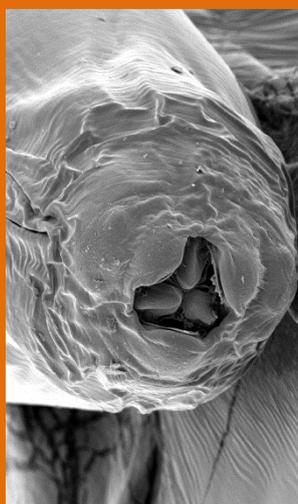


**PARASITOFAUNA DE VIZCACHA  
(*Lagostomus maximus*)  
EN LA ARGENTINA: TAXONOMÍA  
Y EVALUACIÓN DE ESPECIES  
PARÁSITAS COMO  
BIOMARCADORAS DEL AMBIENTE  
Y EL RIESGO SANITARIO**



Lic. Victoria Canova

2023



TESIS PRESENTADA  
PARA OPTAR POR EL  
TÍTULO DE DOCTORA  
EN CIENCIAS  
NATURALES

Directores: Dra. María del Rosario Robles y Dr. Agustín M. Abba

*A mi mamá, por transmitirme el amor por la naturaleza y por los parásitos, el gusto por saber, investigar, preguntarme...por acompañarme en cada decisión que tomé, por su ejemplo de responsabilidad, esfuerzo, salir adelante y por transmitirme el valor de pensar en los demás...*

*A mis hermanas por todo el amor y protección que me dieron siempre...por enseñarme, acompañarme, contenerme, aconsejarme, abrazarme a la distancia....*

*A todas aquellas personas que me enseñan a ser un poco mejor cada día...*



## Agradecimientos

A Ro por todas las enseñanzas parasitológicas transmitidas, por la contención, por orientarme en cada etapa, por el estímulo a seguir descubriendo cosas nuevas, por las charlas, los consejos y el cariño transmitido.

A Agus, por sus enseñanzas en las salidas al campo, los consejos, las charlas y los mates compartidos.

A ambos les agradezco la confianza y el acompañamiento paciente en este camino tan emocionante e interesante, y sobre todo porque ante las frustraciones y las dificultades, siempre me ayudaron y transmitieron el mensaje de que disfrute cada momento.

A Gra, que siempre se hizo el espacio para acompañarme en lo que necesitara, mirar algún parásito al microscopio, ayudarme en la lupa, escucharme y darme consejos y mensajes llenos de cariño.

A mis compañeros de laboratorio Ceci E. Ceci A., Juli, Guille, Tati, Cailito, Nori, Vir, Nati, Bruno Fi, Bruno Fu, Eli, Eze, Sofi, Maru, Luquitas, Andre S., Andre F, Pao, Jose, Romi y Lore, por los mates, almuerzos y charlas compartidas, por el compañerismo y por los aprendizajes conjuntos.

A Nati por ayudarme con los Cestodes y colaborar en la realización de algunos de los dibujos que ilustran esta tesis. Pero sobre todo le agradezco por su calidez humana que me abrazó y me contuvo en momentos donde más lo necesitaba.

A Ale, Cande y Mica que colaboraron en la prospección algunos de los hospedadores.

A Guille por su gran ayuda en las salidas de campo y en la prospección de varios de los hospedadores. A Gra y Jose por ayudarme con el procesamiento de laboratorio.

A Ro por la edición de las láminas que acompañan esta tesis y a Brunito por corregirme el abstract.

A Emi y Sil, por los cortes histológicos, las charlas y los chistes compartidos.

A Gra Minardi por su gran ayuda con los análisis estadísticos, consejos y aprendizajes.

A Rosario Iglesias por la ayuda con las clasificaciones realizadas en el Capítulo 4.

A Darío Balcazar, Walter Ferrari y Marina Ibáñez por su ayuda en la práctica molecular y a Rocío Callejón de la Universidad de Sevilla por la ayuda y asesoramiento en los análisis moleculares.

A Eli Helman, Bruno Fitte, Juan Unzaga, Gastón Moré y Lorena Defelice por la ayuda en el procesamiento y estudio de los protozoos.

A Celina Digiani por la paciencia y su gran ayuda con el estudio de los Tricostrongídeos.

A Patricia Sarmiento por su ayuda en la observación de especímenes en el microscopio electrónico de barrido del Museo de La Plata.

A Sergio Peral, Olmes Orlando y Alberto Ortiz Basualdo, por abrirnos las puertas de sus campos tan amablemente para que pudiéramos colectar vizcachas y a los cazadores que nos ayudaron con las capturas de varios especímenes.

A Verónica Dorfman, Francisco Acuña, Claudio Barbeito y personal de la ECAS por proveernos de especímenes de vizcachas.

A los guardaparques de la OPDS Gabriel Castresana, Ricardo Cañete y Martín Sotelo, por su compromiso en la obtención de vizcachas en áreas naturales protegidas o que fuesen decomisadas.

A los curadores de la Colección Mastozoológica del Museo de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia por proveernos de ejemplares de vizcacha de colección para estudios parasitológicos y a los curadores de la colección Helmintológica del Museo de La Plata, por los préstamos de material tipo de nematodes.

Al jurado de tesis integrado por los doctores Daniel Tanzola, Fernanda Achinelly y Francisca Milano por las valoraciones y recomendaciones realizadas que sin duda enriquecieron este trabajo de tesis.

A las entidades gubernamentales que otorgaron los permisos para colecta y transporte de especímenes de vizcachas capturadas.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por el otorgamiento de la Beca Doctoral a través de la cual desarrollé esta tesis.

A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) y la Universidad Nacional de La Plata (UNLP) por el otorgamiento de subsidios que facilitaron la realización de este trabajo.

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

A la pequeña Ame con su ternura y sus hermosas ocurrencias que nos hacen reír.

A mis amigos de la vida, de la escuela y de la uni Clau, Giuli, Maru, el Colo, Mari, Tamy, Eze, Iva, Nachito y Juli, quienes siempre estuvieron cerca a pesar de las distancias, para alegrarse conmigo o abrazarme en los momentos difíciles.

A la música que me acompañó y me permitió conocer a hermosas personas.

A mis padres, Norma y Marcos, a mis hermanas Vale y Lu, a mis Tíos y primos que me acompañaron siempre y especialmente a las más peques Maite, Mora y Carme, por todo el amor que transmiten siempre.

<b>RESUMEN</b>	i
<b>ABSTRACT</b>	iii
<b>■ Capítulo 1: INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	<b>1</b>
1.1. INTRODUCCIÓN	1
1.2. INTERROGANTES Y OBJETIVOS	5
1.3. RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN	6
<b>■ Capítulo 2: METODOLOGÍA GENERAL</b>	<b>8</b>
2.1. CARACTERIZACIÓN DE LA ESPECIE HOSPEDADORA	8
2.2. CARACTERIZACIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO	1 4
2.3. TOMA Y PROCESAMIENTO DE MUESTRAS	2 2
<b>■ Capítulo 3: DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE PARÁSITOS Y NUEVOS REGISTROS</b>	<b>2 9</b>
3.1. INTRODUCCIÓN	2 9
Objetivos específicos	3 4
3.2. METODOLOGÍA	3 5
3.2.1. Phylum Apicomplexa	3 5
3.2.2. Helmintos	3 8
3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	4 1
3.3.1. Phylum Apicomplexa (diagnos, comentarios, aportes y discusión)	4 3
3.3.2. Helmintos (diagnos, comentarios, aportes y discusión)	5 1
<b>■ Capítulo 4: DESCRIPCIÓN Y ANÁLISIS DE LAS POBLACIONES Y COMUNIDADES DE HELMINTOS</b>	<b>1 6 1</b>
4.1. INTRODUCCIÓN	1 6 1
Objetivos específicos	1 6 3
4.2. METODOLOGÍA	1 6 4
4.3. RESULTADOS	1 7 0
Resultados a nivel de comunidad y población de helmintos	1 7 0
Resultados parasitológicos en relación a las características del hospedador	1 8 2
Resultados parasitológicos en relación a los ambientes relevados	1 8 4
4.4. RESUMEN DE APORTES Y DISCUSIÓN	1 8 6
<b>■ Capítulo 5: CONCLUSIONES FINALES</b>	<b>1 9 0</b>
<b>■ BIBLIOGRAFÍA CITADA</b>	<b>1 9 4</b>
<b>■ ANEXOS</b>	

## RESUMEN

El objetivo del presente trabajo de tesis fue analizar y comparar la fauna de parásitos asociada a poblaciones de vizcachas (*Lagostomus maximus*) de distintas áreas de Argentina con diferentes características ambientales, para intentar predecir patrones de asociaciones parásito/hospedador/ambiente y detectar especies parásitas de posible riesgo zoonótico. Para esto, se analizaron diferentes tejidos y órganos de 72 especímenes de vizcachas procedentes de cuatro sitios de muestreo, donaciones, decomisos y material de colección.

Mediante diferentes técnicas parasitológicas se realizaron estudios taxonómicos e identificaron los siguientes grupos parasitarios: tres Apicomplexa, ocho nematodos y tres cestodes. Entre estos, uno es zoonótico (*Toxoplasma gondii*), y otros tres se consideran potencialmente zoonóticos (*Cryptosporidium* sp., *Sarcocystis* spp. y *Trichuris* sp.). Para todas las especies parásitas halladas se aportan datos morfométricos, moleculares y de distribución geográfica. Los estudios moleculares, incluyeron una exploración filogenética de los helmintos más frecuentes, indicando posibles patrones de correspondencia entre los grupos formados (similitud genética) y las poblaciones hospedadoras.

Se evaluaron las poblaciones y comunidades parasitarias en cuatro sitios de muestreo (dos en la provincia de Buenos Aires, uno en Entre Ríos y otro en Santiago del Estero) con características ambientales contrastantes. Estos análisis se realizaron a los niveles de comunidad componente, infracomunidad y población componente, mediante la aplicación de diferentes análisis y test estadísticos. Muchos de los resultados mostraron diferencias significativas en los tres niveles de análisis que permitieron diferenciar y caracterizar a los cuatro sitios de muestreo considerados. Además se pudo observar que los helmintos que mayor influencia tuvieron en la separación de los sitios de muestreo fueron los nematodos *Graphidoides* spp., *Lagostonema ecasiense* y *Viannella* cf. *viscaciae*, pudiendo actuar estas especies como marcadoras de distintas poblaciones de *L. maximus*.

Por otro lado, se evaluaron las cargas parasitarias en relación a características de los hospedadores. En este sentido, se consideró el número total de parásitos (NTP) de todas las vizcachas analizadas (n=72), y el sexo, peso, largo del tracto digestivo y largo del cuerpo de los hospedadores. En relación al sexo de los hospedadores no se hallaron diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras. En relación a las otras variables, si bien se encontraron correlaciones positivas con el NTP, las mismas fueron bajas.

Finalmente, los datos parasitológicos se evaluaron en relación a las características ambientales, como cobertura de suelo desnudo/urbanizado, distintos tipos de vegetación y agua. En este marco, se pudo observar que Entre Ríos que presentó la menor cobertura de suelo

desnudo/urbanizado, una gran cobertura de vegetación principalmente herbácea y arbustiva, y una importante cobertura de agua, se asoció con los mayores valores de abundancia, riqueza y diversidad parasitarias. Por el contrario, ECAS, que presentó la mayor cobertura de suelo desnudo/urbanizado y de vegetación arbórea (bosque), se asoció con la menor riqueza de especies junto con una alta equitatividad. Si bien no se puede determinar de qué manera o en qué medida influyen estas características ambientales, el escenario observado en la ECAS pareciera estar relacionado al contexto ambiental de semicautividad que lo caracteriza.

Esta tesis implica un avance significativo en el conocimiento de la fauna parasitaria de *L. maximus*, destacando la importancia de profundizar en el conocimiento de las parasitosis de diferentes hospedadores silvestres, tanto desde el enfoque de la biodiversidad como el de aspectos de importancia sanitaria, para lo cual es necesario una mejor comprensión de la distribución de las especies, de la epidemiología, los mecanismos de transmisión al hombre, el diagnóstico, la prevención y el control de las mismas.

## ABSTRACT

The aim of this thesis work was to analyze and compare the parasitic fauna associated with populations of plains viscachas (*Lagostomus maximus*) from different areas of Argentina with different environmental characteristics, in order to try to predict patterns of parasite/host/environment associations and to detect parasite species with possible zoonotic risk. For this, different tissues and organs of 72 plains viscacha specimens were analyzed corresponding to four sampling sites, donations, confiscations and collection material.

Taxonomic studies were carried out, applying different parasitological techniques. The following parasitic groups were identified: three Apicomplexa, eight nematodes and three cestodes. Among these, one is zoonotic (*Toxoplasma gondii*), and three others are considered potentially zoonotic (*Cryptosporidium* sp., *Sarcocystis* spp. and *Trichuris* sp.). Morphometric, molecular and geographical distribution data are provided for all the parasite species found. The molecular studies included a phylogenetic exploration of the most frequent helminths, indicating possible patterns of correspondence between the groups formed (genetic similarity) and the host populations.

Parasitic populations and communities were evaluated in four sampling sites (two in the province of Buenos Aires, one in Entre Ríos, and one in Santiago del Estero) with contrasting environmental characteristics. These analyzes were carried out at the component community, infracommunity and component population levels, through the application of different analyzes and statistical tests. Many of the results showed significant differences in the three levels of analysis that allowed differentiating and characterizing the four sampling sites considered. In addition, it was possible to observe that helminths that had the greatest influence on the separation of the sampling sites were the nematodes *Graphidioides* spp., *Lagostonema ecasiense* and *Viannella* cf. *viscaciae*, and these species can act as markers of different populations of *L. maximus*.

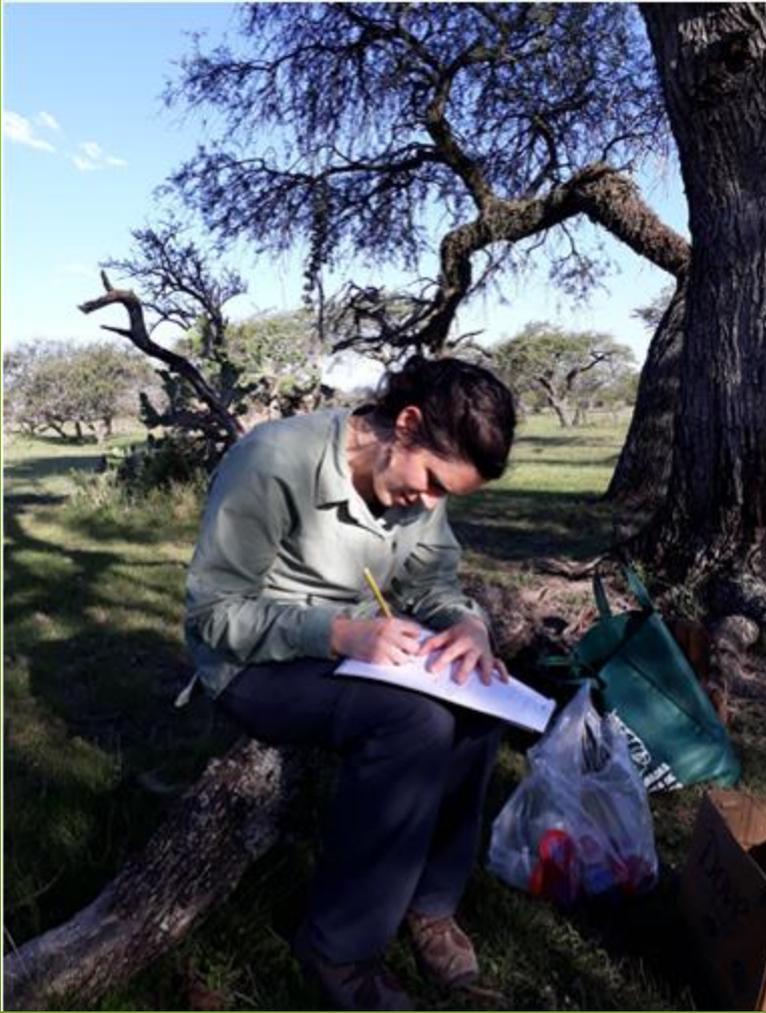
On the other hand, parasite loads were evaluated in relation to host characteristics. In this sense, the total number of parasites (NTP) of all the plains viscachas analyzed (n=72), and the sex, weight, length of the digestive tract and length of the body of the hosts were considered. In relation to the host sex, no statistically significant differences were found between males and females. In relation to the other variables, although positive correlations were found with the NTP, they were low.

Finally, the parasitological data were evaluated in relation to environmental characteristics, such as cover of bare/urbanized land, different types of vegetation, and water. Within this framework, it was possible to observe that Entre Ríos, which presented the least

cover of bare/urbanized land, a large cover of mainly herbaceous and shrubby vegetation, and an important water cover, was associated with the highest values of abundance, richness, and parasite diversity. In contrast, ECAS, which presented the highest cover of bare/urbanized land and tree vegetation (forest) cover, was associated with the lowest species richness along with high evenness. Although it cannot be determined in what way or to what extent these environmental characteristics influence, the scenario observed in the ECAS seems to be related to the environmental context of semi-captivity that characterizes it.

This thesis implies a significant advance in the knowledge of the parasitic fauna of *L. maximus*, highlighting the importance of deepening the knowledge of the parasitosis of different wild hosts, both from the perspective of biodiversity and health implication. In this way, it is necessary a better understanding of the distribution of the species, of the epidemiology, the mechanisms of transmission to man, diagnosis, prevention and control of the same.

# INTRODUCCIÓN GENERAL



## CAPITULO 1

# Capítulo 1

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### 1.1. INTRODUCCIÓN

Los parásitos son una parte integral de la biósfera en la que se encuentran en interacción íntima y permanente con otros organismos, los hospedadores (Poulin y Morand, 2004). La presencia de una especie parásita en un hospedador está determinada por numerosos factores del ambiente (e.g. suelo, temperatura, humedad), así como del hospedador (e.g. taxonomía, edad, sexo, distribución geográfica, relaciones filogenéticas, condiciones inmunológicas, fisiológicas y hormonales) (Esch y Fernández, 1993; Arneberg et al., 1998; Poulin y Morand, 2000; Arneberg, 2002; Poulin y Morand, 2004; Stojcevic et al., 2004; Cattadori et al., 2006). En relación a esto, especies hospedadoras con algún grado de parentesco tienen características biológicas y ecológicas similares respecto a especies menos emparentadas y esto puede reflejarse en la fauna parásita que albergan (Krasnov et al., 2012; Bellay et al., 2015). A la vez, se pueden observar comunidades de parásitos similares o idénticas en especies hospedadoras (emparentadas o no), que presentan similitudes entre algunos aspectos ecológicos tales como el uso del hábitat, la dieta, comportamiento, entre otros (Klimpel et al., 2007).

Por otro lado, para que un parásito se encuentre en un hospedador debe atravesar dos filtros: el de *encuentro* para alcanzar al potencial hospedador y el de *compatibilidad* que le permite infectar exitosamente al hospedador (Combes, 2001). El primero de ellos depende de la superposición espacial y temporal entre el parásito y el hospedador, la capacidad del parásito para infectar al hospedador y el comportamiento del hospedador para evitarla. El segundo filtro depende de la especialización del parásito en un hospedador particular, la susceptibilidad y las barreras defensivas del mismo (Bush et al., 2001; Budria y Candolin, 2014). La eficiencia de los filtros puede cambiar con el tiempo a través de la coevolución antagónica, donde los parásitos mejoran la capacidad de aumentar los encuentros y compatibilidades con los hospedadores, mientras que los hospedadores lo hacen en el camino inverso (Budria y Candolin, 2014).

Los parásitos comprenden una parte significativa de la biodiversidad del planeta y aunque el número total de especies resulta desconocido, se estima que entre el 30 y 50% de las especies de animales conocidas son parásitos (Poulin y Morand, 2004; Dobson et al., 2008). De este porcentaje, solo una pequeña proporción incluye parásitos de importancia médica o veterinaria, mientras que la gran mayoría son constituyentes importantes de los ecosistemas (Poulin y Morand, 2004), donde influyen en una variedad de funciones (Hudson et al., 2006) regulando la abundancia de la población de hospedadores, modulando las interacciones interespecíficas y afectando la estructura y estabilidad de las comunidades naturales (Poulin y Morand, 2004; Morand et al., 2006a). Entre las múltiples

acciones, los parásitos pueden provocar cambios morfológicos o en el comportamiento de los hospedadores incrementando la tasa de consumo por sus predadores y favoreciendo su transmisión a través de las redes tróficas para completar su ciclo de vida (Lefèvre et al., 2009). Asimismo, pueden tener un impacto sobre el crecimiento, metabolismo, fisiología, y en la reproducción y/o supervivencia de los hospedadores al disminuir la fecundidad o producir castración de los mismos (Morand et al., 2006a; Dobson et al., 2008; Goodman y Johnson, 2011; MacLeod y Poulin, 2015; Bailly et al., 2018). Además, cumplen importantes roles en la estructura y función de la naturaleza, ya que, entre otras cosas, pueden representar una porción significativa de la biomasa total de los ecosistemas, y pueden desempeñar un papel importante en la amortiguación de los niveles de contaminación al concentrar y remover diversos contaminantes de sus hospedadores (Morand et al., 2006a; Dobson et al., 2008; Lefèvre et al., 2009; Bailly et al., 2018).

Por otro lado, la importancia en el estudio de los parásitos radica en la información que nos pueden brindar tanto de sus hospedadores como del ambiente donde coexisten. En este sentido, el uso de parásitos como etiquetas o marcadores biológicos ha sido ampliamente aceptado para la discriminación de poblaciones de peces (Catalano et al., 2014; Cantatore y Timi, 2015; Poulin y Kamiya, 2015; Alarcos et al., 2016; Irigoitia et al., 2017), como indicadores de contaminación ambiental e impacto antrópico (Catalano et al., 2014; Sures et al., 2017), para comprender la biología de su hospedador, su comportamiento alimentario, movimientos, relación entre poblaciones, filogenias, entre otros (Catalano et al., 2014).

De este modo, el estudio de la diversidad de parásitos resulta fundamental, ya que los mismos proporcionan información sobre la historia y la biogeografía de otros organismos, sobre las estructuras de los ecosistemas y sobre los procesos detrás de la diversificación de la vida (Poulin y Morand, 2004).

Las interacciones entre los parásitos y hospedadores pueden verse alteradas como consecuencia de las modificaciones del ambiente (Budria y Candolin, 2014). En este marco, debe considerarse que la biósfera está sufriendo una dramática y acelerada modificación como consecuencia de la creciente actividad humana (Manzoli et al., 2011). Los hábitats naturales están siendo alterados como consecuencia del avance de la frontera agropecuaria, el manejo de los cauces hídricos y el desarrollo urbano e industrial (Manzoli et al., 2011). El cambio antrópico en el uso del suelo (con el reemplazo de áreas de bosque nativo y pastizales por plantaciones de árboles exóticos, deforestación, urbanización, incremento de la producción agrícola y ganadera) puede influir en la transmisión y ciclo de vida de los parásitos, y modificar las interacciones parásito-hospedador a través de una variedad de mecanismos que involucran cambios en la abundancia, comportamiento y respuesta inmune de los hospedadores, la composición y estructura de la comunidad hospedadora, así como también la tasa de encuentro y/o compatibilidad parásito/hospedador (Budria y Candolin, 2014; Riquelme et al., 2021).

En relación a esto, se ha reportado que diferentes causas de estrés ambiental producen cambios en las condiciones inmunológicas de los hospedadores generando una modificación de la composición de los ensambles parasitarios, los cuales pueden pasar a estar conformados por nuevas especies parásitas, escenario que sugiere que estos hospedadores pueden actuar como potenciales reservorios y/o vectores de especies patógenas que pueden llegar al hombre y constituirse en enfermedades de importancia zoonótica (Beldomenico et al., 2008; Pedersen y Greives, 2008; Eberhart et al., 2013). Por lo tanto, los cambios antrópicos pueden ser un factor importante no solo de pérdida de biodiversidad, sino también de la perturbación del equilibrio que podría exponer a la fauna silvestre, doméstica y al hombre a parásitos y patógenos nuevos, interpretándose como un escenario epidemiológico preocupante (Beldomenico y Begon, 2010; Manzoli et al., 2011; Riquelme et al., 2021; Calero-Bernal y García-Bocanegra, 2023).

Por otro lado, se estima que el 61,6% de los agentes patógenos que afectan al ser humano tienen carácter zoonótico (Sánchez et al., 2022). Las zoonosis son enfermedades que se transmiten de forma natural entre los animales vertebrados y el hombre (Ferri, 2021). Entre los factores asociados a la emergencia de las zoonosis, además de las modificaciones en el uso del suelo ya mencionadas, cabe señalar las consecuencias derivadas del cambio climático que afectan directamente a la ecología de los vectores y reservorios, el comercio de animales, la translocación de especies, la caza y el comercio de carne de animales silvestres (Sánchez et al., 2022). En este escenario, los roedores tienen un importante rol en el mantenimiento y dispersión de las zoonosis, pudiendo actuar como reservorios accidentales, hospedadores y/o vectores de varios microorganismos que pueden afectar al humano y otros animales (Jittapalapong et al., 2009; Lima et al., 2021; Riquelme et al., 2021).

La presencia de algunos parásitos de importancia zoonótica (e.g. *Trypanosoma cruzi*, *Toxoplasma gondii*, *Cryptosporidium* sp., *Sarcocystis* sp., *Trichinella* sp.) en algunos grupos de roedores sinantrópicos y silvestres, permiten advertir la probabilidad de infección en otros grupos menos explorados distribuidos en diferentes hábitats (Herrera, 2010; Ribicich et al., 2010; Palmezano-Díaz et al., 2015; Dubey et al., 2016; Riquelme et al., 2021; Xu et al., 2021).

Por lo expuesto anteriormente, se destaca la importancia de profundizar en el conocimiento de las parasitosis de diferentes hospedadores silvestres, tanto desde el enfoque de la biodiversidad como el de aspectos de importancia sanitaria, para lo cual es necesario una mejor comprensión de la distribución de las especies, de la epidemiología, los mecanismos de transmisión al hombre, el diagnóstico, la prevención y el control de las mismas (OPS, 2003; Poulin y Morand, 2004).

La vizcacha (*Lagostomus maximus*) es un roedor herbívoro y coprófago, perteneciente a la familia Chinchillidae y nativa de América del Sur, que se distribuye desde el oeste de Paraguay y sudeste

de Bolivia hasta el norte de la Patagonia argentina (Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015). Es una especie de tamaño mediano (2,5-7,5 kg.), cavícola, de hábitos nocturnos y sumamente gregaria, que puede formar colonias de hasta varias decenas de individuos (Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015).

La relación estrecha entre la vizcacha y el hombre puede entenderse desde dos enfoques principales. Por un lado, es valorada negativamente por perjudicar las áreas agrícola-ganaderas y por el otro es un animal de caza menor muy popular (Jackson et al., 1996; Cirignoli y Lartigau, 2019).

En este contexto, las poblaciones naturales, junto al avance de la frontera agropecuaria, han sufrido una regresión significativa en gran parte de su área de distribución (Jackson et al., 1996). Estas características permiten entender que estos mamíferos constituyen modelos ideales para abordar su análisis parasitológico, en virtud de describir su fauna parásita, comprender el efecto de las condiciones ambientales en la misma, detectar poblaciones hospedadoras con individuos que actúen como potenciales reservorios de parásitos de interés sanitario e interpretar el riesgo epidemiológico.

Considerando la amplia distribución de *L. maximus* en Argentina, su relevancia económica, su interesante ecología y alta densidad poblacional, resultan insuficientes los estudios realizados sobre este roedor y en particular aquellos con un enfoque parasitológico.

Hasta el momento, los estudios parasitológicos son escasos y parciales. Han sido realizados en poblaciones de vizcachas de las provincias de Buenos Aires, Mendoza (Sutton y Durette-Desset, 1987; Sutton y Durette-Desset, 1995), La Rioja (Ferreyra et al., 2007), Entre Ríos (Martínez, 1988), San Luis (Rossanigo et al., 1986), La Pampa (Couch et al., 2001; Foster et al., 2002), Santiago del Estero y Tucumán (Schuurmans Stekhoven, 1951). Así, particularmente, entre la fauna de protozoos presentes en *L. maximus* fueron descritas dos nuevas especies de *Eimeria* (Couch et al., 2001) y registrado otra (Couch et al., 2001; Ferreyra et al., 2007), se menciona la presencia de quistes de Sarcocystidae (Cwirenbaum et al., 2021) y de un caso clínico humano grave seguido de muerte de *Trypanosoma cruzi* por transmisión oral, atribuido posiblemente a la ingesta de vizcacha o agutíes (Toso et al., 2011). También, se cuenta con registros de ocho especies de nematodos (Railliet y Henry, 1909; Schuurmans Stekhoven, 1951; Rossanigo et al., 1986; Martínez, 1988; Sutton y Durette-Desset, 1987; Sutton y Durette-Desset, 1995; Foster et al., 2002; Ferreyra et al., 2007) y dos de cestodos (Rossanigo et al., 1986; Foster et al., 2002) para Argentina.

El presente trabajo de tesis propone dar a conocer la diversidad y distribución de los parásitos de diferentes poblaciones de *L. maximus*, con el fin de explorar patrones de relaciones parásito-hospedador-ambiente novedosas, y advertir riesgos epidemiológicos de aquellas especies parásitas potencialmente patógenas para animales domésticos y el hombre.

## 1.2. INTERROGANTES Y OBJETIVOS

En el marco de los antecedentes descriptos, surgen los siguientes interrogantes:

- ¿La diversidad parasitaria de la vizcacha (*L. maximus*) esta subestimada?
- ¿Entre las especies parásitas de este roedor se encuentran especies de importancia zoonótica?
- ¿Existen factores del hospedador y/o del ambiente que influyan en la presencia y/o abundancia de los parásitos?
- ¿Se pueden detectar parásitos como marcadores biológicos de las poblaciones hospedadoras y de las características del ambiente?

Para responder a estas preguntas, se plantean el siguiente objetivo general y objetivos específicos:

#### Objetivo general

Analizar y comparar la fauna de parásitos asociada a poblaciones de vizcacha (*Lagostomus maximus*) distribuidas en distintas áreas de Argentina, con diferentes características ambientales. El fin último es predecir patrones de asociaciones parásito/hospedador/ambiente y detectar especies parásitas de posible riesgo zoonótico.

#### Objetivos específicos

- Contribuir al conocimiento de la fauna de parásitos de vizcachas de la Argentina mediante la revisión taxonómica y descripción de nuevas especies por medio de estudios morfológicos y moleculares.
- Detectar especies parásitas de posible riesgo zoonótico.
- Describir las poblaciones y comunidades de helmintos de diferentes poblaciones de vizcachas.
- Comparar la composición y cargas parasitarias de distintas poblaciones de vizcachas en función de características del hospedador (ej. tamaño, sexo) y del ambiente (ej. suelo, vegetación dominante).
- Evaluar la utilidad de los parásitos como marcadores biológicos de las poblaciones hospedadoras y de las características del ambiente.

### 1.3. RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN

La información generada en este trabajo de tesis contribuye a la creación de una actualizada compilación e identificación de las especies parásitas de *L. maximus*, y además explora cuáles son los posibles factores que determinan las asociaciones parásito-hospedador-ambiente.

Aunque *L. maximus* es una especie que se encuentra muy cercana al hombre, tanto por su hábitat frecuentado (áreas agrícola-ganaderas) como por su potencial como animal de caza, consumo, etc., los estudios parasitológicos realizados sobre esta especie son escasos habiéndose mencionado 13 especies en Argentina. De estas especies parásitas, tres fueron descritas para el género *Lagidium* y una para *Dolichotis patagonum*, y luego mencionadas para *L. maximus*. En este marco, la mayoría de los estudios parasitológicos de *L. maximus* no corresponden a descripciones de especies sino a registros de especies en poblaciones puntuales de alguna región del país.

En este sentido, las especies de helmintos del roedor objeto de estudio en la presente tesis, fueron revisadas, y se desarrolló un análisis detallado y comparativo que permitió reconocer y registrar la fauna parasita de *L. maximus* en forma completa por primera vez.

En resumen, el presente trabajo pretende completar e integrar el conocimiento de protozoos y helmintos, continuando y profundizando los estudios realizados hasta el momento, y contribuyendo significativamente a los registros para la Argentina con especial interés en aquellos de importancia sanitaria. La información generada en esta tesis permitirá avanzar en la distribución geográfica de especies. Esta investigación también aporta valiosa información sobre aspectos ecológicos y de distribución de los parásitos registrados en diferentes poblaciones hospedadoras. A su vez, los resultados sirven como base científica para la planificación de medidas que tiendan a generar acciones para evitar las potenciales transmisiones de parásitos zoonóticos.

### Sumario del contenido del trabajo de tesis

*Este trabajo de tesis se encuentra estructurado en cinco capítulos: un primer capítulo introductorio, el capítulo 2 presenta y caracteriza a la especie hospedadora involucrada y al área de estudio. Además, se describen los protocolos generales utilizados para el estudio de los especímenes de roedores y su examinación con fines parasitológicos. El capítulo 3 describe la diversidad taxonómica de los parásitos (protozoos y helmintos), nuevos registros de hospedador y área, e incluye la metodología específica de estudio. El capítulo 4 explora las estructuras de las poblaciones y comunidades de helmintos, considerando los factores del hospedador y del ambiente, e incluye la metodología específica empleada. Por último, el capítulo 5, aporta las conclusiones generales sobre los temas tratados en el trabajo de tesis.*

# METODOLOGÍA GENERAL



## CAPITULO 2

## Capítulo 2

### METODOLOGÍA GENERAL

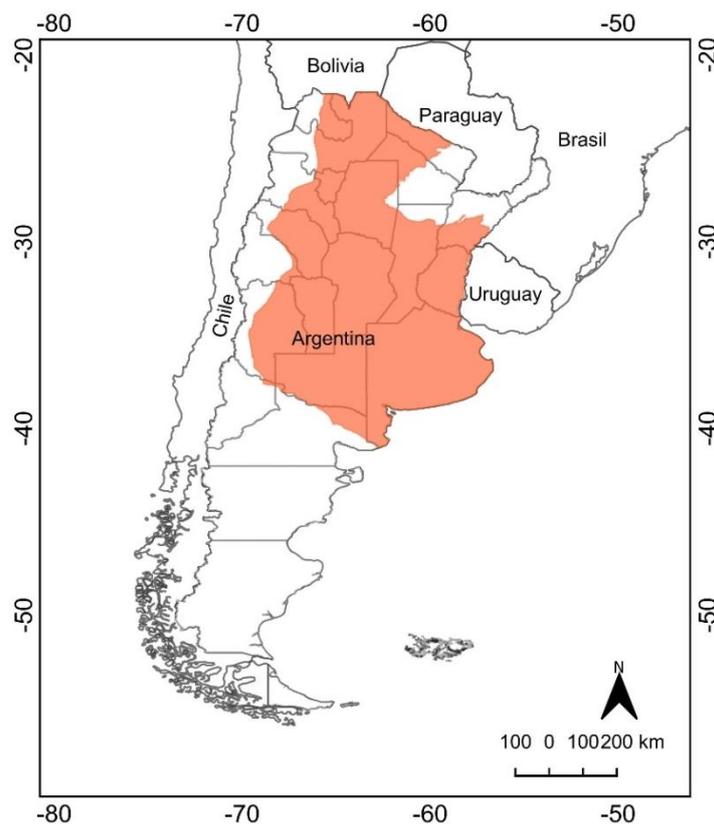
#### 2.1. CARACTERIZACIÓN DE LA ESPECIE HOSPEDADORA

*Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817) es una especie de roedor perteneciente al suborden Hystricomorpha, familia Chinchillidae, junto con las especies de los géneros *Chinchilla* y *Lagidium*, de los cuales se diferencia por sus caracteres anatómicos y fisiológicos, su distribución geográfica y adaptaciones ecológicas (Llanos y Crespo, 1952; Spotorno y Patton, 2015; Cirignoli y Lartigau, 2019). Conocida comúnmente como vizcacha, vizcacha de las llanuras o vizcacha de las pampas, es el miembro más grande y con mayor dimorfismo sexual de los Chinchillidae, con machos adultos que pueden pesar entre 5 y 9 kg y hembras adultas entre 2,5 y 5 Kg (Llanos y Crespo, 1952; Branch, 1993a, b; Jackson et al., 1996). Además, se caracteriza por tener un patrón facial prominente con dos bandas negras, que pasan por los ojos y la nariz, separadas por una franja blanca (Jackson et al., 1996) (Fig. 2.1.1).



Fig. 2.1.1. Especímenes de *Lagostomus maximus*. Fuente: [www.ecoregistros.org](http://www.ecoregistros.org)

Es la única especie existente del género *Lagostomus*, nativo de Sudamérica que se distribuye en el sureste de Bolivia, oeste de Paraguay y norte, este y centro de Argentina (Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015; Cirignoli y Lartigau, 2019). En Argentina se distribuye en una amplia variedad de ambientes que incluyen pastizales húmedos subtropicales en el noreste, matorrales espinosos secos en el centro-norte, pastizales semiáridos en el centro y matorrales desérticos en la parte suroeste de su área de distribución (Llanos y Crespo, 1952; Branch, 1993b; Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015) (Fig. 2.1.2).



**Fig. 2.1.2.** Distribución de *Lagostomus maximus* en Argentina. Fuente: <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/lagostomus-maximus>

Su distribución ha ido de la mano de la actividad humana e incluye principalmente campos agrícolas y ganaderos (Llanos y Crespo, 1952; Jackson et al., 1996). Además, se encuentra en áreas naturales protegidas y sitios en condiciones de semicautividad (Sutton y Durette-Desset, 1987; Cirignoli y Lartigau, 2019).

En Argentina la vizcacha es valorada negativamente por productores agrícolas y ganaderos por los daños producidos a los cultivos, por la construcción de las vizcacheras y por la competencia con el ganado por el forraje (Cirignoli y Lartigau, 2019). En este sentido, ha sido declarada plaga nacional en el año 1905 de acuerdo con la ley Nº 4863 a partir de la cual se llevaron adelante campañas oficiales de erradicación a lo largo del país (Llanos y Crespo, 1952; Jackson et al., 1996). Por otro lado, las vizcachas también han tenido un considerable interés económico debido al valor comercial de su carne y sus pieles, siendo también animal de caza menor, popular entre los cazadores deportivos (Jackson et al., 1996).

Como resultado de la intensa presión de caza, esta especie ha desaparecido de una parte de su área de distribución original (Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015). Actualmente está categorizada como una especie de “Preocupación Menor” tanto a nivel global, por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), y regional (Argentina, por la Secretaría de

Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación y la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos, SAREM) debido a su amplia distribución en el país, su presencia en numerosas áreas protegidas y su plasticidad para ocupar áreas modificadas por el hombre (Cirignoli y Lartigau, 2019), estando además su caza regulada por distintas disposiciones nacionales y provinciales (Cirignoli y Lartigau, 2019). Pese a esto, la caza comercial y deportiva legal, y aquella que se practica de manera ilegal, representan una amenaza para ciertas poblaciones que se encuentran en bajo número (Cirignoli y Lartigau, 2019).

Las vizcachas son animales cavícolas y sumamente gregarios, pudiendo formar colonias de hasta varias decenas de individuos, con uno a tres machos adultos, dos a cuatro veces más hembras y los juveniles, junto con los cuales forman un grupo social y viven en un sistema de madrigueras comunales subterráneas llamado “vizcachera” el cual consta de múltiples cámaras interconectadas por túneles que se ramifican y pueden alcanzar más de 2 m por debajo de la superficie antes de abrirse a grandes cámaras subterráneas (Llanos y Crespo, 1952; Branch, 1993a, b; Branch et al., 1993; Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015).

Es común observar que el área alrededor de la vizcachera presenta el suelo desnudo o con poca vegetación (Llanos y Crespo, 1952; Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015). Las vizcacheras están agregadas en conjuntos conocidos como “vizcacherales”, los cuales están conformados por dos tipos fundamentales de vizcacheras, las principales y las satélites (Branch, 1993a; Branch et al., 1994a) (Fig. 2.1.3 A-F). Ambos tipos se diferencian por ser las primeras más grandes, presentar un mayor número de cámaras y bocas de entrada, el área que la rodea está mayormente desprovista de vegetación debido al intensivo pastoreo de las vizcachas, muchas de las bocas y zonas sobre la vizcachera están cubiertas con palos u otros objetos y por servir como residencia permanente para las vizcachas (Branch, 1993a; Branch et al., 1994a). La organización espacial de las cuevas en vizcacheras principales y satélites y la agregación de vizcacheras en vizcacherales es común a diferentes tipos de hábitats, sin embargo, el tamaño de las vizcacheras, así como el tamaño de las bocas de entrada puede variar entre diferentes sitios, pudiendo depender esto del tipo de suelo, el tamaño poblacional y el uso por las vizcachas (Branch et al., 1994a, b; Jackson et al., 1996). Por otro lado, la distribución de las vizcacheras dentro del ambiente no es de forma homogénea, en lugares llanos y uniformes la ubicación de las vizcacheras es totalmente indiferente, sin embargo, hay lugares en los cuales se nota una mayor agrupación de éstas y, en sitios con árboles y arbustos existe una tendencia a instalarlas muy próximas a sus pies (Llanos y Crespo, 1952) (Fig. 2.1.3).



**Fig. 2.1.3.** Vizcacheras de *L. maximus* donde se puede observar el suelo desnudo alrededor de las mismas y la colocación de distintos objetos en algunas de ellas. **A-D:** vizcacheras principales con número variable de bocas de entrada. **E-F:** vizcacheras satélites con una sola boca de entrada.

Mientras que las hembras permanecen en sus vizcacheras natales, los machos suelen dispersarse antes de reproducirse y, por lo general, hay una rotación completa de machos adultos cada año donde los machos residentes son reemplazados por inmigrantes de otras vizcacheras (Branch, 1993a, b; Spotorno y Patton, 2015).

Todas las clases de edad y sexo de un mismo grupo social tienen acceso a todas las cuevas y bocas de entrada de la vizcachera común, usan la misma área de acción (*home range*), y participan en las interacciones sociales (Branch, 1993c; Jackson et al., 1996). El área de acción tiene en promedio 1,29 ha, pudiendo variar entre sitios y con una superposición mínima entre los *home range* de los grupos sociales de las vizcacheras adyacentes (Llanos y Crespo, 1952; Jackson et al., 1996; Spotorno y Patton, 2015).

Dentro de las interacciones sociales se encuentra el acicalamiento, práctica realizada entre miembros del mismo grupo social o vizcachera, pero no entre miembros de diferentes grupos (Llanos y Crespo, 1952; Branch, 1993a; Jackson et al., 1996).

Las vizcachas presentan hábitos nocturnos y están activas desde el anochecer hasta el amanecer durante todo el año, permaneciendo durante todo el día en el interior de la vizcachera principal y emergiendo de la misma poco antes del anochecer para alimentarse (Branch, 1993a; Spotorno y Patton, 2015).

Por otro lado, estos roedores son herbívoros y coprófagos, alimentándose de una amplia variedad de plantas (Branch, 1993a, b; Spotorno y Patton, 2015). En este sentido, si bien se lo ha considerado como un herbívoro generalista, muestra preferencia por las gramíneas. Además, ocasionalmente pueden alimentarse de hojas de otras plantas herbáceas, de semillas, vainas de leguminosas (e.g. *Prosopis* spp.), frutos (e.g. *Schinus johnstonii*, *Condalia microphylla*) y corteza de arbustos (Jackson et al., 1996; Puig et al., 1998; Branch et al., 1999; Arias et al., 2003). Todos los animales se alimentan a lo largo de su *home range*, las hembras y los juveniles generalmente lo hacen en grupo, mientras que los machos lo hacen en grupo o solos (Branch, 1993a).

*Lagostomus maximus* cumple un importante rol en la configuración de la estructura y función del paisaje al alterar la composición de especies vegetales, controlando el flujo de nutrientes y provocando cambios físicos en el ambiente (Branch et al., 1999; Arias et al., 2005). Mediante el intenso y selectivo pastoreo, las vizcachas alteran la composición de especies, la cobertura y la estructura vegetal alrededor de las vizcacheras, aumentando, además, la cantidad de suelo desnudo al consumir una gran proporción de biomasa vegetal (Jackson et al., 1996; Arias et al., 2003; Spotorno y Patton, 2015). A su vez, pueden alterar los regímenes del fuego al consumir vegetación herbácea que sirve como combustible (Hierro et al., 2011) y actuar como buenas dispersoras de semillas, pudiendo ser esto importante en la recuperación de áreas degradadas (Cirignoli y Lartigau, 2019).

