superfamily Trichostrongyloidea. En: CIH keys to the nematode parasites of vertebrates, R. C. Anderson, and A. G. Chabaud (eds.). Commonwealth Agricultural Bureaux, No. 10, Farnham Royal, Bucks, U.K., 86 pp.
- **Durette-Desset M-C. 1985.** Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Advances in Parasitology*, 24: 239-306.
- **Durette-Desset M-C. 2009.** Strongylida. Trichostrongyloidea. En: Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Archival Volume. Anderson R.C., Chabaud A.G. y Willmott S. (eds), CAB International; Wallingford, pp. 110-177.
- **Durette-Desset M-C., Chabaud A. G. y C. A. Sutton. 1997.** *Tapironema coronatum* n.gen., n.sp. (Trichostrongyloidea, Cooperiinae, Obeliscoidinae), a parasite of *Holochilus brasiliensis* and *Tapirus terrestris*. *Parasite*, 4 (3): 227-232.

- **Durette-Desset M-C., Hugot J. P., Darlu P. y A. G. Chabaud. 1999.** A cladistic analysis of the Trichostrongyloidea (Nematoda). *International Journal for Parasitology*, 29: 1065–1086.
- **Durette-Desset M-C. y M. C. Digiani. 2012.** The caudal bursa in the Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina). Characterization and hypothesis on its evolution. *Parasite*, 19: 3-18.
- **Eira C., Torres J., Vingada J. y J. Miquel. 2006.** Ecological aspects influencing the helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in Dunas de Mira, Portugal. *Acta Parasitologica*, 51: 300–308.
- **Emmons L. y F. Feer. 1997.** Neotropical rainforest mammals: a field guide. (Second edition.) University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 396 pp.
- **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.
- **Esch G. W., M. A. Barger y K. J. Fellis. 2002.** The transmission of digenetic trematodes: style elegance complexity. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 304-312.
- **Ezquiaga M. C. 2013.** Estudios parasitológicos en Dasypodidae (Mammalia, Xenarthra) de Argentina: el valor de la diversidad en la interpretación de las asociaciones parásito-hospedador-ambiente. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, pp. 235.
- **Feliú C., Renaud F., Catzefflis F., Durand P., Hugot J-P. y S. Morand. 1997.** A comparative analysis of parasite species richness of Iberian rodents. *Parasitology*, 115: 453–466.
- **Feliú C., Torres J., Miquel J., Segovia, J. M. y R. Fons. 2006.** Digenean trematodes. En: *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 13-28.
- **Frances J. y G. D'Elía. 2006.** *Oligoryzomys delticola* es un sinónimo de *O. nigripes* (Rodentia, Cricetidae, Sigmodontinae). *Mastozoología Neotropical*, 13:123-131.
- **Galliari C., Pardiñas U. F. J. y F. Goin. 1996.** Lista comentada de los mamíferos argentinos. *Mastozoología Neotropical*, 3: 39–61.

- **Gamarra De Fox I. y A. J. Martin. 1996.** Lista de mamíferos del Paraguay. En: O. Romero (ed.), Colecciones de fauna y flora del Museo Nacional de la Historia Natural del Paraguay, pp. 469-573. Dirección de Parques Nacionales y Vida Silvestre, Asunción, Paraguay.
- **Garrido-Olivera L., Arita H. T. y G. Pérez-Ponce De León. 2012.** The influence of host ecology and biogeography on the helminth species richness of freshwater fishes in Mexico. *Parasitology*, 139(12): 1652-1665.
- **Geise L., Smith M. F. y J. L. Patton. 2001.** Diversification in the genus *Akodon* (Rodentia, Sigmodontinae) in Southeastern South America: mitochondrial DNA sequence analysis. *Journal of Mammalogy*, 82(1): 92-101.
- **Georgiev B. B., Bray R. A. y D. T. J. Littlewood. 2006.** Cestodes of small mammals: Taxonomy and life cycles. En: *Micromammals and Macroparasites*. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 29-62.
- **Gibbons L. M. 2010.** Keys to the Nematode Parasite of Vertebrates. Supplementary Volume. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 416 pp.