Por otro lado, con la construcción de las vizcacheras cumplen una doble función, por un lado, ayudan a incrementar la disponibilidad de distintos nutrientes del suelo como nitrógeno, fósforo y sodio (Cirignoli y Lartigau, 2019), y por el otro, las vizcacheras abandonadas sirven como importantes refugios para animales como la lechucita de la vizcachera (*Athene cunicularia*), la comadreja overa (*Didelphis albiventris*) y los zorrinos (*Conepatus chinga*), y como sitios de reproducción para varias especies de reptiles y anfibios (Llanos y Crespo, 1952; Spotorno y Patton, 2015).

Por último, como parte de las redes tróficas, es un importante recurso alimenticio para diferentes especies de carnívoros. Entre los predadores citados para las vizcachas se encuentran el puma (*Puma concolor*), el gato montés (*Leopardus geoffroyi*), el zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*), el zorro de monte (*Cerdocyon thous*), el hurón menor (*Galictis cuja*), entre otros (Llanos y Crespo, 1952; Jackson et al., 1996). Asimismo, la boa (*Boa constrictor*) pudo haber sido un importante depredador en la parte norte del área de distribución en Argentina en períodos anteriores (Llanos y Crespo, 1952).

## 2.2. CARACTERIZACIÓN DE LAS ÁREAS DE ESTUDIO

En esta tesis se trabajó con especímenes de *L. maximus* depositados en la colección mastozoológica del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN) de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, donados por cazadores, decomisados por guardaparques, y provenientes de muestreos realizados por el grupo de trabajo (incluidos los obtenidos por convenios con otros grupos de trabajo) a partir de los cuales se analizaron diferentes órganos y tejidos con fines parasitológicos (Tabla 2.2.1, Fig. 2.2.1).

Los sitios de muestreo fueron georreferenciados con GPS, mientras que con el material obtenido del MACN, donaciones o decomisos se llegó al mayor nivel posible de georreferenciación (sitio de procedencia, partido/departamento, provincia), los cuales se volcaron en la Tabla 2.2.1 y en el mapa de la Fig. 2.2.1, confeccionado mediante el software libre QGIS 3.16.3-Hannover.

Los sitios de procedencia considerados se caracterizaron según su correspondencia con las ecorregiones propuestas por Burkart et al. (1999). Una ecorregión es un territorio geográficamente definido y dominado por determinadas condiciones geomorfológicas y climáticas relativamente uniformes o recurrentes, caracterizado por una fisonomía vegetal de comunidades naturales y seminaturales que comparten un grupo considerable de especies dominantes, una dinámica y condiciones ecológicas generales, y cuyas interacciones son indispensables para su persistencia a largo plazo (Burkart et al., 1999).

La Argentina comprende 15 ecorregiones terrestres continentales, dos marinas y la correspondiente al sector antártico argentino. Particularmente, los sitios de procedencia de los especímenes de vizcachas, están incluidos en tres ecorregiones continentales (Figura 2.2.1).

A continuación, se caracterizan en forma sintética cada una de ellas, siguiendo a Burkart et al. (1999) y Morello et al. (2012):

- Espinal: el paisaje predominante es de llanura plana a suavemente ondulada, ocupada por bosques xerófilos bajos (dominados por especies del género *Prosopis*), sabanas y pastizales, que a lo largo de las décadas han quedado como fragmentos relictuales a partir del avance de la frontera agropecuaria. Las características del suelo son variables. El clima es cálido y húmedo en el norte, y templado y seco con déficit hídrico hacia el oeste y sur. A lo largo de toda la ecorregión se presentan importantes variaciones fisonómicas y de composición de especies vegetales, debido a su situación biogeográfica de transición o ecotono, a la heterogeneidad del relieve y de los suelos, y la actividad económica productiva.
- Pampa: se caracteriza por una red hidrográfica con poco desarrollo, a excepción de los ríos pertenecientes a las áreas onduladas del norte y a las sierras del sur. La formación vegetal originaria característica es el pastizal templado conformado principalmente por gramíneas, las cuales pueden

estar acompañadas de otras especies herbáceas o leñosas. El clima es templado y húmedo a subhúmedo, con veranos cálidos; las lluvias varían desde 600-700 mm en el suroeste hasta 1100-1200 mm en el noreste y las temperaturas medias anuales varían de 14-15° C en el sur a 18-20° C en el norte. Suelos con altos contenidos de materia orgánica y nutrientes, y con horizontes subsuperficiales arcillosos, pudiendo tener modificaciones locales. El prolongado e intensivo uso ganadero, agrícola y forestal ha causado grandes pérdidas del pastizal natural, tanto a nivel de paisajes, como de ecosistemas y de especies.

- Chaco Seco: comprende una planicie con ocasionales interrupciones serranas, localizadas principalmente en el sur de su extensión. En esta ecorregión nacen las cuencas hidrográficas de varios ríos que recorren el Chaco Seco sin recibir en él nuevos aportes hídricos, existiendo, además, amplios sectores ocupados por salinas. El clima es continental, cálido subtropical, con una temperatura media anual que varía entre los 23° y los 18°C y precipitaciones anuales que varían entre 500 y 700 mm, siendo estas marcadamente estivales. El suelo se caracteriza por ser rico en nutrientes minerales y de textura media a fina en el norte, predominando suelos más arenosos y con bajo contenido de materia orgánica en el centro y sudoeste de la ecorregión. El tipo de vegetación característica es el bosque xerófilo, abundando también, según zonas y subregiones, bosques serranos, sabanas y pastizales.

## SITIOS DE MUESTREO RELEVADOS

### Ecorregión Pampa

#### **Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS)**

La ECAS, dependiente del Ministerio de Desarrollo Agrario de la provincia de Buenos Aires, se encuentra localizada en el parque Pereyra Iraola, en el extremo sureste del partido de Berazategui, entre grandes centros urbanos del centro-este de Argentina como lo son el gran Buenos Aires, CABA y La Plata. El parque ha sido declarado como Reserva de Biósfera por la UNESCO en el año 2007 (Paszkievicz, 2010; Segura y Berkunsky, 2012) (Fig. 2.2.1).

La ECAS es un lugar destinado al ecoturismo y constituye un centro de cría y exhibición de la fauna nativa (e.g. carpinchos, vizcachas, ñandúes, llamas, guanacos, coipos, lagartos overos) y exótica (e.g. gansos, antílopes, diversas especies de ciervos, búfalos) en semi-cautiverio o en recintos ambientados. Además, se encarga de la recepción de ejemplares provenientes del mascotismo y del tráfico ilegal de fauna, los cuales son recibidos en el Centro de Rescate, donde se les brinda atención veterinaria y son rehabilitados con la posibilidad de ser liberados o trasladados a otro establecimiento ([https://www.gba.gob.ar/desarrollo\\_agrario/ecas](https://www.gba.gob.ar/desarrollo_agrario/ecas); *com. pers.*).

Asimismo, cuenta con 230 ha compuestas por un mosaico de cordones y parches de bosque con pastizales abiertos, con un recorrido vehicular de tierra de casi 6 km, en donde se puede observar a algunos animales transitar libremente (Segura y Berkunsky, 2012; [https://www.gba.gob.ar/desarrollo\\_agrario/ecas](https://www.gba.gob.ar/desarrollo_agrario/ecas); *com. pers.*) (Fig. 2.2.2 A,B).

Los especímenes procedentes de este sitio fueron colectados por trabajadores de la ECAS e integrantes de otros grupos de investigación como el Laboratorio de Biología Reproductiva de Caviomorfos del Centro de Estudios Biomédicos Básicos Aplicados y Desarrollo de la Universidad de Maimónides y el Laboratorio de Histología y Embriología de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la UNLP, con quienes se realizaron convenios de trabajo.

### Ecorregión Espinal

#### **Sudoeste de la provincia de Buenos Aires (SOBA)**

Este sitio de muestreo incluye los alrededores de la ciudad de Bahía Blanca, ubicada en el partido homónimo, y el campo “La Bombilla” localizado a 35 km de esa ciudad, ubicado en el partido de Tornquist, casi en el límite con el partido de Bahía Blanca. Este último consiste en un campo ganadero, con siembra de pasturas para alimentación del ganado (Tabla 2.2.1, Fig. 2.2.1-2.2.2 C,D).

Los alrededores de la ciudad de Bahía Blanca se caracterizan por la presencia de campos agrícola-ganaderos con características similares a las encontradas en el campo “La Bombilla”.

#### **Reserva Natural Islote del Puerto**

Ubicada también en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, se trata de una isla localizada en el embudo interno del estuario de Bahía Blanca, con una superficie aproximada de 1725 ha, la cual ha sido incorporada en el 2011 al Sistema Provincial de Áreas Naturales Protegidas por el Decreto Provincial 469, siendo su principal objetivo la conservación de la colonia de cría de gaviota cangrejera (*Larus atlanticus*) más grande que se conoce hasta el momento (Petracci y Sotelo, 2013). En cuanto a la vegetación, predomina el pastizal. Los bordes de la isla están rodeados por marismas de espartina o verdín y jume. Un poco más arriba respecto de la línea de mareas, la vegetación cambia de fisonomía a estepa halófila con arbustales bajos de jumes (Petracci y Sotelo, 2013). Muchas de las vizcacheras se observaron en albardones (lomas o elevaciones del suelo) así como también en la base de arbustos como el palo azul (Tabla 2.2.1, Fig. 2.2.1-2.2.2 E,F).

#### **Estancia Palmira de Carpinchorí (ER):**

Se trata de un campo ubicado en la provincia de Entre Ríos, dedicado a la ganadería, con presencia de lotes ganaderos con sobrepastoreo y lotes de monte natural, en cuya vegetación se pudieron distinguir, además de cultivos destinados al forraje, diferentes especies de gramíneas, cactáceas y especies leñosas como algarrobo, espinillo, ñandubay y tala. Muchas de las vizcacheras se observaron en la base de los algarrobos y espinillos (Tabla 2.2.1, Fig. 2.2.1-2.2.2 G,H).

### Ecorregión Chaco Seco

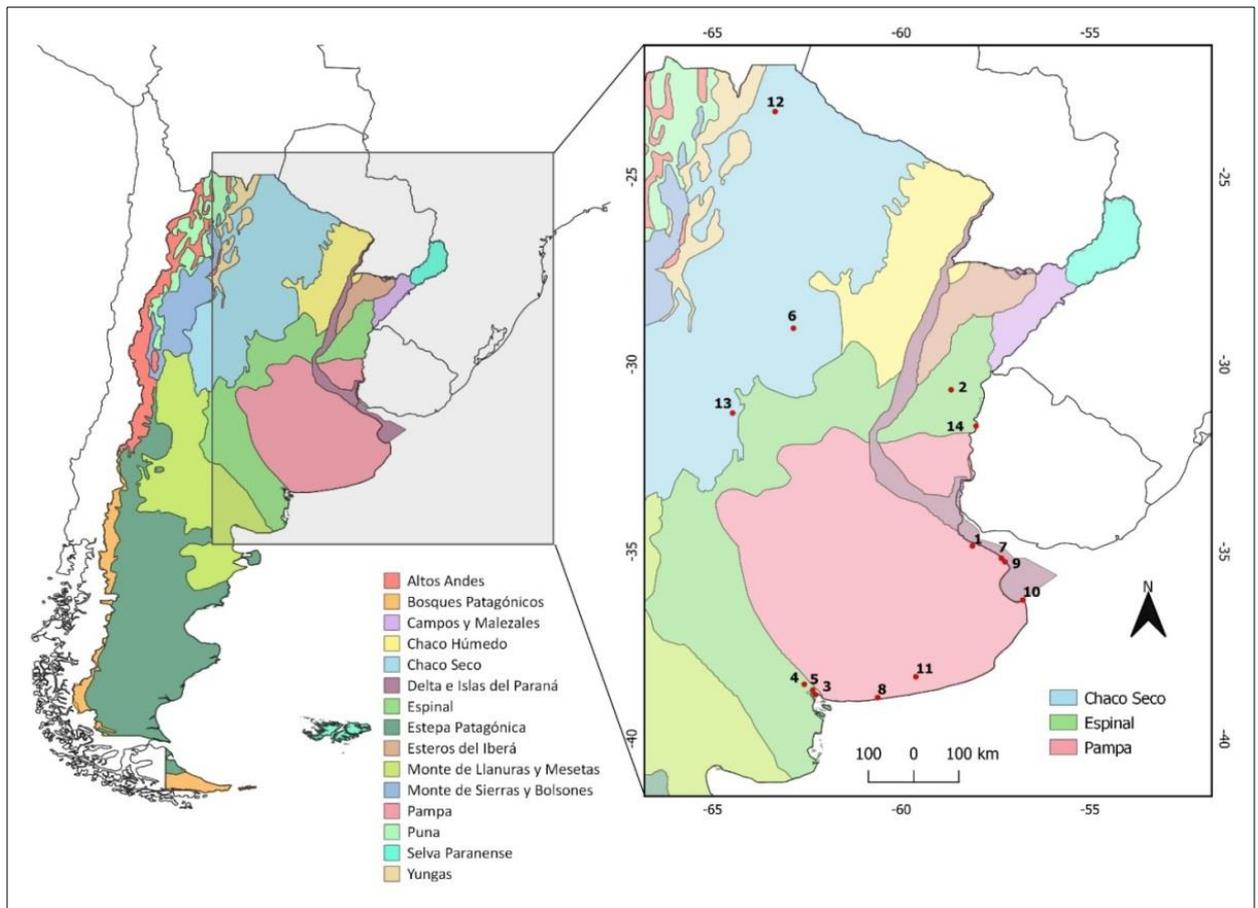
#### **Estancia Los Quebrachitos (SE):**

Se trata de un campo ganadero ubicado en la provincia de Santiago del Estero con manejo silvopastoril, es decir que, si bien algunos parches se utilizan para siembra de pasturas, en otros se mantiene la vegetación de monte, siendo dominante el quebracho blanco y el algarrobo, y en menor cantidad quebracho colorado, braquiaria, vinal y aramo. Muchas de las vizcacheras se encontraban en la base de los algarrobos (Tabla 2.2.1, Fig. 2.2.1-2.2.2 I,J).

Tabla 2.2.1. Sitios de procedencia de los especímenes de *Lagostomus maximus* estudiados

ID <sup>Φ</sup>	Sitio de procedencia	Coordenadas	Partido/ departamento	Provincia	Ecorregión	Año
Material procedente de muestreos						
1	ECAS*	34°50'58.32"S 58°6'52.72"O	Berazategui	Buenos Aires	Pampa	2017- 2018
2	Estancia Palmira de Carpinchorí	30°40'43.06"S 58°40'40.61"O	Federal	Entre Ríos	Espinal	2018
3	Islote del Puerto	38°49'15.80"S 62°16'13.40"O	Bahía Blanca	Buenos Aires	Espinal	2019
4	Campo La Bombilla	38°32'39.95"S 62°34'6.68"O	Tornquist	Buenos Aires	Espinal	2019
5	Bahía Blanca	38°42'4.38"S 62°20'37.85"O	Bahía Blanca	Buenos Aires	Espinal	2019
6	Estancia Los Quebrachitos	29°27'90"S 62°51'19.80"O	Aguirre	Santiago del Estero	Chaco Seco	2021
Material procedente de donaciones						
7	La Costa	35°10'35.43"S 57°20'47.65"O	Magdalena	Buenos Aires	Pampa	2012
5	Bahía Blanca	38°42'4.38"S 62°20'37.85"O	Bahía Blanca	Buenos Aires	Espinal	2015
8	Establecimiento La Merced	38°53'50.00"S 60°37'17.00"O	Tres Arroyos	Buenos Aires	Pampa	2017
Material procedente de decomisos						
9	Punta Indio	35°16'23.95"S 57°14'52.39"O	Punta Indio	Buenos Aires	Pampa	2018
10	Punta Rasa	36°17'44.30"S 56°46'32.96"O	La Costa	Buenos Aires	Pampa	2019
Material procedente del MACN <sup>‡</sup>						
11	San Cayetano	38°20'35.66"S 59°36'41.21"O	San Cayetano	Buenos Aires	Pampa	1936
12	Dragones	23°14'55.56"S 63°20'25.39"O	Gral. José de San Martín	Salta	Chaco Seco	1936
13	Bialet Massé	31°17'54.42"S 64°28'0.12"O	Punilla	Córdoba	Chaco Seco	1939
14	La Elisa	31°38'53.54"S 58° 0'55.45"O	Concordia	Entre Ríos	Espinal	1948- 1949
15 <sup>§</sup>	Sin datos	Sin datos	Sin datos	Sin datos	Sin datos	1925
16 <sup>§</sup>	Sin datos	Sin datos	Sin datos	Córdoba	Sin datos	1939

<sup>Φ</sup> Número que identifica el sitio en la Figura 2.2.1. \*ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres. ‡ MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. § Corresponden a dos ejemplares de *L. maximus* que pese a no conocerse el sitio de muestreo preciso, se analizaron las variables parasitológicas con las del hospedador (ver capítulo 4).



**Fig. 2.2.1.** Distribución de los sitios de procedencia de los especímenes de *L. maximus* estudiados en tres ecorregiones continentales de Argentina. Los números coinciden con los indicados en la Tabla 2.2.1.





**Fig. 2.2.2.** Imágenes de los cinco sitios de muestreo de especímenes de *L. maximus* en Argentina. **A-B.** ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres (ID 1 Tabla y Fig. 2.2.1). **C-D.** Campo La Bombilla (ID 4 Tabla y Fig. 2.2.1). **E-F.** Islote del Puerto (ID 3 Tabla y Fig. 2.2.1). **G-H.** Estancia Palmira de Carpinchorí (ID 2 Tabla y Fig. 2.2.1). **I-J.** Estancia Los Quebrachitos (ID 6 Tabla y Fig. 2.2.1).

## 2.3 TOMA Y PROCESAMIENTO DE MUESTRAS

### PERMISOS

Para la captura y transporte de los especímenes de *L. maximus* de los distintos sitios de procedencia se obtuvieron los permisos correspondientes de la Dirección de Flora y Fauna, perteneciente al Ministerio de Desarrollo Agrario (NO-2018-05436595-GDEBA-DFYFMAGP, DI-2019-648-GDEBA-DPFAAYRNMAGP, NO-2019-23928659- GDEBA- DFYFMAGP, DISPO-2021-944-GDEBA-DPFAAYRNMDAGP, DISPO-2022-114-GDEBA-DPFAAYRNMDAGP) y del Organismo Provincial para el Desarrollo Sostenible (OPDS) perteneciente a la Dirección de Áreas Naturales Protegidas (DI-2019-113-GDEBA-DANPOPDS), ambos de la provincia de Buenos Aires; de la Dirección de Minería, Medio Ambiente y Recursos Naturales, perteneciente al Ministerio de Producción, Turismo y Desarrollo Económico de la provincia de Entre Ríos (Autorización n°06/18); y de la Dirección General de Bosques y Fauna, perteneciente al Ministerio de Producción, Recursos Naturales, Forestación y Tierras de la provincia de Santiago del Estero (RESOL-2021-738-E-DESDE-DR#MPR).

### MUESTRAS ESTUDIADAS

En la Tabla 2.3.1 se resume el tipo y cantidad de muestras obtenidas de cada sitio de procedencia.

#### Método de muestreo y procesamiento de los hospedadores

(Fig. 2.3.1)

Para la obtención de los hospedadores se utilizaron métodos de captura viva y muerta. Los dispositivos utilizados consistieron en cepos y jaulas tipo Tomahawk, y arma de fuego, contándose con los permisos de uso correspondientes. Las jaulas y cepos fueron colocados en las bocas de las vizcacheras que mostraban signos de actividad (presencia de heces frescas, suelo removido, rastros de pisadas). Cuando se observó un gran número de bocas, la elección fue al azar o por la facilidad para colocar la jaula o cepto. Asimismo, tanto las jaulas como los cepos fueron colocados durante las primeras horas del atardecer y revisados aproximadamente cada 1-2 hs para corroborar la presencia de los animales.

Los animales fueron sacrificados bajo procedimientos de manejo animal incruento aprobado por pautas internacionales (Animal Care and Use Committee, 1998).<sup>1</sup>

En el campo, los especímenes obtenidos fueron pesados, sexados y se tomaron las medidas mastozoológicas estándar (longitud del cuerpo, cola, oreja y pata con y sin uña).

---

<sup>1</sup> La carne de los ejemplares obtenidos fue aprovechada por los lugareños de las áreas visitadas.

Además, se les extrajo sangre por punción cardíaca, con el fin de separar el suero para la búsqueda de anticuerpos contra *Toxoplasma gondii* y *Neospora caninum*. El suero, una vez extraído, se mantuvo en freezer (-20°C) hasta su procesamiento.

Para la recuperación de tejidos y órganos de los hospedadores, se colocó cada animal decúbito dorsal y se realizó un corte ventral desde el ano hasta la base de la cabeza de manera que pudieran quedar expuestas las cavidades torácica y abdominal.

De cada animal se extrajeron los siguientes tejidos y órganos:

- Tracto digestivo: desde el recto hasta el esófago se separaron estómago, intestino delgado, ciego, intestino grueso y glándulas anexas, los cuales se conservaron en alcohol 96% o fijaron en formol al 10% para posteriores estudios parasitológicos moleculares y/o morfológicos respectivamente. Previamente a la conservación o fijación, se separaron los últimos 20 cm del intestino delgado los cuales se refrigeraron (4°C) o se conservaron en alcohol 70% y se separaron las últimas fecas del recto para la búsqueda de ooquistes de *Cryptosporidium* spp.
- Pulmones: se conservaron en alcohol 96% para la búsqueda de helmintos.
- Corazón: se mantuvo refrigerado (4°C) para la búsqueda de helmintos. Posteriormente se procesó con el resto de la musculatura para la búsqueda de quistes tisulares de *Sarcocystis* spp.
- Musculatura: se separó diafragma, lengua, masetero y músculo apendicular, para la búsqueda de quistes tisulares de *Sarcocystis* spp. Las muestras fueron refrigeradas (4°C) o frizadas (-20°C) hasta su procesamiento.
- Cerebro: mediante la apertura dorsal de la caja craneana se extrajo el cerebro del cual se separaron los lóbulos izquierdo y derecho, colocándose uno de ellos en formol al 15% por tres días y luego en alcohol 70% para estudios histológicos, mientras que el otro lóbulo se guardó en freezer (-20°C) para posteriores estudios moleculares de protozoos (*Toxoplasma gondii* y *Neospora caninum*).

En todo momento se trabajó bajo adecuadas normas de bioseguridad.

Una vez colectadas todas las muestras, las mismas fueron procesadas, según los objetivos parasitológicos específicos, en los Laboratorios de Biodiversidad y Epidemiología Parasitaria en Animales Silvestres y el Hombre, de Biología Molecular y de Histología del Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) y en el Laboratorio de Inmunoparasitología de la Facultad de Ciencias Veterinarias (UNLP).

Los datos obtenidos en esta etapa (hospedador, procedencia, sexo, peso y medidas morfométricas) fueron volcados en una planilla de Excel confeccionada “ad-hoc”, que sirvió para posteriores análisis estadísticos detallados en el Capítulo 4.

### Procesamiento de los parásitos

(Fig. 2.3.1)

En el Laboratorio de Biodiversidad y Epidemiología Parasitaria en Animales Silvestres y el Hombre del CEPAVE se llevó a cabo la examinación de los pulmones, corazón, órganos del tracto digestivo e hígado, para la búsqueda de helmintos, tanto de los hospedadores muestreados como de aquellos provenientes del MACN, de donaciones o decomisos. El corazón se revisó macroscópicamente para lo cual se colocó en una cápsula de Petri, realizando en primer lugar una inspección general, luego con la ayuda de bisturí y pinzas se realizó un corte longitudinal siguiendo el haz de His y a partir de allí se accedió a cada cámara y los grandes vasos.

Los pulmones también se revisaron macroscópicamente haciendo una primera inspección general, luego de lo cual se dividió cada lóbulo realizando una segunda inspección general y finalmente con la ayuda de bisturí y pinzas se analizó siguiendo los vasos, de mayor a menor calibre, a lo largo del árbol respiratorio, realizándose también entre 1 y 3 cortes transversales dependiendo del tamaño de los pulmones.

La examinación de los órganos del tracto digestivo se realizó bajo lupa (Olympus SZ61-TR). Previo a la examinación se midió la longitud de cada órgano. El estómago se abrió a modo “mariposa”, se realizó un raspado de las paredes con pinza de punta fina para detectar parásitos localizados en la mucosa y se hicieron lavados, analizando el contenido. Además, cuando el contenido fue muy abundante se realizaron filtraciones en malla de 150  $\mu\text{m}$  con el fin de limpiar el contenido de impurezas que puedan hacer más difícil el hallazgo y la identificación de los helmintos que pudieran estar presentes. El intestino delgado se dividió en 10 porciones de igual longitud. Cada una de las porciones se cortó longitudinalmente raspando las paredes intestinales y analizando el contenido, al igual que el estómago. El ciego y colon ascendente se analizaron de la misma manera que el estómago. Del resto del intestino grueso, solo se guardaron heces en formol al 5%. Para el caso del hígado, el mismo se cortó en pequeños trozos de tejido que se analizaron cuidadosamente.

Los helmintos hallados se separaron, contabilizaron y se guardaron en frascos de vidrio de 10 ml o eppendorfs, separados por taxón y por su localización en el tracto digestivo, con alcohol 70% o 96% para posteriores estudios morfológicos y/o moleculares. Cada frasco o eppendorf se rotuló con el acrónimo del ejemplar analizado, el taxón parásito hallado y la localización dentro del hospedador.

Por otro lado, cada taxón parásito fue estudiado al microscopio óptico (Olympus BX 51® y Leica MZ6), algunos siendo también estudiados a nivel molecular, mediante la Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) o en microscopia electrónica de barrido, para establecer su diagnosis específica.

Para el estudio de los protozoos se aplicaron protocolos y técnicas específicas que incluyeron procesamiento de musculatura, análisis de raspado intestinal, PCR convencional, PCR Real Time e Inmunofluorescencia Indirecta (IFI), técnicas que se detallan en la metodología desarrollada en el

capítulo 3 que trata sobre la diversidad taxonómica. Estos análisis se realizaron en el Laboratorio de Inmunoparasitología, FCV, UNLP y parcialmente en el CEPAVE.

La longitud de cada órgano del tracto digestivo, así como la cantidad de parásitos de cada taxón hallado y su localización en el tracto digestivo se volcaron en una planilla Excel “ad-hoc” que sirvió como base informativa para el Capítulo 3 y para la realización de posteriores análisis estadísticos abordados en el Capítulo 4.

Los especímenes parásitos se depositaron en la Colección Helmintológica del Museo de La Plata (He-MLP), La Plata, Buenos Aires.

**Tabla 2.3.1.** Cantidad de material obtenido y revisado de especímenes de *L. maximus* de los distintos sitios de procedencia considerados

ID <sup>φ</sup>	Sitio de procedencia	Prov.	Año	Tracto digestivo completo	Últimos 20 cm de ID	Suero	Pulmones	Corazón	Músculo	Cerebro
Material obtenido de muestreos										
1	ECAS*	Buenos Aires	2017-2018	12	13	17	12	11	12	5
2	Estancia Palmira de Carpinchorí	Entre Ríos	2018	12	12	12	12	12	12	12
3	Islote del Puerto	Buenos Aires	2019	1	1	1	1	1	1	1
4	Campo La Bombilla	Buenos Aires	2019	10	10	10	10	10	10	10
5	Bahía Blanca	Buenos Aires	2019	1	-	-	1	1	.	-
6	Estancia Los Quebrachitos	Santiago del Estero	2021	13	13	7	13	13	13	13
Material proveniente de donaciones										
7	La Costa	Buenos Aires	2012	1	-	-	-	-	-	-
5	Bahía Blanca	Buenos Aires	2015	1	-	-	-	-	-	-
8	Establecimiento La Merced	Buenos Aires	2017	2	-	-	-	-	-	-
Material proveniente de decomisos										
9	Punta Indio	Buenos Aires	2018	1	-	-	1	-	1	-
10	Punta Rasa	Buenos Aires	2019	1	1	-	1	1	1	-
Material proveniente del MACN <sup>‡</sup>										
11	San Cayetano	Buenos Aires	1936	6	-	-	1	1	-	-
12	Dragones	Salta	1936	1	-	-	-	-	-	-
13	Bialet Massé	Córdoba	1939	3	-	-	-	-	-	-
14	La Elisa	Entre Ríos	1948-1949	5	-	-	2	2	-	-
15 <sup>§</sup>	Sin datos	Sin datos	1925	1	-	-	-	-	-	-
16 <sup>§</sup>	Sin datos	Córdoba	1939	1	-	-	1	1	-	-

φ Número que identifica el sitio en la Figura 2.2.1. † Musculatura incluye diafragma, masetero, lengua y musculatura apendicular. \*ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres. ‡ MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia. § Corresponden a dos ejemplares de *L. maximus* que, pese a no conocerse el sitio de muestreo preciso, se analizaron las variables parasitológicas con las del hospedador (ver capítulo 4).



Campo



A



Colección



**Fig. 2.3.1.** Procesamiento de los hospedadores y parásitos hallados (**A:** campo y colecciones. **B:** Laboratorio).

# DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE PARÁSITOS Y NUEVOS REGISTROS



## CAPITULO 3

## Capítulo 3

# DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE PARÁSITOS Y NUEVOS REGISTROS

### 3.1. INTRODUCCIÓN

Como se mencionó en el Capítulo 1, las entidades parásitas representan un componente significativo de los ecosistemas y de la diversidad global, pudiendo además aportar información relevante sobre los hospedadores con quienes interactúan, así como también del ambiente donde ocurre dicha interacción (Poulin y Morand, 2004; Dobson et al., 2008; Catalano et al., 2014). Por otro lado, los cambios ambientales que conducen a la perturbación del equilibrio en la naturaleza pueden provocar variaciones en las relaciones parásito-hospedador, y en consecuencia en la estructura y composición de los ensamblajes parasitarios. Por lo tanto, el conocimiento de la diversidad parasitaria resulta fundamental para aumentar los inventarios de especies, comprender procesos de relaciones intra e interespecíficas en el marco de los procesos naturales, y estudiar aspectos ecológicos, de conservación, epidemiología, etc. (Poulin y Leung, 2010; Robles et al., 2022).

Durante más de dos siglos, la Taxonomía se basó principalmente en el uso de caracteres morfológicos para distinguir especies y otras categorías taxonómicas, e inferir relaciones filogenéticas entre ellas (Noriega et al., 2015). Estas prácticas, si bien se encuentran en crisis, por el advenimiento de diversas tecnologías, la falta de financiamiento específico y de especialistas en diferentes grupos taxonómicos, se siguen reconociendo como indispensables, siendo la base de diversas disciplinas en el campo de la biología (e.g. medicina, farmacéutica, alimentos, etc.) (Catalano et al., 2014). Desde hace algunos años, esta disciplina se apoya en diferentes metodologías de análisis y fuentes de evidencia, además de las morfológicas, conduciendo de esta manera a una Taxonomía Integrativa (Noriega et al., 2015; Robles et al., 2022). Dentro de estas metodologías, las moleculares han permitido caracterizar especies, revelar especies crípticas y resolver relaciones de parentesco (Poulin y Morand, 2000; Poulin y Leung, 2010).

La mayoría de las especies parásitas registradas para *Lagostomus maximus* fueron originalmente descritas para otras especies de hospedadores (e.g. *Lagidium viscacia*, *L. peruanum* y *Dolichotis patagonum*) y en los trabajos no se indica un estudio morfológico detallado (Rossanigo et al., 1986; Martínez, 1988; Foster et al., 2002). Estos reportes de nuevos hospedadores y áreas son habituales, pero pueden incurrir en errores de identificación, y consecuentemente de los rangos de distribución, si no se realiza un estudio taxonómico adecuado. En este marco, los estudios taxonómicos de los parásitos de *L. maximus* se encuentran en una etapa temprana de análisis.

Hasta el momento, entre la fauna protozoos presentes en *L. maximus* se registran tres especies de *Eimeria* (Couch et al., 2001; Ferreyra et al., 2007), se menciona la presencia de quistes de Sarcocystidae (Cwirenbaum et al., 2021) y de un caso clínico fatal por *Trypanosoma cruzi* de transmisión oral, atribuido posiblemente a la ingesta de vizcacha o agutíes (Toso et al., 2011). También, se cuenta con registros de ocho especies de nematodes (Railliet y Henry, 1909; Schuurmans Stekhoven, 1951; Rossanigo et al., 1986; Sutton y Durette-Desset, 1987; Martínez, 1988; Sutton y Durette-Desset, 1995; Foster et al., 2002; Ferreyra et al., 2007) y dos de cestodes (Rossanigo et al., 1986; Foster et al., 2002) todas para Argentina.

#### Phylum Apicomplexa

Los roedores, tanto silvestres como sinantrópicos, pueden tener un importante rol en el mantenimiento y dispersión de algunos parásitos de importancia zoonótica (Dubey et al., 2016; Riquelme et al., 2021; Xu et al., 2021), lo que permite advertir la probabilidad de infección en *L. maximus* en diferentes hábitats.

Los protozoos del phylum Apicomplexa forman un grupo de parásitos intracelulares obligados con más de 6000 especies descritas, infectando a un amplio rango de especies animales, incluyendo a los humanos, con importancia sanitaria y económica en todo el mundo. El phylum incluye, entre otras especies a *Toxoplasma gondii*, *Neospora caninum*, *Sarcocystis* spp. (e.g. *S. cruzi*, *S. hirsuta*, *S. hominis*, *S. heydorni*, *S. suihominis*, *S. neurona*, *S. miescheriana*) y *Cryptosporidium* spp. (e.g. *C. hominis*, *C. parvum*, *C. meleagridis*, *C. ubiquitum*, *C. muris*, *C. andersoni*) las cuales pueden causar enfermedades de importancia médica y veterinaria (Dubey et al., 2016; Martínez-Ocampo, 2018; Rosenthal, 2021; Zhang et al., 2022).

*Toxoplasma gondii* es uno de los parásitos mejor estudiados por su importancia médica y veterinaria (Dubey, 2022). Este parásito presenta un ciclo de vida heteroxeno facultativo con félidos como hospedadores definitivos (HD), y un amplio rango de especies de mamíferos y aves como hospedadores intermediarios (HI) (e.g. primates, rumiantes, cerdos, equinos, carnívoros, roedores, marsupiales) (OPS, 2003; Palmezano-Díaz et al., 2015; Moré et al., 2018). El término facultativo refiere a que la transmisión puede ocurrir entre HI, sin un HD, y que los félidos también pueden actuar como HI (Moré et al., 2018). En los HD los parásitos se reproducen por multiplicación asexual y sexual en las células intestinales, generando ooquistes inmaduros que son excretados con las heces (Moré et al., 2018; Djurković-Djaković et al., 2019; Dubey, 2022). En los HI, los parásitos se reproducen asexualmente y tiene lugar un ciclo extraintestinal con la formación de quistes tisulares en diferentes órganos y tejidos, siendo el cerebro, hígado, pulmones, músculo esquelético y los ojos, los sitios principales de localización (Moré et al., 2018; Djurković-Djaković et al., 2019; Dubey, 2022). Dentro de

las principales fuentes de infección se encuentra la transmisión horizontal por el consumo de carne cruda o mal cocida conteniendo quistes tisulares (bradizoítos) o la ingestión de alimentos, suelo o agua contaminada con heces de félicos que presentan ooquistes maduros, y la transmisión vertical de la madre al feto a través de la placenta (taquizoítos) (Moré et al., 2018; Bier et al., 2019; Dubey, 2022). Este protozoo presenta diferentes cepas relacionadas a la virulencia o adaptación a diferentes hospedadores y áreas geográficas (Moré et al., 2018). La infección con este parásito puede causar abortos, muerte embrionaria temprana, muerte fetal o nacimiento de individuos que pueden desarrollar una enfermedad clínica en humanos y otros animales, pudiendo ocasionar pérdida de la visión o ceguera total en humanos y ser fatal en marsupiales australianos y monos del Nuevo Mundo (Moré et al., 2018; Dubey, 2022).

*Neospora caninum* es morfológica y biológicamente similar a *T. gondii*, presentando también un ciclo de vida doméstico y silvestre (Kierbić et al., 2019; Zanet et al., 2023). Los principales hospedadores involucrados en el ciclo doméstico son los perros como HD y las vacas como HI (Zanet et al., 2023). Dentro del ciclo silvestre, algunos carnívoros han sido reconocidos como HD, como coyotes (*Canis latrans*), dingoes (*Canis lupus dingo*) y los lobos (*Canis lupus*) (Zanet et al., 2023). Asimismo, este protozoo ha sido detectado en un amplio rango de herbívoros, carnívoros, roedores y aves, los cuales podrían actuar como HI (Kierbić et al., 2019; Zanet et al., 2023). El ganado (HI) se infecta por el consumo de alimentos o agua contaminados con ooquistes de *N. caninum* excretados con las heces de cánidos (HD); sin embargo, se considera que la transmisión vertical es una vía de infección altamente efectiva y la ruta principal para el mantenimiento de *N. caninum* en bovinos (Kierbić et al., 2019; Zanet et al., 2023). Al igual que en *T. gondii*, en el HD el parásito se encuentra en el epitelio intestinal donde se produce la reproducción asexual y sexual, mientras que en los HI el parásito se encuentra formando quistes tisulares en diversos órganos y tejidos (e.g. tejido nervioso, muscular, hepático) donde se produce la reproducción asexual (Kierbić et al., 2019; Zanet et al., 2023). La infección por *N. caninum* produce signos clínicos neuromusculares en perros y es la principal causa de abortos en vacas de todo el mundo, lo que genera graves pérdidas económicas (Zanet et al., 2023). Además, puede ocasionar alta mortalidad de terneros recién nacidos, disminución de la tasa de crecimiento, estrechamiento o asimetría de la médula espinal, reducción en la producción de leche, etc. (Kierbić et al., 2019; Zanet et al., 2023).

*Sarcocystis* spp. son protozoos muy relacionados a otros Apicomplexa tales como *Besnoitia* spp., *N. caninum* y *T. gondii* (Dubey et al., 2016). La mayoría de las especies tienen un ciclo predador-presa produciendo sarcoquistes en los músculos de los HI o presas y ooquistes/esporoquistes en la mucosa intestinal de los HD carnívoros u omnívoros (Dubey et al., 2016). Se han reportado alrededor de 200 especies de este género infectando mamíferos, aves y reptiles de todo el mundo (Dubey et al., 2016).

Los humanos pueden ser hospedadores de algunas especies, tanto como HD (*S. hominis* y *S. heydorni* en músculos de vacas y *S. sui hominis* en músculos de cerdos) o como HI (*S. nesbitti* con serpientes como HD) (Fayer et al., 2015; Dubey et al., 2016; Rosenthal, 2021). La exposición a otros animales domésticos (e.g. aves, cabras, ovejas) podría exponer al ser humano a otras especies de *Sarcocystis* aún no descubiertas (Rosenthal, 2021). Algunas especies de *Sarcocystis* son clínicamente importantes para humanos, animales domésticos y silvestres por los efectos patogénicos que producen tales como aborto, pérdida de peso, encefalitis y miositis (Kirillova et al., 2018).

*Cryptosporidium* spp. son protozoos mundialmente distribuidos que pueden afectar a una amplia variedad de animales incluido el hombre y que se transmiten principalmente a través de la ingestión de alimentos o agua contaminados con materia fecal de individuos infectados o por el contacto directo con heces infectadas (OPS, 2003; Zhang et al., 2022). En el ciclo de vida de *Cryptosporidium* spp., los ooquistes ingeridos por los hospedadores, invaden las células del epitelio intestinal donde se replican, produciendo nuevos ooquistes que son liberados con las heces (OPS, 2003; Zhang et al., 2022). La criptosporidiosis es una enfermedad parasitaria global que generalmente se presenta como diarrea autolimitada, dolor abdominal, náuseas, vómitos y pérdida de peso, pudiendo ser mortal en personas inmunodeprimidas (Zhang et al., 2022).

En este sentido, es importante considerar la participación que tienen los roedores en los diferentes ciclos de infección de estos protozoos, ya que representan presas de gatos domésticos y félidos silvestres, además de otros predadores (Torres et al., 2016; Zanet et al., 2023). Además, especies de *Cryptosporidium* son comunes en roedores incluyendo las especies que causan brotes en humanos como *C. parvum* y *C. hominis* (Zhang et al., 2022), constituyéndose además como hospedadores potenciales transmitiendo el parásito a animales de vida silvestre y el ganado (Zhang et al., 2022).

Por otra parte, existen numerosos métodos para la detección de la infección de estos protozoos, entre los cuales se encuentran cortes histológicos de diferentes órganos y tejidos para la observación de quistes tisulares, detección de ooquistes en heces, análisis serológicos para la detección de anticuerpos (e.g. IFI, ELISA), moleculares (reacción en cadena de la polimerasa-PCR y genotipificación), entre otros (Gjerde, 2013; Moré et al., 2013; Dubey et al., 2016; Moré et al., 2018; Gazzonis et al., 2019; Huang et al., 2019; Kierbić et al., 2019; Rubiola et al., 2020; Rosenthal, 2021; Dubey, 2022).

### Helmintos

Los helmintos no constituyen un grupo monofilético, dado que incluyen representantes de diferentes grupos no relacionados genealógicamente: Nematoda, Platyhelminthes (Cestoda, Trematoda) y Acantocephala (Poulin y Morand, 2004). En este trabajo de tesis, se hace especial

referencia a Nematoda y Cestoda. Ambos grupos presentan una gran diversidad en términos de números de especies, ciclos de vida con uno o más hospedadores, modos de infección y características de historia de vida (Georgiev et al., 2006; Morand et al., 2006b). Algunos helmintos presentan implicancias médico-veterinarias (e.g. *Angiostrongylus cantonensis*, *Trichinella spiralis*, *Toxocara canis*, *Ascaris lumbricoides*, *Trichuris trichiura*, *Necator americanus*, *Enterobius vermicularis*, *Fasciola hepatica*, *Taenia solium*, *Rodentolepis nana*, *Echinococcus granulosus*) pudiendo generar riesgos sanitarios y pérdidas económicas (Karesh et al., 2012; Apt, 2014; Vidal-Anzardo et al., 2020; Lima et al., 2021; Sánchez et al., 2022). El impacto de las parasitosis por helmintos se vincula con anemia, deterioro del estado nutricional, físico y cognitivo, debido a que afectan la mucosa intestinal, sus funciones de absorción y digestión, sangrado crónico intestinal, pérdida de peso, incremento de la malabsorción de nutrientes, diarrea y disentería. Asimismo, otras especies pueden provocar trastornos neurológicos por larvas migrantes hacia los tejidos, incluido el cerebro, la médula espinal y las vías del líquido cefalorraquídeo, en donde forman quistes (Apt, 2014; Vidal-Anzardo et al., 2020; Lima et al., 2021). Los roedores se presentan también como HD y HI de numerosas especies de helmintos, entre estas, algunas de importancia epidemiológica (e.g. *Angiostrongylus cantonensis*, *Rodentolepis nana*, *Hymenolepis diminuta*, *Calodium hepaticum*, *Echinococcus multilocularis*, *Hidatigera taeniformis*, *Toxocara* spp.) (Stojcevic et al., 2004; Easterbrook et al., 2007; Reperant et al., 2009; Hancke et al., 2011; Lima et al., 2021).

Los helmintos pueden ser estudiados con diferentes técnicas y metodologías, entre las más habituales se encuentran las involucradas en estudios morfológicos y moleculares (PCR) (e.g. Callejón et al., 2016; Robles et al., 2018; Eberhardt et al., 2019; Serrano et al., 2021).