- **Gibson D.I., A. Jones y R. A. Bray. 2008** Keys to the Trematoda Volume 1. CAB International y Natural History Museum, London, Reino Unido.
- **Gomes D. C., Lanfredi R. M., Magalhaes Pinto R. y W. De Souza. 1992.** Description of *Trichuris travassosi* n. sp. (Nematoda: Trichurinae) From A Brazilian Rodent, By Light And Scanning Electron Microscopy. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz*, 87(1): 1–10.
- **Gomes D. C. y J. J. Vicente. 1984.** Helmintos parasitos de *Nectomys squamipes* (Brants) do município de Sumidouro, RJ. *Memorias Instituto Oswaldo Cruz*, 79(1), 67–73.
- **Gomes D. C., Pereira, R., Vicente, J. J., y R. M. Pinto. 2003.** Nematode parasites of marsupials and small rodents from the Brazilian Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 20(4): 699–707.
- **Gómez Villafañe I. E., Robles M. d R. y M. Busch. 2008.** Helminth communities and host- parasite relationships in argentine brown rat (*Rattus norvegicus*). *Helminthologia*, 45(3): 127-130.
- **Goodin, D. G., Paige, R., Owen, R. D., Ghimire, K., Koch, D. E., Chu, K., & Jonsson, C. B. 2009.** Microhabitat Characteristics of *Akodon montensis* , a Reservoir for

- Hantavirus, and Hantaviral Seroprevalence in an Atlantic Forest Site in Eastern Paraguay. *Journal of Vector Ecology*, 34(1), 104–113.
- **Graczyk T. K. y B. Fried. 2001.** Helminths biology, adaptation, transmittion, and survival. *Recent research development Microbiology*, 5: 171-185.
 - **Graeff-Teixeira C., de Ávila-Pires F., Machado R.d C.C., Camillo-Coura L. y H. L. Lenzi 1990.** Identificação do roedores silvestres como hospedeiros do *Angiostrongylus costaricensis* no sul do Brasil. *Revista Instituto Medicina Tropical San Pablo* 32(3):147-150.
 - **Graipel M. E., Cherem J.J., Miller P. R. M. y L. Glock. 2003.** Trapping small mammals in the forest understory: a comparison of three methods. *Mammalia*, 67:551-558.
 - **Gregory R. D. 1990.** Parasites and host geographic range, patterns and artefacts. *Funct Ecol*, 4: 645–654.
 - **Gregory R. D., Keymer, A. E. y P. H. Harvey. 1996.** Helminth parasite richness among vertebrates. *Biodiversity and Conservation*, 5: 985-997.
 - **Grundmann A. W. 1957.** Nematode parasites of mammals of the Great Salt Lake Desert of Utah. *Journal of Parasitology*, 43: 105-112.
 - **Guerreiro Martins N. B., Robles M. d R., Kinsella J. M. y G. T. Navone. 2015.** Distribución geográfica de cestodes Hymenolepididae de *Oxymycterus rufus* (Rodentia-Cricetidae) en Argentina. *Revista de la Asociación Parasitológica Argentina*. 2 (3) 14-22
 - **Hart B. L. 1990.** Behavioral adaptations to pathogens and parasites: Five strategies. *Neuroscience Biobehavioral Reviews*, 14: 273-294.
 - **Healey M. C. y A. W. Grundmann. 1974.** The Influence of Intermediate Hosts on the Infection Pattern of *Protospirura numidica criceticola* Quentin, Karimi, and Rodriguez De Almeida, 1968 (Nematoda: Spiruridae) in the Bonneville Basin, Utah. *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 41(1):59-63.
 - **Hammer Ø., Harper, D. A. T. y P. D. Ryan. 2001.** PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 9.
 - **Hancke D., Navone G. T. y O. V. Suárez. 2011.** Endoparasite community of *Rattus norvegicus* captured in an urban area of Argentina. *Helminthologia*, 48(3):167–173.

- **Hansky I. 1982.** Dynamics of regional distribution: The core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.
- **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*, 1: 27-29.
- **Hugot J. P. 1999.** Primates and their pinworm parasites: Cameron hypothesis revisited. *Systematical Biology*, 48: 523-546.
- **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.
- **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.