Entre los helmintos, Nematoda es el phylum más rico en especies luego de los Arthropoda (Morand et al., 2006b). Dentro de las características diagnósticas que permiten identificar a los diferentes grupos y especies de nematodos se encuentra la forma, presencia y disposición de estructuras cuticulares (e.g. inflaciones en *Trichuris*, mamelones en Syphaciinae, synlophe de los Trichostrongylina), morfología del extremo caudal en los machos y distribución de las papilas caudales (e.g. bursa caudal con papilas en los extremos de rayos bursales en Strongylida, disposición de las papilas cloacales en Oxyuroidea), arreglo del oviector en las hembras (e.g. monodelfas como *Viannella*, con vulva evertida como *Wellcomia* sp.), entre otros (Anderson et al., 2009; Gibbons, 2010; Beveridge et al., 2014).

La clase Cestoda, con al menos 833 géneros reconocidos y 4810 especies, constituye el segundo grupo más diverso de platelmintos en el cual se reconocen actualmente 19 órdenes (Caira y Littlewood, 2013; Caira et al., 2017). Dentro de estos, el orden Cyclophyllidea es el más diverso, cuyos principales caracteres diagnósticos están ligados al escólex (e.g. presencia, ausencia, estructura y retractibilidad

del rostelo; presencia, ausencia, forma y organización de los ganchos, presencia de microtricos en forma de espina sobre el tegumento del escólex); los órganos genitales (presencia de 1 o 2 conjuntos de órganos reproductivos por proglótide); número y disposición de los testículos; presencia de vesícula seminal interna y/o externa; forma y posición del ovario; posición relativa de los ductos genitales a los canales osmorreguladores; alternancia de los poros genitales a lo largo de la longitud del estróbilo; presencia de estructuras accesorias a los órganos copuladores (e.g. glándulas, esfínteres o espinas); y desarrollo de las proglótides grávidas (e.g. forma y desarrollo del útero, presencia de órganos parauterinos, forma y peculiaridades de los huevos) (Mariaux et al., 2017).

### OBJETIVOS ESPECIFICOS

- ◆ Contribuir al conocimiento de la fauna de parásitos de vizcachas, *Lagostomus maximus*, de Argentina mediante la revisión taxonómica y descripción de nuevas especies por medio de estudios morfológicos y moleculares.
- ◆ Detectar especies parásitas de posible riesgo zoonótico.

## 3.2. METODOLOGÍA

### 3.2.1. PHYLUM APICOMPLEXA

#### ***Toxoplasma gondii* (Nicolle y Manceaux, 1908) y *Neospora caninum* Dubey et al.**

**1988**

**Diagnóstico serológico:** los sueros fueron analizados por la técnica de inmunofluorescencia indirecta (IFI) para la detección de anticuerpos contra *T. gondii* y *N. caninum*.

Para *T. gondii* se utilizaron como antígenos taquizoítos de la cepa de referencia RH (Sabin, 1941), obtenidos de cultivos celulares. Como conjugado, se utilizó un suero anti IgG de ratón unido a fluorocromo (IgG, whole molecule-FITC-conjugate; Sigma-Aldrich, St. Louis, USA). Los sueros fueron analizados en cuatro diluciones (con PBS) diferentes: 1/25, 1/50, 1/100 y 1/200, siguiendo la técnica descrita por Moré et al. (2012). Asimismo, los sueros que dieron positivo a las mayores diluciones se sometieron a cuatro diluciones más para evaluar el grado de titulación: 1/400, 1/800, 1/1600 y 1/3200. Además, se utilizó un control positivo y uno negativo. Las muestras fueron observadas con microscopio de epifluorescencia.

Para *N. caninum* se utilizaron como antígenos taquizoítos de la cepa NC-1 (Dubey y Beattie, 1988), obtenidos de cultivos celulares. Como conjugado se utilizó un suero anti IgG de ratón unido a un fluorocromo (IgG, whole molecule-FITC-conjugate; Sigma-Aldrich, St. Louis, USA). Los sueros fueron analizados en cuatro diluciones (con PBS) diferentes: 1/25, 1/50, 1/100 y 1/200, siguiendo la técnica descrita por Moré et al. (2012). Las muestras fueron observadas con microscopio de epifluorescencia.

Las muestras que resultaron positivas en el diagnóstico serológico se estudiaron mediante análisis histopatológico y molecular a partir de las muestras de cerebro:

**Diagnóstico histopatológico (sólo para *T. gondii*):** se realizaron cortes longitudinales de los lóbulos cerebrales o parte de ellos disponibles (conservados en formol-alcohol) de 5 µm de espesor, los cuales se colorearon con hematoxilina-eosina y luego se montaron en portaobjeto con Bálsamo de Canadá, para su posterior observación al microscopio óptico en búsqueda de quistes tisulares.

**Diagnóstico molecular (sólo para *T. gondii*):** se realizó la extracción de ADN de los lóbulos cerebrales o parte de ellos disponibles (conservados en frío). El ADN fue extraído utilizando un kit comercial (PuriPrep-T Kit, Inbio HighWay, Argentina) de acuerdo a los protocolos del fabricante. Con el ADN extraído se realizó una reacción en cadena de polimerasa en tiempo real (PCR real time). Los primers y sonda indicados en Opsteegh et al. (2010) y las condiciones de la PCR se detallan en la Tabla A3a1 (Anexo capítulo 3). Además, cada rutina de amplificación, fue conducida con un control positivo

(ADN de *T. gondii* cepa HR), un control negativo (control del proceso de extracción de ADN) y un control negativo de la técnica de PCR (NTC, agua ultrapura).

### ***Sarcocystis* spp.**

**Diagnóstico morfológico:** el corazón junto con el resto de la musculatura colectada (lengua, diafragma, masetero y musculatura apendicular) de *L. maximus* fueron analizados de acuerdo a la metodología descrita por Moré et al. (2011). De la muestra obtenida, 5 a 10 g de pool de músculo se trituraron en un homogeneizador de tejidos con la adición de 50 ml de solución buffer fosfato salino (PBS – pH 7,2) que luego se filtraron con colador y gasa, colectándose el filtrado en un tubo falcon de 50 ml y luego se centrifugó a 600xg por 5 min. Del homogenato resultante, alícuotas de aproximadamente 3 ml se colocaron en una placa de Petri, se diluyeron con PBS y se observaron en microscopio invertido con un aumento de 40x (Nikon, TMZ). De cada homogenato se separó una alícuota en microtubos de 1,5 ml, libres de ADNasa, los cuales se preservaron a -20°C para estudios moleculares.

**Diagnóstico molecular:** el ADN fue extraído desde los homogenatos de músculo (sólo para muestras positivas al microscopio óptico) y de quistes individuales usando un kit comercial (PuriPrep T-kit, Inbio Highway, Argentina) de acuerdo a los protocolos del fabricante. El paso de lisis fue llevado adelante durante toda la noche a 55°C. Cada rutina de extracción fue llevada adelante con un proceso de control (una muestra usando solo las soluciones del kit). Las muestras de ADN fueron procesadas por PCR para tres fragmentos moleculares: *18S ARNr*, *cox1* (quistes y homogenatos de músculo) e *ITS1* (sólo homogenatos). Todas las amplificaciones fueron hechas en un termociclador (T18, Ivema, Argentina), usando una *TaqADN* polimerasa recombinante (Invitrogen™, Brasil), y cada rutina de PCR incluyó un control negativo (control del proceso de extracción), un control negativo de la técnica de PCR (NTC, agua ultrapura) y un control positivo (ADN de *S. falcatula*; Origlia et al., 2022). En la Tabla A3a1 (Anexo capítulo 3) se detallan los primers y condiciones utilizadas en las PCRs para cada fragmento genético *18S ARNr*, *cox1* e *ITS1* los cuales siguieron a Moré et al. (2013), Gjerde (2013) y Gjerde (2014), respectivamente. Cinco µl de cada producto de PCR fueron examinados en geles de agarosa con SYBRsafe y observados en un transiluminador de luz azul (Invitrogen, USA). En los casos donde las PCRs fueron negativas, se realizaron nuevas PCRs con diluciones de ADN 1/10 (por la potencial presencia de inhibidores). Amplicones de la PCR para los fragmentos *18S ARNr*, *cox1* e *ITS1* fueron purificados usando un kit comercial (Wizard SV clean-up system, Promega) de acuerdo a los protocolos del fabricante. Los productos de PCR fueron secuenciados (Macrogen Inc., Korea del Sur).

**Análisis filogenéticos:** las secuencias obtenidas fueron alineadas y analizadas usando el software Geneious (versión R9) (<https://www.geneious.com>). Las secuencias consenso fueron comparadas con

otras reportadas en GenBank mediante el análisis de nucleótidos BLAST (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Las secuencias consenso de *18S ARNr* y *coxI* fueron alineadas con otras secuencias de *Sarcocystis* spp. que utilizan a pequeños mamíferos, aves y rumiantes como HI y los árboles de distancias genéticas fueron construidos usando el método Neighbor-Joining basado en el modelo de distancias genéticas Tamura-Nei. Las especies utilizadas tomadas del GenBank para la construcción de los respectivos árboles se detallan en la Tabla A3a1 (Anexo capítulo 3).

### ***Cryptosporidium* spp.**

**Diagnóstico morfológico:** el raspado de la mucosa de los últimos 20 cm de intestino delgado (RI) y las muestras de materia fecal (MF) de *L. maximus* fueron procesadas para la detección de ooquistes de *Cryptosporidium* spp. Para ello las muestras del RI y MF se procesaron mediante el método de concentración por sedimentación Ritchie modificado con solución formol-sal (NaCl) (Fayer y Ungar, 1986; Vignau et al., 2005) seguido de la tinción de Ziehl-Neelsen modificado de acuerdo al protocolo descrito por Henricksen y Pohlenz (1981), utilizando un kit comercial (Ziehl-Neelsen equipo. Laboratorios Britania S.A., Argentina).

Dado que muchas de las muestras eran aptas para la extracción de ADN, la técnica de Ritchie modificada se realizó sin el agregado de formol ni de acetato de etilo. El procedimiento consistió en colocar el RI o MF (aproximadamente 3 gr) en un mortero con solución de NaCl y se homogeneizó. El homogenato posteriormente se filtró con colador en tubo de centrifuga, luego de lo cual se centrifugó a 2500 rpm durante 5 min. Se descartó el sobrenadante y se homogeneizó el fondo para luego tomar 20 µl con la ayuda de micropipeta y tips. Los 20 µl se esparcieron sobre un portaobjeto el cual se dejó secar.

Una vez secos los preparados se procedió a realizar la técnica de Ziehl-Neelsen modificada que consistió en:

- Fijar cada muestra con alcohol metílico durante 1 minuto y dejar secar al aire.
- Cubrir con el colorante primario (fucsina fenicada) durante 5 minutos.
- Enjuagar con agua por arrastre inclinando cada portaobjeto.
- Colocar el decolorante por arrastre inclinando el portaobjeto.
- Enjuagar con agua por arrastre inclinando el portaobjeto.
- Cubrir con el colorante de contraste (azul de metileno) durante 1 minuto.
- Enjuagar con agua por arrastre inclinando el portaobjeto.
- Dejar secar a temperatura ambiente.

Los preparados una vez secos, fueron observados al microscopio óptico a 1000X con una gota de aceite de inmersión. En los casos positivos, los ooquistes de *Cryptosporidium* spp. toman un color fucsia intenso y el resto del preparado se ve de color azul.

### 3.2.2. HELMINTOS

Los helmintos colectados de los especímenes de *L. maximus* procedentes de los sitios de muestreo, del MACN, de donaciones y de decomisos mostrados en la Tabla 2.2.1 (ver Capítulo 2) se estudiaron mediante diferentes técnicas:

#### **Estudio morfológico**

Preparados temporarios para nematodes: los especímenes se montaron en Lactofecnol de Amán o alcohol glicerinado para la diafanización. Además, para algunos especímenes se hicieron cortes transversales a diferentes niveles del cuerpo para la observación de estructuras y del synlophe en el caso de los Trichostrongylina.

Preparados permanentes para cestodes: los especímenes de mayor tamaño fueron comprimidos entre porta y cubreobjetos. Todos los Cestodes (grandes y pequeños) se tiñeron con Carmín Clorhídrico o Acético, dependiendo la exposición a los mismos del tamaño y espesor del parásito. Posteriormente, se deshidrataron en una serie creciente de alcoholes (70°, 80°, 90°, 96° y 100°) por pasajes de 15 min en cada uno de ellos y se transfirieron a eugenol para la diafanización, luego de lo cual se montaron entre porta y cubreobjetos en Bálsamo de Canadá natural o sintético y fueron secados en estufa a 40°C.

Cortes histológicos seriados: se realizaron cortes histológicos longitudinales seriados de proglótides maduras, de 5 µm de espesor, coloreados con hematoxilina-eosina y montados entre porta y cubreobjetos con Bálsamo de Canadá.

Observación al microscopio óptico (MO): tanto los preparados permanentes y los temporarios, como así también los cortes histológicos fueron observados en microscopio óptico (Olympus BX51® y Leica MZ6), donde se realizaron dibujos con cámara clara y, mediante la utilización de las escalas correspondientes a los distintos objetivos utilizados, se tomaron medidas de los caracteres diagnósticos, expresadas en micrómetros (µm). Asimismo, se tomaron fotografías a partir de cámara y computadora enlazadas al MO Olympus BX51® utilizando el Software de procesamiento de imágenes CellSens V1.11.

Observación al microscopio electrónico de barrido (MEB): algunos nematodes fueron limpiados mediante lavados sucesivos a través de su colocación en un ultrasonicador (ultrasonic cleaner de 42.000 Hz). Posteriormente se deshidrataron pasando por una serie creciente de alcoholes: 75°, 80°,

85°, 90°, 96° durante 15' y 100° durante 30', y fueron secados por el método de punto crítico, procedimientos para los cuales los especímenes fueron colocados en cápsulas de acero similar a Jeol JNMT 100 (diseñadas con modificaciones por Sarmiento-Robles, obs. pers.). Luego de esto, los nematodos se montaron en tacos de bronce (colocados sobre una cinta con adhesivo) para el proceso de metalización (baño de oro-paladio), que permitió, finalmente, la observación al MEB (Jeol® JSV 6063 LV, Tokyo, Japan) del Museo de La Plata con la consiguiente captura fotográfica. Esto pudo aplicarse únicamente para los nematodos del género *Wellcomia* (Oxyuridae).

***Estudio taxonómico:*** las medidas de los helmintos fueron registradas en  $\mu\text{m}$  (excepto cuando se indique otra medida), incluyendo la barra de escala en figuras y fotografías, y son expresadas como la media y el desvío estándar, seguido del rango entre paréntesis. En el caso de descripciones de nuevas especies las medidas son dadas como sigue: medidas del holotipo/alotipo, media, desvío estándar y rango de los paratipos.

Para cada descripción o redesccripción se proveen figuras, tablas de comparaciones con otras especies y un resumen taxonómico con hospedador, distribución geográfica, sitio de infección, parámetros ecológicos (P: prevalencia, IM: Intensidad media y AM: abundancia media, según Bush et al., 1997) y datos de material depositado en la colección helmintológica del Museo de La Plata y registros nomenclaturales en ZooBank (si corresponden). Asimismo, se brindan comentarios y aportes.

La identificación y determinación de los diferentes taxones de helmintos se realizó siguiendo las claves de Travassos (1937a), Anderson et al. (2009), Gibbons (2010) y Beveridge et al. (2014) para Nematoda, Khalil et al. (1994) para Cestoda, trabajos taxonómicos específicos y consultas con especialistas.

En el caso de que se hallaran especies nuevas el acto nomenclatural fue registrado en ZooBank, el sistema de registro online para la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (<https://zoobank.org/>).

Especímenes tipos y vouchers fueron depositados en la Colección Helmintológica del Museo de La Plata (MLP-He).

### ***Estudio molecular***

Los especímenes helmintos previamente identificados y conservados en alcohol 96°, se analizaron mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y secuenciación. El ADN de los especímenes individuales fue extraído y purificado usando un kit comercial de extracción (Wizard® Genomic DNA Purification Kit, Promega, Madison, WI, USA), según el protocolo del fabricante para tejidos. La PCR se realizó en termociclador (Eppendorf y Labne) usando protocolos recomendados para el uso de Master Mix. La calidad de los productos de PCR se evaluó mediante electroforesis en geles de agarosa al 0,8% y tinción con bromuro de etidio, los cuales se examinaron mediante

transiluminación UV. Todos los productos de PCR se purificaron y secuenciaron en ambas direcciones con cebadores amplificadores (Macrogen, Corea).

### **Análisis filogenéticos**

Los estudios moleculares se realizaron en nematodos Trichostrongylina, Oxyuridae y Trichuridae. En la Tabla A3a2 (Anexo capítulo 3) se detallan los primers y condiciones utilizadas para las PCRs indicadas en Folmer et al. (1994), Nagano et al. (1999), Chilton et al. (2003), Floyd et al. (2005), Qvarnstrom et al. (2010), Robles et al (2014) y Callejón et al. (2016).

Para obtener secuencias alineadas, se utilizó el método MUSCLE (Edgar, 2004) mediante el programa MEGA versión 5.2 (Tamura et al., 2011). Para evaluar la similitud entre diferentes especies obtenidas desde el GenBank, se analizó el número de diferencias entre bases utilizando el programa MEGA 5 versión 5.2 (Tamura et al., 2011). Los árboles filogenéticos se generaron utilizando dos métodos: Máxima Verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI), utilizando el paquete PhyML (Guindon y Gascuel, 2003), el programa MEGA 5.0 (Tamura et al., 2011) y MrBayes versión 3.1.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003), respectivamente. En la Tabla A3a2 (Anexo capítulo 3) se detallan, en el caso que corresponda, diferentes datos de las especies utilizadas para los análisis filogenéticos y sus correspondientes números de acceso de GenBank.

### 3.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A continuación, se listan las especies de parásitos de *L. maximus* halladas en el marco de este trabajo de investigación.

#### PHYLUM APICOMPLEXA

Orden Eucoccidiorida Léger y Duboscq, 1910

Familia Sarcocystidae Poche, 1913

***Toxoplasma gondii* (Nicolle y Manceaux, 1908)**

***Sarcocystis* spp.**

Familia Cryptosporiidae Léger, 1911

**Forma quística compatible con *Cryptosporidium* sp.**

#### PHYLUM NEMATODA

Orden Strongylida (Railliet y Henry, 1913)

Suborden Trichostrongylina Durette-Desset y Chabaud, 1993

Superfamilia Molineoidea (Skrjabin y Schulz, 1937) Durette-Desset y Chabaud, 1993

Familia Molineidae Durette-Desset y Chabaud, 1977

Subfamilia Molineinae Skrjabin y Schulz, 1937

***Lagostonema ecasiense* Sutton y Durette-Desset, 1987**

Superfamilia Heligmosomoidea Durette-Desset y Chabaud, 1993

Familia Viannaiidae Durette-Desset y Chabaud, 1981

Subfamilia Viannaiinae Neveau-Lemaire, 1944

***Viannella* cf. *viscaciae* Goodey, 1925**

Superfamilia Trichostrongyloidea Chabaud, 1965

Familia Trichostrongylidae Leiper, 1912

Subfamilia Trichostrongylinae Leiper, 1912

***Graphidioides* sp.1**

***Graphidioides* sp.2**

***Graphidioides* sp.3**

Orden Oxyurida Chabaud, 1974

Superfamilia Oxyuroidea Cobbold, 1864

Familia Oxyuridae Cobbold, 1864

Subfamilia Syphaciinae Railliet, 1916

***Wellcomia hugoti* Canova y Robles, 2021**

Familia Heteroxynematidae Skrjabin y Schikhobalova, 1948

Subfamilia Heteroxynematinae (Skrjabin y Shikhobalova, 1948)

***Heteroxynema (Cavioxyura) n. sp.***

Orden Enoplida Chitwood, 1933

Superfamilia Trichinelloidea Ronian, 1965

Familia Trichuridae (Ransom, 1911) Railliet, 1915

Subfamilia Trichurinae Ransom, 1911

***Trichuris sp.***

#### **PHYLUM PLATYHELMINTHES-CLASE EUCESTODA**

Order Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900

***Cyclophyllidea gen. sp.***

Familia Anoplocephalidae Cholodkowsky, 1902

***Monoecocestus sp.***

**Otros Cestodes**

### 3.3.1. PHYLUM APICOMPLEXA

Orden Eucoccidiorida Léger y Duboscq, 1910

Familia Sarcocystidae Poche, 1913

#### *Toxoplasma gondii* (Nicolle y Manceaux, 1908)

Fig. 3.3.1.

**Diagnóstico serológico:** se hallaron anticuerpos contra *T. gondii* en ocho de las 47 muestras analizadas (P=17%), procedentes de la ECAS (n=6, P=12,8%), Entre Ríos (n=1, P=2,1%) y Santiago del Estero (n=1, P=2,1%). Todas las muestras resultaron positivas por IFI con titulaciones altas de anticuerpos (1/1600, 1/3200).

De las muestras positivas por diagnóstico serológico, se realizó diagnóstico histopatológico y molecular de cuatro muestras de cerebros (2 de la ECAS, 1 de Entre Ríos y 1 de Santiago del Estero).

**Diagnóstico histopatológico:** se observaron quistes cerebrales en dos de las cuatro muestras disponibles, correspondientes a ECAS y Entre Ríos (Fig. 3.3.1).

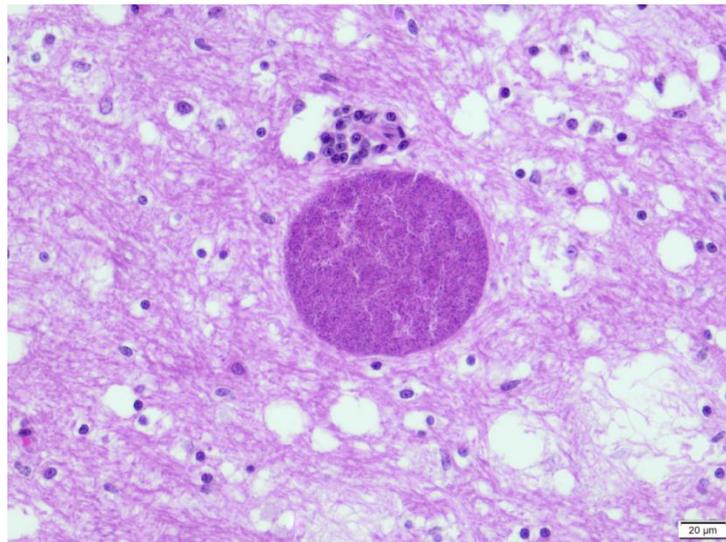


Fig. 3.3.1. Fotografía al MO de quiste de *T. gondii* en cerebro de *L. maximus*.

**Diagnóstico molecular:** de las muestras de cerebro de las que se extrajo ADN, solo tres dieron positivas a la PCR, de las cuales las muestras correspondientes a Entre Ríos y a Santiago del Estero, mostraron elevadas cantidades de ADN que permiten la futura genotipificación.

#### Comentarios

Aquí se reporta por primera vez *T. gondii* en *L. maximus* mediante el análisis serológico, histopatológico y molecular.

En este sentido, se detectaron anticuerpos contra *T. gondii* por IFI en el 17% de las muestras, demostrando contacto de estos roedores con el patógeno. Además, se registraron 3 casos positivos de *T. gondii* (6,4%) en muestras de cerebro, siendo la muestra de Entre Ríos positiva para los tres métodos de diagnóstico.

Aunque numerosos estudios han reportado infecciones naturales de *T. gondii* en roedores mediante la detección de anticuerpos específicos y/o el ADN del parásito, o por el aislamiento del parásito (Dubey, 2022), en este trabajo se realizaron estas pruebas diagnósticas por primera vez en *L. maximus*.

La presencia del parásito en vizcachas procedentes de la ECAS, donde además se observó la mayor seroprevalencia (12,8%) podría ser explicada por las características del lugar, donde parece probable la presencia de gatos domésticos que podrían contaminar el suelo y la vegetación con heces infectadas con ooquistes de *T. gondii*.

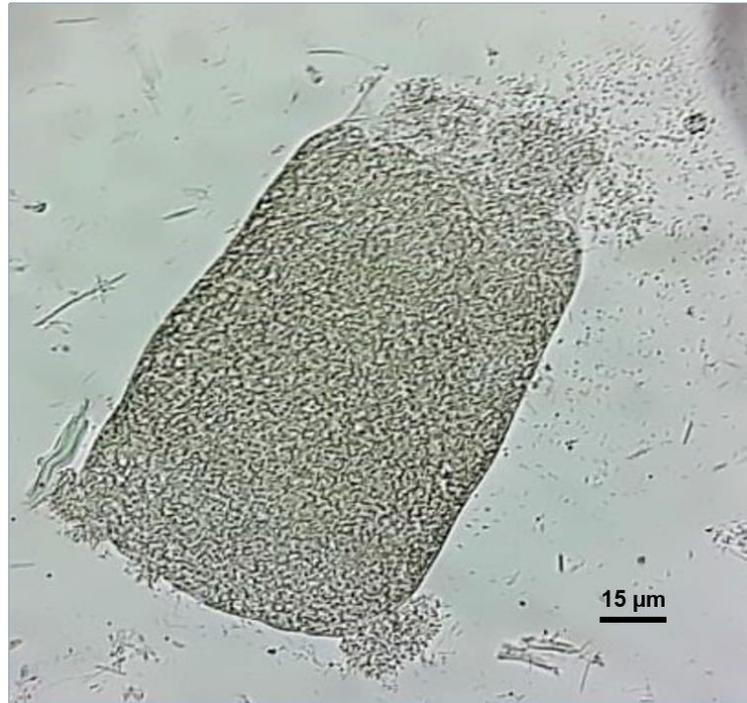
En el caso de las vizcachas procedentes de Entre Ríos y Santiago del Estero que dieron positivas a *T. gondii*, podrían estar involucrados félidos silvestres en el ciclo, dado que no se observaron gatos domésticos en ninguno de los dos sitios de muestreo. En este sentido, dentro de los félidos silvestres que se distribuyen en estas dos provincias se encuentran el Gato montés (*Leopardus geoffroyi*), Yaguarundi (*Herpailurus yagouaroundi*) y el Puma (*Puma concolor*) (Bisceglia et al., 2019; De Angelo et al., 2019; Pereira et al., 2019).

La presencia de *T. gondii* en *L. maximus* muestra el rol que puede tener este roedor como reservorio del parásito. La continuación de los estudios moleculares de las muestras procedentes de Entre Ríos y Santiago del Estero permitirán determinar los genotipos de *T. gondii*, analizar el grado de virulencia y evaluar su potencial de transmisión a otros hospedadores.

### ***Sarcocystis* spp.**

Fig. 3.3.2.1, Fig. 3.3.2.2, Fig. 3.3.2.3

**Diagnóstico morfológico:** se observaron quistes de *Sarcocystis* sp. en 7 de 51 (13,7%) vizcachas, procedentes de partido de Punta Indio, provincia de Buenos Aires (n=1) y departamento de Aguirre, provincia de Santiago del Estero (n= 6). Las muestras mostraron un bajo número de sarcoquistes (1-4 por alícuota analizada), excepto para dos muestras de Santiago del Estero que mostraron un número moderado de sarcoquistes ( $\geq 4$  por alícuota analizada). Todos los sarcoquistes fueron microscópicos, septados y de paredes delgadas, que parecen pertenecer a un único tipo morfológico. La mayoría de las muestras positivas mostraron porciones de quistes de 150-200  $\mu\text{m}$  (Fig. 1) y los pocos quistes completos midieron hasta 500  $\mu\text{m}$ . Los bradizoítos presentaron una estructura en forma de banana.



**Fig. 3.3.2.1.** Fotografía en microscopio invertido de una porción de sarcoquiste de pool de músculo de *L. maximus*.

**Diagnóstico molecular:** de las siete muestras positivas por microscopía óptica, cinco fueron positivas por PCR para *18S ARNr* e *ITS1*, y seis para *cox1*, todas ellas mediante el ADN procedente de los homogenatos de músculo. De las muestras positivas a la PCR, cuatro dieron productos de PCR para los tres marcadores, aptos para la secuenciación, sumándose una muestra más para los marcadores *ITS1* y *cox1*. Todas las muestras correspondieron a la provincia de Santiago del Estero.

**Análisis filogenético:**

Región *18S ARNr*. Cinco secuencias consenso (cuatro provenientes de los homogenatos y una de un único quiste), presentaron entre 847 y 877 pares de bases (pb). Los cromatogramas de los homogenatos mostraron algunas secciones con doble pico. Las secuencias fueron 99,88-100% similares (solo una base de diferencia), excepto para la secuencia del quiste individual, la cual mostró un 97,11% de homología con las otras cuatro. Todas las secuencias mostraron sólo un 96,89-97,37% de identidad con secuencias reportadas de *S. singaporensis*, *S. zuoi*, *S. nesbitti*, *S. attenuati*, *S. masoni* y *S. tarandi* (Tabla A3a1, Anexo capítulo 3).

El árbol de distancias genéticas construido con 39 secuencias *18S ARNr* mostró que todas las secuencias de *Sarcocystis* spp. de este estudio fueron agrupadas en un clado con un soporte del 91%. La especie más cercana fue *S. nesbitti*, formando un grupo hermano (Fig. 3.3.2.2).

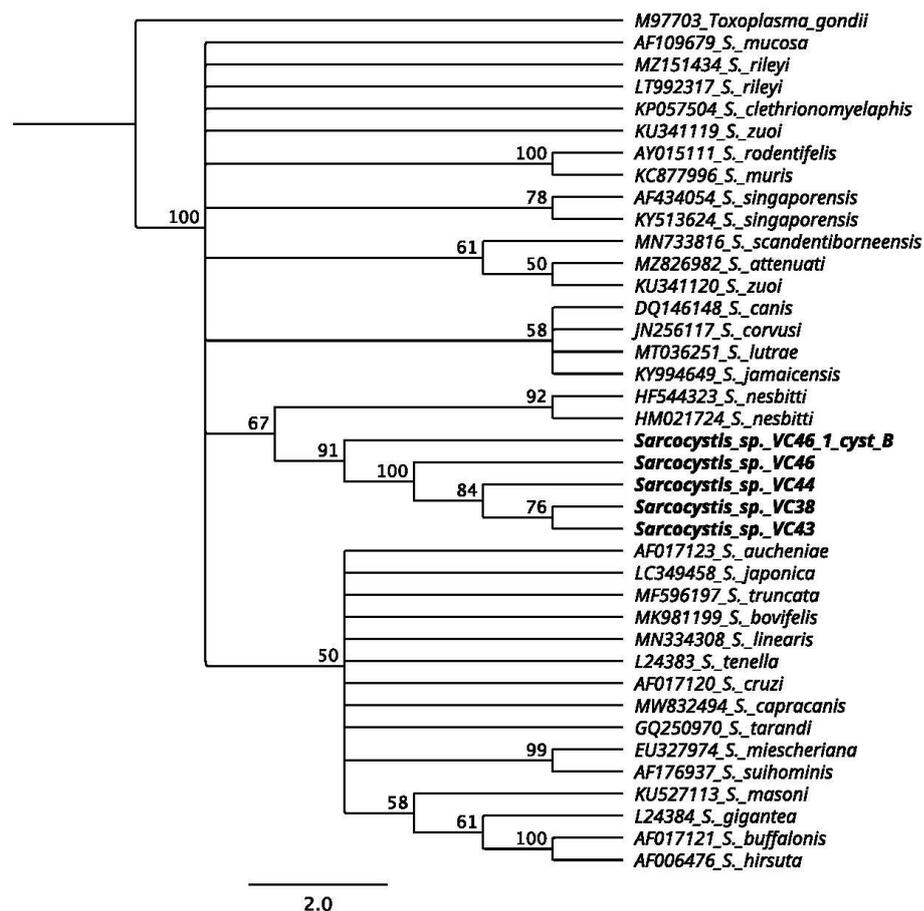
Región *cox1*. Se obtuvieron cinco secuencias consenso (cada una proveniente de una muestra de homogenato de músculo), las cuales presentaron entre 989 y 1014 pb, y mostraron un 100% de

identidad. El ADN del quiste único resultó débilmente positivo y no se secuenció. Las secuencias mostraron una identidad del 99,41-99,48% con *S. canis* del cerebro de un delfín (*Tursiops aduncus*), *Sarcocystis* sp. de pequeños mamíferos en España y *Sarcocystis* sp. ex *Pantherophis alleghaniensis* (Tabla A3a1, Anexo capítulo 3).

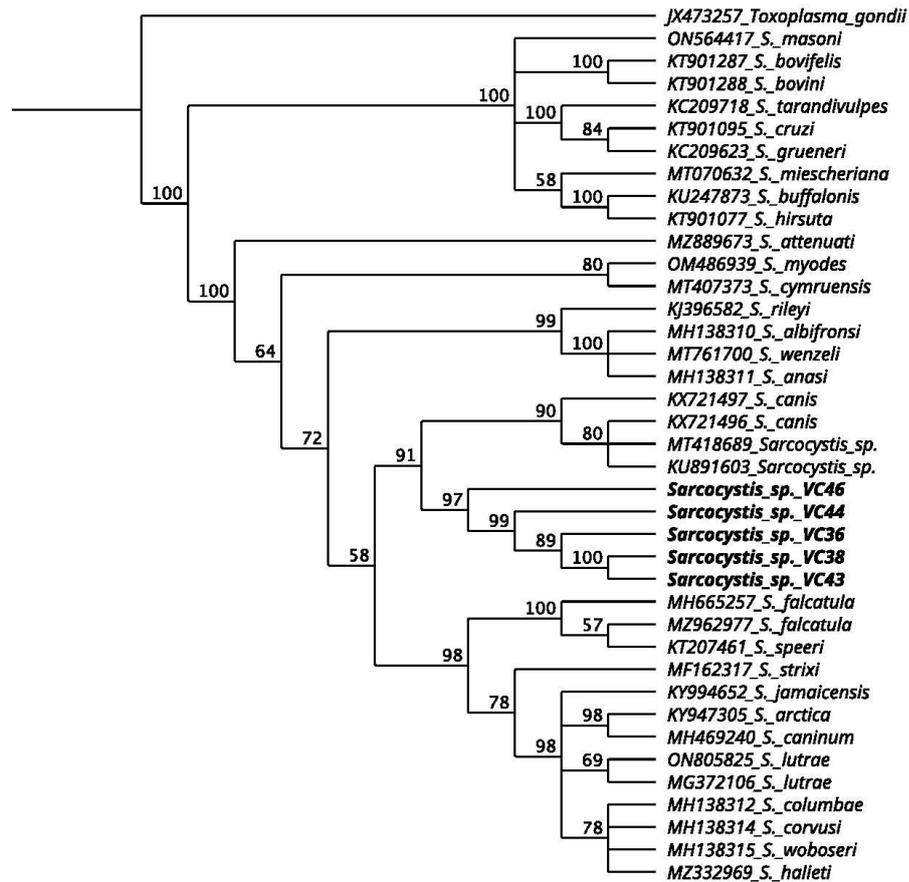
El árbol de distancias genéticas construido con 39 secuencias *cox1* mostró las secuencias obtenidas en este estudio formando un grupo bien separado del resto de las especies de *Sarcocystis*. En un clado hermano se ubicaron secuencias de *Sarcocystis* sp. de *Mus spretus* de España y de la serpiente rata del este de USA, así como también secuencias de *S. canis* con un soporte del 91% (Fig. 3.3.2.3).

Región ITS1. Las secuencias de esta región fueron más cortas de lo esperado y de baja calidad (con varios dobles picos), por lo que no pudieron construirse secuencias consenso.

Las secuencias obtenidas para los marcadores *18S ARNr* y *cox1* fueron depositadas en el GenBank (Tabla A3a1, Anexo capítulo 3).



**Fig. 3.3.2.2.** Árbol filogenético para la región *18S ARNr* usando el método Neighbor-Joining. Las secuencias obtenidas desde muestras de músculo y quistes individuales de *L. maximus* (VC46\_1\_cyst\_B, VC46, VC44, VC38 y VC43) forman un clado separado de otras especies de *Sarcocystis* y *S. nesbitti* forma un grupo hermano. Figura tomada de Canova et al. (2023).



**Fig. 3.3.2.3.** Árbol filogenético de la región *coxI* usando el método Neighbor-Joining. Las secuencias obtenidas desde muestras de músculos de *L. maximus* (VC46, VC44, VC36, VC38 y VC43) forman un clado separado de otras especies de *Sarcocystis*, con un clado hermano formado por secuencias de *S. canis* y *Sarcocystis* sp. Figura tomada de Canova et al. (2023).

### Comentarios

La presencia de quistes de *Sarcocystis* en *L. maximus* se desconocía hasta Canova et al. (2023) que constituye parte de este trabajo de tesis. Además de reportarse por primera vez, las especies se caracterizaron molecularmente mediante la secuenciación de dos fragmentos génicos. Previamente a estos resultados, solo existían tres registros de detección de quistes de protozoos Sarcocystidae en roedores de la familia Chinchillidae (Rakich et al., 1992; Dubey et al., 2016) y solo uno en *L. maximus* (Cwirenbaum et al., 2021). Los quistes descritos por Cwirenbaum et al. (2021) en *L. maximus* de Argentina probablemente correspondan a *Besnoitia* sp. considerando el tipo de quiste (sin septos claros) y debido a su localización (ovarios, glándulas mamarias, útero, hipófisis, cerebro, glándulas suprarrenales, bazo).

En este trabajo se detectaron quistes musculares septados y de paredes delgadas en 7/51 vizcachas. Los quistes observados pertenecieron a *Sarcocystis* sp. Se requieren próximos estudios para lograr una descripción morfológica más precisa (Dubey et al., 2016).

En cuanto a la distribución, solo una muestra de las 26 obtenidas en la provincia de Buenos Aires resultó positiva, mientras que 6/13 de Santiago del Estero resultaron positivas y dos mostraron un número moderado de quistes. Pese al bajo número de muestras, es posible sugerir como potenciales hospedadores definitivos de *Sarcocystis* spp. a depredadores frecuentes de vizcachas en Santiago del Estero.

Casi todas las secuencias consenso obtenidas en este trabajo a partir de ADN procedente de homogenatos musculares mostró una alta identidad, sugiriendo la presencia de una única especie. Sin embargo, la observación de algunos picos dobles en estas secuencias estudiadas podría sugerir que se amplificó el ADN de más de una especie. A pesar de eso, se obtuvieron buenas secuencias consenso. En suma a esta hipótesis, la secuencia *18S ARNr* obtenida del quiste mostró una baja identidad con las otras cuatro secuencias del homogenato muscular.

Por otra parte, todas las secuencias de la región *18S ARNr* obtenidas mostraron solo alrededor del 96,9-97,4% de identidad con las secuencias de *Sarcocystis* spp. de otras especies hospedadoras y áreas. Estos niveles de homología son inferiores a los reconocidos para la identificación específica de *Sarcocystis* sp. (Gjerde, 2013; Moré et al., 2013). Por lo tanto, es posible sugerir que las secuencias *18S ARNr* obtenidas de las vizcachas corresponden a dos especies aún no reportadas.

Por otro lado, la comparación de secuencias *cox1* obtenidas en este estudio muestra una alta similitud con *S. canis* y *Sarcocystis* sp. identificado de músculos de *Mus spretus* en España y en muestras fecales de la serpiente *Pantherophis alleghaniensis* en USA. Infecciones atribuibles a *S. canis* fueron reportadas en una amplia gama de hospedadores incluidos *Canis lupus familiaris* (reporte inicial), *Ursus maritimus*, *Zalophus californianus*, *Equus caballus*, *Eumetopias jubatus*, *Monachus schauinslandi*, *Stenella coeruleoalba* y *Chinchilla* sp. (Rakich et al., 1992; Dubey et al., 2016).

En relación a la región *ITS1*, a pesar de tener amplicones adecuados para *Sarcocystis* spp., las secuencias fueron más cortas de lo esperado y no se obtuvieron secuencias consenso. Esto podría deberse a la amplificación de ADN de dos o más especies (como se mencionó anteriormente para la región *18S ARNr*), así como por la alta repetibilidad y variabilidad reportadas para este marcador, lo que podría generar problemas de lectura en la secuenciación (Gjerde, 2014). Futuros estudios deben ser realizados a partir de PCRs de quistes individuales para llegar a amplicones únicos, como se realizó previamente en otras especies de *Sarcocystis* desde músculos de roedores (Prakas et al., 2019; Rudaitytė-Lukošienė et al., 2022).

El análisis de los árboles de distancias genéticas con secuencias *18S ARNr* y *coxI* muestran que todas las secuencias de *Sarcocystis* spp. obtenidas en este estudio se agruparon con un alto soporte mostrando a las especies *S. nesbitti*, *S. canis* y *Sarcocystis* sp. parásitas de mamíferos pequeños y serpientes, en el clado hermano. En ambos árboles, las secuencias de *Sarcocystis* spp. se separaron de las otras especies de *Sarcocystis* seleccionadas desde el GenBank. Las similitudes observadas entre *Sarcocystis* spp. de vizcacha y aquella de serpientes (*18S ARNr*) podría sugerir que se trata de especies emparentadas, y el rol de estos reptiles podría ser relevante en el ciclo de vida (Fayer et al., 2015; Dubey et al., 2016). Sin embargo, también se observa similitud genética entre *Sarcocystis* spp. de vizcacha y *S. canis* (*coxI*), sugiriendo la posibilidad de tratarse de la misma especie, tomando relevancia el caso reportado en *Chinchilla* sp. (Rakich et al., 1992).

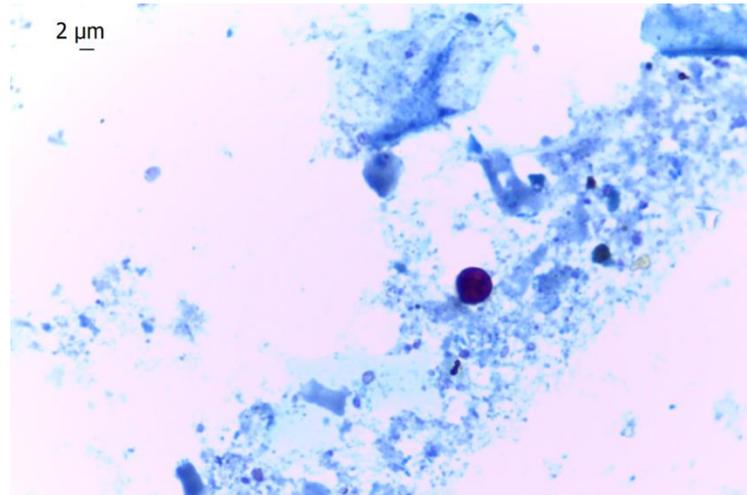
En este sentido, los cánidos y las serpientes se encuentran en simpatria con *L. maximus* y se consideran como posibles depredadores naturales de este roedor. También se ha reportado que la *Boa constrictor* podría ser un depredador natural de la vizcacha y su área de distribución incluye la provincia de Santiago del Estero donde se encontró el mayor número de vizcachas con quistes de *Sarcocystis* spp. y de donde provinieron todas las muestras secuenciadas (Jackson et al., 1996; Arzamendia et al., 2021). Asimismo, en Argentina, hay cuatro especies de cánidos cuya distribución coincide en mayor o menor medida con la de las vizcachas en las que se encontraron los quistes de *Sarcocystis* spp.: Perro (*Canis lupus familiaris*), Zorro de monte (*Cerdocyon thous*), Aguará guazú (*Chrysocyon brachyurus*) y el Zorro gris pampeano (*Lycalopex gymnocercus*) (Cirignoli et al., 2019a, 2019b; Lartigau et al., 2019; Luengos Vidal et al., 2019). Sin embargo, se necesitan más estudios para identificar el hospedador definitivo de *Sarcocystis* spp. y el potencial zoonótico. Dado que la vizcacha es consumida con frecuencia por humanos, la relevancia sanitaria de este nuevo hallazgo no debería ser subestimada.

## Familia Cryptosporiidae Léger, 1911

### Forma quística compatible con *Cryptosporidium* sp.

Fig. 3.3.3.1

**Diagnóstico morfológico:** de las 22 muestras procesadas sólo en una (4,5%), obtenida desde el raspado de la mucosa intestinal, se observó una forma quística de 5,8  $\mu\text{m}$ , compatible con *Cryptosporidium* sp. (Fig. 3.3.3.1) procedente del campo La Bombilla, partido de Tornquist, en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires.



**Fig. 3.3.3.1.** Fotografía al MO de forma quística compatible con *Cryptosporidium* sp. obtenido del raspado de la mucosa intestinal de *L. maximus*.