- **Izquierdo A. E. y M. Srur. 2009.** Diversidad de tipos de vegetación y ambientes en la reserva de vida silvestre Uruguay. Informe Técnico FVSA. 14 pp.
- **Jimenez-Valdeverde, A. y J. Hortal. 2003.** Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de aracnología*, 8: 151-161.
- **Jones A., Bray R. A. y D.I. Gibson 2008** Keys to the Trematoda Volume 2. CAB International y Natural History Museum, London, Reino Unido.
- **Jones C., McShea W., Conroy M. y T. Kunz. 1996.** Capturing Mammals. En: *Measuring and Monitoring Biological Diversity – Standard Methods for Mammals* (D. Wilson et al, eds). Smithsonian Institution Press. Washington and London. Pp. 115-155.
- **Kennedy C.R. y J.-F. Guégan (1994)** Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities? *Parasitology* 109 : 175-185.

- **Khalil L. F., Jones A. y R. A. Bray. 1994.** Keys to the Cestode Parasite of Vertebrates. CAB International, Albans, UK, 768 pp.
- **Krasnov B. R., Shenbrot G. I., Khokhlova I. S. y R. Poulin. 2004.** Relationships between parasite abundance and the taxonomic distance among a parasite's host species: an example with fleas parasitic on small mammals. *International Journal for Parasitology*, 34(11): 1289–1297.
- **Kuhnen V. V., Graipel M. E. y C. J. C. Pinto. 2012.** Differences in richness and composition of gastrointestinal parasites of small rodents (Cricetidae, Rodentia) in a continental and insular area of the Atlantic Forest in Santa Catarina state, Brazil. *Braz. J. Biol.*, 72: 563-567.
- **Kuris A. M., Blaustein A. R. y J. J. Alio. 1980.** Hosts as islands. *American Naturalist*, 116: 570–586.
- **Landaeta-Aqueveque C. A., Robles M. d R. y P. E. Cattán. 2007.** Helminthofauna del roedor *Abrothrix olivaceus* (Sigmodontinae) en áreas sub-urbanas de Santiago de Chile. *Parasitología latinoamericana*, 62 (3-4).
- **Landaeta-Aqueveque C., Notarnicola J., Correa J. P., Yáñez-Meza A., Henríquez A., Cattán P., Botto-Mahan C. y F. Torres-Pérez. 2014.** First record of *Litomosoides pardinasi* (Nematoda: Onchocercidae) in native and exotic rodents from Chile. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 1032-1037.
- **Lareschi M., Notarnicola J., Navone G. T. y P. M. Linardi. 2003.** Arthropod and Filarioid Parasites Associated with Wild Rodents from the Northeast Marshes of Buenos Aires, Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 98: 673-677.
- **Lareschi M., Notarnicola J., Nava S. y G. T. Navone. 2007.** Parasite Community (Arthropods and Filarioids) Associated with Wild Rodents from the Marshes of La Plata River, Argentina. *Comparative Parasitology*, 74 (1): 141-147.
- **Lunaschi L. y F. Drago. 2007.** Checklist of digenean parasites of wild mammals from Argentina. *Zootaxa*, 1580: 35–50.
- **MacArthur R. H. y E. O. Wilson. 1967.** The Theory of Island Biogeography. Monographs in Population Biology, No. 1, Princeton University Press, Princeton, N.J., 215 pp.
- **Magurran A. E. 2004.** Measuring biological diversity. Blackwell Publishing, Oxford. 256 pp.

- **Magurran A. E. y B.J. McGill 2010.** Biological Diversity. Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford University Press. 368 pp.
- **Miño M. H. 2008.** Infection pattern of the spirurid nematode *Protospirura numidica criceticola* in the cricetid rodent *Akodon azarae* on poultry farms of central Argentina. Journal of Helminthology, 82 (2): 153-158.
- **Miño M. H., Rojas Herrera E. J., Notarnicola J., Robles M. d R. y G.T. Navone. 2012.** Diversity of the helminth community of the Pampean grassland mouse (*Akodon azarae*) on poultry farms in central Argentina. Journal of Helminthology, 86(1): 46-53.
- **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.
- **Moore J. 2002.** Parasites and behaviour of animals. Oxford University Press, Oxford, New York, pp. 315.