### Comentarios

Hasta el momento, la infección por *Cryptosporidium* en roedores ha sido documentada en 19 países con prevalencias que van del 0,7 al 100%, sin contarse con registros para Argentina (Zhang et al., 2022). Por otro lado, dentro de la familia Chinchillidae, se han reportado para *Chinchilla lanigera*, de pets shops y criaderos de China y Japón, tres especies de *Cryptosporidium*, *C. parvum*, *C. ubiquitum* y *C. avanii* (Qi et al., 2015; Kubota et al., 2019; Chen et al., 2021; Zhang et al., 2022). *Cryptosporidium parvum* es una de las dos especies más comunes que causa criptosporidiosis en humanos, pudiendo infectar a un amplio rango de hospedadores incluyendo bóvidos, camélidos, équidos, cánidos, primates no humanos y mamíferos marinos, siendo una especie dominante en roedores, quienes pueden jugar un importante rol en la ecología de la zoonosis (Zhang et al., 2022).

El reporte de *C. parvum* en *C. lanigera* alerta sobre la posibilidad de encontrar esa especie en *L. maximus*, y la potencialidad en su transmisión al hombre y otros animales. Más estudios, tanto morfológicos como moleculares, son necesarios para confirmar la presencia de *Cryptosporidium* en *L. maximus*.

### 3.3.2. HELMINTOS

#### PHYLUM NEMATODA

##### Orden Strongylida (Railliet y Henry, 1913)

##### Suborden Trichostrongylina Durette-Desset y Chabaud, 1993

##### Superfamilia Molineoidea (Skrjabin y Schulz, 1937) Durette-Desset y Chabaud, 1993

##### Familia Molineidae Durette-Desset y Chabaud, 1977

- ❖ **Diagnosis:** cápsula bucal reducida a un anillo, vesícula cefálica presente. Synlophe con simetría bilateral. Machos con bursa principalmente de tipo 2-3, tendiendo a 2-1-2. Hembras didelfas (excepto *Ollulanus* y *Murielus* Dickmans, 1939), espina en la cola o cola con numerosos tubérculos (Beveridge et al., 2014).
- ❖ **Comentarios:** esta familia se divide en varias subfamilias según la cola de la hembra, el synlophe y la forma del rayo dorsal: Dromaeostrongylinae, Ollulaninae, Molineinae, Anoplostrongylinae y Nematodirinae y están integradas por especies que parasitan a una amplia variedad de vertebrados (Gibbons, 2010; Beveridge et al., 2014).

##### Subfamilia Molineinae Skrjabin y Schulz, 1937

- ❖ **Diagnosis:** vesícula cefálica presente. Synlophe con crestas perpendiculares a la superficie del cuerpo. Machos con bursa de tipo 2-3 tendiendo a 2-1-2 o 3-2. Hembras didelfas, ovíparas, cola generalmente con espina (Beveridge et al., 2014).
- ❖ **Comentarios:** esta subfamilia está compuesta por 28 géneros con una distribución cosmopolita y que parasitan a una amplia variedad de hospedadores tales como anfibios, quelonios, lagartos, insectívoros, primates, murciélagos, pangolines, roedores y marsupiales (Beveridge et al., 2014; Ju et al., 2017; Guerrero, 2020).

##### Género *Lagostonema* Sutton y Durette-Desset, 1987

- ❖ **Diagnosis:** poro excretor abre posterior o cerca del extremo distal del esófago; surco excretor ausente. Synlophe con 10 crestas cuticulares longitudinales en la mitad del cuerpo, orientadas de ventral a dorsal, crestas laterales más desarrolladas. Machos con bursa con rayos ventrales divergentes, rayos antero-ventrales más largos que el resto, rayo antero-lateral corto más cerca del rayo postero-ventral que del rayo medio-lateral. Hembras didelfas, cola con espina distal (Gibbons, 2010).
- ❖ **Comentarios:** parásitos del estómago e intestino delgado de Chinchillidae, Caviomorpha (*Lagostomus maximus*) en Argentina (Gibbons, 2010).

**Lagostonema ecasiense Sutton y Durette-Desset, 1987**

Fig. 3.3.4.1 (A-F), Fig. 3.3.4.2 (A-I), Fig. 3.3.4.3 (A-H), Fig. 3.3.4.4 (A, B), Fig. 3.3.4.5 y Fig. 3.3.4.6

**Diagnosis morfológica****Redescripción**

*Diagnosis general enmendada:* cabeza con vesícula cefálica, ausencia de labios, apertura bucal redondeada y presencia de dos ánfidos, cuatro papilas labiales externas y cuatro papilas cefálicas. Poro excretor y deiridos situados aproximadamente al mismo nivel, muy cerca del extremo distal del esófago. Machos con bursa caudal subsimétrica de tipo 2-1-2 con un pequeño lóbulo dorsal, formada por rayos ventrales divergentes, rayos antero-ventrales más largos que el resto, rayo antero-lateral corto y más cerca del rayo postero-ventral que del rayo medio-lateral. Hembras didelfas, cola con espina distal.

*Synlophe (basado en 10 machos y 8 hembras):* cuerpo con crestas cuticulares extendidas a lo largo del cuerpo orientadas de ventral a dorsal. En ambos sexos, synlophe con 9 crestas a nivel del esófago muscular, y 10 crestas a nivel de la unión esófago-intestino y en la mitad del cuerpo, con 3 crestas dorsales, cinco ventrales y dos laterales más desarrolladas. En los machos, las crestas incrementan en número progresivamente hasta la bursa caudal alcanzando 15 crestas. En las hembras, el número de crestas incrementa progresivamente hasta alcanzar un número de 14 a nivel de la vulva, y disminuyendo a cinco crestas a nivel de la cola. En ambos sexos, luego de la mitad del cuerpo, las crestas laterales disminuyen en tamaño y se observan todas con forma similar (Fig. 1B-F, Fig. 2B-I).

*Macho (basado en 20 especímenes):* longitud del cuerpo  $5610 \pm 1268$  (4120-8193)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $73 \pm 8$  (61-96)  $\mu\text{m}$ , dimensiones de la vesícula cefálica  $73 \pm 10$  (53-98)  $\mu\text{m}$  x  $36 \pm 3$  (32-45)  $\mu\text{m}$  (n=19). Longitud del esófago  $357 \pm 27$  (308-413)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $176 \pm 25$  (141-249)  $\mu\text{m}$ , poro excretor a  $313 \pm 69$  (225-439)  $\mu\text{m}$  (n=17) y deiridos a  $325 \pm 65$  (245-446)  $\mu\text{m}$  (n=17) del extremo anterior. Bursa con rayos 2 más largos que el resto. Rayos 4 muy cortos con papila terminal levemente más cercana a los rayos 3 que a los rayos 5. Rayos 8 más cortos que el rayo dorsal y se originan de la base de este último (Fig. 3A, Fig. 4A). Rayo dorsal dividido en dos sub-ramas en su extremidad distal, cada una de las cuales tiene tres papilas: papila 9 (externa), papila 10 (interna) y fásmidos (intermedios). Longitud de las espículas  $127 \pm 11$  (110-147)  $\mu\text{m}$  (n=16). Espículas aladas, divididas en tres puntas en su extremo distal, siendo las puntas latero-dorsales más largas (Fig. 3A, 3B; Fig. 4A). Gubernaculum de  $75 \pm 8$  (62-94)  $\mu\text{m}$  de longitud (n=14), engrosado en su extremo distal y curvado ventralmente (Fig. 3A, 3C; Fig. 4A, 4B). Cono genital con papila cero en su labio ventral y dos papilas 7 en forma de varilla contenidas en una membrana sobre su labio dorsal (Fig. 3D).

*Hembra (basado en 20 especímenes):* longitud del cuerpo  $7136 \pm 1524$  (5341-11147)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $72 \pm 10$  (60-101)  $\mu\text{m}$ , dimensiones de la vesícula cefálica  $77 \pm 14$  (59-116)  $\mu\text{m}$  x  $39 \pm 8$  (32-68)  $\mu\text{m}$  (n=17). Longitud del esófago  $380 \pm 23$  (337-428)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $170 \pm 28$  (123-

231)  $\mu\text{m}$  (n=19), deiridos a  $353 \pm 67$  (210-406)  $\mu\text{m}$  (n=8) y poro excretor a  $353 \pm 45$  (292-412)  $\mu\text{m}$  (n=10) del extremo anterior (Fig. 3E). Vulva post-ecuatorial a  $1576 \pm 424$  (1111-2702)  $\mu\text{m}$  del extremo posterior, longitud de la vagina vera de  $31 \pm 5$  (25-42)  $\mu\text{m}$  (n=15). Longitud del oviyector de  $759 \pm 102$  (592-1019)  $\mu\text{m}$  (n=19), longitud del vestíbulo de  $405 \pm 69$  (305-608)  $\mu\text{m}$ , dimensiones del esfínter anterior de  $43 \pm 8$  (30-58) x  $48 \pm 7$  (37-66)  $\mu\text{m}$ , longitud del infundíbulo anterior de  $140 \pm 19$  (109-192)  $\mu\text{m}$  (n=19), dimensiones del esfínter posterior de  $44 \pm 10$  (27-66) x  $48 \pm 6$  (37-60)  $\mu\text{m}$ , longitud del infundíbulo posterior de  $130 \pm 16$  (103-156)  $\mu\text{m}$  (n=19), rama uterina anterior con  $12 \pm 5$  (6-25) huevos y rama uterina posterior con  $9 \pm 5$  (5-24) huevos (Fig. 3F). Cola  $92 \pm 15$  (74-123)  $\mu\text{m}$  (n=17) con espina distal y dos tubérculos sublaterales (Fig. 3G). Dimensiones de los huevos  $38 \pm 3$  (33-46) x  $64 \pm 5$  (51-78)  $\mu\text{m}$  (n=100) (Fig. 3H).

### **Resumen taxonómico**

*Hospedador:* *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

*Área:* Registros previos: provincia de Mendoza y Buenos Aires: partido de Berazategui (Sutton y Durette-Desset, 1987); provincia de La Pampa: departamentos de Caleu Caleu y Toay (Foster et al., 2002).

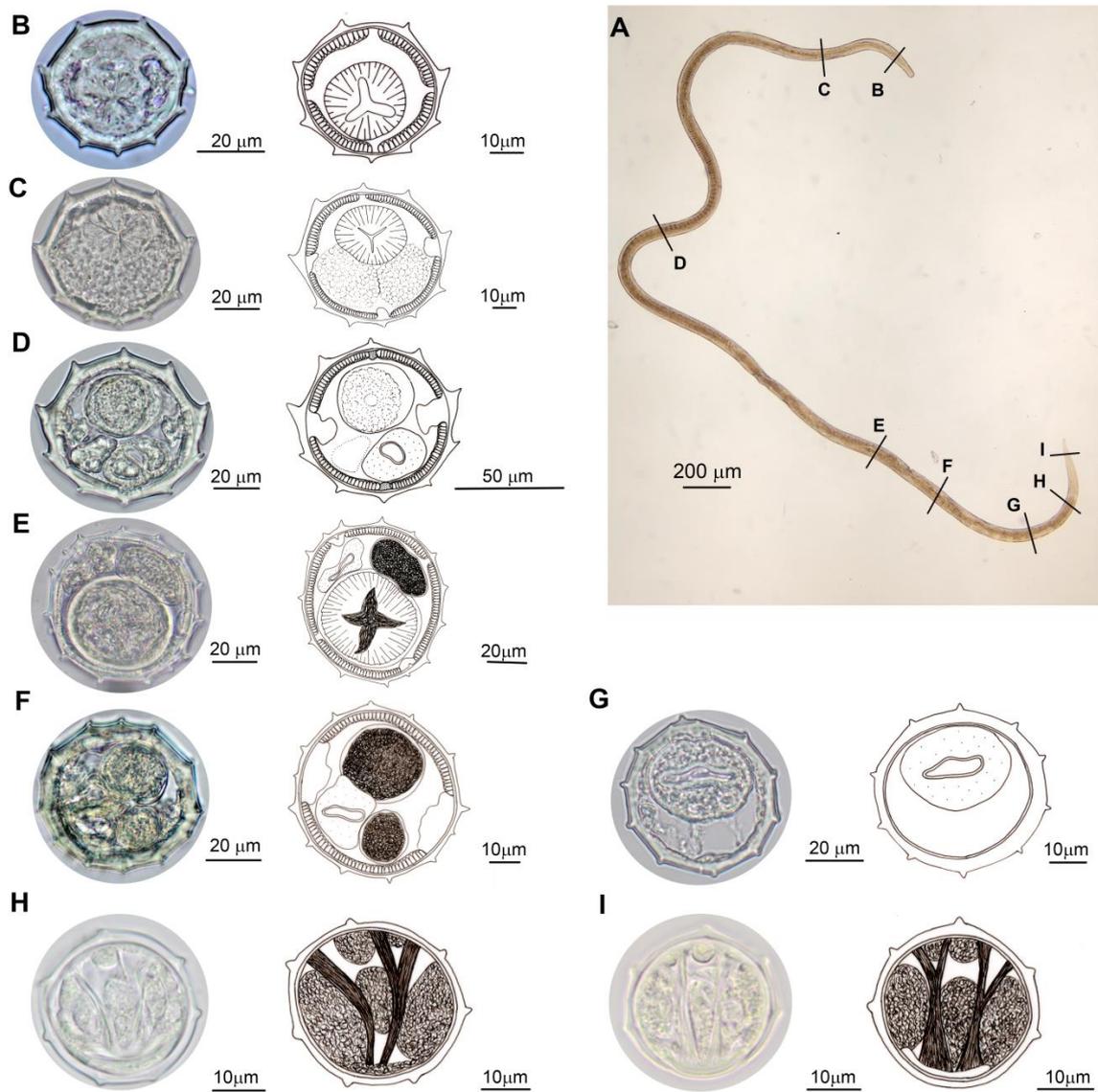
Registros de esta tesis: provincia de Buenos Aires: partidos de Berazategui, Tornquist, Bahía Blanca, San Cayetano, Tres Arroyos, Magdalena, Punta Indio y La Costa; provincia de Córdoba: departamento de Punilla; provincia de Entre Ríos: departamentos de Concordia y Federal; y provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre.

*Sitio de infección:* estómago e intestino delgado.

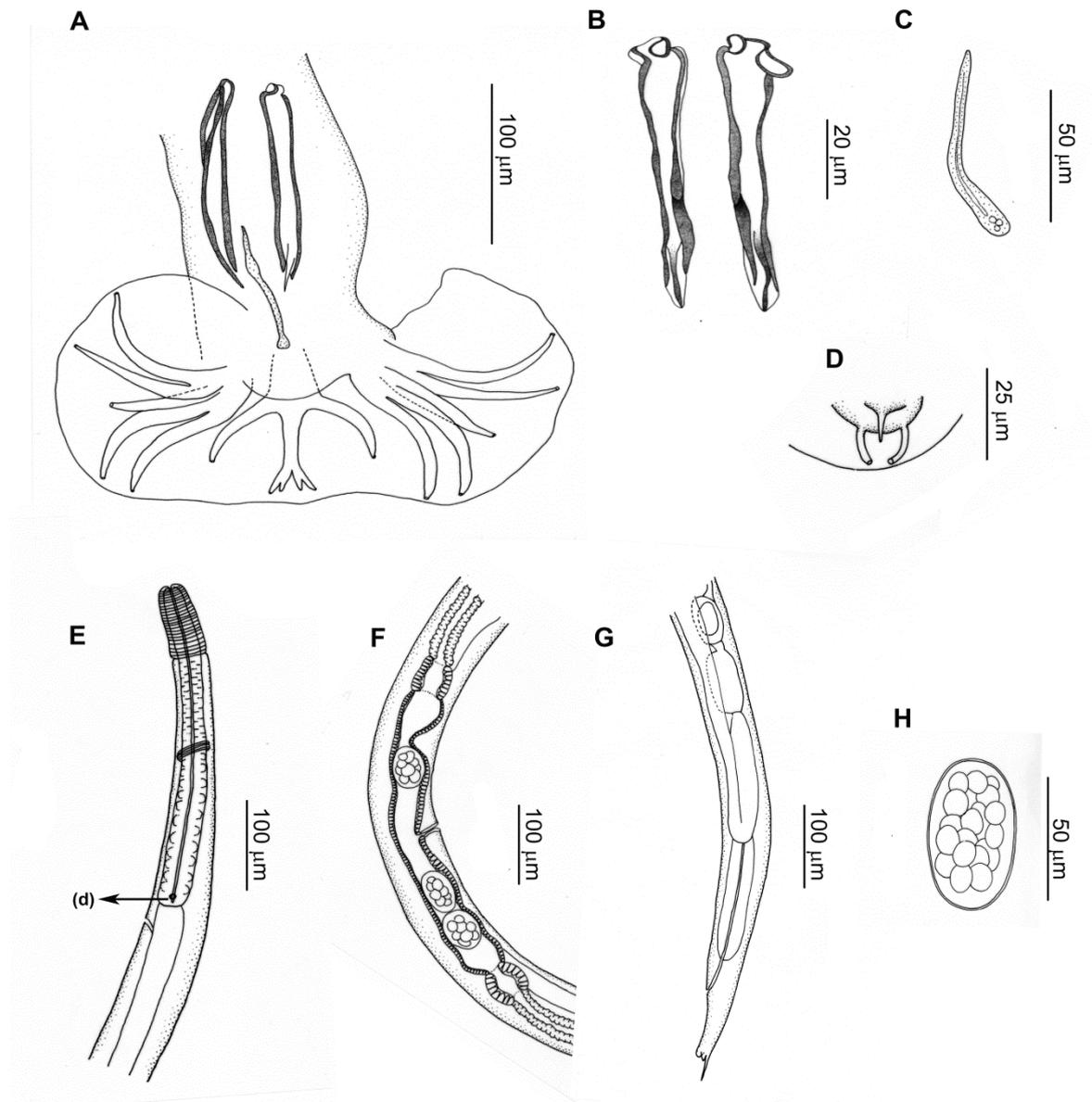
*Parámetros ecológicos de esta tesis:* para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 84,72% (61/72), IM: 131,3 y AM: 111,24. De las 61 vizcachas positivas se obtuvieron un total de 8009 especímenes de *L. ecasiense*.



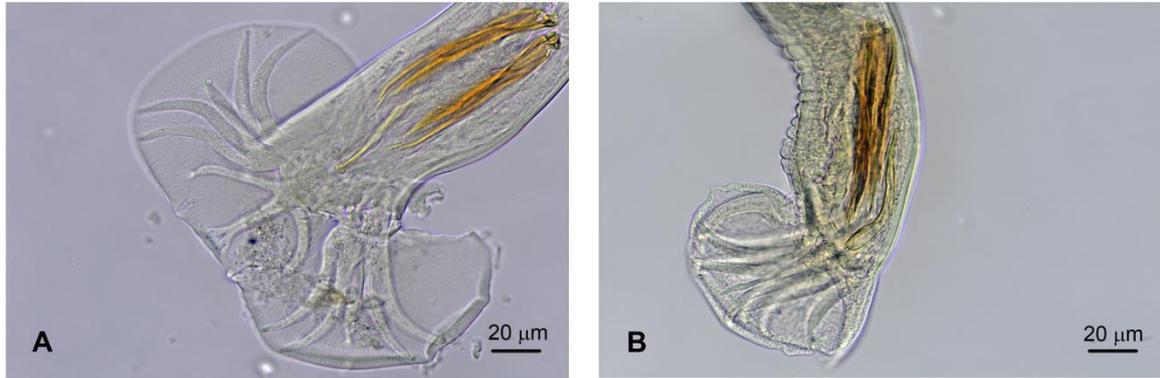
**Fig. 3.3.4.1.** Fotografías al MO y dibujos de *Lagostonema ecasiense*. **Macho.** **A.** Espécimen entero con indicaciones de la vista apical (B) y los cortes transversales realizados para ver el synlophe (C-F). **B.** Vista apical del extremo anterior. **C-F.** Cortes transversales del synlophe en distintas regiones del cuerpo: **C.** A nivel del esófago, **D.** A nivel de la unión esófago-intestino, **E.** A mitad de cuerpo, **F.** Antes de la bursa.



**Fig. 3.3.4.2.** Fotografías al MO y dibujos de *Lagostonema ecasiense*. **Hembra.** **A.** Especimen entero con indicaciones de los cortes transversales realizados para ver el synlophe. **B-I.** Cortes transversales para ver el synlophe en distintas regiones del cuerpo: **B.** A nivel del esófago, **C.** A nivel de la unión esófago-intestino, **D.** A la mitad del cuerpo, **E.** Antes de la vulva, **F.** Después de la vulva, **G-I.** Antes de la cola.



**Fig. 3.3.4.3.** *Lagostonema ecasiense*. **Macho.** A. Bursa, vista ventral. B. Espículas. C. Gubernaculum. D. Cono genital, vista ventral. **Hembra.** E. Extremo anterior, la flecha indica el deirido (d). F. Oviyector. G. Extremo posterior. H. Huevo.



**Fig. 3.3.4.4.** Fotografías al MO de *Lagostonema ecasiense*. **Macho.** **A.** Bursa, vista ventral. **B.** Bursa, vista lateral.

**Tabla 3.3.4.1.** Principales características morfológicas y medidas de *L. ecasiense*. Medidas dadas en  $\mu\text{m}$ .

Especie	<i>L. ecasiense</i>	
	Sutton y Durette-Desset 1987	<i>L. ecasiense</i>
<b>Bibliografía</b>	Sutton y Durette-Desset (1987)	Presente trabajo
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Lagostomus maximus</i>	<i>Lagostomus maximus</i>
<b>Familia hospedadora</b>	Chinchillidae	Chinchillidae
<b>Localidad tipo</b>	ECAS, Berazategui, Buenos Aires; Mendoza	
<b>Otras localidades</b>		Tornquist, Bahía Blanca, San Cayetano, Tres Arroyos, Magdalena, Punta Indio, La Costa (Buenos Aires), Punilla (Córdoba), Concordia, Federal (Entre Ríos), Aguirre (Santiago del Estero)
<b>Macho (N)</b>	<b>1 (holotipo)</b>	<b>20</b>
<b>Long. cuerpo (LC)</b>	6200	5610 $\pm$ 1268 (4120-8193)
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	90	73 $\pm$ 8 (61-96)
<b>Long. vesícula cefálica</b>	75	73 $\pm$ 10 (53-98)
<b>Ancho vesícula cefálica</b>	40	36 $\pm$ 3 (32-45)
<b>Anillo nervioso*</b>	200	176 $\pm$ 25 (141-249)
<b>Poros excretor (PE)*</b>	415	313 $\pm$ 69 (225-439)
<b>Deiridos*</b>	420	325 $\pm$ 65 (245-446)
<b>Long. del esófago (LE)</b>	375	357 $\pm$ 27 (308-413)
<b>Espículas</b>	140	127 $\pm$ 11 (110-147)
<b>Long. gubernaculum</b>	90	75 $\pm$ 8 (62-94)
<b>AC/LC (%)</b>	1,4	1,3 $\pm$ 0,2 (1-1,7)
<b>PE/LC (%)</b>	6,7	5,6 $\pm$ 0,7 (4,6-7,5)
<b>Espículas/LC (%)</b>	2,2	2,3 $\pm$ 0,4 (1,8-3,1)

Especie	<i>L. ecasiense</i>	
	Sutton y Durette-Desset 1987	<i>L. ecasiense</i>
Hembra (N)	1 (alotipo)	20
Long. cuerpo (LC)	10200	7136 ± 1524 (5341-11147)
Ancho cuerpo (AC)	105	72 ± 10 (60-101)
Long. vesícula cefálica	80	77 ± 14 (59-116)
Ancho vesícula cefálica	30	39 ± 8 (32-68)
Anillo nervioso*	185	170 ± 28 (123-231)
Poros excretor (PE)*	400	353 ± 45 (292-412)
Deiridos*	410	353 ± 67 (210-406)
Long. del esófago (LE)	420	380 ± 23 (337-428)
Vulva**	2300	1576 ± 424 (1111-2702)
Long. de la vagina vera	40	31 ± 5 (25-42)
Long. del oviyector	830	759 ± 102 (592-1019)
Long. del vestíbulo	455	405 ± 69 (305-608)
Eje menor del esfínter anterior	55	43 ± 8 (30-58)
Eje mayor del esfínter anterior	60	48 ± 7 (37-66)
Long. del infundíbulo anterior	140	140 ± 19 (109-192)
Eje menor del esfínter posterior	50	44 ± 10 (27-66)
Eje mayor del esfínter posterior	65	48 ± 6 (37-60)

<b>Long. del Infundíbulo posterior</b>	130	130 ± 16 (103-156)
<b>Huevos en la rama uterina anterior</b>	19	12 ± 5 (6-25)
<b>Huevos en la rama uterina posterior</b>	13	9 ± 5 (5-24)
<b>Long. de la cola</b>	130	92 ± 15 (74-123)
<b>Ancho de los huevos (AH)</b>	45	38 ± 3 (33-46)
<b>Long. de los huevos (LH)</b>	75	64 ± 5 (51-78)
<b>AC/LT (%)</b>	1,03	1 ± 0,1 (0,8-1,2)
<b>PE/LT (%)</b>	3,9	4,5 ± 0,9 (3,3-5,7)
<b>Vulva/LT (%)</b>	22,5	22 ± 1,4 (19,1-24,2)
<b>Cola/LT (%)</b>	1,3	1,3 ± 0,2 (1-1,8)
<b>LH/AH</b>	1,7	1,7 ± 0,2 (1,3-2,1)

\*Distancia al extremo anterior. \*\*Distancia al extremo posterior.

### **Comentarios sobre la morfología**

En el presente estudio se analizaron 40 especímenes: 20 hembras (diez de la provincia de Buenos Aires, cinco de la provincia de Entre Ríos y cinco de la provincia de Santiago del Estero) y 20 machos (diez de la provincia de Buenos Aires, cinco de la provincia de Entre Ríos y cinco de la provincia de Santiago del Estero).

La morfología general y las medidas examinadas acuerdan con lo presentado por Sutton y Durette-Desset (1987), con pocas discrepancias en las hembras, por ejemplo, ancho del cuerpo (105 vs. 60-101), ancho de la vesícula cefálica (30 vs. 32-68), distancia del extremo anterior a los deiridos (410 vs. 210-406), eje mayor del esfínter posterior (65 vs. 37-60) y longitud de la cola (130 vs. 74-123) (Tabla 3.3.4.1). Además, a la descripción original del synlophe que solo incluye la observación a mitad del cuerpo, se suma la descripción de otras secciones del cuerpo en ambos sexos, aportándose la variación en el número y tamaño de las crestas (Fig. 1B-F, Fig. 2B-I).

### **Estudio molecular y aspectos filogenéticos**

#### Región *ITS1* ADNr

Se obtuvieron nueve productos de PCR de los cuatro sitios de muestreo (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3) adecuados para secuenciar y realizar los análisis filogenéticos. Estas secuencias tuvieron 528-534 pares de bases (pb) (excluyendo los cebadores) y su contenido de G+C osciló entre 44% y 45,4%, mientras que el contenido de A+T osciló entre 29,9% y 31,5%. Las alineaciones múltiples de 12 secuencias *ITS1* de especies de la subfamilia Molineinae produjeron un conjunto de datos de 549 caracteres. Los valores máximos y mínimos de similitud entre poblaciones se observaron entre los aislamientos de ECAS y Entre Ríos (98,36-99,45%), y Entre Ríos y Santiago del Estero (79,78-83,78%), respectivamente. Entre *L. ecasiense* y las tres especies estudiadas los valores mínimos y máximos se encontraron entre 63,20% y 82,51%, respectivamente (Tabla A3b1, Anexo capítulo 3).

El árbol de consenso mostró dos grupos filogenéticos correspondientes a *L. ecasiense* y las tres especies de la subfamilia Molineinae analizadas, con buena resolución (95 BI/90 ML). Considerando las poblaciones analizadas de *L. ecasiense*, se observó la conformación de al menos tres clados con buena resolución, correspondientes a los haplotipos de Entre Ríos (94 BI/95 ML), ECAS (96 BI/100 ML) y Santiago del Estero (100 BI/100 ML). La posición de los haplotipos del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (SOBA) no es clara, pero se separan de estos subclados (Fig. 3.3.4.5).

#### Gen parcial codificante de *cox1* ADNmt

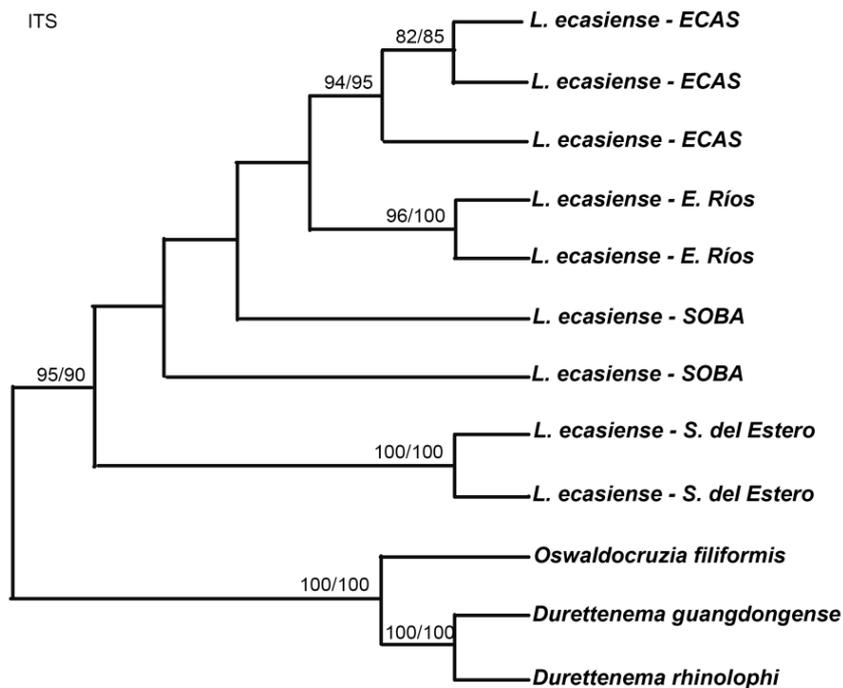
Se obtuvieron cinco productos de PCR de tres sitios de muestreo (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3) adecuados para secuenciar y realizar los análisis filogenéticos. Estas secuencias tuvieron 337 pares de bases (pb) (excluyendo los cebadores) y su contenido de G+C osciló entre 29,9% y 31,5%, mientras que el contenido de A+T osciló entre 67,9% y 70,1%. Las alineaciones múltiples de 11 secuencias *cox1* de

especies de la familia Molineidae produjeron un conjunto de datos de 337 caracteres. Los valores máximos y mínimos de similitud entre poblaciones se observaron entre los aislamientos de SOBA y Santiago del Estero (98,51%), y SOBA y ECAS (88,72%-89,31%), respectivamente. Entre *L. ecasiense* y las especies estudiadas pertenecientes a otros géneros los valores mínimos y máximos se encontraron entre 45,40% y 89,91%, respectivamente (Tabla A3b2, Anexo capítulo 3).

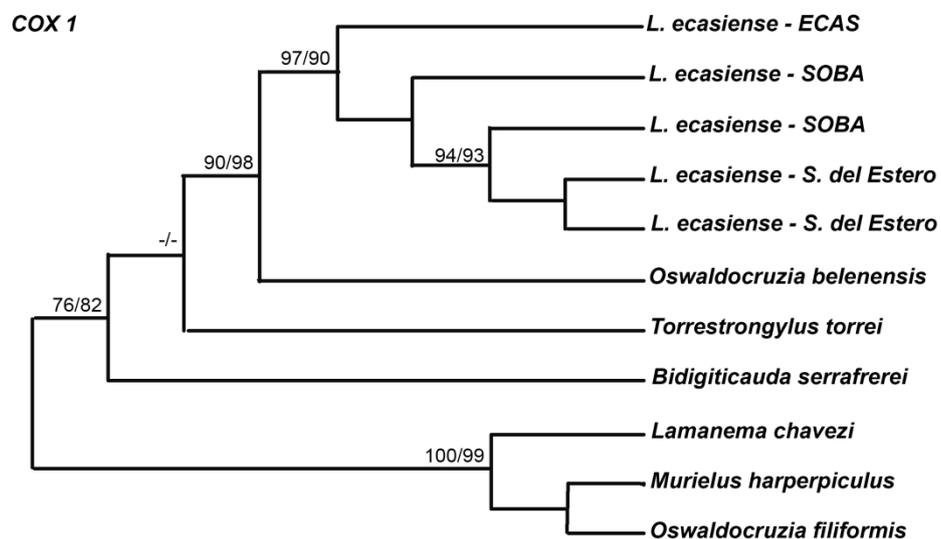
El árbol de consenso mostró que los haplotipos correspondientes a *L. ecasiense* conformaron un clado con buena resolución (97 BI/90ML), siendo la especie hermana *Oswaldocruzia belenensis*, lo cual se traduce con la cercanía genética. Considerando las poblaciones analizadas de *L. ecasiense*, se observó similitud genética entre los haplotipos de Santiago del Estero, siguiendo los de SOBA y luego el del ECAS (Fig. 3.3.4.6).

#### **Comentarios sobre los resultados moleculares**

Se aportan las secuencias de 9 haplotipos de *L. ecasiense* para la región *ITS1 ADNr* y 5 haplotipos para el gen parcial codificante de *coxI ADNmt* (secuencias en proceso de cargado en GenBank), constituyendo el primer aporte molecular para esta especie. El análisis de distancias genéticas y la exploración filogenética para ambos marcadores, sugiere que la especie de *Lagostonema* conforma un clado que se separa de otros géneros, confirmando su identidad taxonómica nomenclatural. Los subclados observados para *ITS1*, acuerdan con la separación regional de las poblaciones de los especímenes hospedadores. Esta observación se analizará posteriormente con otros marcadores moleculares y otras fuentes de evidencia (e.g. MEB, proteínas) con el fin de sugerir subespecies y considerar a *L. ecasiense* como politípica.



**Fig. 3.3.4.5.** Árbol filogenético de especies de Molineinae basado en secuencias de la región *ITS1 ADNr* obtenidas usando máxima verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI).



**Fig. 3.3.4.6.** Árbol filogenético de especies de Molineidae basado en secuencias de la región *cox1 ADNm*t obtenidas usando máxima verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI).

### Consideraciones generales y aportes

*Lagostonema ecasiense* es una especie monotípica, la cual fue descrita en base a un solo macho (holotipo) y una sola hembra (alotipo) procedentes de la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS), partido de Berazategui, provincia de Buenos Aires y de la provincia de Mendoza, Argentina (Sutton y Durette-Desset, 1987). Previamente a este estudio, los registros incluían dos sitios ubicados en los departamentos de Caleu Caleu y Toay en la provincia de La Pampa (Foster et al., 2002).

Entre los aportes de la presente investigación, se encuentran datos morfológicos, nuevos registros, datos ecológicos y aportes moleculares y filogenéticos:

- Presencia de un eje de orientación en las crestas del synlophe de ventral a dorsal, lo cual contradice la diagnosis general para la subfamilia Molineinae en la cual se establece que estas crestas son perpendiculares a la pared del cuerpo (Beveridge et al., 2014). En este sentido, se ratifica lo expuesto en Sutton y Durette-Desset (1987) sobre la orientación del eje que coloca a *Lagostonema*, junto con *Hugotnema* Durette-Desset y Chabaud, 1981, dentro de los Molineinae más especializados (Sutton y Durette-Desset, 1987).
- Se establece que las primeras porciones del intestino delgado son el hábitat preferencial de esta especie, y que la ocurrencia en el estómago podría deberse a un efecto *post-mortem*.
- Se registran dos nuevas ecorregiones, tres nuevas provincias, 11 nuevos departamentos/partidos para esta especie de *L. maximus* en Argentina.
- Se aportan datos ecológicos únicamente existentes para esta especie en dos poblaciones de vizcachas de la provincia de La Pampa (Foster et al., 2002). Estos aspectos se profundizan en el Capítulo 4.
- Se contribuye con las secuencias de la especie para dos genes parciales (*ITS1* y *cox1*). El análisis filogenético permite considerar a *L. ecasiense* como una especie nominal y sugerir un proceso de diversificación reciente entre los haplotipos de cada población hospedadora (principalmente con el marcador ribosómico de la región *ITS1*).

## Superfamilia Heligmosomoidea Durette-Desset y Chabaud ,1993

### Familia Viannaiidae Durette-Desset y Chabaud, 1981

- ❖ **Diagnosis:** cápsula bucal reducida, vesícula cefálica presente. Synlophe con tres crestas subventrales izquierdas o con crestas en las superficies dorsal y ventral, con eje de orientación oblicuo o frontal; carena ausente. Machos con bursa con diferentes configuraciones. Hembras didelfas o monodelfas, cola sin espina (Beveridge et al., 2014).
- ❖ **Comentarios:** familia formada por dos subfamilias Hydrochoerisnematinae y Viannaiinae (Beveridge et al., 2014).

### Subfamilia Viannaiinae Neveau-Lemaire, 1944

- ❖ **Diagnosis:** synlophe con tres crestas subventrales izquierdas o con crestas sobre las superficies dorsal y ventral, con eje de orientación oblicuo (parásitos de caviomorfos) o frontal (parásitos de marsupiales). Machos con bursa de tipo 2-3, raramente de tipo 3-2 (*Heligmoskrjabinia*, *Oswaldonema*), 1-3-1 (*Avellaria*) o 1-4 (*Viannella*). Hembras didelfas o monodelfas (Beveridge et al., 2014).
- ❖ **Comentarios:** subfamilia compuesta por los géneros *Avellaria*, *Hoinefia*, *Oswaldonema*, *Travassostrongylus*, *Viannaia*, *Viannella* e *Ischilinema*, parásitos de roedores, marsupiales y primates sudamericanos (Beveridge et al., 2014; Serrano y Digiani, 2016).

### Género *Viannella* Travassos, 1918

- ❖ **Diagnosis:** cuerpo generalmente enrollado en espiral. Vesícula cefálica presente. Synlophe con crestas en número similar en los cuadrantes dorsal derecho y ventral izquierdo, resto de la superficie libre de crestas, crestas subiguales o con gradiente decreciente de tamaño de derecha a izquierda, eje de orientación de las crestas oblicuo. Machos con bursa subsimétrica o disimétrica y lóbulo dorsal bien desarrollado, rayos 8 y rayo dorsal bien desarrollados; espículas cortas y retorcidas, ligeramente desiguales, con características diferenciales en cada especie; gubernaculum ausente, télamon evidenciado o no. Hembras monodelfas, con oviyector corto y frecuentemente dilatado distalmente, vulva cerca del extremo posterior, cola corta y cónica, huevos poco numerosos. (Travassos, 1937a; Durette-Desset, 1971; Durette-Desset, 1983).
- ❖ **Comentarios:** parásitos de roedores y primates (Travassos, 1937a; Durette-Desset, 1971; Durette-Desset, 1983).

***Viannella cf. viscaciae* Goodey, 1925**

Fig. 3.3.5.1 (A-E), Fig. 3.3.5.2 (A-E), Fig. 3.3.5.3 (A-F), Fig. 3.3.5.4 (A, F), Fig. 3.3.5.5 y Fig. 3.3.5.6

**Diagnosis morfológica****Redescripción**

*Diagnosis general:* nematodes pequeños, generalmente enrollados. Cutícula fuertemente expandida del lado izquierdo y ventral a lo largo de toda la longitud del cuerpo, terminando antes de la bursa en el macho y a nivel vulvar en la hembra. Cabeza con vesícula cefálica. Poro excretor ubicado a la altura entre los deiridos y el extremo distal del esófago (Fig. 4A). Canal cervical a la altura del poro excretor desarrollado del lado ventral e izquierdo (Fig. 4A). Machos con bursa caudal disimétrica, de tipo 1-3-1 con lóbulo dorsal bien desarrollado; espículas levemente subiguales, retorcidas con doble curvatura en forma de “S”; télamon del cono genital diferenciado con ornamentaciones globosas (Fig. 3A-F). Hembras monodelfas con rotación del extremo posterior a 180° desde la posición dorsal a la ventral y una torsión de 90° hacia la derecha en el extremo caudal, quedando las aberturas vulvar y anal orientadas hacia la izquierda; oviyector con vagina globosa diferenciada (Fig. 4B, 4C); formación globosa en el extremo caudal (Fig. 4D, 4E).

*Synlophe (basado en 1 macho y 2 hembras):* cuerpo con crestas cuticulares a lo largo del cuerpo en número similar en la superficie dorsal y ventral, con los laterales (izquierdo y derecho) libres de crestas; crestas dispuestas en un gradiente decreciente de tamaño de derecha a izquierda y con puntas dirigidas en el mismo sentido; eje de orientación de las crestas oblicuo. En machos, synlophe con 11 crestas a nivel del esófago-intestino, el cual aumenta a 14-15 a nivel de la mitad del cuerpo y cuyo número se mantiene hasta antes de la bursa (Fig. 1B-E). En hembras, synlophe con 9 a 11 crestas a nivel del esófago-intestino, el cual aumenta a 13-14 a la mitad del cuerpo, número que se mantiene hasta antes de la cola (Fig. 2B-E).

*Macho (basado en 35 especímenes):* longitud del cuerpo  $3873 \pm 698$  (2944-5413)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $159 \pm 40$  (104-265)  $\mu\text{m}$ , dimensiones de la vesícula cefálica  $37 \pm 5$  (29-49) x  $64 \pm 9$  (45-80)  $\mu\text{m}$  (n=30). Longitud del esófago  $289 \pm 37$  (183-345)  $\mu\text{m}$  (n=33). Anillo nervioso a  $169 \pm 31$  (110-217)  $\mu\text{m}$  (n=29), deiridos a  $223 \pm 35$  (153-293)  $\mu\text{m}$  (n= 22) y poro excretor a  $238 \pm 33$  (172-297)  $\mu\text{m}$  (n=26) del extremo anterior. Bursa con rayos 2 separándose del tronco común casi al mismo nivel que los rayos 6; rayos 3, 4 y 5 más largos que el resto; rayos 4 bien desarrollados; rayos 3 y 5 divergen casi al mismo nivel del tronco común; rayos 8 bien desarrollados, surgen de la base del rayo dorsal y alcanzan la misma longitud del mismo (Fig. 3A, 3B); rayo dorsal dividido en dos sub-ramas en su extremidad distal, cada una de las cuales tiene 3 papilas: papila 9 (externa), papila 10 (interna) y fásmidos (intermedios) (Fig. 3B). Longitud de las espículas  $200 \pm 30$  (135-251)  $\mu\text{m}$ . Dimensiones del cono genital  $46 \pm 5$  (41-51) x  $81 \pm 28$  (52-107)  $\mu\text{m}$  (n=3) (Tabla 3.3.5.1).

*Hembra (basado en 31 especímenes):* longitud del cuerpo  $3878 \pm 629$  (2571-5186)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $133 \pm 24$  (87-198)  $\mu\text{m}$  (n=30), dimensiones de la vesícula cefálica  $33 \pm 5$  (22-43) x  $63 \pm 12$  (36-80)  $\mu\text{m}$  (n=25). Longitud del esófago  $293 \pm 30$  (212-344)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $157 \pm 35$  (96-214)  $\mu\text{m}$  (n=26), deiridos a  $205 \pm 52$  (129-319)  $\mu\text{m}$  (n=21) y poro excretor a  $232 \pm 43$  (122-318)  $\mu\text{m}$  (n=26) del extremo anterior (Fig. 4A). Vulva a  $102 \pm 24$  (65-160)  $\mu\text{m}$  (n=24) del extremo posterior; dimensiones de la vagina globosa  $56 \pm 8$  (46-74) x  $56 \pm 8$  (43-84)  $\mu\text{m}$  (n=27), dimensiones del vestíbulo  $37 \pm 6$  (29-54) x  $43 \pm 6$  (26-59)  $\mu\text{m}$  (n=23), dimensiones del esfínter  $30 \pm 5$  (21-41) x  $29 \pm 3$  (25-34)  $\mu\text{m}$  (n=23), longitud del infundíbulo  $106 \pm 25$  (53-166)  $\mu\text{m}$  (n=18). Cola cónica de  $53 \pm 13$  (26-74)  $\mu\text{m}$  (n=22). Dimensiones de los huevos  $35 \pm 3$  (28-43) x  $55 \pm 6$  (46-73)  $\mu\text{m}$  (n=51) (Fig. 4F) (Tabla 3.3.5.1).

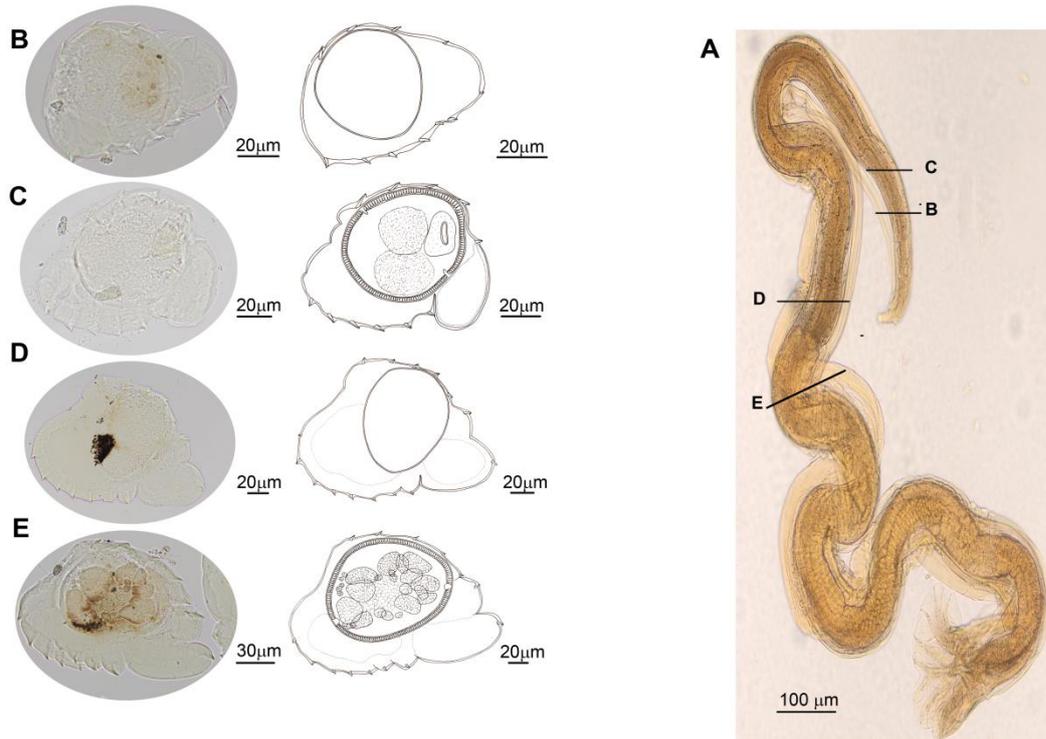
### **Resumen taxonómico**

*Hospedador:* *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

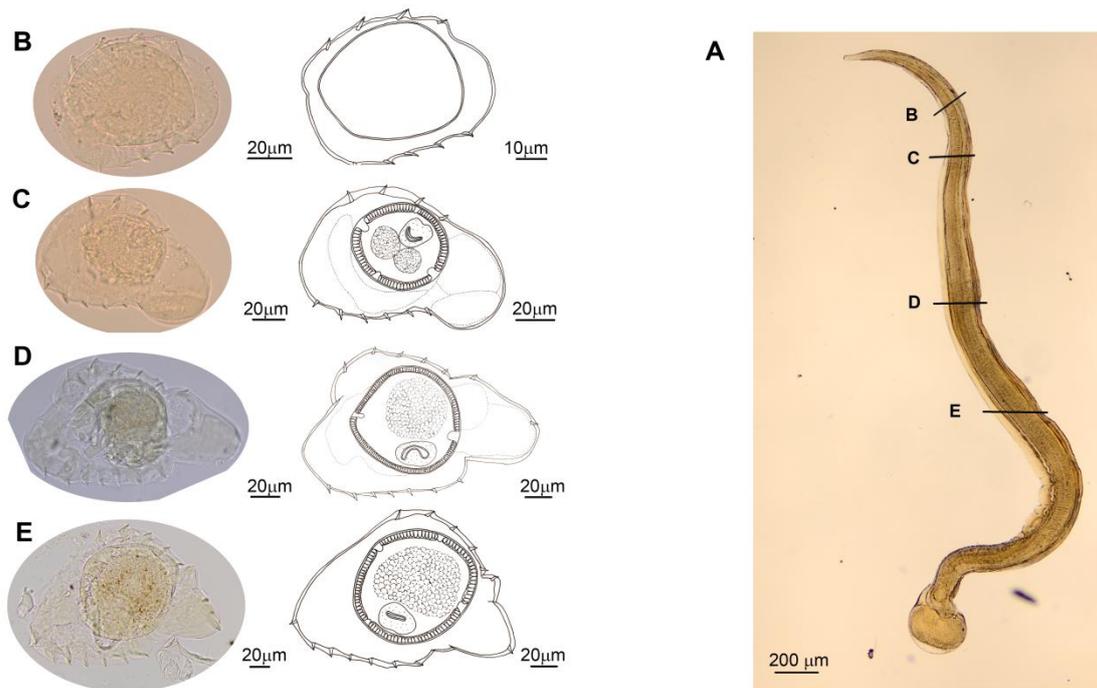
*Área:* provincia de Buenos Aires: partidos de San Cayetano, Bahía Blanca, Magdalena, Berazategui, Tres Arroyos, Punta Indio, Tornquist y La Costa; provincia de Entre Ríos: departamentos de Concordia y Federal; provincia de Córdoba: departamento de Punilla; y provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre.

*Sitio de infección:* intestino delgado.

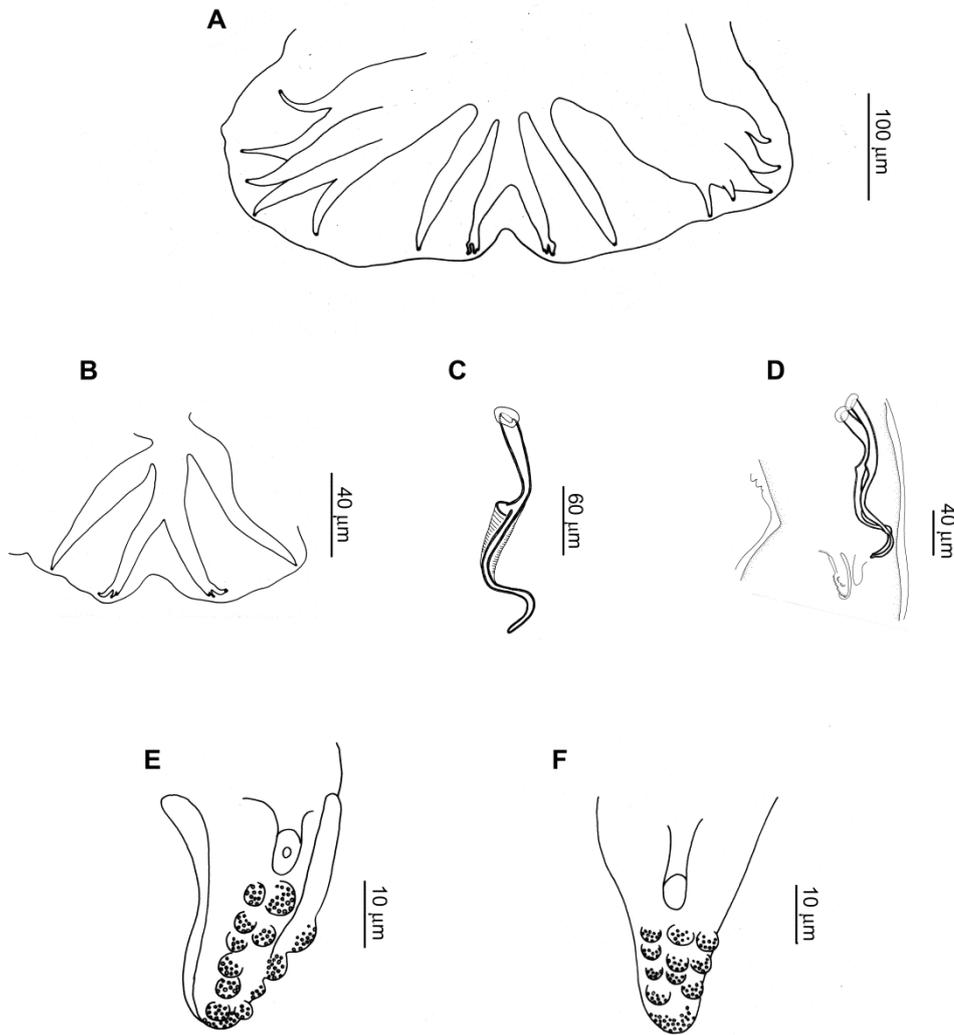
*Parámetros ecológicos:* para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 84,72% (61/72), IM: 377,5 y AM: 319,9. De las 61 vizcachas positivas se obtuvieron un total de 23030 especímenes de *Viannella* cf. *viscaciae*.



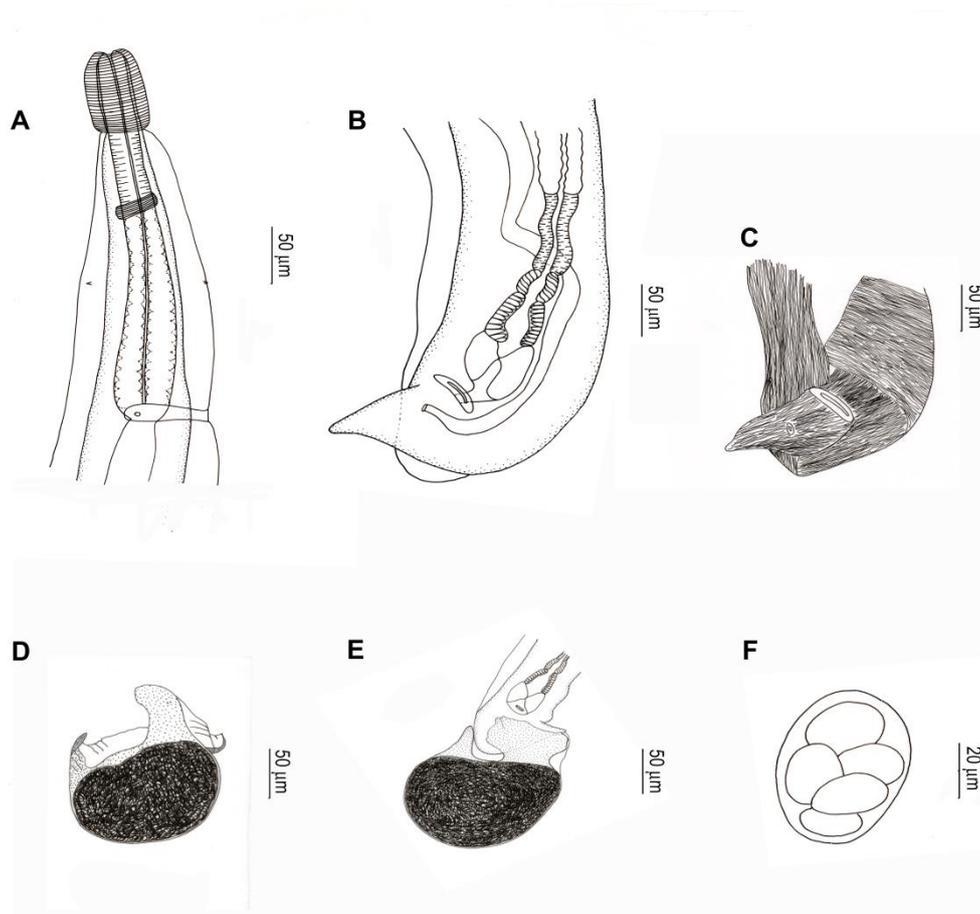
**Fig. 3.3.5.1.** Fotografías al MO y dibujos de *Viannella cf. viscaciae*. **Macho.** **A.** Especimen entero con indicaciones de los cortes transversales realizados para ver el synlophe. **B-E.** Cortes transversales del synlophe en distintas regiones del cuerpo: **B, C.** Nivel esófago-intestino. **D.** Entre la unión esófago-intestino y la mitad del cuerpo. **E.** A la mitad del cuerpo.



**Fig. 3.3.5.2.** Fotografías al MO y dibujos de *Viannella cf. viscaciae*. **Hembra.** **A.** Espécimen entero con indicaciones de los cortes transversales realizados para ver el synlophe. **B-E.** Cortes transversales del synlophe en distintas regiones del cuerpo: **B, C.** A nivel de la unión esófago-intestino. **D.** A la mitad del cuerpo. **E.** Entre la mitad del cuerpo y el extremo posterior.



**Fig. 3.3.5.3.** *Viannella cf. viscaciae*. **Macho.** **A.** Bursa caudal, vista ventral. **B.** Detalle del rayo dorsal. **C.** Espícula. **D.** Detalle de la ubicación de las espículas y el cono genital, vista lateral. **E.** Télamon del cono genital, vista latero-ventral. **F.** Télamon del cono genital, vista ventral.



**Fig. 3.3.5.4.** *Viannella cf. viscaciae*. Hembra. **A.** Extremo anterior del cuerpo, con vesícula cefálica, anillo nervioso, deiridos, poro excretor y canal cervical. **B.** Extremo posterior del cuerpo mostrando el oviyector y cola cónica. **C.** Extremo posterior del cuerpo mostrando la rotación y torsión de las fibras musculares. **D.** Detalle de la estructura globosa aislada. **E.** Estructura globosa en la región posterior. **F.** Huevo.

**Tabla 3.3.5.1.** Principales características morfológicas y medidas de especies de *Viannella*. Medidas dadas en µm.

<b>Especies</b>	<i>Viannella hydrochoeri</i>	<i>Viannella dubia</i>	<i>Viannella viscaciae</i>	<i>Viannella travassosi</i>	<i>Viannella brevispicula</i>
<b>Autores</b>	(Travassos, 1914)	(Travassos, 1921)	Goodey, 1925	Pinto, 1935	(Lent y Freitas, 1936a)
<b>Sinónimos</b>	<i>Viannaia hydrochoeri</i> Travassos, 1914; <i>Viannaia hydrochoeri</i> Hall, 1916	<i>Heligmosomum dubium</i> Travassos, 1921; <i>Viannaia saimiris</i> Cameron, 1923			<i>Longistriata brevispicula</i> Lent y Freitas, 1936a; <i>Longistriata (Brevispiculoides) brevispicula</i> (Lent y Freitas, 1938) Ortlepp, 1939
<b>Referencias</b>	Travassos (1921), Durette-Desset (1971), Durette-Desset y Pinto (1977)	Cameron (1923), Travassos (1937a), Mawson (1964), Durette-Desset (1968a, 1971), Vicente et al. (1997)	Goodey (1925), Travassos (1937a), Durette-Desset (1969), Rossanigo et al. (1986), Martínez (1988), Foster et al. (2002)	Pinto (1935), Travassos (1937a), Martínez (1988)	Lent y Freitas (1936a), Durette-Desset (1968a)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> <sup>f</sup>	<i>Alouatta caraya</i> <sup>†</sup>	<i>Lagidium viscacia</i> <sup>o</sup>	<i>Cavia aperea</i>	<i>Cuniculus paca</i> <sup>‡</sup>
<b>Otros hospedadores</b>		<i>Saimiri sciureus</i> <sup>o</sup> <i>Callithrix jacchus</i>	<i>Lagostomus maximus</i>	<i>Myocastor coypus</i>	
<b>Familia hospedadora</b>	Caviidae (Rodentia)	Cebidae, Atelidae, Callitrichidae (Primates)	Chinchillidae (Rodentia)	Caviidae, Echimyidae (Rodentia)	Cuniculidae (Rodentia)
<b>Área de localidad tipo</b>	Brasil	Brasil	Sudamérica (Jadín zoológico de Londres)	Distrito Federal (Brasil)	Rio de Janeiro (Brasil)
<b>Otras áreas</b>		Adelaide Zoological Gardens (Australia)	San Luis, Entre Ríos, La Pampa (Argentina)	Corrientes, Chaco (Argentina)	

<b>Especies</b>	<b><i>Viannella hydrochoeri</i></b>	<b><i>Viannella dubia</i></b>	<b><i>Viannella viscaiae</i></b>	<b><i>Viannella travassosi</i></b>	<b><i>Viannella brevispicula</i></b>
<b>Autores</b>	(Travassos, 1914)	(Travassos, 1921)	Goodey, 1925	Pinto, 1935	(Lent y Freitas, 1936a)
<b>Macho (N)</b>	-	-	-	-	-
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	1900	2700-6000	-	3200	2340-3280
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	120	150-200	-	100	72-100
<b>Vesícula cefálica</b>	49 (largo)	55-86 (largo)	80 (largo)	35 x 60	68-81 (largo)
<b>Largo total esófago</b>	310	300-480	450	380	320-440
<b>Anillo nervioso*</b>	-	180	250	130	122-127
<b>Deiridos*</b>	-	250	-	-	-
<b>Poros excretor (PE)*</b>	-	250-390	300	260	256
<b>Espículas (E)</b>	170-180	180-392	160-170	150	232-243
<b>Cono genital</b>	-	-	-	40 (largo)	-
<b>AC/LC (%)</b>	6,3	2,5-5	-	3,1	2,2-4,3
<b>PE/LC (%)</b>	-	4,2-9,3	-	8,1	7,8-10,9
<b>E/LC (%)</b>	8,9-9,5	4,2-9,3	-	4,7	7,1-10,4
<b>Hembra (N)</b>	-	-	-	-	-
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	2300-2400	2900-7000	2000-2500	3300	3400
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	150	140-190	-	100	86
<b>Vesícula cefálica</b>	49 (largo)	50-60 (largo)	80 (largo)	60 (largo)	78 (largo)
<b>Largo total esófago</b>	310	300-400	450	380	400
<b>Anillo nervioso*</b>	-	160-180	250	130	135
<b>Deiridos*</b>	-	250-280	-	-	-
<b>Poros excretor (PE)*</b>	-	250-280	300	250-260	256
<b>Vulva (V)**</b>	70	170-340	-	-	130
<b>Cola</b>	-	60-100	-	62	81
<b>Huevo</b>	28-35 x 42-49	35-40 x 56-80	40-42 x 68-70	32-38 x 54-60	27-35 x 49-59
<b>AC/LC (%)</b>	6,25-6,5	2,1-3,9	-	3	2,5
<b>PE/LC (%)</b>	-	3,6-6,2	12-15	7,6	7,5
<b>V/LC (%)</b>	2,9-3	3,7-7,1	-	-	3,8

Tabla 3.3.5.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<b><i>Viannella argentina</i></b>	<b><i>Viannella lenti</i></b>	<b><i>Viannella trichospicula</i><sup>II</sup></b>	<b><i>Viannella cf. viscaicae</i></b>
<b>Autores</b>	Freitas, Lent y Almeida, 1937	Durette-Desset, 1968	Durette-Desset, Gonçalves y Pinto, 2006	Goodey, 1925 y Presente trabajo
<b>Sinónimos</b>				
<b>Referencias</b>	Freitas et al. (1937)	Durette-Desset (1968b)	Durette-Desset et al. (2006)	
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Galea leucoblephara</i>	<i>Galea spixii</i>	<i>Dasyprocta fuliginosa</i>	<i>Lagostomus maximus</i>
<b>Otros hospedadores</b>				
<b>Familia hospedadora</b>	Caviidae (Rodentia)	Caviidae (Rodentia)	Dasyproctidae (Rodentia)	Chinchillidae (Rodentia)
<b>Área de la localidad tipo</b>	Jujuy (Argentina)	Pernambuco (Brasil)	Estado de Amazonas (Brasil)	Buenos Aires, Entre Ríos, Córdoba, Santiago del Estero (Argentina)
<b>Otras áreas</b>				
<b>Macho (N)</b>	-	-	9	35
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	2760-3290	2700	2400 (2100-2700)	3873 ± 698 (2944-5413)
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	94-131	100	71 (60-85)	159 ± 40 (104-265)
<b>Vesícula cefálica</b>	54 (largo)	30 x 60-75	23 (20-26) x 53 (50-58)	37 ± 5 (29-49) x 64 ± 9 (45-80)
<b>Largo total del esófago</b>	300-320	350	295 (270-310)	289 ± 37 (183-345)
<b>Anillo nervioso*</b>	116	240	138 (120-170)	169 ± 31 (110-217)
<b>Deiridos*</b>	-	290	216 (175-238)	223 ± 35 (153-293)
<b>Poros excretor (PE)*</b>	-	300	213 (175-230)	238 ± 33 (172-297)
<b>Espículas (E)</b>	148-165	130	144 (135-160)	200 ± 30 (135-251)
<b>Cono genital</b>	-	22 x 40	10 x 20	46 ± 5 (41-51) x 81 ± 28 (52-107)
<b>AC/LC (%)</b>	2,8-4,7	3,7	2,8-3,1	4,2 ± 1 (2,2-7,2)
<b>PE/LC (%)</b>	-	11,1	8,3-8,5	6,3 ± 1,1 (4,3-8,5)
<b>E/LC (%)</b>	4,5-5,9	4,8	5,9 (5,4-7,1)	5,2 ± 0,6 (3,9-6,4)

<b>Especies</b>	<b><i>Viannella argentina</i></b>	<b><i>Viannella lenti</i></b>	<b><i>Viannella trichospiculall</i></b>	<b><i>Viannella cf. viscaicae</i></b>
<b>Autores</b>	Freitas, Lent y Almeida, 1937	Durette-Desset, 1968	Durette-Desset, Gonçalves y Pinto, 2006	Goodey, 1925 y Presente trabajo
<b>Hembra (N)</b>	-	-	9	31
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	2890-3160	3600-5000	3200 (2800-3500)	3878 ± 629 (2571-5186)
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	105-135	100	71 (60-80)	133 ± 24 (87-198)
<b>Vesícula cefálica</b>	54 (largo)	30-50 x 80-100	27 (23-32) x 51 (50-55)	33 ± 5 (22-43) x 63 ± 12 (36-80)
<b>Largo total del esófago</b>	320-340	410	341 (300-400)	293 ± 30 (212-344)
<b>Anillo nervioso*</b>	148-162	240	173 (160-200)	157 ± 35 (96-214)
<b>Deiridos*</b>	-	360	216 (200-235)	205 ± 52 (129-319)
<b>Poros excretor (PE)*</b>	-	375	217.5 (190-255)	232 ± 43 (122-318)
<b>Vulva (V)**</b>	24-32	-	219 (200-230)	102 ± 24 (65-160)
<b>Cola</b>	64-72	-	83 (70-90)	53 ± 13 (26-74)
<b>Huevo</b>	27-32 x 50-65	20 x 60	30 (25-36) x 55 (50-60)	35 ± 3 (28-43) x 55 ± 6 (46-73)
<b>AC/LC (%)</b>	3,3-4,7	2-2,8	2,1-2,3	3,5 ± 0,6 (2,1-5,4)
<b>PE/LC (%)</b>	-	7,5-10,4	6,8-7,3	6,1 ± 1,5 (3,1-10,2)
<b>V/LC (%)</b>	0,7-1,1	-	6,6-7,1	2,7 ± 0,7 (1,6-4,6)

\*Distancia al extremo anterior. \*\*Distancia al extremo posterior. ∫ Citada como *Hydrochoerus capibara* por Travassos (1921). † Citada como *Alouta caraya* por Travassos (1937a). Ø Citada como *Saimiris sciurea* por Cameron (1923). φ Citada como *Viscacia viscacia* por Goodey (1925) y por Travassos (1937a). ‡ Citada como *Agouti paca* por Lent y Freitas (1936a). || Medida mostrada como la media y el rango entre paréntesis.

### Comentarios sobre la morfología

Los especímenes estudiados en el presente trabajo de tesis son referidos como *Viannella* cf. *viscaciae* porque si bien acuerdan con la mayoría de las características diagnósticas de *V. viscaciae* descrita por Goodey (1925) y Durette-Desset (1969) desde *Lagidium viscacia*, difieren en otras. En este marco, otras características no pudieron ser comparadas por no haber sido descritas en los trabajos mencionados. Los especímenes machos aquí descritos, presentan una bursa disimétrica que no coincide con aquella de *V. viscaciae* descrita por Goodey (1925). Por otro lado, Goodey (1925) y Durette-Desset (1969) no mencionan la presencia del cono genital, que representa una estructura conspicua y muy característica en los especímenes aquí observados (Fig. 3E, 3F). Asimismo, en las hembras descritas en los trabajos referidos se registraron esófagos más largos, y anillos nerviosos y poros excretores más distantes al extremo anterior en comparación con las medidas observadas en este trabajo de tesis.

*Viannella* cf. *viscaciae* puede ser distinguida del resto de las especies de *Viannella* previamente descritas por una combinación de características morfológicas (Tabla 3.3.5.1) (Travassos, 1921; Cameron, 1923; Goodey, 1925; Pinto, 1935; Lent y Freitas, 1936a; Freitas et al., 1937; Travassos, 1937a; Mawson, 1964; Durette-Desset, 1968a, b; Durette-Desset, 1969; Durette-Desset y Pinto, 1977; Vicente et al., 1997; Durette-Desset et al., 2006).

*Viannella* cf. *viscaciae* se diferencia de *V. lenti*, *V. hydrochoeri*, *V. dubia*, *V. brevispicula* y *V. trichospicula* por el synlophe a la mitad del cuerpo.

Los machos de *Viannella* cf. *viscaciae* se diferencian de *V. hydrochoeri*, *V. argentina*, *V. lenti*, *V. dubia*, *V. travassosi*, *V. brivispicula* y *V. trichospicula* por la forma de las espículas y la bursa caudal. Además, pueden diferenciarse de *V. travassosi*, *V. lenti* y *V. trichospicula* por el tamaño y la forma del cono genital. Por otro lado, *Viannella* cf. *viscaciae* presenta una relación largo del poro excretor-longitud del cuerpo menor que *V. lenti*, y una relación longitud de espícula-longitud del cuerpo menor que *V. hydrochoeri* y *V. brevispicula*.

Las hembras de *Viannella* cf. *viscaciae* pueden distinguirse de *V. hydrochoeri*, *V. dubia*, *V. travassosi*, *V. argentina* y *V. trichospicula* por la formación de una estructura globosa en la región caudal. Además, tiene huevos más anchos que los de *V. lenti*, una relación ancho del cuerpo-longitud del cuerpo menor que *V. hydrochoeri*, y una relación vulva-longitud del cuerpo mayor que *V. argentina* y menor que *V. trichospicula*.

### **Estudio molecular y aspectos filogenéticos**

#### Región ITS1 ADNr

Se obtuvieron 10 productos de PCR de los cuatro sitios de muestreo (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3) adecuados para secuenciar y realizar los análisis filogenéticos. Estas secuencias presentaron 470-476 pares de bases (pb) (excluyendo los cebadores) y su contenido de G+C osciló entre 43,1% y 45%, mientras que el contenido de A+T osciló entre 55,7% y 56,7%. Las alineaciones múltiples de 18 secuencias ITS1 de especies de la superfamilia Heligmosomoidea produjeron un conjunto de datos de 549 caracteres. No se observaron patrones de correspondencia entre los haplotipos de *Viannella* cf. *viscaciae* estudiadas y las poblaciones hospedadoras. Los valores máximos y mínimos de similitud se muestran en la Tabla A3c1 (Anexo capítulo 3), en donde se agruparon los haplotipos de *Viannella* cf. *viscaciae* según los dos subclados conformados. Entre *Viannella* cf. *viscaciae* y las especies estudiadas los valores máximos y mínimos de similitud se encontraron entre 77,6 y 74,7%, respectivamente (Tabla A3c1, Anexo capítulo 3).

El árbol de consenso mostró que el clado correspondiente a *Viannella* cf. *viscaciae* se separó de los ocho taxones de Heligmosomoidea analizados, con buena resolución (100 BI/100 ML). Considerando las poblaciones analizadas de *Viannella* cf. *viscaciae*, se observó la conformación de dos subclados con buena resolución, uno correspondiente a los haplotipos de SOBA (V5A, V8A, V7A), ECAS (VC9, VC7) y Entre Ríos (V1A) (100 BI/100 ML) y otro correspondiente a Santiago del Estero (V1B, V2B) y SOBA (V9A) (80 BI/81 ML) (Fig. 3.3.5.5).

#### Gen parcial codificante de *coxI* ADNmt

Se obtuvieron cuatro productos de PCR de dos sitios de muestreo (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3) adecuados para secuenciar y realizar los análisis filogenéticos. Estas secuencias tuvieron 108 pares de bases (pb) (excluyendo los cebadores) y su contenido de G+C osciló entre 31,7% y 32,3% y de A+T osciló entre 68,2% y 68,5%. Los valores máximos y mínimos de similitud se muestran en la Tabla A3c2 (Anexo capítulo 3), en donde se agruparon los haplotipos de *Viannella* cf. *viscaciae* según los dos subclados conformados. La similitud entre estos subclados fue de 86,72%-88,88%, mientras que entre *Viannella* cf. *viscaciae* y otras especies estudiadas los valores máximos y mínimos de similitud se encontraron entre 89,2 y 84,2%, respectivamente (Tabla A3c2, Anexo capítulo 3).

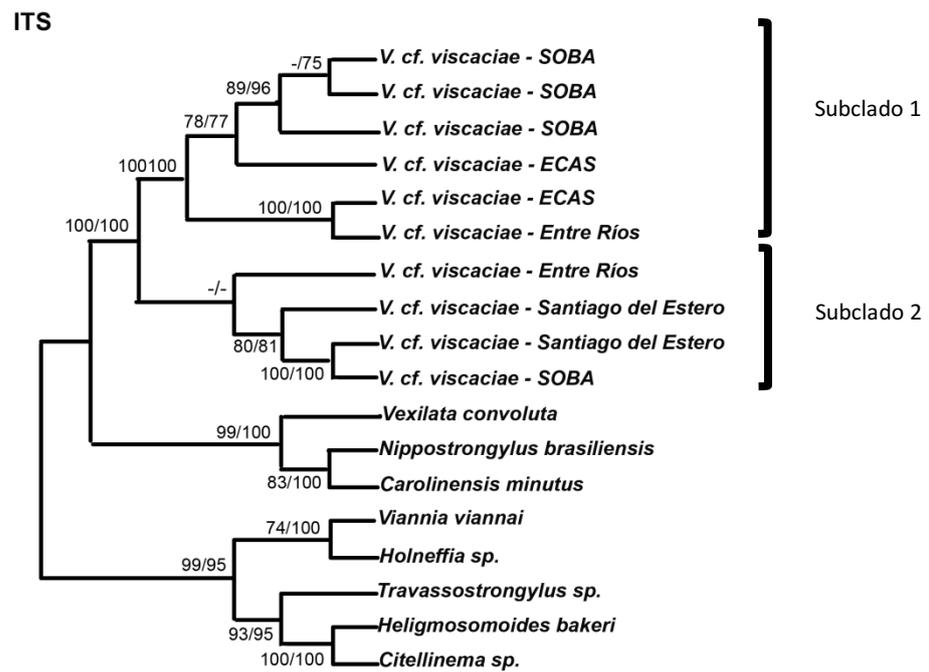
El árbol de consenso mostró que los haplotipos correspondientes a *Viannella* cf. *viscaciae* conformaron un clado con buena resolución (70 BI/65 ML), y dos subclados con buen soporte, uno correspondiente a los haplotipos de ECAS (VC9, VC12) (93 BI/95 ML) y otro a los de Santiago del Estero (V1B, V2B) (97 BI/99 ML), siendo la especie hermana *Travassostrongylus* sp. (Fig. 3.3.5.6).

### **Comentarios sobre los resultados moleculares**

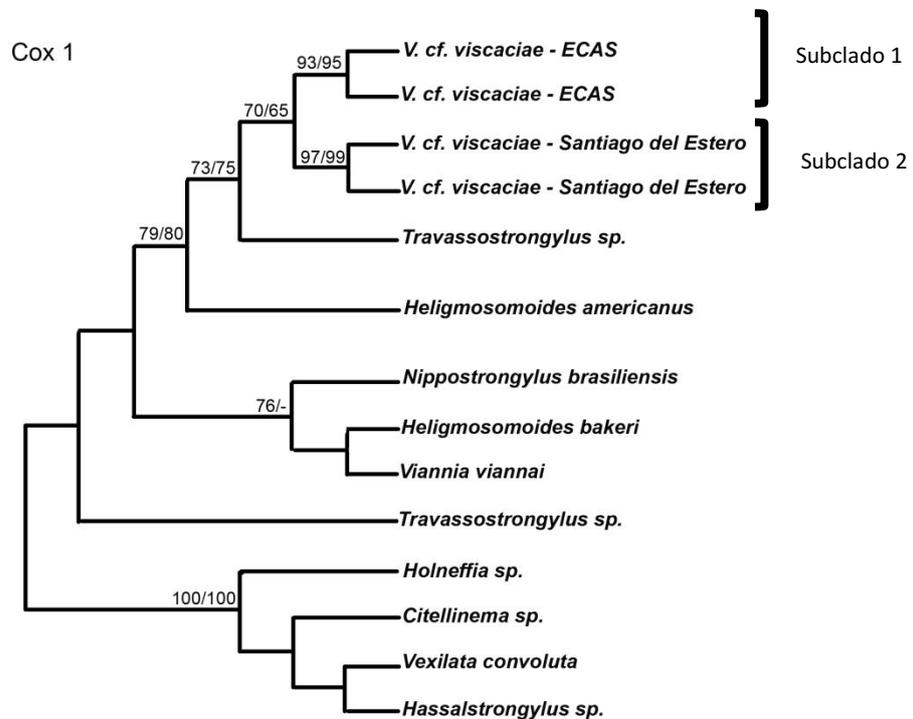
Se aportan las secuencias para 11 especímenes de *Viannella* cf. *viscaciae* para la región ITS1 ADNr y el gen parcial codificante de *coxI* ADNmt (secuencias en proceso de cargado en GenBank),

constituyendo el primer aporte molecular para el género *Viannella*. El análisis de distancias genéticas y la exploración filogenética para ambos marcadores, sugiere que la especie *Viannella* cf. *viscaciae* conforma un clado que se separa de otros géneros de Heligmosomoidea, indicando diferentes relaciones con los mismos. Con el marcador *ITS1 ADNr*, no se observó un patrón entre las relaciones de los haplotipos estudiados y las correspondientes poblaciones hospedadoras. Sin embargo, con *cox1 ADNmt* se observaron dos grupos de haplotipos que se corresponden con las poblaciones hospedadoras de ECAS y Santiago del Estero (no se han logrado haplotipos pertenecientes a las otras poblaciones con este marcador).

El análisis realizado debe entenderse como preliminar. En próximos estudios se prevé analizar los mismos y nuevos especímenes, con estos mismos y otros marcadores, que permitan, por un lado, verificar la posible correspondencia entre los haplotipos de *Viannella* cf. *viscaciae* y las poblaciones hospedadoras, y por otro, dilucidar las relaciones de este género con los otros, con la intención de aportar a la sistemática de este grupo de nematodos. En este sentido, es interesante notar que algunos géneros considerados en la misma subfamilia de *Viannella* se ubican en ramas más distantes (*Travassostrongylus* sp., *Travassostrongylus orloffi*, *Hoineffia* sp., *Viannaia viannai*) que aquellos de otras subfamilias (e.g. *Vexilata convoluta*, *Nippostrongylus brasiliensis*, *Carolinensis minutus*).



**Fig. 3.3.5.5.** Árbol filogenético de especies de Heligmosomoidea basado en secuencias de la región *ITS1 ADNr* obtenidas usando máxima verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI).



**Fig. 3.3.5.6.** Árbol filogenético de especies de Heligmosomoidea basado en secuencias de la región *cox1 ADNmt* obtenidas usando máxima verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI).

### Consideraciones generales y aportes

Las diferencias observadas entre los especímenes de *Viannella* cf. *viscaciae* parásitos de *L. maximus* y aquellos de *Viannella viscaciae* descritos para *Lagidium viscacia* presuponen la posibilidad de variaciones intraespecíficas o bien, de una nueva especie. Los estudios moleculares no pueden por ahora dilucidar las distancias genéticas entre estos taxones, por no registrarse especímenes secuenciados desde *Lagidium viscacia* como hospedador. En este marco, se pone en duda lo reportado en trabajos tales como los de Rossanigo et al. (1986), Martínez (1988) y Foster et al. (2002) para las provincias de San Luis, Entre Ríos y La Pampa, respectivamente, quienes reportan *Viannella viscaciae* en *L. maximus*.

Hasta el momento, ocho especies de *Viannella* han sido descritas, de las cuales siete pertenecen a roedores de los géneros *Hydrochoerus*, *Lagidium*, *Cavia*, *Cuniculus*, *Galea* y *Dasyprocta*, los cuales se distribuyen en cuatro familias, Caviidae, Chinchillidae, Cuniculidae y Dasyproctidae (Travassos, 1921; Cameron, 1923; Goodey, 1925; Pinto, 1935; Lent y Freitas, 1936a; Freitas et al., 1937; Travassos, 1937a; Mawson, 1964; Durette-Desset, 1968a, b; Durette-Desset, 1969; Durette-Desset y Pinto, 1977; Vicente et al., 1997; Durette-Desset et al., 2006).

*Viannella* cf. *viscaciae* fue comparada con el resto de las especies previamente registradas para el género a partir de una gran cantidad de especímenes. A esto se suman los cortes transversales a lo largo del cuerpo en ambos sexos para estudiar las características del synlophe. Asimismo, se aportan datos moleculares (nuevos para el género) y análisis filogenéticos con otras especies dentro de la superfamilia Heligmosomoidea, así como también datos ecológicos y de distribución.

Se prevén próximos estudios que permitirán aportar a la dilucidación del nivel específico de este taxón, a partir de estudios morfológicos y moleculares que comparen los especímenes parásitos de *L. viscacia* y *L. maximus*.

## Superfamilia Trichostrongyloidea Chabaud, 1965

### Familia Trichostrongylidae Leiper, 1912

- ❖ **Diagnosis:** cápsula bucal bien desarrollada o reducida a un anillo, vesícula cefálica ausente. Synlophe ausente o pobremente desarrollado. Macho con bursa del tipo 1-4 o 1-3-1, extremidad distal de los rayos 2 y 3 ampliamente separada. Hembras didelfas, cola sin espina (Beveridge et al., 2014).
- ❖ **Comentarios:** esta familia incluye tres subfamilias, Amidostomatinae, Filarinematinae y Trichostrongylinae, reunidos por la falta de vesícula cefálica y synlophe (excepto en *Graphidioides* Cameron, 1923 y *Travassosius* Khalil, 1922) (Beveridge et al., 2014). Los Filarinematinae son parásitos gástricos de marsupiales australianos, mientras que los Trichostrongylinae son parásitos de importancia económica de rumiantes domésticos y también se encuentran en roedores, camélidos y ocasionalmente en aves. Los Amidostomatinae son parásitos de aves acuáticas (Beveridge et al., 2014).

### Subfamilia Trichostrongylinae Leiper, 1912

- ❖ **Diagnosis:** cápsula bucal reducida, vesícula cefálica ausente. Synlophe ausente o, si está presente, sin un eje de orientación. Machos con los extremos distales de los rayos 2 y 3 de la bursa ampliamente separados entre ellos, lóbulo dorsal pobremente desarrollado. Hembras didelfas, cola si espina (Beveridge et al., 2014).
- ❖ **Comentarios:** parásitos de rumiantes, camélidos, roedores neotropicales y aves Galliformes (Beveridge et al., 2014).

### Género Graphidioides Cameron, 1923

- ❖ **Diagnosis:** synlophe con crestas orientadas perpendicularmente a la superficie del cuerpo, ausentes en los laterales a la altura de los cordones nerviosos. Deiridos en forma de gancho. Machos con bursa caudal con ornamentación sobre los lóbulos laterales, patrón de tipo 2-3, rayo dorsal relativamente desarrollado y rayos 6 paralelos a los rayos 8; espículas largas y delgadas con punta única (excepto en *G. berlai*). Hembras con vulva con abertura transversal, oviyector levemente asimétrico (excepto *G. affinis*), cola cónica (Sutton y Durette-Desset, 1995).
- ❖ **Comentarios:** parásitos del estómago e intestino delgado de caviomorfos, primates y cricétidos en Sudamérica (Sutton y Durette-Desset, 1995).

#### Graphidioides sp. 1

Fig. 3.3.6.1 (A-C), Fig. 3.3.6.2 (A-C), Fig. 3.3.6.3 (A, B), Fig. 3.3.6.4 (A-D), Fig. 3.3.6.5 (A, B), Fig. 3.3.6.6, Fig. 3.3.6.7

#### Diagnosis morfológica

##### Descripción

**Diagnosis general:** nematodes largos, no enrollados. Cabeza sin vesícula cefálica. Machos con bursa caudal subsimétrica de tipo 2-3, ornamentación en los lóbulos laterales, entre los rayos 4 y 6; espículas largas, filiformes, aladas y terminadas en punta única; cono genital con labio ventral (télamon) más largo que el dorsal, lo que dificulta observar las papilas 7 dispuestas en el labio dorsal (Fig. 3A, 3B; Fig. 5A). Hembras con vestíbulo simétrico; huevos de cáscara gruesa, transparente y con un pequeño opérculo en uno de sus polos (Fig. 4B, 4D; Fig. 5B).

**Synlophe (basado en 6 machos y 5 hembras):** en ambos sexos la superficie del cuerpo presenta crestas cuticulares a lo largo del cuerpo. El número de crestas es levemente variable a lo largo del cuerpo, a nivel de la unión esófago-intestino los machos presentan 26-38 crestas y las hembras 31-38, a nivel de la mitad cuerpo los machos presentan 26-30 crestas y las hembras 28-32. El número de crestas permanece constante entre la mitad del cuerpo y la bursa caudal en los machos, y entre la vulva y el ano en las hembras. En sección transversal, el número y tamaño de las crestas dorsales y

ventrales es similar a lo largo del cuerpo; crestas espaciadas regularmente, excepto a nivel de los cordones laterales donde no hay crestas; crestas orientadas perpendicularmente a la superficie del cuerpo (Fig. 1A-C, Fig. 2A-C).

*Macho (basado en 10 especímenes):* largo del cuerpo  $14623 \pm 747$  (13565-15540)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $208 \pm 15$  (183-231)  $\mu\text{m}$ . Longitud del esófago  $608 \pm 26$  (556-643)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $278 \pm 19$  (255-309)  $\mu\text{m}$  (n=7), poro excretor a  $468 \pm 29$  (429-508)  $\mu\text{m}$  (n=9) y deiridos a  $489 \pm 44$  (406-547)  $\mu\text{m}$  (n=9) del extremo anterior. Rayo 2 de la bursa diverge primero y se separa ampliamente del rayo 3; rayos 4 y 6 divergen casi al mismo nivel; rayo 5 más largo que el 4; la distancia entre los extremos de los rayos 4 y 5 es similar a la distancia entre los extremos de los rayos 5 y 6; rayos 8 surgen del tronco común de los rayos 2-3-4-5-6; rayo dorsal dividido en dos sub-ramas en su extremo distal, cada una de las cuales lleva tres papilas: papila 9 (externa), papila 10 (interna) y los fásmidos (intermedios) (Fig. 3A, Fig. 5A). Longitud de las espículas  $1180 \pm 49$  (1119-1278)  $\mu\text{m}$  (Tabla 3.3.6.1).

*Hembra (basado en 10 especímenes):* largo del cuerpo  $27693 \pm 2108$  (24711-32000)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $347 \pm 42$  (273-406)  $\mu\text{m}$ . Longitud del esófago  $677 \pm 35$  (630-752)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $291 \pm 33$  (232-336)  $\mu\text{m}$ , poro excretor a  $476 \pm 62$  (371-577)  $\mu\text{m}$  y deiridos a  $505 \pm 33$  (450-543)  $\mu\text{m}$  del extremo anterior. Vulva a  $8146 \pm 871$  (7307-10016)  $\mu\text{m}$  del extremo posterior. Longitud del vestíbulo  $425 \pm 59$  (342-544)  $\mu\text{m}$  (n=9), longitud del infundíbulo anterior  $562 \pm 187$  (417-773)  $\mu\text{m}$  (n=3), longitud del infundíbulo posterior  $517 \pm 171$  (316-790)  $\mu\text{m}$  (n=5), dimensiones del esfínter anterior  $90 \pm 8$  (75-102) x  $68 \pm 10$  (56-82)  $\mu\text{m}$  (n=9), dimensiones del esfínter posterior  $90 \pm 8$  (78-102) x  $71 \pm 8$  (60-82)  $\mu\text{m}$  (n=9). Cola  $369 \pm 37$  (315-427)  $\mu\text{m}$ . Dimensiones de los huevos  $67 \pm 3$  (60-74) x  $94 \pm 3$  (88-103)  $\mu\text{m}$  (n=50) (Tabla 3.3.6.1).