- **Morand S. y Poulin R. 1998.** Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. Evolutionary Ecology 12: 717-727.
- **Morand S. y P. H. Harvey. 2000.** Mammalian metabolism, longevity and parasite species richness. Proceedings of the Royal Society of London B, 267: 1999-2003.
- **Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin. 2006a.** Micromammals y Macroparasites. From Evolutionary Ecology to Management. Springer, Tokyo. 647 pp.
- **Morand S., Krasnov B. R., Poulin R. y A. A. Degen. 2006b.** 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., Bouamer S. y J. P. Hugot. 2006c.** Nematodes. En: Micromammals and Macroparasites. Morand S., Krasnov B. R. y R. Poulin, eds. Springer, New York, pp. 63-80.
- **Moravec F. 2001.** Trichinelloid nematodes parasitic in cold-blooded vertebrates. Academia, Praha, Czech Republic, pp. 429.
- **Musser G. M. y M. D. Carleton. 2005.** Superfamily Muroidea. Pp. 894-1531, en: Mammal species of the world: A taxonomic and geographic reference (DE Wilson y DM Reeder, eds.). Third ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore, M.D.

- **Navone G. T. y D. M. Suriano. 1992.** Species composition and seasonal dynamics of the helminth community parasitizing *Didelphis albiventris* (Marsupialia: Didelphidae) in savannas of central Argentina. *Ecología Austral* 2: 95-100.
- **Navone G. T., Notarnicola J., Nava S., Robles M. d R., Galliari C. y M. Lareschi 2009a.** Arthropods and helminths assemblage in sigmodontine rodents from wetlands of the Rio de la Plata, Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 16 (1): 121-133.
- **Navone G. T., Robles M. d R., Galliari C. A. y J. Notarnicola. 2009b.** The taxonomic diversity of the helminth community of two *Akodon* congeners species in Argentina. The 10th International Mammalogical Congress, Abstracts: 234.
- **Navone G. T., Lareschi M. y J. Notarnicola. 2010.** Los roedores sigmodontinos y sus parásitos en la Región Pampeana. Pp: 217-261. En: *Biología de roedores sigmodontinos en la región pampeana de Argentina. Enfoques y perspectivas*. J. Polop y M. Bush (Eds.). Editorial Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba. 325 pp.
- **Notarnicola J. 2005.** Description of adult and fourth-stage larva of *Litomosoides navonae* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae), a parasite of five species of sigmodontine rodents from northeastern Argentina. *Systematic Parasitology*, 62: 171–183
- **Notarnicola J. 2009.** Helminth communities in two cricetids rodents from a secondary rain forest of Misiones, Argentina. The 10th International Mammalogical Congress, Abstracts: 232.
- **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. y G. T. Navone. 2011.** *Litomosoides pardinasi* n. sp. (Nematoda, Onchocercidae) from two species of cricetid rodents in Northern Patagonia, Argentina. *Parasitology Research*, 108: 187-194.
- **Notarnicola J., Bain O. y G. T. Navone. 2000.** Two new species of *Litomosoides* (Nematoda: Filarioidea) in sigmodontines (Rodentia: Muridae) from Río de la Plata marshland, Argentina. *Journal of Parasitology*, 86 (6): 1318-1325.
- **Notarnicola J., Bain O. y G. T. Navone. 2002.** *Litomosoides anguyai* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae) from *Oxymycterus misionalis* in the rain forest of Misiones, Argentina. *Systematic Parasitology*, 52: 129-135.

- **Notarnicola J., Digiani M. C. y P. M. López. 2010.** Redescriptions of the nematodes *Litomosoides patersoni* (Mazza, 1928) (Onchocercidae) and *Stilestrongylus stilesi* Freitas, Lent, and Almeida, 1937 (Heligmonellidae) parasites of *Holochilus chacarius* (Rodentia, Cricetidae) from Salta, Argentina. *Journal of Parasitology* 96 (5): 993-1001.
- **Opara M. N. y B. O. Fagbemi. 2008.** Observations on the Gastrointestinal Helminth parasites of the wild Grasscutter (*Thryonomys swinderianus*, Temminck) in Imo State, Nigeria. *International Journal of Tropical Agriculture and Food Systems*, 2: 105-110.