### **Resumen taxonómico**

Hospedador: *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

Áreas: provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre; provincia de Buenos Aires: partido de Tornquist.

*Sitio de infección:* estómago.

**Graphidioides sp. 2**

Fig. 3.3.6.1 (D-F), Fig. 3.3.6.2 (D-F), Fig. 3.3.6.3 (C, D), Fig. 3.3.6.4 (E-H), Fig. 3.3.6.5 (C-D), Fig. 3.3.6.6,  
Fig. 3.3.6.7

**Diagnos morfológica****Descripción**

*Diagnosis general:* nematodes largos, no enrollados. Cabeza sin vesícula cefálica. Machos con bursa caudal subsimétrica de tipo 2-3, ornamentación en los lóbulos laterales, entre los rayos 4 y 6; espículas largas, filiformes, aladas y terminadas en punta única; cono genital con labio ventral (télamon) más corto que el dorsal, el cual lleva las papilas 7 pedunculadas (Fig. 3C, 3D; Fig. 5C). Hembras con vestíbulo levemente asimétrico; huevos de cáscara delgada (Fig. 4F, 4H; Fig. 5D).

*Synlophe (basado en 8 machos y 9 hembras):* en ambos sexos la superficie del cuerpo presenta crestas cuticulares a lo largo del cuerpo. El número de crestas es levemente variable a lo largo del cuerpo y entre sexos, a nivel de la unión esófago-intestino los machos presentan 26-35 crestas y las hembras 32-41, a nivel de la mitad del cuerpo los machos presentan 26-34 crestas y las hembras 32-39. En los machos la cantidad de crestas permanece casi igual (26-33) entre la mitad del cuerpo y la bursa, mientras que en las hembras la cantidad de crestas disminuye a 29-38 entre la vulva y el ano. En sección transversal, el número y tamaño de las crestas dorsales y ventrales es similar a lo largo de todo el cuerpo, aunque son observables crestas de menor tamaño y más cercanas en los laterales; crestas espaciadas regularmente, excepto a nivel de los cordones laterales donde no hay crestas; crestas orientadas perpendicularmente a la superficie del cuerpo (Fig. 1D-F, Fig. 2D-F).

*Macho (basado en 8 especímenes):* largo del cuerpo  $8406 \pm 927$  (6614-9977)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $150 \pm 10$  (137-165)  $\mu\text{m}$ . Longitud del esófago  $519 \pm 32$  (455-558)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $243 \pm 35$  (201-296)  $\mu\text{m}$ , poro excretor a  $318 \pm 102$  (162-401)  $\mu\text{m}$  y deiridos a  $364 \pm 52$  (294-421)  $\mu\text{m}$  del extremo anterior. Rayo 2 de la bursa diverge primero y se separa ampliamente del rayo 3; rayo 6 diverge antes que el rayo 4; rayo 5 más largo que el rayo 4; la distancia entre los extremos de los rayos 4 y 5 es menor que entre los rayos 5 y 6; rayos 8 surgen del tronco del rayo dorsal; rayo dorsal dividido en dos sub-ramas en su extremo distal, cada una de las cuales lleva tres papilas: papila 9 (externa), papila 10 (interna) y los fásmidos (intermedios) (Fig. 3C, Fig. 5C). Longitud de las espículas  $1069 \pm 88$  (943-1173)  $\mu\text{m}$  (Tabla 3.3.6.1).

*Hembra (basado en 11 especímenes):* largo del cuerpo  $17316 \pm 2361$  (12772-20827)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $280 \pm 53$  (198-367)  $\mu\text{m}$ . Longitud del esófago  $595 \pm 28$  (552-631)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $275 \pm 18$  (256-306)  $\mu\text{m}$ , poro excretor a  $356 \pm 75$  (197-445)  $\mu\text{m}$  y deiridos a  $440 \pm 78$  (366-538)  $\mu\text{m}$  del extremo anterior. Vulva a  $4950 \pm 894$  (3705-6039)  $\mu\text{m}$  del extremo posterior. Longitud total del vestíbulo  $297 \pm 39$  (237-348)  $\mu\text{m}$ , longitud del vestíbulo anterior  $188 \pm 25$  (162-221)  $\mu\text{m}$  (n=5), longitud del vestíbulo posterior  $100 \pm 30$  (65-145)  $\mu\text{m}$  (n=5), longitud del infundíbulo anterior  $225 \pm$

81(75-326)  $\mu\text{m}$  (n=9), longitud del infundíbulo posterior  $226 \pm 74$  (176-373)  $\mu\text{m}$  (n=6), dimensiones del esfínter anterior  $90 \pm 9$  (75-108) x  $78 \pm 9$  (63-92)  $\mu\text{m}$ , dimensiones del esfínter posterior  $88 \pm 8$  (79-104) x  $74 \pm 7$  (64-85)  $\mu\text{m}$  (n=10). Cola  $354 \pm 47$  (279-450)  $\mu\text{m}$ . Dimensiones de los huevos  $79 \pm 6$  (66-96) x  $132 \pm 8$  (116-150)  $\mu\text{m}$  (Tabla 3.3.6.1).

### Resumen taxonómico

Hospedador: *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

Áreas: provincia de Entre Ríos: departamento de Federal; provincia de Buenos Aires: partido de Berazategui (ECAS).

Sitio de infección: estómago.

### **Graphidioides sp. 3**

Fig. 3.3.4.1 (G-I), Fig. 3.3.4.2 (G-I), Fig. 3.3.4.3 (E), Fig. 3.3.4.4 (I-L), Fig. 3.3.4.5 (E-F), Fig. 3.3.6.6, Fig. 3.3.6.7

### Diagnos morfológica

#### Descripción

*Diagnosis general:* nematodes largos, no enrollados. Cabeza sin vesícula cefálica. Machos con bursa caudal subsimétrica de tipo 2-3, ornamentación en los lóbulos laterales, entre los rayos 3 y 6; espículas largas, filiformes, aladas y terminadas en punta única; cono genital difícil de observar, labio dorsal con papilas 7 pedunculadas (Fig. 3E, Fig. 5E). Hembras con vestíbulo largo y marcadamente asimétrico, huevos de cáscara delgada (Fig. 4J, 4L; Fig. 5F).

*Synlophe (basado en 4 machos y 5 hembras):* en ambos sexos la superficie del cuerpo presenta crestas cuticulares a lo largo del cuerpo. El número de crestas es variable a lo largo del cuerpo y entre sexos, a nivel de la unión esófago-intestino los machos presentan 34-45 crestas y las hembras 39-56, a nivel de la mitad del cuerpo los machos presentan 41-51 crestas y las hembras 53-61. En los machos el rango de crestas permanece constante entre la mitad del cuerpo y la bursa, mientras que en las hembras la cantidad de crestas decrece levemente llegando a 48-56 entre la vulva y el ano. En sección transversal, el número y tamaño de las crestas dorsales y ventrales es similar a lo largo de todo el cuerpo, aunque son observables crestas de menor tamaño y más cercanas en los laterales; crestas espaciadas regularmente, excepto a nivel de los cordones laterales donde no hay crestas; crestas orientadas perpendicularmente a la superficie del cuerpo (Fig. 1G-I, Fig. 2G-I).

*Macho (basado en 4 especímenes):* largo del cuerpo  $9113 \pm 118$  (7554-10333)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $249 \pm 13$  (238-265)  $\mu\text{m}$ . Longitud del esófago  $483 \pm 20$  (461-503)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $222 \pm 19$  (211-251)  $\mu\text{m}$ , poro excretor a  $254 \pm 25$  (228-278)  $\mu\text{m}$  y deiridos a  $304 \pm 27$  (274-324)  $\mu\text{m}$  del extremo anterior. Rayo 2 de la bursa diverge primero y se separa ampliamente del rayo 3 que es el próximo que diverge; rayos 4 y 6 divergen casi al mismo nivel; rayo 5 más largo que el rayo 4; rayos 6

y 8 son paralelos y divergen casi en el extremo distal del rayo 8; rayos 8 surgen del tronco común a los rayos 2-3-4-5-6; rayo dorsal dividido en dos sub-ramas en su extremo distal, cada una de las cuales lleva tres papilas: papila 9 (externa), papila 10 (interna) y los fásmidos (intermedios) (Fig. 3E, Fig. 5E). Longitud de las espículas  $2035 \pm 127$  (1891-2173)  $\mu\text{m}$  (Tabla 3.3.6.1).

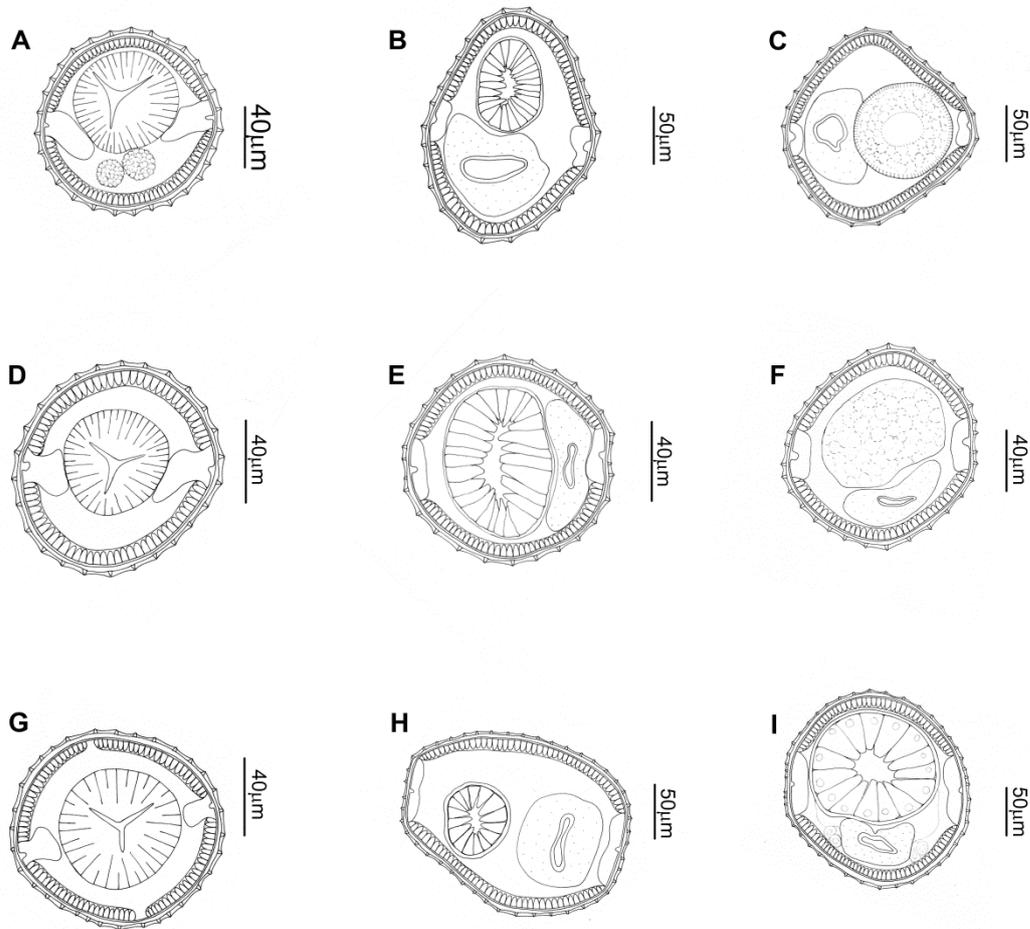
*Hembra (basado en 5 especímenes):* largo del cuerpo  $16992 \pm 2236$  (13723-19038)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $372 \pm 34$  (325-418)  $\mu\text{m}$ . Longitud del esófago  $576 \pm 21$  (557-610)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $243 \pm 8$  (231-254)  $\mu\text{m}$ , poro excretor a  $309 \pm 41$  (253-366)  $\mu\text{m}$  y deiridos a  $351 \pm 39$  (317-417)  $\mu\text{m}$  del extremo anterior. Vulva a  $5684 \pm 1164$  (4357-6871)  $\mu\text{m}$  del extremo posterior. Longitud total del vestíbulo  $735 \pm 125$  (558-876)  $\mu\text{m}$ , longitud del vestíbulo anterior  $626 \pm 118$  (461-746)  $\mu\text{m}$ , longitud del vestíbulo posterior  $109 \pm 14$  (97-130)  $\mu\text{m}$ , longitud del infundíbulo anterior  $340 \pm 59$  (277-419)  $\mu\text{m}$  (n=4), longitud del infundíbulo posterior  $332 \pm 4$  (329-335)  $\mu\text{m}$  (n=2), dimensiones del esfínter anterior  $119 \pm 6$  (111-129) x  $97 \pm 12$  (81-115)  $\mu\text{m}$ , dimensiones del esfínter posterior  $111 \pm 4$  (106-115) x  $90 \pm 4$  (85-96)  $\mu\text{m}$ . Cola  $349 \pm 53$  (275-396)  $\mu\text{m}$ . Dimensiones de los huevos  $81 \pm 5$  (72-88) x  $134 \pm 6$  (119-141)  $\mu\text{m}$  (Tabla 3.3.6.1).

#### **Resumen taxonómico**

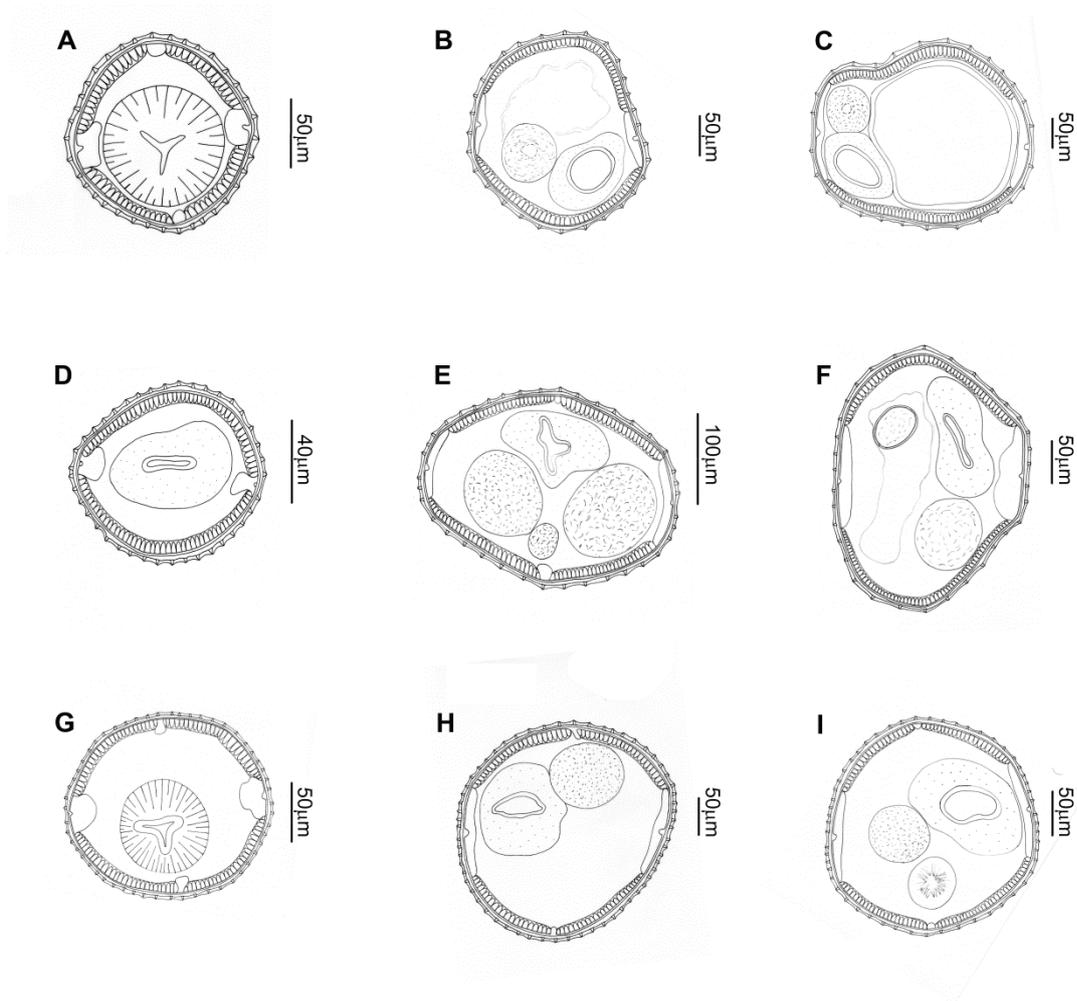
Hospedador: *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

Áreas: provincia de Buenos Aires: partidos de Tornquist y de Bahía Blanca.

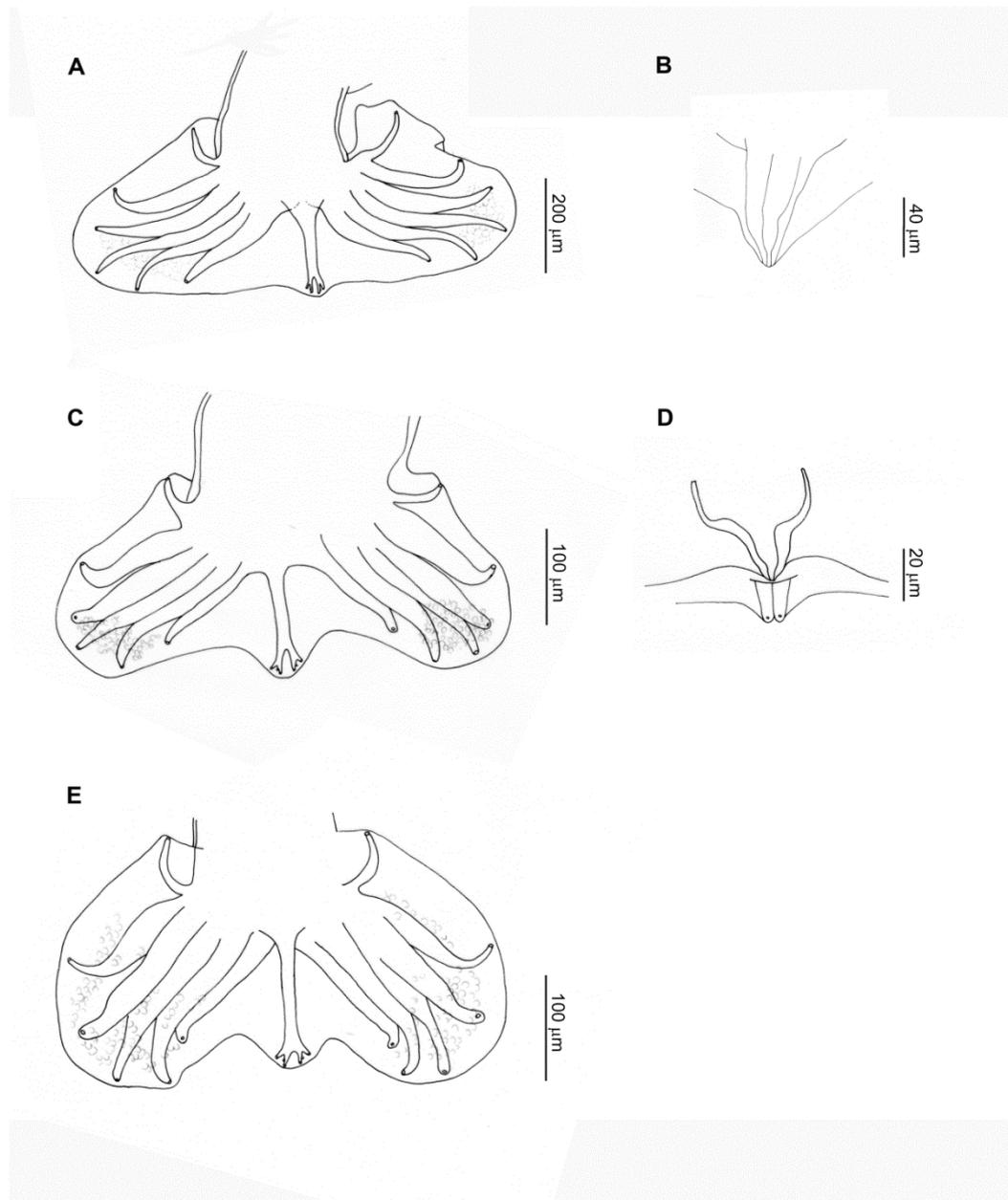
Sitio de infección: estómago.



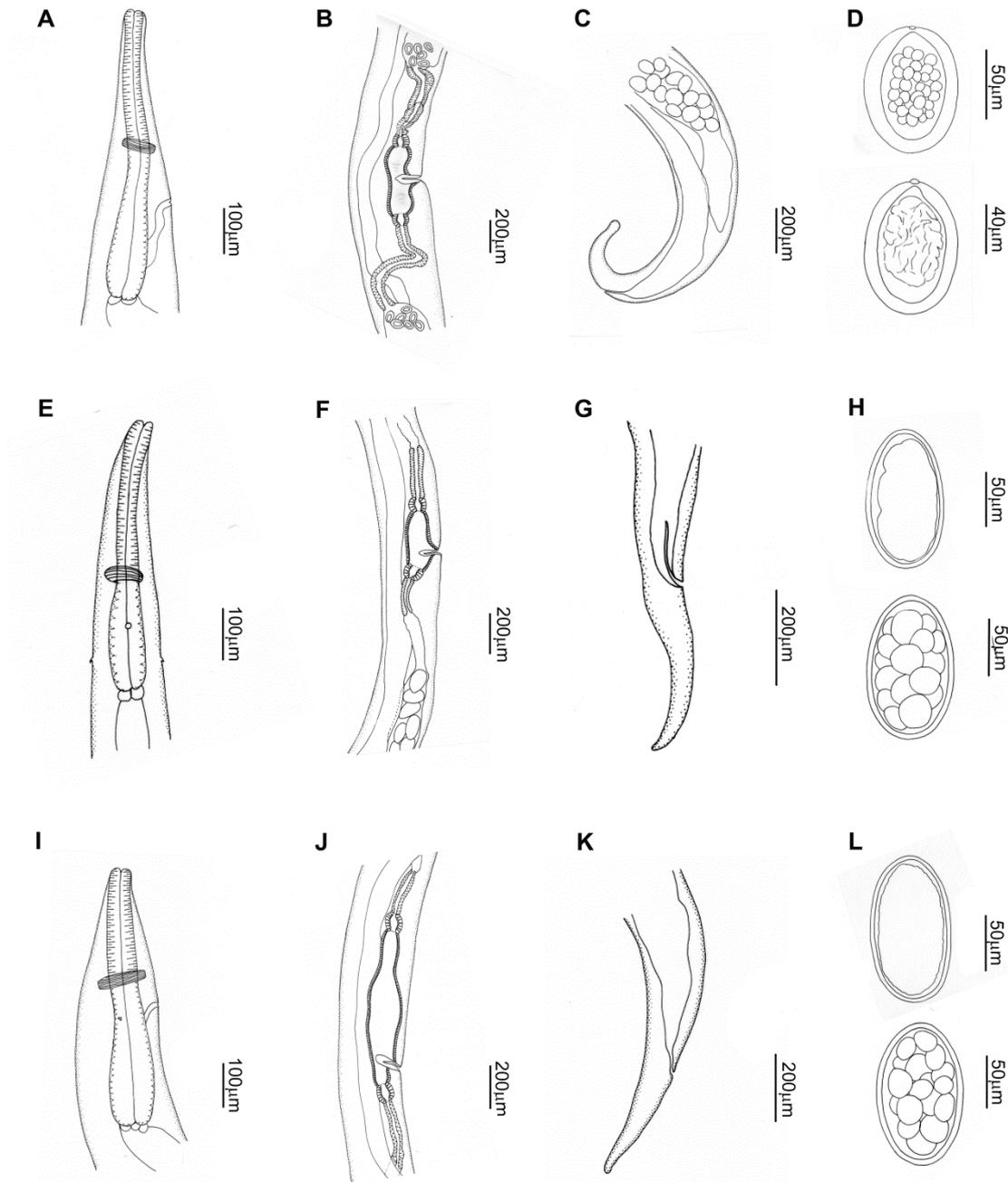
**Fig. 3.3.6.1. Macho.** Cortes transversales del synlophe en distintas regiones del cuerpo. **A-C.** *Graphidioides* sp. 1: **A.** Corte a nivel del esófago-intestino. **B.** Corte a la mitad del cuerpo. **C.** Corte entre la mitad del cuerpo y la bursa. **D-F.** *Graphidioides* sp. 2: **D.** Corte a nivel del esófago-intestino. **E.** Corte a la mitad del cuerpo. **F.** Corte entre la mitad del cuerpo y la bursa. **G-I.** *Graphidioides* sp. 3: **G.** Corte a nivel del esófago-intestino. **H.** Corte a la mitad del cuerpo. **I.** Corte entre la mitad del cuerpo y la bursa.



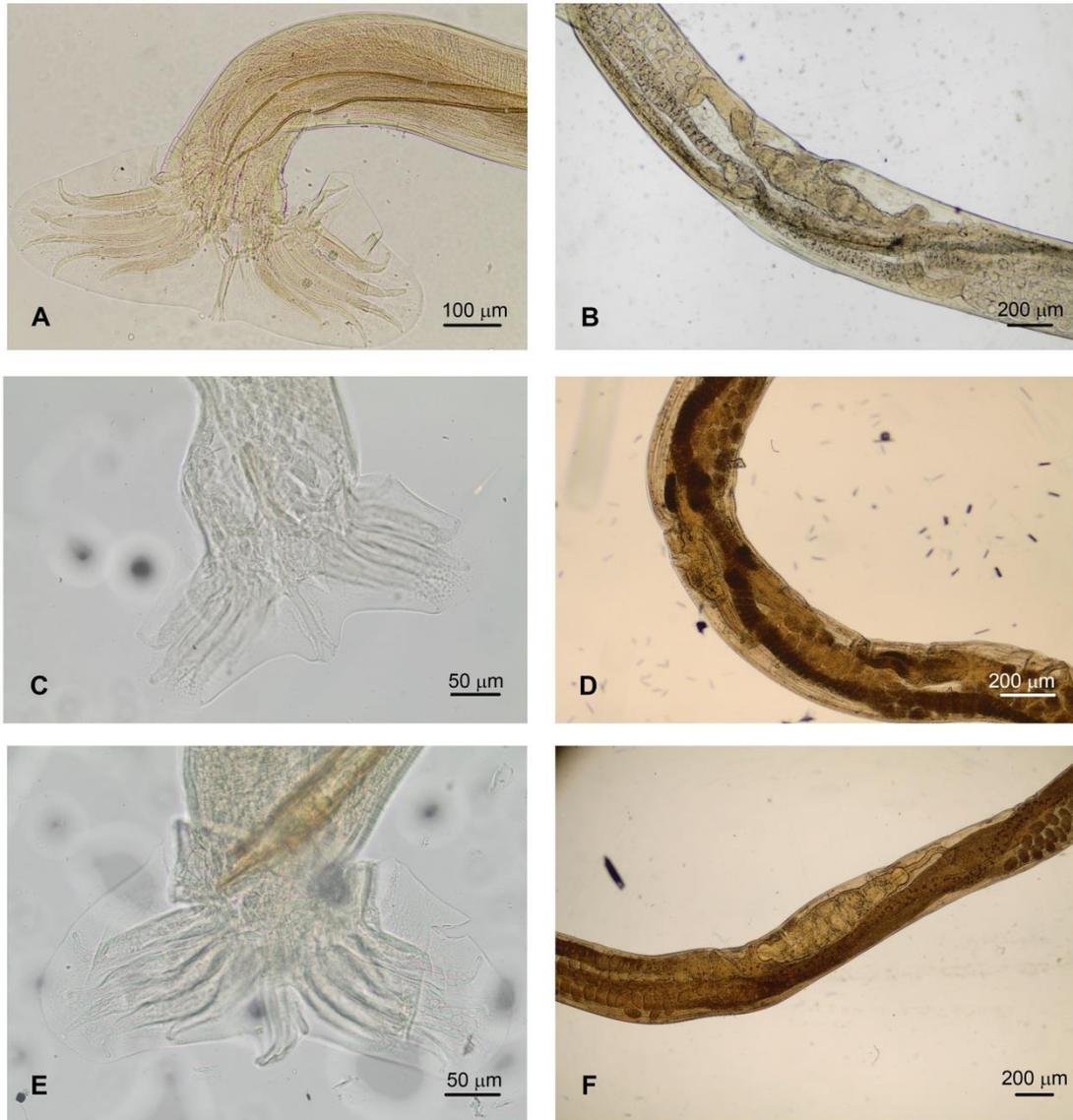
**Fig. 3.3.6.2. Hembra.** Cortes transversales del synlophe en distintas regiones del cuerpo. **A-C.** *Graphidioides* sp. 1: **A.** Corte a nivel del esófago-intestino. **B.** Corte a la mitad del cuerpo. **C.** Corte entre la vulva y el poro anal. **D-F.** *Graphidioides* sp. 2: **D.** Corte a nivel del esófago-intestino. **E.** Corte a la mitad del cuerpo. **F.** Corte entre la vulva y el poro anal. **G-I** *Graphidioides* sp. 3: **G.** Corte a nivel del esófago-intestino. **H.** Corte a la mitad del cuerpo. **I.** Corte entre la vulva y el poro anal.



**Fig. 3.3.6.3. Macho. A, B. *Graphidioides* sp. 1:** A. Bursa. B. Télamon del cono genital. **C, D. *Graphidioides* sp. 2:** C. Bursa. D. Cono genital. **E. *Graphidioides* sp. 3:** Bursa.



**Fig. 3.3.6.4. Hembra. A-D. *Graphidioides* sp. 1:** A. Parte anterior. B. Oviyector. C. Cola. D. Huevo. **E-H. *Graphidioides* sp. 2:** E. Parte anterior. F. Oviyector. G. Cola. H. Huevo. **I-L. *Graphidioides* sp. 3:** I. Parte anterior. J. Oviyector. K. Cola. L. Huevo.



**Fig. 3.3.6.5.** Fotografías al MO de *Graphidioides* spp. **A, B.** *Graphidioides* sp. 1: **A.** Macho, bursa. **B.** Hembra, oviyector. **C, D.** *Graphidioides* sp. 2: **C.** Macho, bursa. **D.** Hembra, oviyector. **E, F.** *Graphidioides* sp. 3: **E.** Macho, bursa. **F.** Hembra, oviyector.

**Tabla 3.3.6.1.** Principales medidas de especies de *Graphidioides* de roedores de América. Medidas dadas en  $\mu\text{m}$ .

<b>Especies</b>	<i>Graphidioides affinis</i>	<i>Graphidioides rudicaudatus</i>	<i>Graphidioides mazzai</i>	<i>Graphidioides taglei</i>	<i>Graphidioides kravetzi</i>
<b>Autores</b>	(Mégnin, 1895)	(Railliet y Henry, 1909)	Lent y Freitas, 1935	Babero y Cattán, 1975	Sutton y Durette-Desset, 1995
<b>Sinónimos</b>	<i>Strongylus affinis</i> Mégnin, 1895; <i>Strongylus rectus</i> Linstow, 1906; <i>Graphidium affine</i> Railliet y Henry, 1909	<i>Graphidium rudicaudatum</i> Railliet y Henry, 1909			
<b>Referencias</b>	Cameron (1923), Durette-Desset y Denké (1978), Sutton y Durette-Desset (1995)	Travassos (1921), Cameron (1925), Rossanigo et al. (1986), Sutton y Durette-Desset (1995)	Travassos (1937a), Sutton y Durette-Desset (1995)	Babero y Cattán (1975), Sutton y Durette-Desset (1995)	Sutton y Durette-Desset (1995)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Dolichotis patagonum</i> <sup>s</sup>	<i>Lagostomus maximus</i> <sup>†</sup>	<i>Galea leucoblephara</i>	<i>Octodon degus</i>	<i>Holochilus brasiliensis</i>
<b>Otros hospedadores</b>	<i>Lagostomus maximus</i>	<i>Lagidium viscacia</i> <sup>‡</sup>	<i>Cavia aperea pamparum</i>	<i>Octodon bridgesi</i>	
<b>Familia hospedadora</b>	Caviidae, Chinchillidae	Chinchillidae	Caviidae	Octodontidae	Cricetidae
<b>Área de la localidad tipo</b>	Argentina	Argentina	Jujuy (Argentina)	Santiago (Chile)	Artigas (Uruguay)
<b>Otras áreas</b>			Buenos Aires (Argentina)	Neuquén (Argentina)	
<b>Macho (N)</b>	-	-	-	-	3
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	9000-17000	7000-12000	10570-14200	12000-18500	11000-12000
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	300-350	200	150-210	100-220	220-250
<b>Largo total del esófago</b>	550-650	530-660	540-610	440-580	610-650
<b>Anillo nervioso*</b>	275-300	270-330	250	140-250	250-310
<b>Deiridos*</b>	625	410	320	210	300-405
<b>Poros excretor (PE)*</b>	565	400-530	280	205-420	270-350
<b>Espículas (E)</b>	2800-3400	1050-1520	1020-1080	820-1100	1050-1100
<b>Gubernaculum</b>	75-80 x 120-150	45 x 80-130	100 x 160	30-35 x 98	16 x 80
<b>AC/LC (%)</b>	1,8-3,3	1,7-2,8	1,2-1,5	0,5-1,3	2-2,1
<b>PE/LC (%)</b>	5,1	4,8-7,1	2,6	1,1-2,4	2,4-2,9
<b>E/LC (%)</b>	16,5-31,1	11,7-15,6	7,4-9,9	4,5-6,8	9,2-9,5

<b>Especies</b>	<b><i>Graphidioides affinis</i></b>	<b><i>Graphidioides rudicaudatus</i></b>	<b><i>Graphidioides mazzai</i></b>	<b><i>Graphidioides taglei</i></b>	<b><i>Graphidioides kravetzi</i></b>
<b>Autores</b>	(Mégnin, 1895)	(Railliet y Henry, 1909)	Lent y Freitas, 1935	Babero y Cattan, 1975	Sutton y Durette-Desset, 1995
<b>Hembra (N)</b>	-	-	-	-	3
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	16000-21000	10000-20000	18700-30400	15600-18200	21000-23000
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	500-700	290-400	190-350	180-390	280-300
<b>Largo total del esófago</b>	550-650	530-660	560-610	530-650	650-700
<b>Anillo nervioso*</b>	275-325	275-330	170	200-400	200-310
<b>Deiridos*</b>	590	405	350	290	220-420
<b>Poros excretor (PE)*</b>	540	390-530	340	280-400	270-425
<b>Vulva (V)**</b>	5500-6000	4250-5500	4600-7400	4510-8700	5100-6100
<b>Cola</b>	400-500	220-350	240-380	190-470	250-400
<b>Huevos</b>	75 x 135-140	71-85 x 113-130	56-80 x 110-120	60-80 x 100-120	60-80 x 120
<b>AC/LC (%)</b>	2,4-3,3	1,7-3,3	1-1,1	1,1-2,5	1,3
<b>PE/LC (%)</b>	2,6	2,3-5	1,8	1,5-2,6	1,3-1,8
<b>V/LC (%)</b>	26,2-37,5	25-43	24,3-24,6	25,3-55,8	24,3-26,5

Tabla 3.3.6.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<i>Graphidioides subterraneus</i> <sup>ϕ</sup>	<i>Graphidioides</i> sp. 1	<i>Graphidioides</i> sp. 2	<i>Graphidioides</i> sp. 3
<b>Autores</b>	Rossin, Timi y Malizia, 2005			
<b>Sinónimos</b>				
<b>Referencias</b>	Rossin et al. (2005)	Presente trabajo	Presente trabajo	Presente trabajo
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Ctenomys talarum</i>	<i>Lagostomus maximus</i>	<i>Lagostomus maximus</i>	<i>Lagostomus maximus</i>
<b>Otros hospedadores</b>				
<b>Familia hospedadora</b>	Ctenomyidae	Chinchillidae	Chinchillidae	Chinchillidae
<b>Área de la localidad tipo</b>	Buenos Aires (Argentina)	Santiago del Estero, Buenos Aires (SOBA <sup>o</sup> ) (Argentina)	Entre Ríos, Buenos Aires (ECAS <sup>l</sup> ) (Argentina)	Buenos Aires (SOBA <sup>o</sup> ) (Argentina)
<b>Otras áreas</b>				
<b>Macho (N)</b>	11	10	8	4
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	10410 (8460-11470)	14623 ± 747 (13565-15540)	8406 ± 927 (6614-9977)	9113 ± 118 (7554-10333)
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	140 (120-160)	208 ± 15 (183-231)	150 ± 10 (137-165)	249 ± 13 (238-265)
<b>Largo total del esófago</b>	550 (520-590)	608 ± 26 (556-643)	519 ± 32 (455-558)	483 ± 20 (461-503)
<b>Anillo nervioso*</b>	210 (170-240)	278 ± 19 (255-309)	243 ± 35 (201-296)	222 ± 19 (211-251)
<b>Deiridos*</b>	380 (330-430)	489 ± 44 (406-547)	364 ± 52 (294-421)	304 ± 27 (274-324)
<b>Poros excretor (PE)*</b>	370 (300-430)	468 ± 29 (429-508)	318 ± 102 (162-401)	254 ± 25 (228-278)
<b>Espículas (E)</b>	860 (640-950) / 870 (800-930)	1180 ± 49 (1119-1278)	1069 ± 88 (943-1173)	2035 ± 127 (1891-2173)
<b>Gubernaculum</b>	30 (20-40) x 70 (40-80)	-	-	-
<b>AC/LC (%)</b>	1,3-1,4	1 ± 0,1 (1-2)	1,8 ± 0,3 (1,6-2,5)	2,8 ± 0,5 (2,3-3,4)
<b>PE/LC (%)</b>	3,5-3,7	3 ± 0,2 (3-4)	4 ± 1 (2,4-4,9)	2,7 ± 0,4 (2,2-2,9)
<b>E/LC (%)</b>	7,4-10,2	8 ± 0,4 (7-9)	13 ± 1,4 (11,3-14,5)	23 ± 3 (20-26)

<b>Especies</b>	<b><i>Graphidioides subterraneus</i><sup>φ</sup></b>	<b><i>Graphidioides</i> sp. 1</b>	<b><i>Graphidioides</i> sp. 2</b>	<b><i>Graphidioides</i> sp. 3</b>
<b>Autores</b>	Rossin, Timi y Malizia, 2005			
<b>Hembra (N)</b>	11	10	11	5
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	20650 (19250-28400)	27693 ± 2108 (24711-32000)	17316 ± 2361 (12772-20827)	16992 ± 2236 (13723-19038)
<b>Ancho cuerpo (AC)</b>	210 (210-250)	347 ± 42 (273-406)	280 ± 53 (198-367)	372 ± 34 (325-418)
<b>Largo total del esófago</b>	650 (600-690)	677 ± 35 (630-752)	595 ± 28 (552-631)	576 ± 21 (557-610)
<b>Anillo nervioso*</b>	230 (220-330)	291 ± 33 (232-336)	275 ± 18 (256-306)	243 ± 8 (231-254)
<b>Deiridos*</b>	440 (410-530)	505 ± 33 (450-543)	440 ± 78 (366-538)	351 ± 39 (317-417)
<b>Poros excretor (PE)*</b>	420 (400-520)	476 ± 62 (371-577)	356 ± 75 (197-445)	309 ± 41 (253-366)
<b>Vulva (V)**</b>	5310 (4620-5750)	8146 ± 871 (7307-10016)	4950 ± 894 (3705-6039)	5684 ± 1164 (4357-6871)
<b>Cola</b>	250 (200-320)	369 ± 37 (315-427)	354 ± 47 (279-450)	349 ± 53 (275-396)
<b>Huevos</b>	70 (70-80) x 120 (110-140)	67 ± 3 (60-74) x 94 ± 3 (88-103)	79 ± 6 (66-96) x 132 ± 8 (116-150)	81 ± 5 (72-88) x 134 ± 6 (119-141)
<b>AC/LC (%)</b>	0,9-1,1	1,3 ± 0,1 (1-1,5)	1,6 ± 0,3 (1,2-2,1)	2,2 ± 0,2 (1,9-2,3)
<b>PE/LC (%)</b>	1,8-2,1	1,7 ± 0,3 (1,5-2,2)	2,1 ± 0,4 (1,5-2,7)	1,8 ± 0,4 (1,4-2,3)
<b>V/LC (%)</b>	20,2-25,7	29 ± 3 (26-34)	29 ± 3 (24-34)	33 ± 4 (28-37)

\* Distancia al extremo anterior. \*\* Distancia al extremo posterior. φ Valores expresados como la media y el rango entre paréntesis. § Citada como *Dolichotis patagónica* por Mégnin (1895), Linstow (1906) y Railliet y Henry (1909), como *Mara Magellanica* por Mégnin (1895) y como *Dolichotes magellineus* por Cameron (1923). † Citada como *Lagostomus trichodactylus* por Railliet y Henry (1909). ‡ Citada como *Viscacia viscacia* por Travassos (1921), Cameron (1925). ∅ SOBA: Sudoeste de la provincia de Buenos Aires. || ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres.

### Comentarios sobre la morfología

*Graphidioides* sp. 1 y *Graphidioides* sp. 2 se separan por diferentes características tales como, el oviyector (simétrico vs. asimétrico), la cáscara de los huevos (gruesa vs. delgada), la longitud de los huevos (88-103  $\mu\text{m}$  vs. 116-150  $\mu\text{m}$ ), el cono genital (labio ventral más largo que el dorsal vs. labio ventral más corto que el dorsal), por la bursa (rayos 3, 4 y 5 más delgados vs. más gruesos; divergencia de los rayos 4 y 6 similar vs. divergencia de los rayos 6 anterior a los rayos 4), por la relación entre la longitud de las espículas y el largo del cuerpo (7-9% vs. 11,3-14,5%). *Graphidioides* sp. 1 y *Graphidioides* sp. 2, se pueden diferenciar de *Graphidioides* sp. 3 por las siguientes características: relación largo de la espícula-largo del cuerpo (7-9%, 11,3-14,5% vs. 20-26%) y por la presencia de un vestíbulo más largo y marcadamente asimétrico en *Graphidioides* sp. 3. *Graphidioides* sp. 3 se diferencia de *Graphidioides* sp. 1 por presentar huevos de mayores dimensiones, de cáscara delgada y sin opérculo.

Los tres morfotipos de *Graphidioides* aquí descritos presentan un synlophe con una mayor cantidad de crestas que *G. mazzai*, *G. taglei*, *G. kravetzi* y *G. subterraneus* y una menor cantidad de crestas que *G. affinis*. A la vez, *Graphidioides* sp. 3 presenta mayor cantidad de crestas en el synlophe que *G. rudicaudatus*, *Graphidioides* sp. 1 y *Graphidioides* sp. 2.

Asimismo, *Graphidioides* sp. 1 y *Graphidioides* sp. 2 presentan una relación longitud de espícula-longitud del cuerpo menor que *G. affinis* (16,5-31,1%) y mayor a *G. taglei* (4,5-6,8%). Además, *Graphidioides* sp. 2 puede diferenciarse por presentar una relación longitud de espícula-longitud del cuerpo mayor que *G. mazzai*, *G. kravetzi* y *G. subterraneus*. *Graphidioides* sp. 3 puede diferenciarse de *G. affinis* por la relación de la distancia del poro excretor al extremo anterior y la longitud del cuerpo en ambos sexos (machos: 2,2-2,9% vs. 5,1%, hembras: 1,4-2,3% vs. 2,6%), y la relación ancho del cuerpo-largo del cuerpo en las hembras (1,9-2,3% vs. 2,4-3,3%).

### Estudio molecular y aspectos filogenéticos

#### Región ITS1 ADNr

Se obtuvieron nueve productos de PCR de dos sitios de muestreo (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3) adecuados para secuenciar y realizar los análisis filogenéticos. Estas secuencias tuvieron 385 pares de bases (pb) (excluyendo los cebadores) y su contenido de G+C osciló entre 43,9% y 51,7%, mientras que el contenido de A+T osciló entre 56,1% y 57,8%. Las alineaciones múltiples de 14 secuencias ITS1 de especies de la superfamilia Trichostrongyloidea produjeron un conjunto de datos de 438 caracteres. No se observaron patrones de correspondencia entre los haplotipos de *Graphidioides* spp. estudiados y las poblaciones hospedadoras. Entre *Graphidioides* spp. y las otras especies estudiadas los valores máximos y mínimos se encontraron entre 84,98% y 80,36%, respectivamente (Tabla A3d1, Anexo capítulo 3).

El árbol de consenso mostró un único grupo, con haplotipos en politomía con buena resolución (100 BI/100 ML). Se observó que *Travassosius rufus* fue el taxón hermano con una baja resolución, seguido por un clado bien soportado con el resto de las especies de Trichostrongyloidea (Fig. 3.3.6.6).

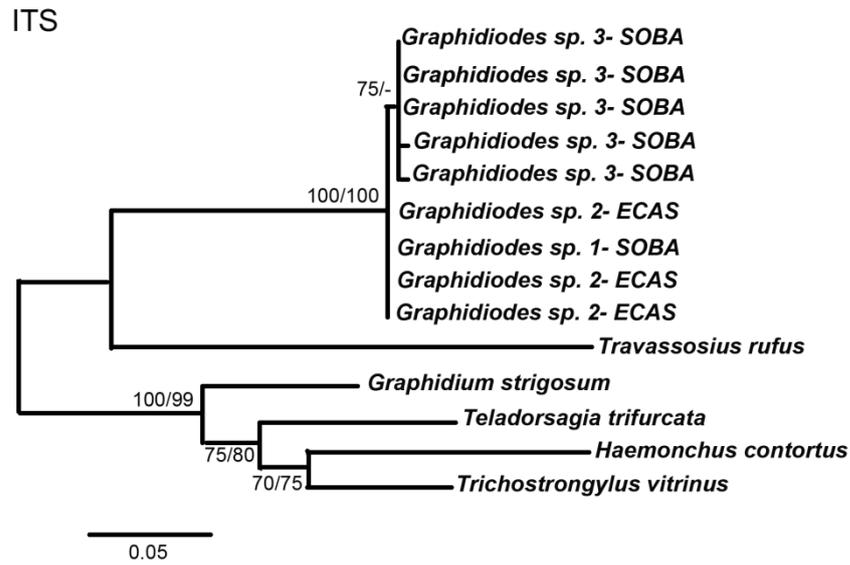
#### Gen parcial codificante de *coxI* ADNmt

Se obtuvieron cuatro productos de PCR de tres sitios de muestreo (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3) adecuados para secuenciar y realizar los análisis filogenéticos. Estas secuencias tuvieron 324 pares de bases (pb) (excluyendo los cebadores) y su contenido de G+C osciló entre 31,1% y 37,3%, mientras que el contenido de A+T osciló entre 67,9% y 68,8%. Las alineaciones múltiples de ocho secuencias *coxI* con especies de la superfamilia Trichostrongyloidea produjeron un conjunto de datos de 324 caracteres. Los valores máximos y mínimos de similitud se muestran en la Tabla A3c1 (Anexo capítulo 3), en donde se agruparon los haplotipos de *Graphidiodes* spp. Entre las especies del género *Graphidiodes* y las especies estudiadas pertenecientes a otros géneros los valores máximos y mínimos se encontraron entre 88,89% y 84,57%, respectivamente (Tabla A3d2, Anexo capítulo 3).

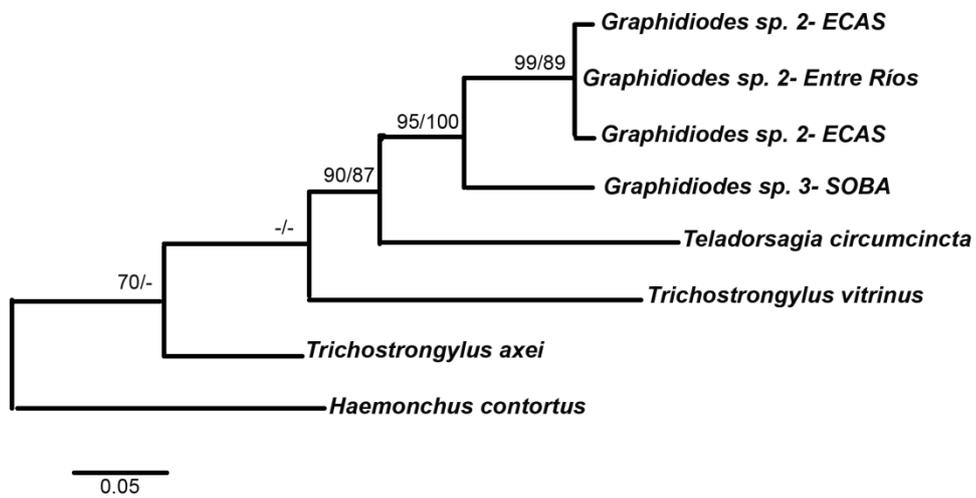
El árbol de consenso mostró que los haplotipos correspondientes a *Graphidiodes* spp. conformaron un clado con buena resolución (99 BI/89 ML). Asimismo, los haplotipos de *Graphidiodes* sp. 2 conformaron un grupo, separado del haplotipo de SOBA (95 BI/100 ML) (Fig. 3.3.6.7).

#### **Comentarios sobre los resultados moleculares**

Se aportan las secuencias de 10 especímenes de *Graphidiodes* spp. para la región *ITS1* ADNr y el gen parcial codificante de *coxI* ADNmt (secuencias en proceso de cargado en GenBank), constituyendo el primer aporte molecular para este género. El análisis de distancias genéticas y la exploración filogenética para ambos marcadores, sugiere que las especies de *Graphidiodes* conforman un clado que se separa de otros géneros, asimismo parece haber indicios de cierta correspondencia entre las especies estudiadas y las poblaciones hospedadoras. Sin embargo, los estudios deben ser ampliados a los cuatro sitios, contando con un mayor número de especímenes, y la realización de análisis con otros marcadores para poder comprender, si los patrones especie parásita-población hospedadora son confiables.



**Fig. 3.3.6.6.** Árbol filogenético de especies de Trichostrongyloidea basado en secuencias de la región *ITS1 ADNr* obtenidas usando máxima verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI).



**Fig. 3.3.6.7.** Árbol filogenético de especies de Trichostrongyloidea basado en secuencias de la región *coxI ADNmt* obtenidas usando máxima verosimilitud (ML) e Inferencia Bayesiana (BI).

### Comentarios y aportes generales

El género *Graphidioides* fue definido por Cameron (1923) con la especie tipo *G. affinis* que previamente estuvo localizada, junto con *G. rudicaudatus*, en el género *Graphidium* por Railliet y Henry (1909). Los registros previos sobre la parasitofauna de vizcacha citaban dos especies de *Graphidioides* para este roedor, *G. rudicaudatus* y *G. affinis* (Railliet y Henry, 1909; Schuurmans Stekhoven, 1951; Rossanigo et al., 1986; Martínez, 1988; Foster et al., 2002).

Diferentes estudios registran poblaciones de *G. rudicaudatus* en *Lagidium viscacia* y *Lagostomus maximus* indicando diferentes caracteres diagnósticos y rangos de características morfométricas. Las descripciones de Travassos (1921) y Rossanigo et al. (1986) hacen referencia a hembras con oviyector simétrico y huevos de cáscara gruesa. Por otro lado, las descripciones de Cameron (1925) y Sutton y Durette-Desset (1995) hacen referencia a hembras con oviyector ligeramente asimétrico y huevos de cáscara delgada. Sutton y Durette-Desset (1995) no mencionan las diferencias indicadas, y designan a los especímenes con el mismo nombre.

A este contexto taxonómico-nomenclatural, se suman otros estudios con descripciones incompletas. En este marco, en el presente trabajo de tesis, luego de un análisis exhaustivo, se propone una designación provisoria para los tres morfotipos de *Graphidioides* encontrados, aunque con bases bien fundamentadas que permitirán su resolución a nivel específico en el corto plazo.

De esta manera, el morfotipo *Graphidioides* sp. 1 coincide mayormente con las descripciones propuestas por Travassos (1921) para especímenes parásitos de *L. viscacia* de Argentina, y Rossanigo et al. (1986) para especímenes parásitos de *L. maximus* de la provincia de San Luis. Por otro lado, las características de *Graphidioides* sp. 2 coinciden mayormente con aquellas descritas por Cameron (1925) para especímenes parásitos de *L. viscacia* de un zoológico de Londres, y Sutton y Durette-Desset (1995) para especímenes parásitos de *L. maximus* de la ECAS.

Mediante el análisis morfológico de los especímenes de los tres morfotipos y de los taxones descritos de *Graphidioides* desde la bibliografía (e.g. Travassos, 1921, 1937a; Cameron, 1923, 1925; Durette-Desset y Denké, 1978; Sutton y Durette-Desset, 1995) se pudieron reconocer cuatro características diagnósticas: 1) número de crestas del synlopho, 2) relación del largo de las espículas-largo del cuerpo en los machos 3) grado de simetría/asimetría del oviyector y 4) el grosor de la cáscara del huevo. De esta manera, se estudiaron parcial/totalmente más de 200 especímenes, de los cuales algunos registros tomados al azar, se muestran en la Tabla 3.3.6.1.

Teniendo en cuenta la dificultad en el reconocimiento de los taxones mencionados, se sugiere que los registros de las especies de *Graphidioides* en diferentes especies de roedores y áreas de Argentina, pueden presentar errores en la diagnosis.

En el presente trabajo de tesis, se aportan las características morfológicas detalladas de los especímenes hallados en las diferentes poblaciones de vizcachas, generando un posible patrón de

diagnóstico de tres morfotipos, los cuales se proponen en una instancia previa a su resolución diagnóstica final, debido a que se considera que análisis moleculares sobre un mayor número de individuos y con otros marcadores, y estudios sobre especímenes tipo y voucher de *G. affinis* y *G. rudicaudatus* (especies más similares a los taxones en cuestión), completarán la evidencia necesaria para resolver el estatus específico.

## Orden Oxyurida Chabaud, 1974

### Superfamilia Oxyuroidea Cobbold, 1864

#### Familia Oxyuridae Cobbold, 1864

- ❖ **Diagnosis:** nematodes pequeños a medianos. Boca variable, esófago terminado en un bulbo, intestino simple sin divertículo. Macho sin ventosa precloacal o cualquier desarrollo especial de los músculos precloacales, espícula única o dos espículas iguales, gubernaculum presente o ausente. Hembra con cola usualmente larga y subulada, dos ovarios, vulva situada generalmente en la parte anterior del cuerpo, aunque a veces puede encontrarse posteriormente, huevos elipsoidales, generalmente más largos que anchos y asimétricos (Yorke y Maplestone, 1969).
- ❖ **Comentarios:** la evolución de los Oxyuridae puede ser interpretada sobre la base de caracteres genitales, tales como la reducción en el número de papilas genitales y la diferenciación de piezas genitales cuticularizadas, y sobre la base de caracteres cefálicos, tales como la reducción de dientes faríngeos y el desarrollo de estructuras labiales e interlabiales (Anderson et al., 2009).

#### Subfamilia Syphaciinae Railliet, 1916

- ❖ **Diagnosis:** cavidad bucal reducida, sin cápsula bucal, dientes esofágicos simples, boca triangular rodeada con tres labios (excepto *Hilgertia*), cuatro papilas cefálicas submedianas dispuestas en un cuadrado más o menos cerca de los ánfidos, papilas labiales internas generalmente visibles. Vesícula cefálica, ala cervical y ala lateral presentes o ausentes. Macho con espícula única, gubernaculum con gancho (de morfología variable), área rugosa con una serie de surcos transversales paralelos en toda la parte posterior del cuerpo o agrupados al nivel de los mamelones cuyo número varía de 1 a 4, tres pares de papilas caudales (dos pares rodeando a la cloaca y un par postcloacal pedunculado que lleva los fásmidos), apéndice caudal bien desarrollado. Hembra con huevos oblongos, embrionados o no, asimétricos, opérculo presente o ausente (Hugot, 1981; Gibbons, 2010).
- ❖ **Comentarios:** la subfamilia Syphaciinae es considerada un grupo monofilético que incluye 17 géneros de nematodes parásitos de roedores y lagomorfos distribuidos en cinco tribus: Passalurini, Hilgertiini, Acanthoxyurini, Syphaciini y Protozoophagini. El último incluye los géneros *Wellcomia* Sambon 1907, *Protozoophaga* Travassos 1923 y *Helminthoxys* Freitas, Lent y Almeida 1937 (Hugot, 1988; Hugot et al., 2013). Estudios taxonómicos enfocados en esta subfamilia y en el género *Wellcomia* fueron llevados adelante hace casi cuatro décadas y las propuestas sistemáticas estuvieron basadas en análisis cladísticos de caracteres morfológicos (Hugot, 1982a; 1988; 2003).

### Género *Wellcomia* Sambon, 1907

- ❖ *Diagnosis enmendada*: forma del plato cefálico usualmente oval o cuadrangular, papilas cefálicas contiguas a los ánfidos y dispuestas lateralmente en cada pseudolabio dorsolateral, tres pseudolabios con procesos interlabiales simples (sin ornamentación de la cutícula bucal) y crestas apicales de los dientes esofágicos simples o con procesos interlabiales complejos (ornamentación de la cutícula bucal con un número variable de estriaciones) y crestas apicales de los dientes esofágicos complejas. Machos con área rugosa ventral formada por series de peines con filas de crestas cuticulares longitudinales, algunos contenidos sobre una elevación de la cutícula, y cuatro pares de papilas cloacales (tres bien desarrollados y uno accesorio). Hembras con espermateca bien diferenciada y ovijector evaginable (trompa uterina fuertemente expandida) o ausente.
- ❖ *Comentarios*: este género carecía de una diagnosis completa y adecuada hasta Canova et al. (2021). Como consecuencia, las especies incluidas en el género presentan una historia taxonómica y nomenclatural poco clara. Aunque varios caracteres morfológicos han sido identificados para distinguir entre las diferentes especies de *Wellcomia*, en algunos casos esos rasgos no fueron suficientes y esas especies deben ser revisadas (e.g. *W. mitchelli* Sambon 1907, *W. samboni* Baylis 1922). *Wellcomia* parasita varias familias de roedores incluyendo Pedetidae de África, Hystricidae de África y parte de Asia y Erethizontidae, Dinomyidae y Caviidae de América (Hugot, 1982a; Sutton y Hugot, 1987).

### *Wellcomia hugoti* Canova y Robles, 2021

Fig. 3.3.7.1 (A-I), Fig. 3.3.7.2 (A-I), Fig. 3.3.7.3 (A-J) y Fig. 3.3.7.4

#### Diagnosis morfológica

##### Descripción

*Diagnosis general*: plato cefálico oval en los machos y cuadrangular en las hembras (Fig. 2A, Fig. 3A). Abertura bucal triangular y rodeada por tres pseudolabios, dos dorsolaterales y uno ventral con procesos interlabiales simples, un par de papilas cefálicas contiguas a los ánfidos sobre cada pseudolabio dorsolateral. La pared de la cápsula oral se extiende hacia el exterior alcanzando el nivel interlabial y está cubierta por el pseudolabio correspondiente (Fig. 1A, 1B). Tres dientes esofágicos, cada uno con un denticulo fuerte y puntiagudo (Fig. 1A, 1B; Fig. 3B). Alas cervicales inmediatamente detrás de la cápsula oral en ambos lados del cuerpo y contiguas con las alas laterales que se extienden a lo largo del cuerpo, alcanzando casi la cloaca en los machos y el ano en las hembras (Fig. 2A-D; Fig. 3C-E, 3G).

*Macho (basado en 30 especímenes estudiados en MO y 5 especímenes estudiados en MEB)*: área rugosa ventral formada por una serie de peines con filas de crestas cuticulares longitudinales (Fig. 1C, 1D; Fig. 2B-F). Peines agrupados en tres secciones ventrales sucesivas y separadas por espacios que

mantienen la estriación cuticular (Fig. 2E, 2F); espacios más frecuentes entre la primera y segunda sección (Fig. 1C; Fig. 2E, 2F). Primera sección con  $10 \pm 3$  (6–15) ( $n = 29$ ) peines incrementando en tamaño desde el extremo proximal al distal y sin espacio entre ellos. Cada peine mide  $76,8 \pm 25,3$  (31–120)  $\mu\text{m}$  de largo ( $n = 26$ ) y presenta  $11 \pm 3$  (6–20) ( $n = 26$ ) crestas cuticulares longitudinales. Segunda sección con  $9 \pm 1$  (7–12) ( $n = 21$ ) peines de tamaño similar y con espacio entre ellos. Cada peine mide  $154,5 \pm 25,4$  (100,5–198,7)  $\mu\text{m}$  de largo ( $n = 21$ ) y presenta  $8 \pm 2$  (6–14) ( $n = 20$ ) crestas cuticulares longitudinales. Tercera sección con al menos 4 ( $n = 21$ ) peines que decrecen en tamaño desde el extremo proximal al distal y no hay espacio entre ellos. Cada peine mide  $39,3 \pm 14,3$  (15,2–81,7)  $\mu\text{m}$  de largo ( $n=21$ ) y presenta  $4 \pm 1$  (2–7) ( $n =18$ ) crestas cuticulares longitudinales, usualmente incompletas y alcanzando sólo la línea media del cuerpo (Fig. 2E). Entre la primera y la segunda sección hay un espacio que mide  $159,4 \pm 27,8$  (110,7–199,2)  $\mu\text{m}$  de largo ( $n = 23$ ) (Fig. 1C; Fig. 2E, 2F). Cuatro pares de papilas caudales: tres pares pequeños, levemente pedunculados y adcloacales (uno de ellos accesorio), y un par fuertemente pedunculado y postcloacal (Fig. 1E-H; Fig. 2G, 2H). Fásmidos en la base de ambas papilas adcloacales externas formados por tres orificios (Fig. 1F-I). Espícula larga, bien quitinizada y soportada por el gubernaculum (Fig. 2H, 2I).

*Hembra (basado en 26 especímenes estudiados en MO y 6 especímenes estudiados en MEB):* hembras inseminadas no grávidas con vulva no evertida y generalmente cubierta por un tapón de cópula. Modificaciones cuticulares a veces son visibles en otras áreas del cuerpo como formaciones globosas, interpretadas como probables sitios de inseminación hipodérmica. Hembras grávidas con vulva grande y evertida, con saco uterino y ambas ramas uterinas llenas de huevos (Fig. 3F-H). Cada oviducto con espermoteca bien diferenciada (Fig. 3I). Huevos alargados, asimétricos y de pared gruesa, sin opérculo aparente (Fig. 3J).

*Macho (basado en el holotipo y 28 paratipos):* largo del cuerpo  $7212,2, 7543 \pm 846$  (6001-8817)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $381,5, 388 \pm 43$  (294-457)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $138,9, 142 \pm 16$  (110-175)  $\mu\text{m}$  y poro excretor a  $1589,9, 1669 \pm 179$  (1104-1929)  $\mu\text{m}$  del extremo anterior. Largo total del esófago  $718,3, 718 \pm 57$  (630-820)  $\mu\text{m}$ . Dimensiones del bulbo esofágico  $158,2, 168 \pm 16$  (146-196)  $\times$   $170, 169 \pm 13$  (146-194)  $\mu\text{m}$ . Primera, segunda y tercera sección del área rugosa ventral con 14, 8 y 5 peines, respectivamente (holotipo). Largo de la espícula de  $284,1, 271 \pm 22$  (226-306)  $\mu\text{m}$ . Largo del gubernaculum de  $51,3, 40 \pm 6$  (33-50)  $\mu\text{m}$  (Fig. 2H, 2I). Cola relativamente larga de  $799,4, 787 \pm 65$  (668-895)  $\mu\text{m}$  y punta de la cola de  $614,1, 629 \pm 67$  (491-718)  $\mu\text{m}$  (Fig. 2G).

*Hembra (basado en el alotipo y 24 paratipos):* largo del cuerpo  $13479, 15470 \pm 2250$  (13378-19781)  $\mu\text{m}$ , ancho a la mitad del cuerpo  $713,6, 729 \pm 71$  (565-892)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a  $200,5, 163 \pm 23$  (129-206)  $\mu\text{m}$ , poro excretor a  $2441,2, 2553 \pm 177$  (2310-3158)  $\mu\text{m}$  y vulva a  $3929,4, 3866 \pm 210$  (3442-4254)  $\mu\text{m}$  del extremo anterior. Largo total del esófago  $968,5, 1005 \pm 41$  (936-1118)  $\mu\text{m}$ . Dimensiones del bulbo esofágico  $212,9, 222 \pm 11$  (203-246)  $\times$   $234,2, 232 \pm 15$  (179-262)  $\mu\text{m}$ . Cola

relativamente larga de 3111,9,  $4574 \pm 2112$  (1333-8021)  $\mu\text{m}$  (Fig. 3G). Dimensiones de los huevos  $45 \pm 2$  (40–50)  $\times$   $76 \pm 3$  (70–85)  $\mu\text{m}$  (Fig. 3J).

### **Resumen taxonómico**

*Hospedador:* *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

*Área de localidad tipo:* Estancia Palmira de Carpinchorí, departamento de Federal, provincia de Entre Ríos.

*Otras áreas:* La Elisa, Nueva Escocia, departamento de Concordia, provincia de Entre Ríos.

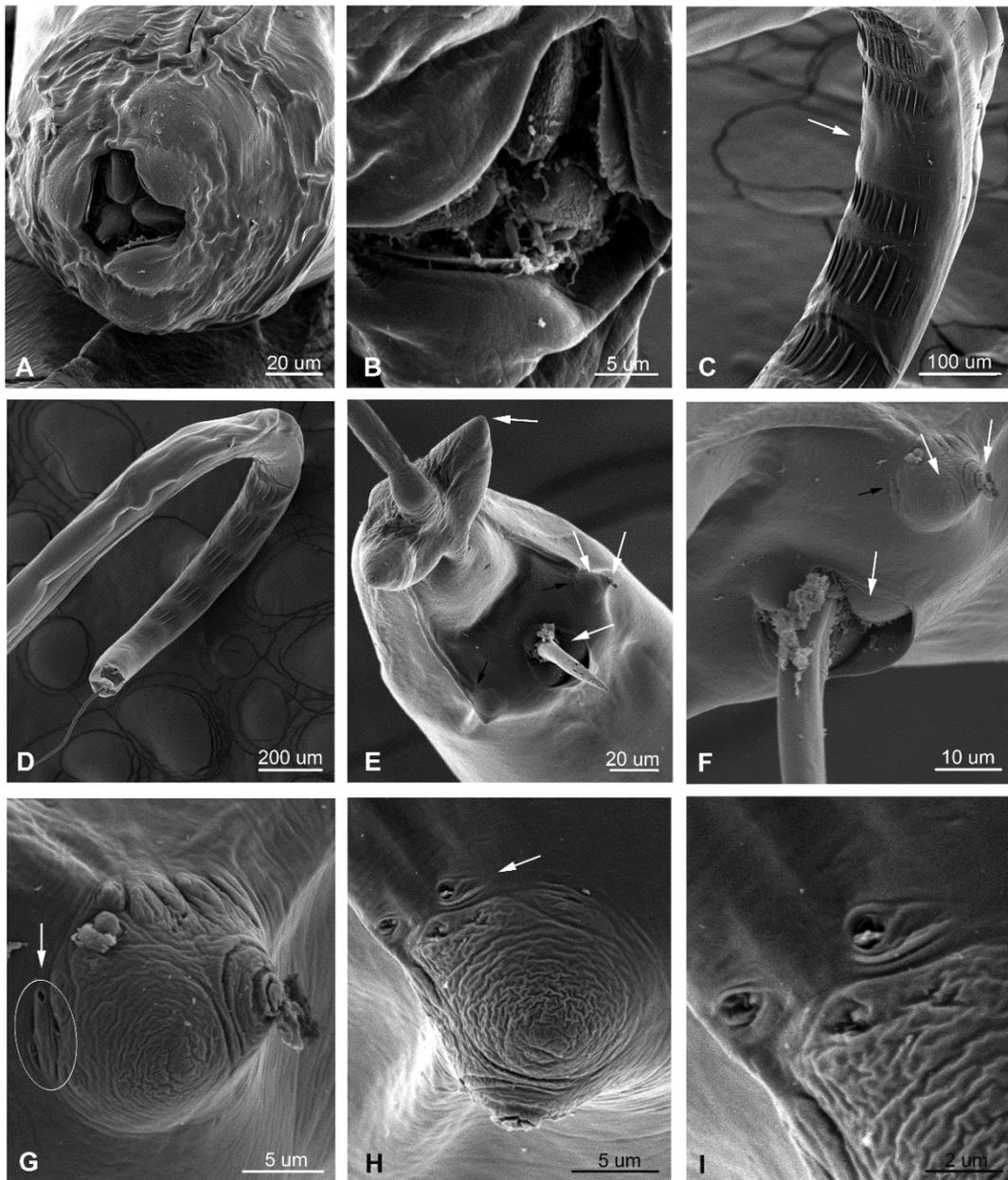
*Sitio de infección:* ciego y colon ascendente.

*Etimología:* esta especie lleva el nombre del Dr. Jean Pierre Hugot en reconocimiento a sus aportes al conocimiento de los nematodos Oxyurida, principalmente del género *Wellcomia*.

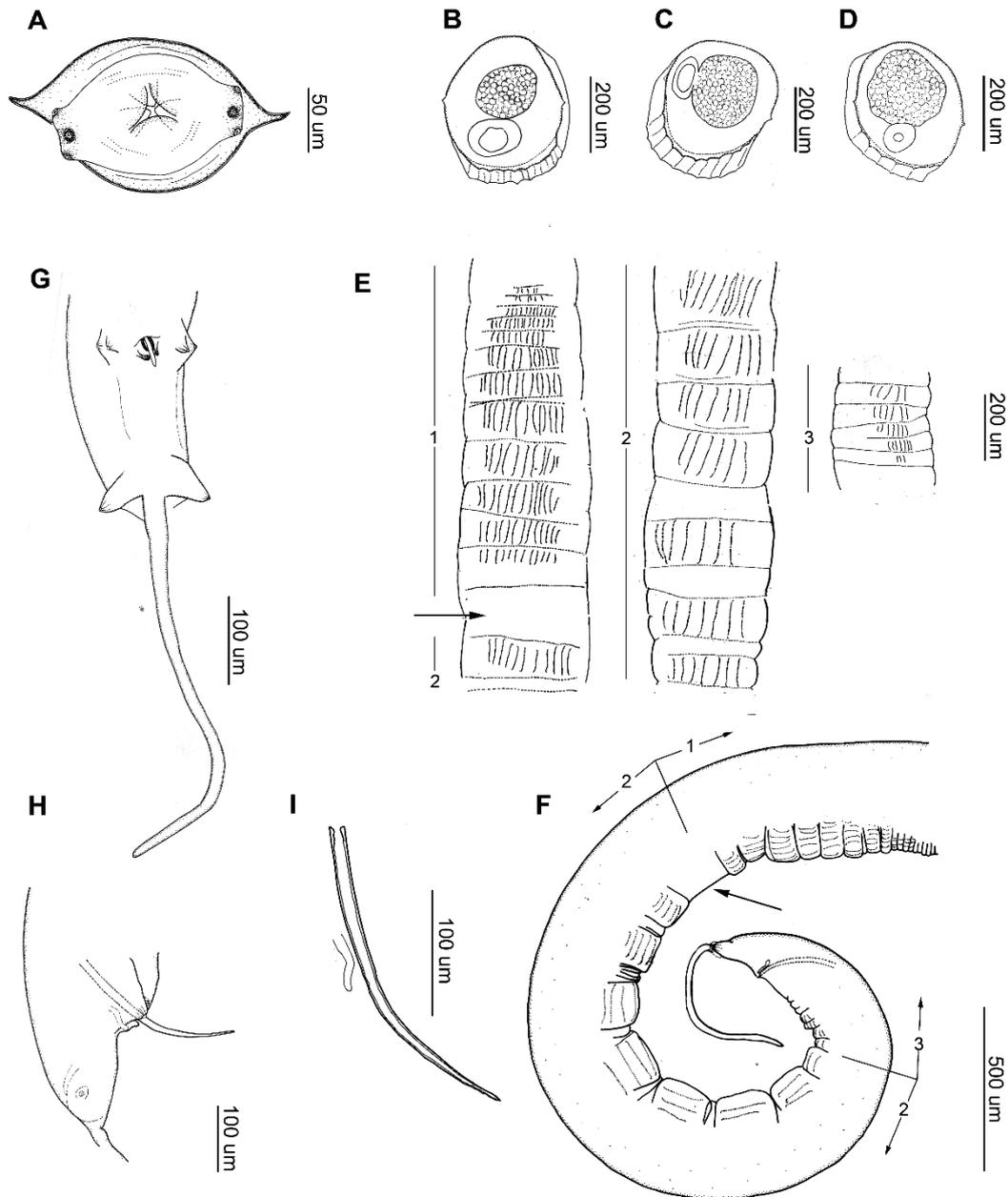
*ZooBank name:* urn:lsid:zoobank.org:pub:E7AD1617-02E5-484E-AA56-6951D315178D

*Especímenes tipo:* MLP-He 7657, MLP-He 7658, MLPHe7659 y MLP-He 7660 (holotipo, alotipo, paratipos y especímenes voucher, respectivamente).

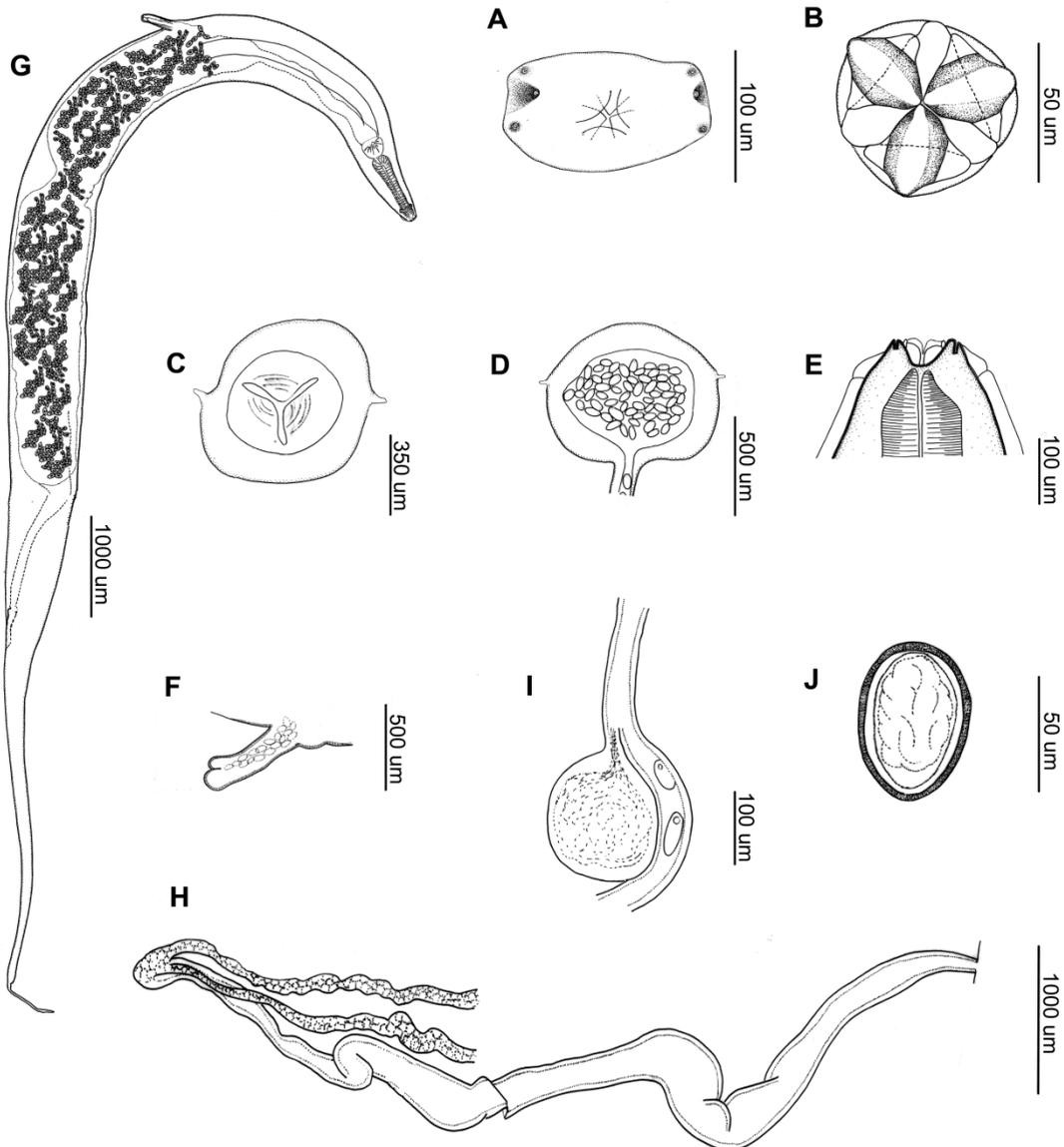
*Parámetros ecológicos:* para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 5,56% (4/72), IM: 924,75 y AM: 51,375. De las cuatro vizcachas positivas se obtuvieron un total de 3699 especímenes de *W. hugoti*.



**Fig. 3.3.7.1.** Fotografías al Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de *Wellcomia hugoti*. **Hembra.** **A.** Plato cefálico, papilas submedianas y ánfidos. **Macho.** **B.** Pseudolabios con procesos interlabiales simples, tres dientes esofágicos, cada uno con un fuerte denticulo puntiagudo. **C.** Área rugosa ventral formada por una serie de peines, cada uno con filas de crestas cuticulares longitudinales (la flecha indica el detalle del espacio entre las secciones 1 y 2). **D.** Área rugosa ventral con los peines de las secciones 2 y 3. **E.** Extremidad posterior, vista ventral de los cuatro pares de papilas caudales, tres pequeñas y ad-cloacales (una de ellas accesoria), una post-cloacal (flechas blancas), fásmidos (flechas negras) y espícula. **F.** Extremidad posterior, detalle de los tres pares de papilas ad-cloacales (flechas blancas), fásmido (flecha negra) y espícula. **G.** Detalle de las dos papilas ad-cloacales derechas y fásmido (la flecha blanca indica el círculo con el fásmido). **H.** Detalle de las dos papilas ad-cloacales izquierdas y fásmido (la flecha blanca indica el fásmido). **I.** Detalle del fásmido izquierdo.



**Fig. 3.3.7.2. *Wellcomia hugoti*. Macho. A.** Plato cefálico, papilas submedias y ánfidos, ala cervical, vista apical. **B.** Sección transversal del área rugosa, vista de la sección 1. **C-D.** Sección transversal del área rugosa, vista de la sección 2. **E.** Área rugosa en vista ventral, tres secciones (la flecha indica el detalle del espacio entre las secciones 1 y 2). **F.** Área rugosa en vista lateral con las tres secciones (la flecha indica el detalle del espacio entre las secciones 1 y 2). **G.** Extremidad posterior, detalle de los cuatro pares de papilas pedunculadas caudales, cola y punta de la cola, vista ventral. **H.** Extremidad posterior, papilas caudales y detalle de la espícula y el gubernaculum. **I.** Detalle de la espícula y el gubernaculum.



**Fig. 3.3.7.3.** *Wellcomia hugoti*. **Hembra.** **A.** Plato cefálico, papilas submedianas y ánfidos, vista apical. **B.** Tres dientes esofágicos, cada uno con un fuerte denticulo puntiagudo. **C.** sección transversal del esófago. **D.** Sección transversal del útero y la vulva. **E.** Detalle de la abertura bucal y par de papilas cefálicas, vista lateral. **F.** Detalle de la vulva evaginada, vista lateral. **G.** Especimen completo. **H.** Saco uterino y ambas ramas uterinas. **I.** Oviducto con espermateca. **J.** Huevo.

**Tabla 3.3.7.1.** Principales características morfológicas y medidas de especies de *Wellcomia*. Medidas dadas en µm.

<b>Especies</b>	<b><i>W. compar</i></b>	<b><i>W. stossichi</i></b>	<b><i>W. evoluta</i></b>	<b><i>W. mitchelli</i></b>	<b><i>W. samboni</i></b>	<b><i>W. decorata</i></b>
<b>Autores</b>	(Leidy 1856)	(Setti 1897)	(Linstow 1899)	Sambon 1907	Baylis 1922	Travassos 1923
<b>Sinónimos</b>	<i>Oxyuris compar</i> Leidy 1856; <i>O. evaginata</i> Smith 1908; <i>O. evoluta</i> Linstow 1899, Hall 1916; <i>Wellcomia evoluta</i> Baylis 1922; <i>W. evaginata</i> (Smith 1908); <i>Evaginuris evaginata</i> (Smith 1908); <i>E. compar</i> (Leidy 1856)	<i>Oxyuris stossichi</i> Setti 1897; <i>Evaginuris stossichi</i> (Setti 1897)	<i>Oxyuris evoluta</i> Linstow 1899, Hall 1916; <i>O. evaginata</i> Smith 1908; <i>Wellcomia evoluta</i> (Linstow 1899); <i>W. evaginata</i> (Smith 1908); <i>Evaginuris evoluta</i> (Linstow 1899)	-	-	-
<b>Referencias</b>	Leidy (1856), Smith (1908), Hall (1916), Mao (1939), Quentin (1973a)	Setti (1897), Quentin (1973b)	Linstow (1899), Quentin (1973 <sup>a</sup> )	Sambon (1907)	Baylis (1922)	Travassos (1937b), Mao (1939), Vicente et al. (1997)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Felis sylvestris catus</i>	<i>Hystrix cristata</i>	<i>Hystrix brachyura</i>	<i>Pedetes capensis</i>	<i>Coendou spinosus</i>	<i>Coendou prehensilis</i>
<b>Otros hospedadores</b>	<i>Erethizon dorsatum</i>					
<b>Localidades</b>	USA	Estado de Eritrea	Museo de Berlin (origen Malasia)	Sudáfrica	Paraguay	Brasil

<b>Especies</b>	<b><i>W. compar</i></b>	<b><i>W. stossichi</i></b>	<b><i>W. evoluta</i></b>	<b><i>W. mitchelli</i></b>	<b><i>W. samboni</i></b>	<b><i>W. decorata</i></b>
<b>Macho (N)</b>	Desconocido	2	Desconocido	Desconocido	Desconocido	Desconocido
<b>Longitud del cuerpo</b>	4600-6530	5000-8000	-	-	-	4500-5000
<b>Ancho del cuerpo</b>	260-400	370-580	-	-	-	290-300
<b>Anillo nervioso*</b>	85-110	-	-	-	-	-
<b>Poros excretor*</b>	1900-2030	-	-	-	-	1300
<b>Longitud total del esófago</b>	645-900	-	-	-	-	520-660
<b>Bulbo esofágico</b>	135-225 x 145-291	-	-	-	-	130 x 150
<b>Longitud de la espícula</b>	85-350	250	-	-	-	150-190
<b>Longitud del gubernaculum</b>	34.5-40	-	-	-	-	30
<b>Cola</b>	110-230	130	-	-	-	100-140
<b>Punta de la cola</b>	75-135	-	-	-	-	-
<b>Hembra (N)</b>	Desconocido	Desconocido	Desconocido	Desconocido	Desconocido	Desconocido
<b>Longitud del cuerpo</b>	8000-21400	12000-18350	7600-9100	12000-15000	8900-13500	14000-23000
<b>Ancho del cuerpo</b>	500-1000	1000-1500	320-470	1000	670-1000	800-870
<b>Anillo nervioso*</b>	95-200	200	130	-	130	-
<b>Poros excretor*</b>	1310-3800	2000	2000	-	-	2800
<b>Longitud total del esófago</b>	800-1500	500-870	870	-	950-1020	950-1040
<b>Bulbo esofágico</b>	140-300 x 160-360	200-250 x 200-250	220 x 225	-	200 x 250	170 x 200
<b>Vulva*</b>	1600-5130	1700-2900	2300	2000-3500	1100-2100	-
<b>Longitud de la cola</b>	1400-3800	2000-4100	129-900**	3000-4000	1900-4000	2200-5200
<b>Largo del huevo</b>	50-66	70-80	-	60-65	65-75	63-71
<b>Ancho del huevo</b>	25-32	35-45	-	28-32	30	35

Tabla 3.3.7.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<i>W. branickii</i>	<i>W. sauvysi</i>	<i>W. roussilloni</i>	<i>W. carolodominici</i>	<i>W. dolichotis</i>	<i>Wellcomia hugoti</i>
<b>Autores</b>	McClure 1932	Hugot 1982	Hugot 1982	Hugot 1982	Sutton y Hugot 1987	Canova et al. 2021
<b>Sinónimos</b>	<i>Evaginuris branickii</i> (McClure 1932)					
<b>Referencias</b>	McClure (1932), Quentin (1973a)	Hugot (1982a)	Hugot (1982a)	Hugot (1982a)	Sutton y Hugot (1987)	Canova et al. (2021) y presente trabajo de tesis
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Dinomys branickii</i>	<i>Atherurus africanus</i>	<i>Hystrix cristata</i>	<i>Coendou prehensilis</i>	<i>Dolichotis patagonum</i>	<i>Lagostomus maximus</i>
<b>Otros hospedadores</b>						
<b>Localidades</b>	Sudamérica	República Gabonesa	República del Senegal	Guayana Francesa	Argentina (Mendoza)	Argentina (Entre Ríos)
<b>Macho (N)</b>	Desconocido	1 (holotipo)	1 (holotipo)	1 (holotipo)	1 (holotipo)	28
<b>Longitud del cuerpo</b>	5468-6879	5750	6120	8700	7030	7543 ± 846 (6001-8817)
<b>Ancho del cuerpo</b>	400-705	280	350	180-240	400	388 ± 43 (294-457)
<b>Anillo nervioso*</b>	110	120	130	80	100	142 ± 16 (110-175)
<b>Poros excretor*</b>	1860	1400	2450	1560	1580	1669 ± 179 (1104-1929)
<b>Longitud total del esófago</b>	640-780	500	560	650	700	718 ± 57 (630-820)
<b>Bulbo esofágico</b>	130-200 x 170-200	160 x 160	170 x 170	150 x 150	135 x 150	168 ± 16 (146-196) x 169 ± 13 (146-194)
<b>Longitud de la espícula</b>	335-336	125	180	280	345	271 ± 22 (226-306)
<b>Longitud del gubernaculum</b>	41-49	40	35	40	45	40 ± 6 (33-50)
<b>Longitud de la cola</b>	150-200	200	240	210	750	787 ± 65 (668-895)
<b>Punta de la cola</b>	75-100	70	90	135	600	629 ± 67 (491-718)

<b>Especies</b>	<b><i>W. branickii</i></b>	<b><i>W. sauvysi</i></b>	<b><i>W. roussilloni</i></b>	<b><i>W. carolodominici</i></b>	<b><i>W. dolichotis</i></b>	<b><i>Wellcomia hugoti</i></b>
<b>Hembra (N)</b>	Desconocido	1 (alotipo)	1 (alotipo)	1 (alotipo)	1 (alotipo)	24
<b>Longitud del cuerpo</b>	14900	10000	11350	11600	27250	15470 ± 2250 (13378-19781)
<b>Ancho del cuerpo</b>	1100	1000	1400	850	990	729 ± 71 (565-892)
<b>Anillo nervioso*</b>	100	150	120	110	210	163 ± 23 (129-206)
<b>Poros excretor*</b>	2300	850	900	1600	3420	2553 ± 177 (2310-3158)
<b>Longitud total del esófago</b>	1150	750	550	1000	980	1005 ± 41 (936-1118)
<b>Bulbo esofágico</b>	300 x 300	190 x 190	150 x 150	200 x 200	250 x 280	222 ± 11 (203-246) x 232 ± 15 (179- 262)
<b>Vulva*</b>	-	1550	1600	2650	5100	3866 ± 210 (3442-4254)
<b>Longitud de la cola</b>	2850	3400	3150	2500	9440	4574 ± 2112 (1333-8021)
<b>Largo del huevo</b>	56-58	80-91	85	60	70	76 ± 3 (70-85)
<b>Ancho del huevo</b>	28-30	35-45	40	25	45	45 ± 2 (40-50)

\*Distancia al extremo anterior del cuerpo. \*\* Medidas mostradas en el trabajo original, las cuales deben ser revisadas.