- **Owen, R. D., Goodin, D. G., Koch, D. E., Chu, Y., & Jonsson, C. B. 2010.** Spatiotemporal variation in *Akodon montensis* (Cricetidae: Sigmodontinae) and hantaviral seroprevalence in a subtropical forest ecosystem. *Journal of Mammalogy*, 91(2), 467–481.
- **Page R. D. M. 2003.** Tangled trees: Phylogeny, cospeciation, and coevolution. Chicago University Press, Chicago, pp. 350.
- **Palmeirim M., Bordes F., Chaisiri F., Siribat P., Ribas A. y S. Morand. 2014.** Helminth parasite species richness in rodents from Southeast Asia: role of host species and habitat. *Parasitology Research*, 113: 3713–3726.
- **Panti-May J. A., Hernández-Betancourt S. F., Rodríguez-Vivas R. I. y M. d R. Robles. 2013.** Prevalence and intensity of gastrointestinal helminths in *Mus musculus* and *Rattus rattus* from rural households in Yucatan, Mexico. *Journal of Helminthology* 4: 1-7.
- **Pardiñas U. F. J. y P. Teta. 2006.** Roedores Sigmodontinos de la Provincia de Misiones: estado actual de su conocimiento nomenclatural y taxonómico. En: Massoia, E., J. C. Chebez y A. Bosso. Los mamíferos silvestres de la Provincia de Misiones, Argentina. 483-490, Edic de los autores, Bs. As.).
- **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., 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.

- **Pardiñas U. F. J., D'Elia G., Fagundes V., Christoff A. y L. Geise. 2008.** *Akodon montensis*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3. <www.iucnredlist.org>.
- **Pardiñas U. F. J., Teta P. y G. D'Elía. 2009.** Taxonomy and distribution of *Abrawayaomys* (Rodentia: Cricetidae), an Atlantic Forest endemic with the description of a new species *Zootaxa*, 2128: 39–60.
- **Pawelczyk A., Bajer A., Behnke J. M., Gilbert F. S y E. Siński. 2004.** Factors affecting the component community structure of haemoparasites in common voles (*Microtus arvalis*) from the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology Research* 92: 270-284.
- **Percequillo C., Weksler M., Pardiñas U., D'Elia G., Teta P. y B. Patterson. 2008.** *Sooretamys angouya*. The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2014.3. <www.iucnredlist.org>.
- **Pereira J., Teta P., Fracassi N., Johnson A. y P. Moreyra. 2005.** Sigmodontinos (Rodentia, Cricetidae) de la reserva de Vida Silvestre Urugua-í (provincia de Misiones, Argentina), con la confirmación de la presencia de "*Akodon*" serrensis en la Argentina. *Mastozoología Neotropical*, 12 (1): 83-89.
- **Petter, A. J. y J. C. Quentin. 2009.** Oxyurida. Oxyuroidea. En: *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Archival Volume.* Anderson R.C., Chabaud A.G. y Willmott S. (eds), CAB International; Wallingford, pp. 218-247.
- **Pinto, R. M., Kohn, A., Fernandes, B. M. M. y D. A. Mello 1982** Nematodes of rodents in Brazil with description of *Aspidodera vicentei* n. sp. *Systematic Parasitology.*, 4 263-267.
- **Pinto R. M., Knoff M., Gomes D. C. y Noronha D. 2011.** Nematodes from mammals in Brazil: an updating. *Neotrop Helminthol*, 5(2): 139-183.
- **Placi G. y M. Di Bitetti. 2005.** Situación ambiental en la ecorregión del bosque Atlántico del alto Paraná (selva paranaense). Pp. 197-225, en: *La situación ambiental argentina* (A Brown, U Martinez Ortiz, M Acerbi y J Corcuera, eds.). FVSA. http://www.vidasilvestre.org.ar/descargables/libro_imperdible/selva%20paranaense.pdf.

- **Pojmańska T. 2008.** Superfamily Brachylaimoidea Joyeux y Foley, 1930. En: Gibson D.I., A. Jones y R. A. Bray. Keys to the Trematoda Volume 1. CAB International y Natural History Museum, London, Reino Unido.
- **Poulin R. 1995.** Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs*, 65: 283–302.
- **Poulin R. 1997.** Parasite faunas of freshwater fish: the relationship between richness and the specificity of parasites. *International Journal for Parasitology*, 27 (9): 1091–1098.
- **Poulin R. 2014.** Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *International Journal for Parasitology*, 44(9): 581-589.
- **Poulin, R. y Morand, S. 2000** The diversity of parasites. *Quarterly Review of Biology*, 75, 277–293.
- **Poulin R. y S. Morand. 2004.** Parasite Biodiversity. Smithsonian Books, Washington, pp. 216.
- **Poulin, R. y D. Moulliot 2004.** The evolution of taxonomic diversity in helminthes assemblages of mammalian hosts. *Evolutionary Ecology*, 18: 231-247.
- **Poulin R. y Leung T. 2011.** Body size, trophic level, and the use of fish as transmission routes by parasites. *Oecologia*, 166: 731–738.
- **Poulin R. y Leung T. 2011 B.** Latitudinal gradient in the taxonomic composition of parasite communities. *Journal of Helminthology* 85. 228-233.
- **Poulin R., Krasnov B. R., Moullot D. y Thieltges D. W. 2011.** The comparative ecology and biogeography of parasites. *Philosophical Transactions of The Royal Society* 366. 2379-2390.
- **Press W. H., Teukolsky S. A., Vetterling W. T. y B. P. Flannery. 1992.** Numerical Recipes in C. 2nd edition. Cambridge University Press.
- **Ramírez-Pulido J., Gaona C., Müdespacher Z. y A. Castro-Campillo. 1989.** Manejo y mantenimiento de colecciones mastozoológicas. Universidad Autónoma Metropolitana, pp. 127.

- **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.
- **Rêgo A. A. 1967.** Sobre alguns cestódeo parasitos de roedores do Brasil (Cestoda, Cyclophyllidae). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 65 (1) 1-18.
- **Reiczigel y Rózsa, 2005.** Quantitative Parasitology 3.0. Budapest.
- **Roberts M. G., Dobson A. P., Arneberg P., De Leo G. A., Krecek R. C., Manfredi M. T., Lanfranchi P. y E. Zaffaroni. 2002.** Parasite community ecology and biodiversity. pp. 63–82. En Hudson, P.J., Rizzoli, A., Grenfell, B.T., Heesterbeek, H. y Dobson, A.P. (Eds) The ecology of wildlife diseases. Oxford, Oxford University Press.
- **Robles M. d R. 2008.** Nematodes Oxyuridae, Trichuridae y Capillaridae en roedores Akodontini (Cricetidae, Sigmodontinae) de la Cuenca del Plata (Argentina): su importancia en las relaciones parásito-hospedadorambiente. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, pp. 269.
- **Robles M. d R. 2010.** La importancia de los nematodos Syphaciini (Syphaciinae-Oxyuridae) como marcadores específicos de sus hospedadores. Mastozoología Neotropical, 17 (2): 305-315.
- **Robles M. d R. 2011.** New species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) from *Akodon montensis* Thomas, 1913 of the Paranaense forest in Argentina. Journal of Parasitology, 97 (2): 319-327.
- **Robles M. d 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. d 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. d R. y G. T. Navone. 2010.** Redescription of *Syphacia venteli* Travassos, 1937 (Nematoda: Oxyuridae) from *Nectomys squamipes* in Argentina and Brazil and description of a new species of *Syphacia* from *Melanomys caliginosus* in Colombia. Parasitology Research, 106(5): 1117-1126.

- **Robles M. d R. y G. T. Navone. 2014.** New host records and geographic distribution of species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuriidae) in rodents from Argentina with an updated summary of records from America. *Mastozoología Neotropical*, 21 (1): 67-78.
- **Robles M. d R., G. T. Navone y J. Notarnicola. 2006.** A new species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuriidae) from Phyllotini Rodents in Argentina. *Journal of Parasitology*, 92: 100-104.
- **Robles M. d R., Carballo M. C. y G. T. Navone. 2008.** A new species of *Liniscus* (Nematoda: Trichuridae) from *Oxymycterus rufus* and *Akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae) in Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Parasitology*, 94 (4): 909-917.
- **Robles M. d R., Navone G.T. y J. M. Kinsella. 2008b.** A new Angiostrongylid (nematoda) species from the pulmonary arteries of *Akodon azarae* (rodentia: cricetidae) in Argentina. *Journal of Parasitology*, 94 (2), 515–519.
- **Robles M. d R., Bain O. y G. T. Navone. 2012.** Description of a new Capillariinae (Nematoda: Trichuridae) from *Scapteromys aquaticus* (Cricetidae: Sigmodontinae) from Buenos Aires, Argentina. *Journal of Parasitology*, 98 (3): 627-639.
- **Robles M. d R., Perfumo C., Kinsella, J., y G. T. Navone 2012.** Histopathology Associated with Angiostrongylosis In *Akodon* Species (Rodentia: Sigmodontinae) from Sierra De La Ventana, Buenos Aires, Argentina. *Journal of Parasitology* 98(6), 2012, pp. 1133–1138
- **Robles M. d R., Cutillas C., Panei J. y R. Callejón. 2014a.** Morphological and molecular characterization of a new *Trichuris* species (Nematoda-Trichuridae), and phylogenetic relationships of *Trichuris* species of cricetid rodents from Argentina. *Plos One*, 9: 1-11.
- **Robles M. d R., Panisse G. y G. T. Navone. 2014b.** A new species of *Syphacia* (*Seuratoxyuris*) (Nematoda: Oxyuridae) from *Sooretamys angouya* Fischer, 1814 (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Acta Tropica* 139 (2014) 23–31
- **Rojas Herrera E. J., Miño, M. H., Notarnicola J. y M. d R. Robles. 2011.** A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Calomys laucha* (Rodentia: Cricetidae) in an agroecosystem of central Argentina. *Journal of Parasitology*, 97(4): 676-681.

- **Rossin M. A. y A. I. Malizia. 2002.** Relationship between helminth parasites and demographic attributes of a population of the Subterranean Rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Parasitology*, 88: 1268-1270
- **Rossin M. A., Malizia A. I., Timi J. T. y R. Poulin. 2010.** Parasitism underground: determinants of helminth infections in two species of subterranean rodents (Octodontidae). *Parasitology*, 137 (10): 1569-1575.
- **Simões R. O., Souza J. G. R., Maldonado Jr. A., y J. L. Luque. 2011.** Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmodontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *Journal of Helminthology*, 85(2): 171–8.
- **Simões R. O., Maldonado Jr. A., y J. L. Luque. 2012.** Helminth communities in three sympatric rodents from the Brazilian Atlantic Forest: contrasting biomass and numerical abundance. *Brazilian Journal of Biology = Revista Brasileira de Biologia*, 72(4): 909–914.
- **Souza J. G. R., Digiani, M. C., Simões, R., Luque, J. L., Rodrigues-Silva, R. y A. Maldonado Jr. 2009a.** A new heligmonellid species (Nematoda) from *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, Brazil. *Journal of Parasitology* 95 (3): 734-738.
- **Souza, J. G. R., Simões, R. O., Thiengo, S. a R. C., Lima, W. S., Mota, E. M., Rodrigues-Silva, R., Lanfredi, R. M. y Maldonado, A. 2009b.** A new metastrongilid species (Nematoda: Metastrongylidae): a lungworm from *Akodon montensis* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil. *The Journal of Parasitology*, 95(6): 1507–11.
- **Srur M., Gatti F., Benesovsky V., Herrera J., Melzew R. y M. Camposano. 2009** Los tipos de vegetación y ambientes del Parque Nacional Iguazú y su distribución en el paisaje. Parques Nacionales. 20 pp. En: www2.sib.gov.ar/cies/descargas/.../Srur%20et%20al%20completo.pdf
- **Stanko M., Miklisova D., de Bellocq J. G. y S. Morand. 2002.** Mammal density and patterns of ectoparasite species richness and abundance. *Oecologia*, 131: 289-295.
- **Suriano D. M. y G. T. Navone. 1992.** *Stilestrongylus freitasi* Durette Desset, 1969 and *Hassalstrongylus multiovatus* n.sp. (Nematoda-Nippostrongylinae) from *Akodon simulator* (Cricetidae) in Tucumán, Argentina. *Research and Reviews in Parasitology*, 53 (1-2): 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 (1): 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*, 51 (120-121): 25-29.
- **Sutton C. A. 1974.** Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica Argentina, *Rodentolepis octocoronata* (von Linstow, 1879) (Cestoda-Hymenolepidae). *Neotropica*, 20: 145-148.
- **Sutton C. A. 1983.** Contribución al conocimiento de la fauna parasitológica Argentina XI. Digeneos de roedores bonaerenses. *Neotropica*, 29: 19-26.
- **Sutton C. A. 1989.** Contribution to the knowledge of Argentina's parasitological fauna XVII. Spirurida (Nematoda) from Neotropical Cricetidae~: *Physaloptera calnuensis* n. sp. and *Protopirura numidica criceticola* Quentin, Karimi and Rodriguez de Almeida. *Bulletin Du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 11: 61-67.
- **Sutton C. A. 1994.** Nematodes Parásitos de Roedores Cricetidae de la Argentina. *Gayana Zoologia*, 58: 71-77.
- **Sutton C. A. 1998.** Primer registro y redescrición de *Conspicuum minor* Mañé-Garzón y Holcman-Spector, 1975 (Digenea, Dicrocoelidae) en Argentina. *Gayana Zoologia*, 61(2): 221-224.
- **Sutton C. A. y M.-C. Durette-Desset. 1991.** Nippostrongylinae (Nematoda-Trichostrongyloidea) parasites d'*Oryzomys flavescens* en Argentine et en Uruguay. *Revue Suisse de Zoologie*, 98 (3): 535-553.
- **Travassos L. 1918.** Trichostrongylidae Brasileiras. *Revista de Sociedade Brasileira de Ciencias*, 3: 191-205.
- **Travassos, L. 1921** Contribucioes para o conhecimento d fauna helminiolojica brasileira. Ensaio monografico da familia Trichoslrongylidae Leiper, 1909. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 13: 5-125.
- **Travassos L. 1937.** Contribução ao conhecimento da Phylogynia dos Oxyuridae (Nematoda). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 32: 607-613.

- **Travassos L. y A. Darriba. 1929.** Notas sobre Heligmosominae. *Scientia Medica*, 7: 432-438.
- **Tressens S. G., Keller H. A. y V. Revilla. 2008.** Las plantas vasculares de la Reserva de Uso Múltiple Guaraní, Misiones (Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 43(3-4): 273-293.
- **Tsukushi K., O'Dwyer K., Nakagawa S. y R. Poulin. 2014.** Host diversity drives parasite diversity: meta-analytical insights into patterns and causal mechanisms. *Ecography* 37:689-697.
- **Valdez, L., y D'Elía, G. 2013.** Differentiation in the Atlantic Forest: phylogeography of *Akodon montensis* (Rodentia, Sigmodontinae) and the Carnaval–Moritz model of Pleistocene refugia. *Journal of Mammalogy*, 94(4), 911–922.
- **Vicente J. J., Rodrigues H. de O., Correa Gomes D. y R. M. Pinto. 1997.** Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de mamíferos. *Revista Brasileira de Zoologia*, 14: 1-452.
- **Vieira E., Bonvicino C., D'Elia G. y U. F. J. Pardiñas. 2008.** *Nectomys squamipes*. The IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2014.3. <www.iucnredlist.org>.
- **Vitone N. D., Altizer S. y C. L. Nunn. 2004.** Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 183-189.
- **Weksler M. y C. R. Bonvicino. 2005.** Taxonomy of pigmy rice rats genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia, Sigmodontinae) of Brazilian cerrado, with the description of two new species. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro*, 63: 113-130.
- **Windsor D. A. 1998.** Controversies in parasitology. Most of the species on Earth are parasites. *International Journal for Parasitology*, 28: 1939-1941.
- **Zain S. N. M., Behnke J. M. y J. W. Lewis. 2012.** Helminth communities from two urban rat populations in Kuala Lumpur, Malaysia. *Parasites Vectors*, 5: 47.