### Comentarios sobre la morfología

*Wellcomia hugoti* puede ser distinguida de las especies de *Wellcomia* previamente descritas por una combinación de características morfológicas (Tabla 3.3.7.1.) (Leidy, 1856; Setti, 1897; Linstow, 1899; Sambon, 1907; Smith, 1908; Hall, 1916; Baylis, 1922; McClure, 1932; Travassos, 1937b; Mao, 1939; Quentin, 1973a, b; Hugot, 1982a; Sutton y Hugot, 1987; Vicente et al., 1997).

*Wellcomia hugoti* difiere de *W. compar*, *W. evoluta*, *W. samboni*, *W. decorata* y *W. carolodominici* por la presencia de pseudolabios con procesos interlabiales simples; de *W. compar*, *W. sauvysi*, *W. roussilloni* y *W. carolodominici* por la forma del plato cefálico en los machos; y de *W. compar*, *W. branickii*, *W. sauvysi* y *W. carolodominici* por la presencia de área rugosa ventral sin un mamelón bien diferenciado.

Los machos de *W. hugoti* presentan una cola más larga que aquellos de *W. compar*, *W. stossichi*, *W. decorata*, *W. branickii*, *W. sauvysi*, *W. roussilloni* y *W. carolodominici*. También se reconoce una espícula más larga que la observada en machos de *W. decorata*, *W. sauvysi* y *W. roussilloni* y más corta que en aquellos de *W. branickii* y *W. dolichotis*. Además, la nueva especie se diferencia de *W. decorata* y *W. branickii* por el número de pares de papilas caudales ( $n = 4$  vs  $n = 2$  y  $3$ , respectivamente).

Las hembras de *W. hugoti* presentan huevos más largos que los de *W. compar*, *W. stossichi*, *W. mitchelli*, *W. branickii*, *W. carolodominici* y *W. dolichotis*, y más cortos que los de *W. sauvysi* y *W. roussilloni*. Además, la nueva especie puede ser distinguida de *W. stossichi*, *W. sauvysi* y *W. roussilloni* por la presencia de oviyector evaginable.

Aunque la especie más parecida a *W. hugoti* es *W. dolichotis*, ambas especies muestran diferente longitud de espícula, número de peines por sección (6-15, 7-12, 4 vs 5, 15, 6) y número y distribución de crestas cuticulares longitudinales en la segunda sección de peines (6-14 (sección continua) vs 18-22/8-15 (en dos regiones separadas)). Además, no hay espacio entre la primera y la segunda sección de peines en *W. dolichotis*.

El estudio del alotipo y especímenes voucher de *W. dolichotis* ( $n=4$ , 3 machos y 1 hembra) solicitados como préstamo al MLP-He confirmó las características morfológicas descritas originalmente por Sutton y Hugot (1987), corroborando las diferencias con respecto a la nueva especie descrita.

Cabe destacar el siguiente análisis taxonómico-nomenclatural para poner en contexto el estudio morfológico de los especímenes del género *Wellcomia*. El género se propone con la descripción de la especie tipo *W. mitchelli*, la cual estuvo basada únicamente en hembras (Sambon, 1907). Baylis (1922) revisó el material tipo y sumó una ilustración. Posteriormente, Quentin (1973a) reexaminó el género, lo declaró *inquirendus* y reasignó las especies a otros cuatro géneros: *Evaginuris* Skrjabin y Schikhobalova 1951 (*E. compar*, *E. evoluta*, *E. branickii*, *E. samboni* y *E. stossichi*), *Hilgertia* Quentin 1973 (*H. hilgerti*), *Heteromyoxyuris* Quentin 1973 (*H. longejector*) y *Sypharista* Quentin 1970 (*S. taylori*,

*S. indica*) (Quentin, 1970, 1973a, b; Hugot, 1982b). Más tarde, Hugot (1982a) revalidó el género *Wellcomia*, aunque no proporcionó una diagnosis completa del mismo y lo sinonimizó con el género *Evaginuris*. Gibbons (2010) finalmente consideró *Wellcomia* como un género válido basándose en una serie de caracteres. Algunas características diagnósticas, sin embargo, no fueron mencionadas o necesitan una descripción más detallada (ej. forma del plato cefálico, posición de los ánfidos con respecto a las papilas cefálicas, procesos interlabiales y crestas apicales, área ventral y papilas cloacales en los machos, espermateca en las hembras). En este contexto y dada la compleja historia nomenclatural y taxonómica del género *Wellcomia*, se proporciona una diagnosis enmendada del género considerando válidas las especies mencionadas por Hugot (1982a) y Sutton y Hugot (1987).

### **Estudio molecular y aspectos filogenéticos**

#### Fragmento 18S ARNr

Se obtuvo un único producto de PCR adecuado para secuenciar y realizar los análisis filogenéticos, procedente de la Estancia Palmira de Carpinchorí, departamento de Federal, Entre Ríos. La longitud del fragmento 18S ARNr amplificado fue de 910 pares de bases con los siguientes porcentajes de nucleótidos: 27% T, 19% C, 29% A y 25% G. Esta secuencia fue depositada en la base de datos del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3).

Tres especies del género *Wellcomia* estuvieron disponibles en el GenBank: *W. compar*, *W. siamensis* y *Wellcomia* sp. En el caso de *W. compar*, el trabajo no está publicado y en el caso de *W. siamensis*, la especie no está asociada a una descripción morfológica, por lo tanto, debe ser considerada no válida y un *nomen nudum*. En este contexto, se decidió incorporar *W. siamensis* debido a que fue incluida en el género por el mismo autor quien revalidó el género *Wellcomia* (Hugot *com. pers.*), y de ahora en adelante esta especie es llamada *Wellcomia* sp. '*siamensis*'. Las diferencias genéticas de *W. hugoti* con *Wellcomia* sp., *Wellcomia* sp. '*siamensis*', *W. compar* y *Protozophaga obesa* (Protozophagini) fueron comparadas y contrastadas con secuencias de otros oxiúridos, como *Syphacia obvelata*, *S. muris* (Syphaciini-Syphaciinae) y *Enterobius vermicularis* (Enterobiinae) como outgroup.

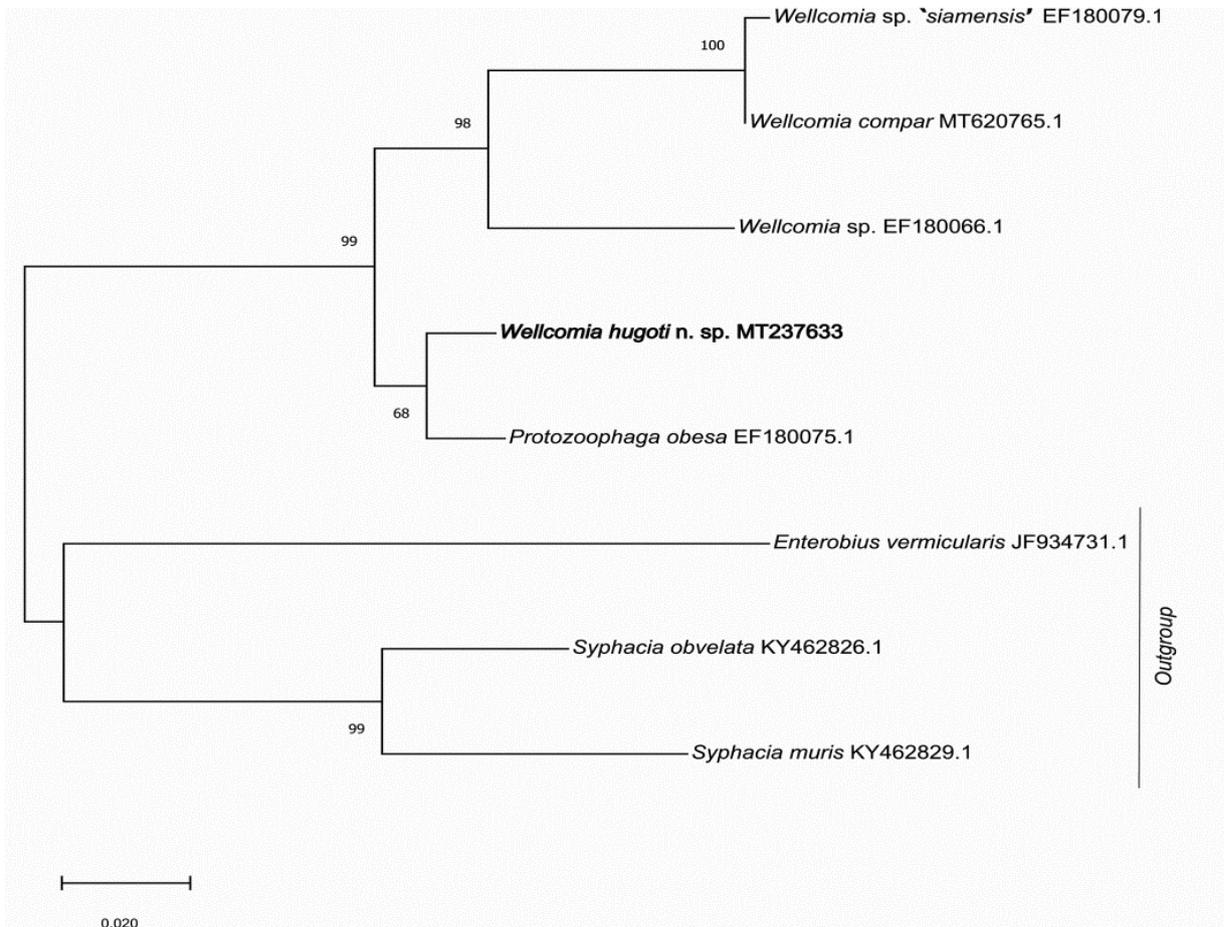
El máximo y mínimo valor de similitud interespecífica fueron observados entre *W. compar* y *Wellcomia* sp. '*siamensis*' y entre *Wellcomia* sp. y *Wellcomia* sp. '*siamensis*' (99,6% y 93,3%, respectivamente) (Tabla A3e, Anexo capítulo 3).

### **Comentarios sobre los resultados moleculares**

Se aporta la secuencia de 1 espécimen (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3).

El análisis filogenético basado en secuencias de 18S ARNr mostró grupos bien resueltos. La topología resultante indicó que los especímenes de Protozophagini se agruparon con un soporte robusto del 99%, separándose del outgroup. El ingroup estuvo formado por dos clados principales: el clado 1 incluyó a *W. hugoti* y *P. obesa*, parásitos de roedores Caviomorfos americanos (Argentina y

Guyana Francesa) con un soporte del 68%; y el clado 2 incluyó a *Wellcomia* sp. '*siamensis*' de *Hystrix brachyura* (Tailandia) y *W. compar* de puercoespines (datos no publicados) con un soporte del 100%, el cual fue grupo hermano de *Wellcomia* sp. de *Coendou mexicanus* (Costa Rica) con un soporte del 98% (Fig. 3.3.7.4).



**Fig. 3.3.7.4.** Árbol filogenético de especies de Protozoophagini basado en secuencias parciales de la región 18S ARNr obtenidas usando máxima verosimilitud. Los valores Bootstrap menores al 50% no se muestran. Figura obtenida de Canova et al. (2021).

### Consideraciones generales y aportes

Hasta el momento, 11 especies de *Wellcomia* han sido descritas en nueve especies de roedores con diferentes características ecológicas y que están incluidas en los géneros *Pedetes*, *Atherurus*, *Hystrix*, *Coendou*, *Erethizon*, *Dinomys* y *Dolichotis* (Hugot, 1982a; Sutton y Hugot, 1987; Morin et al., 2005; Amori y De Smet, 2016; Child, 2016; Roach, 2017; Cirignoli, 2019; Cirignoli y Lartigau, 2019; Roldán et al., 2019).

Seis especies de *Wellcomia* habían sido reportadas en América y sólo una en Argentina, *W. dolichotis* parásito de *Dolichotis patagonum* (Zimmermann 1780) en la provincia de Mendoza (Sutton y Hugot, 1987).

En el marco de esta tesis se halló, describió y publicó esta nueva especie, *W. hugoti*, basada en una gran cantidad de especímenes y se la comparó con otras del mismo género (Canova et al., 2021).

Diferentes secciones del área rugosa ventral estaban disponibles para pocas especies de *Wellcomia*: *W. compar*, *W. branickii*, *W. sauvysi*, *W. carolodominici* y *W. dolichotis*. En cuanto a *W. dolichotis*, aunque la descripción original incluyó un análisis morfológico exhaustivo, se trató de un único ejemplar macho. La observación de *W. hugoti* en el MEB proporcionó información valiosa sobre las estructuras cuticulares superficiales de este género y permitió el reconocimiento de ciertas características diagnósticas.

El análisis molecular permitió avanzar en el conocimiento de las relaciones entre las especies del género *Wellcomia*. En la actualidad, cinco especies de Protozoophagini están disponibles en GenBank, incluida *W. hugoti*, e incluso si *Wellcomia* sp. '*siamensis*' es considerada no válida, el estudio de su relación con el resto de las especies podría contribuir a su futura validación.

Los resultados filogenéticos obtenidos son exploratorios. Aunque los clados identificados indican una estrecha relación entre las especies de Protozoophagini examinadas, esto no es suficiente para apoyar la monofilia del género *Wellcomia*. Algunas condiciones limitantes fueron: a) sólo se estudió parcialmente un gen, b) un único individuo de cada especie fue analizado y c) algunas especies de *Wellcomia* no tenían un soporte morfológico.

Hipótesis filogenéticas sobre caracteres morfológicos fueron propuestas por Hugot (1988, 2003) y Hugot et al. (2013) (ej. análisis factorial de correspondencia, máxima parsimonia, Bayesiano, cadena de Markov y Monte Carlo) y sugirieron una topología similar a la aquí encontrada, agrupando a *Wellcomia* con *Protozoophaga* (Hugot, 1988, 2003; Hugot et al., 2013). Más estudios son necesarios para confirmar la monofilia del género y avanzar en la comprensión de la sistemática de la subfamilia Syphaciinae. Además, los estudios de Hugot (2003) indicaron una posible codivergencia de clados de Syphaciini con algunas familias de roedores. En este sentido, las familias Pedetidae, Caviidae, Hystricidae, Erethizontidae, Dinomyidae y Chinchillidae parecen acompañar la evolución de *Wellcomia*.

Aquí también se proporcionan datos sobre la distribución de *W. hugoti* entre las poblaciones estudiadas de *L. maximus* y por primera vez se brindan datos ecológicos para este género. Además, se revaloriza el material depositado en colecciones biológicas, ya que dos de los ejemplares parasitados fueron encontrados en una colección mastozoológica y colectados en el año 1948, sugiriendo esto que *Wellcomia* estuvo presente en poblaciones pasadas en la misma zona geográfica.

### **Familia Heteroxynematidae Skrjabin y Schikhobalova, 1948**

- ❖ **Diagnosis:** estructuras labiales y esofágicas simples o complejas. Alas cervicales generalmente bien desarrolladas. Machos con bursa caudal cónica, adornada con “ballasts” (estructuras originadas por la agrupación de fibras cuticulares de la capa fibrosa media a modo de expansiones cuticulares), papilas cloacales concentradas en la región pericloacal o con un último par aislado y bien posterior. Hembras con oviyector formado por: (a) la vagina vera, inmediatamente detrás de la vulva, es corta e histológicamente similar a la cutícula; (b) el vestíbulo (o vagina muscular), estructura formada por dos capas musculares externas y una capa epitelial interna; (c) el esfínter (o pulvilus) de aspecto glandular, con función mecánica y secretora, que puede estar diferenciado o no en un anillo glandular que rodea el extremo distal del vestíbulo; y (d) una trompa uterina (o vagina uterina), segmento continuo con las ramas uterinas e histológicamente similares a ellas. Huevos con cáscara delgada y sin opérculo diferenciado, o con cáscara gruesa y opérculo diferenciado (Quentin, 1975; Hugot y Sutton, 1989).
- ❖ **Comentarios:** oxiúridos definidos de acuerdo a las estructuras labiales y esofágicas, la disposición de las papilas cloacales del macho, la anatomía del oviyector en la hembra y la estructura de la cáscara del huevo (Quentin, 1975). En base a estos caracteres, la familia se divide en dos subfamilias, Heteroxynematinae parásita de aves y roedores, y Labiostomatinae parásita de lagomorfos (Quentin, 1975; Anderson et al., 2009).

### **Subfamilia Heteroxynematinae (Skrjabin y Shikhobalova, 1948)**

- ❖ **Diagnosis:** estructuras bucales y faríngeas simples. Macho con un último par de papilas cloacales aisladas y posteriores en la pseudobursa caudal. Hembra con oviyector simple, esfínter (o pulvilus) no diferenciado en un anillo en el extremo distal del vestíbulo (o vagina muscular). Huevo sin opérculo diferenciado (Quentin, 1975).
- ❖ **Comentarios:** este grupo incluye a los géneros *Syphaciella* y *Eudromoxyura* parásitos de aves, *Rauschoxyuris* y *Fastigiurus* presentes en roedores Aplodontiidae y Ochotonidae respectivamente, y *Heteroxynema*, *Dermatopallarya*, *Dentostomella* y *Aspiculuris* parásitos de roedores Sciuromorpha, Cavimorpha y Myomorpha (Quentin, 1975).

## Genéro *Heteroxynema* Hall, 1916

- ❖ **Diagnos:** estructuras bucales compactas, esófago alargado con bulbo más o menos valvular. Macho con o sin cresta cuticular precloacal. Huevos con cáscara delgada y no operculados, con diferenciación de la cáscara en uno de los polos o no (Hall, 1916; Quentin, 1975).
- ❖ **Comentarios:** *Heteroxynema* está dividido en cuatro subgéneros: *Heteroxynema* en sciuridos neárticos, *Proxyuronema* en sciuridos paleárticos, *Cavioxyura* en caviomorfos neotropicales y *Nadineama* en roedores africanos de la familia Petromuridae (Quentin, 1975; Hugot, 1983; Petter y Quentin, 2009).

### *Heteroxynema (Cavioxyura) n. sp.*

Fig. 3.3.8.1 (A-E), Fig. 3.3.8.2 (A-E), Fig. 3.3.8.3 (A, B), Fig. 3.3.8.4 (A, B)

#### Diagnos morfológica

#### Descripción

**Diagnos general:** dimorfismo sexual a nivel de las estructuras bucales. Plato cefálico circular con tres labios, uno dorsal con dos papilas y dos lateroventrales que llevan una papila y un ánfido cada uno. Cápsula bucal de sección triangular. Presentan 3 dientes, 3 relieves cuticulares cónicos, dispuestos sobre los ejes de simetría interlabiales (Fig. 1A, Fig. 2A). Dos alas cervicales que se interrumpen abruptamente a nivel del bulbo esofágico y se continúan con dos alas laterales (Fig. 1B). Machos con una cresta cuticular sagital precloacal alargada y un par de placas quitinosas adcloacales, cuatro pares de papilas cloacales: dos adcloacales pedunculadas hacia los laterales, un par postcloacal (doble) sésiles centrales, y un par distal pedunculados centrales, y un par de fásmidos laterales y posteriores a las papilas adcloacales (Fig. 1D, 1E; Fig. 3A, 3B); espícula poco observable y gubernaculum conspicuo y visible desde la apertura cloacal (Fig. 1C-E); ballasts laterales a nivel de la pseudobursa (Fig. 1D). Hembras con oviyector bien desarrollado, vulva sin expansión o diferenciación cuticular (Fig. 2B, 2C; Fig. 4A). Huevos asimétricos de cáscara delgada, con un polo más redondeado y otro más agudo, el cual presenta una diferenciación de la pared que aparenta un opérculo (Fig. 2E, Fig. 4B).

**Macho (basado en 1 holotipo y 12 paratipos):** largo del cuerpo 7132, 7463,7 ± 603 (6900-8750) µm, ancho a la mitad del cuerpo 393, 371,5 ± 27,9 (326-400) µm. Longitud de las alas cervicales 722, 634 ± 27,4 (600-664) µm (n=6). Largo total del esófago 909, 950,9 ± 66,2 (813-1020) µm. Dimensiones del bulbo esofágico 243, 187,4 ± 18,7 (150-200) µm x 258, 294,8 ± 28,2 (239-350) µm. Anillo nervioso a 200, 214,4 ± 29,9 (170-250) µm (n=11) y poro excretor a 1644, 1347,1 ± 199,9 (891-1600) µm (n=10) del extremo anterior. Largo de la espícula 43, 65 ± 21,2 (50-80) µm (n=2). Largo del gubernaculum de 51, 50 ± 14,1 (40-60) µm (n=2). Cola de 258, 363,1 ± 79,6 (300-550) µm. Longitud de los ballasts de 702, 779 ± 62,9 (700-850) µm (n=4) (Tabla 3.3.8.1).

**Hembra (basado en 1 alotipo y 13 paratipos):** largo del cuerpo 12200, 12322,3 ± 853,9 (10300-13200) µm, ancho a la mitad del cuerpo 500, 478,3 ± 81,4 (350-650) µm (n=12). Longitud de las alas

cervicales 750,  $745 \pm 59,9$  (650-800)  $\mu\text{m}$  (n=12). Largo total del esófago 1200,  $1222,3 \pm 91,7$  (1000-1300)  $\mu\text{m}$ . Dimensiones del bulbo esofágico 300,  $201,4 \pm 37,2$  (150-250)  $\mu\text{m}$  x 350,  $364,6 \pm 47$  (270-450)  $\mu\text{m}$ . Anillo nervioso a 200,  $268,2 \pm 46,2$  (200-350)  $\mu\text{m}$  (n=11), poro excretor a 1250,  $1464,2 \pm 108,1$  (1250-1650)  $\mu\text{m}$  (n=12) y vulva a 3700,  $3883,3 \pm 559,8$  (2650-4550)  $\mu\text{m}$  (n=12) del extremo anterior. Longitud del vestíbulo 600,  $856,2 \pm 107,6$  (700-980)  $\mu\text{m}$  (n=8), longitud del esfínter 2700,  $2625 \pm 165,8$  (2500-2850)  $\mu\text{m}$  (n=4). Cola 1800,  $2013,6 \pm 148,5$  (1750-2300)  $\mu\text{m}$  (n=11) (Fig. 2D). Dimensiones del huevo 50,  $51,4 \pm 4,1$  (40-55)  $\mu\text{m}$  x 100,  $100,3 \pm 6,6$  (90-110)  $\mu\text{m}$  (n=14) (Tabla 3.3.8.1).

### **Resumen taxonómico**

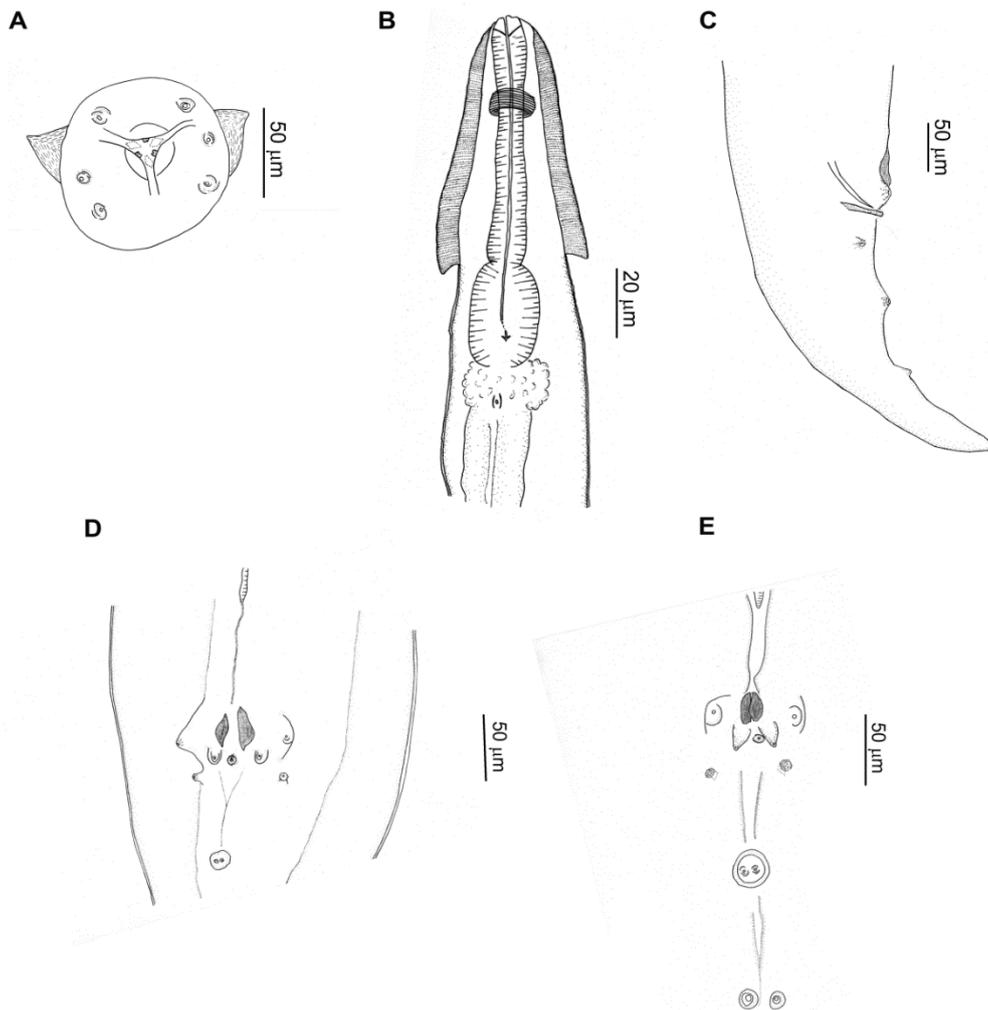
*Hospedador tipo:* *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

*Área de la localidad tipo:* Campo La Bombilla, partido de Tornquist, provincia de Buenos Aires.

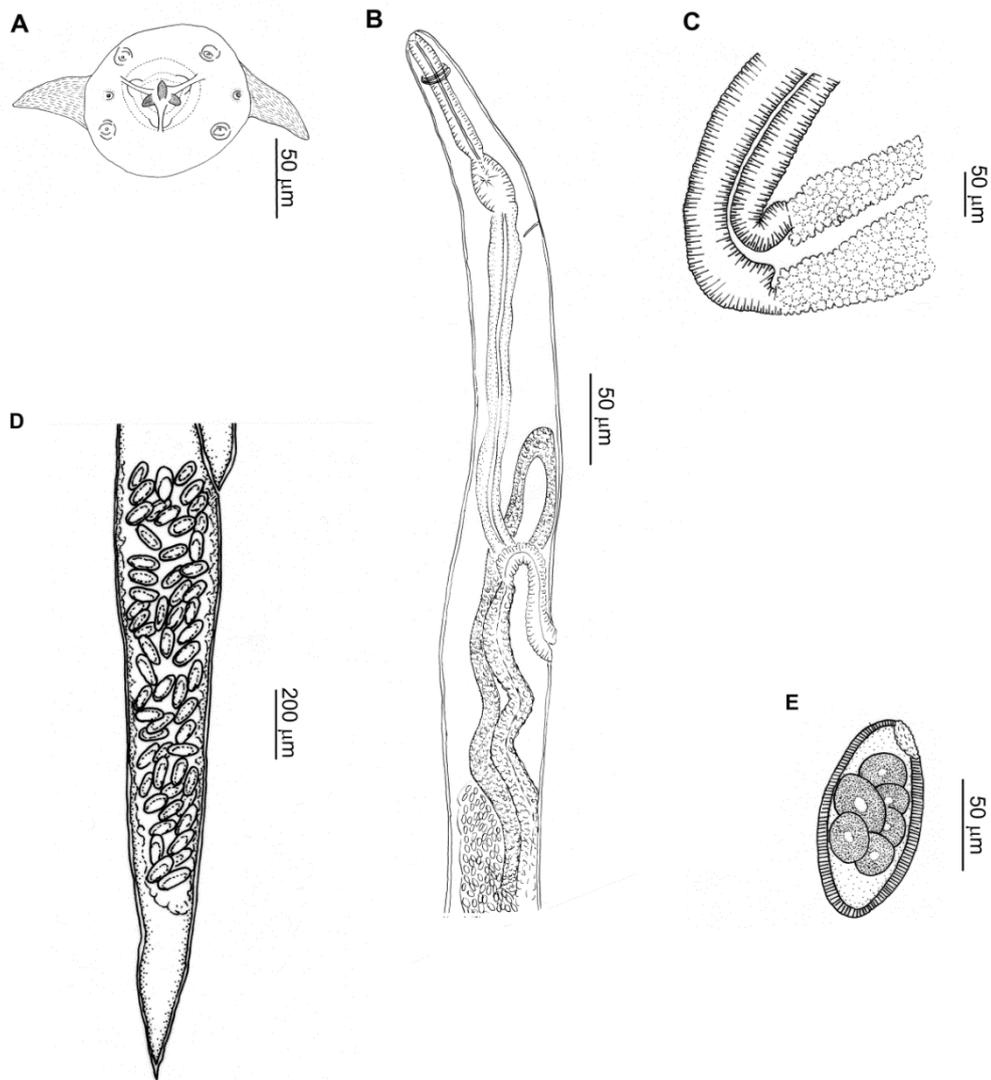
*Otras áreas:* provincia de Salta: departamento de General José de San Martín; provincia de Córdoba: departamento de Punilla; provincia de Buenos Aires: partidos de Magdalena, Tres Arroyos, Punta Indio, La Costa, Bahía Blanca y Tornquist; provincia de Entre Ríos: departamento de Federal; provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre.

*Sitio de infección:* ciego y colon ascendente.

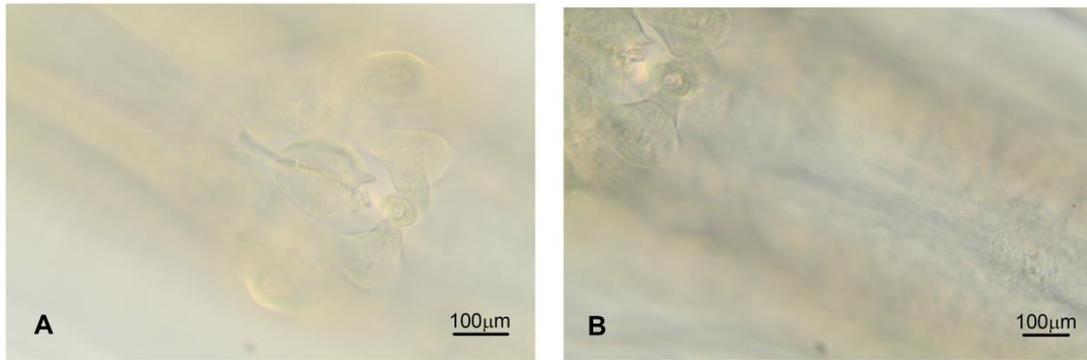
*Parámetros ecológicos:* para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 51,4% (37/72), IM: 17,5 y AM: 9. De las 37 vizcachas positivas se obtuvieron un total de 648 especímenes de *Heteroxyrema* (*Cavioxyura*) n. sp.



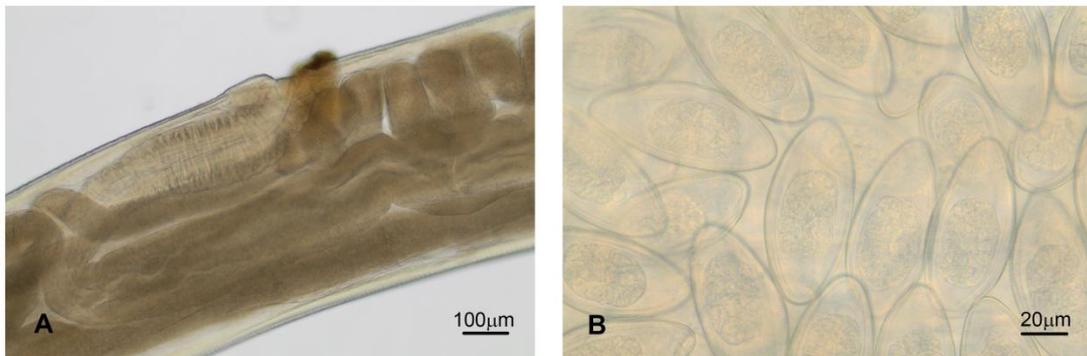
**Fig. 3.3.8.1. *Heteroxynema (Cavioxyura)* n. sp. Macho.** A. Vista apical del extremo anterior. B. Extremo anterior con las alas cervicales. C. Extremo posterior con la espícula, gubernaculum y papilas cloacales, vista lateral. D. Región cloacal con ballasts, vista ventral E. Detalle de la región cloacal con cresta cuticular precloacal, un par de placas quitinosas adcloacales, dos pares de papilas pedunculadas adcloacales laterales, un par de fásmidos, un par postcloacal de papilas centrales sésiles y par postcloacal de papilas centrales pedunculadas, vista ventral.



**Fig. 3.3.8.2. *Heteroxynema (Cavioxyura)* n. sp. Hembra.** **A.** Vista apical del extremo anterior. **B.** Extremo anterior mostrando la vulva y el oviyector. **C.** Detalle de la unión entre el vestíbulo (muscular) y el esfínter (glandular). **D.** Cola. **E.** Huevo.



**Fig. 3.3.8.3.** Fotografías al MO de *Heteroxynema (Cavioxyura)* n. sp. **Macho.** **A.** Detalle de la región cloacal con un par de placas cuticulares adcloacales y dos pares de papilas pedunculadas adcloacales laterales, vista ventral. **B.** Detalle de la región cloacal con un par papilas pedunculadas adcloacales laterales y el par postcloacal de papilas centrales sésiles, vista ventral.



**Fig. 3.3.8.4.** Fotografías al MO de *Heteroxynema (Cavioxyura)* n. sp. **Hembra.** **A.** Oviyector mostrando la vulva y la unión entre el vestíbulo (muscular) y el esfínter (glandular). **B.** Huevos.

**Tabla 3.3.8.1.** Principales características morfológicas y medidas de especies de *Heteroxynema*. Medidas dadas en µm.

<b>Especies</b>	<i>Heteroxynema</i> ( <i>Heteroxynema</i> ) <i>cucullatum</i>	<i>Heteroxynema</i> ( <i>Proxyuronema</i> ) <i>getula</i>	<i>Heteroxynema</i> ( <i>Proxyuronema</i> ) <i>probosciphora</i>	<i>Heteroxynema</i> ( <i>Cavioxyura</i> ) <i>wernecki</i>	<i>Heteroxynema</i> ( <i>Cavioxyura</i> ) <i>caviellae</i>
<b>Autores</b>	Hall, 1916	(Seurat, 1915)	(Biocca y Chabaud, 1955)	Freitas y Almeida, 1936	(Lent, Freitas y Almeida, 1938)
<b>Sinónimos</b>		<i>Dermatoxys getula</i> Seurat, 1915	<i>Dermatoxys probosciphora</i> Biocca y Chabaud, 1955		<i>Aspiculuris schulzi</i> Freitas, Lent y Almeida, 1937 <i>Aspiculuris caviellae</i> Lent, Feirtas y Almeida, 1938
<b>Referencias</b>	Hall (1916), Quentin (1975)	Seurat (1915), Quentin (1975)	Biocca y Chabaud (1955), Quentin (1975)	Freitas y Almeida (1936)	Freitas et al. (1937), Freitas et al. (1938), Quentin (1975)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Neotamias amoenus</i> **	<i>Atlantoxerus getulus</i>	<i>Xerus rutilus</i>	<i>Galea leucoblephara</i>	<i>Microcavia australis</i> ♯
<b>Otros hospedadores</b>	<i>Neotamias minimus</i> °, <i>Neotamias palmeri</i> ‡				
<b>Familia hospedadora</b>	Sciuridae	Sciuridae	Sciuridae	Caviidae	Caviidae
<b>Área de la localidad tipo</b>	San Acacio, Colorado (USA)	Mogador (Marruecos)	Agadir (Marruecos)	Perico, Jujuy (Argentina)	Tinogasta, Catamarca (Argentina)
<b>Otras áreas</b>	Alaska, Nevada (USA)				
<b>Macho (N)</b>	-	-	-	-	-
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	2786-7250	2500-3300	3300-4800	5140-6830	2830-3460
<b>Ancho cuerpo</b>	140-350	290	230	260-330	157-188
<b>Largo total esófago</b>	491-900	625-825	720	640-740	528-574
<b>Bulbo esofágico</b>	112-160 x 136-270	-	130 x 130	94-127 x 170-210	90-131 x 164
<b>Anillo nervioso*</b>	130-260	89,3-117,9	195	370-380	131-148
<b>Poros excretor (PE)*</b>	1600	-	1200	-	-
<b>Largo alas cervicales</b>	650	-	-	440-570	393-451
<b>Espícula (E)</b>	-	65	-	-	-
<b>Gubernaculum</b>	-	-	-	-	-
<b>Cola</b>	235-400	110	200	204-235	107-144
<b>Longitud ballasts</b>	-	-	-	615-770	-

<b>PE/LC (%)</b>	22,1	-	25-36,4	-
<b>E/LC (%)</b>		1,97-2,6	-	-
<b>Cola/LC (%)</b>	5,25-8,4	3,3-4,4	4,2-6,1	2,9-4,6 3,1-5,1
<b>Hembra (N)</b>	-	-	-	-
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	7390-8200	5500	5200-6200	9900-13600 3770-4210
<b>Ancho cuerpo</b>	250-415	310	380 <sup>f</sup>	470-580 173-204
<b>Largo total esófago</b>	628-775	1100	930	750-1067 597-690
<b>Bulbo esofágico</b>	130-185 x 180-240	-	160 x 160	172-204 x 220-280 110-126 x 157-188
<b>Anillo nervioso*</b>	150-170	157,1	210	430-590 141-157
<b>Poros excretor (PE)*</b>	1280	-	1280	- -
<b>Largo alas cervicales</b>	500-600	-	-	320-580 471-550
<b>Vulva*</b>	1800-3265	1833,3	2600-3100	2120-4160 1413-1650
<b>Vestíbulo</b>	-	1700	300	- -
<b>Esfínter</b>	-	250	400	- -
<b>Cola</b>	1050-1650	1100	470	2355-2670 394-502
<b>Largo huevo</b>	94-100	55-60	65	94-114 -
<b>Ancho huevo</b>	35-55	25	30	45-62 -
<b>PE/LC (%)</b>	15,6	-	20,6-24,6	- -
<b>Vulva/LC (%)</b>	22,8-44,2	33,3	50	15,6-42 33,6-43,8
<b>Cola/LC (%)</b>	12,8-22,3	20	7,6-9	17,3-26,9 9,4-13,3

Tabla 3.3.8.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<i>Heteroxynema (Cavioxyura) chilensis</i>	<i>Heteroxynema (Nadinema) cafer</i>	<i>Heteroxynema (Cavioxyura) viscaciae</i>	<i>Heteroxynema (Cavioxyura) n. sp.</i>
<b>Autores</b>	Quentin, 1975	Hugot, 1983	Hugot y Sutton, 1989	Presente trabajo
<b>Sinónimos</b>				
<b>Referencias</b>	Quentin (1975)	Hugot (1983)	Hugot y Sutton (1989)	
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Octodon degus</i>	<i>Petromus typicus</i>	<i>Lagidium viscaciae boxi</i>	<i>Lagostomus maximus</i>
<b>Otros hospedadores</b>				
<b>Familia hospedadora</b>	Octodontidae	Petromuridae	Chinchillidae	Chinchillidae
<b>Área de la localidad tipo</b>	Parque Nacional de Fray Jorge, Coquimbo (Chile)	Pella (Sudáfrica)	Paso del Sapo, Chubut (Argentina)	Tornquist, Buenos Aires (Argentina)
<b>Otras áreas</b>				Salta, Córdoba, Entre Ríos, Santiago del Estero (Argentina)
<b>Macho (N)</b>	1 (holotipo)	-	3	12
<b>Largo cuerpo (LC)</b>	5400	-	9140-9333	7463,7 ± 603 (6900-8750)
<b>Ancho cuerpo</b>	225	-	380-530	371,5 ± 27,9 (326-400)
<b>Largo total esófago</b>	760	-	1250-1360	950,9 ± 66,2 (813-1020)
<b>Bulbo esofágico</b>	140 x 280	-	200-240 x 350-380	187,4 ± 18,7 (150-200) x 294,8 ± 28,2 (239-350)
<b>Anillo nervioso*</b>	190	-	240-285	214,4 ± 29,9 (170-250)
<b>Poros excretor (PE)*</b>	800	-	1560-1950	1347,1 ± 199,9 (891-1600)
<b>Largo alas cervicales</b>	440	-	800-912	634 ± 27,4 (600-664)
<b>Espícula (E)</b>	-	-	70	65 ± 21,1 (50-80)
<b>Gubernaculum</b>	-	-	80	50 ± 14,1 (40-60)
<b>Cola</b>	195	-	600-760	363,1 ± 79,6 (300-550)
<b>Longitud ballasts</b>	440-500	-	-	779 ± 62,9 (700-850)
<b>PE/LC (%)</b>	14,8	-	16,9-21,3	17,9 ± 2,6 (12,8-20,3)
<b>E/LC (%)</b>	-	-	0,76	0,85 ± 0,35 (0,6-1,1)
<b>Cola/LC (%)</b>	3,6	-	6,5-8,3	4,9 ± 1,1 (3,7-7,9)

Hembra (N)	1 (alotipo)	1	9	13
Largo cuerpo (LC)	8800	5350	17700-16400	12322,3 ± 853,9 (10300-13200)
Ancho cuerpo	280	250	725-750	478,3 ± 81,4 (350-650)
Largo total esófago	800	575	1500	1222,3 ± 91,7 (1000-1350)
Bulbo esofágico	140 x 250	100 x 100	240 x 270-360	201,4 ± 37,2 (150-250) x 364,6 ± 47 (270-450)
Anillo nervioso*	170	130	730	268,2 ± 46,2 (200-350)
Poros excretor (PE)*	1400	820	2400-2520	1464,2 ± 108,1 (1250-1650)
Largo alas cervicales	-	-	1070-1150	745 ± 59,9 (650-800)
Vulva*	3100	2400	5560-6100	3883,3 ± 559,8 (2650-4550)
Cola	1200	500	2680-2730	2013,6 ± 148,5 (1750-2300)
Vestíbulo	-	-	1780	856,2 ± 107,6 (700-980)
Esfínter	-	-	3480	2625 ± 165,8 (2500-2850)
Largo huevo	104-110	60	134-140	100,3 ± 6,6 (90-110)
Ancho huevo	39-43	30	65-74	51,4 ± 4,1 (40-55)
PE/LC (%)	15,9	15,3	13,5-15,4	11,7 ± 0,9 (10,3-13)
Vulva/LC (%)	35,2	44,8	33,9-34,5	31,6 ± 4,2 (20,2-35,8)
Cola/LC (%)	13,6	9,3	15,4-16,3	16,1 ± 1,1 (13,5-17,8)

\*Distancia al extremo anterior del cuerpo. \*\* Citada como *Eutamias amoenus operarius* por Hall (1916). ø Citada como *Eutamias minimus* por Quentin (1975). ‡ Citada como *Eutamias palmeri* por Quentin (1975). †

Medida tomada a nivel de la vulva. φ Citada como *Caviella australis* por Freitas et al. (1937).

### Comentarios

*Heteroxynema (Cavioxyura)* n. sp. puede ser diferenciada del resto de las especies del género por las características métricas mostradas en la Tabla 3.3.8.1.

Además, la especie aquí descrita, puede diferenciarse de todas las especies del género por la forma y tamaño de las alas cervicales; por el número y/o disposición de las papilas cloacales (e.g. *H. H. cucullatum*, n= 11; *H. P. getula*, n=9; *H. C. wernecki*, n= 7; *H. C. caviellae*, n=10), y la configuración de la ornamentación cloacal (cresta y placas) (e.g. *H. H. cucullatum*, *H. P. getula*, *H. P. probosciphora* y *H. C. caviellae* sin placas quitinizadas; *H. C. wernecki* con dos pares de placas quitinizadas); por las características del oviyector en las hembras (e.g. vulva rodeada por pliegues cuticulares en *H. H. cucullatum*; esfínter ligeramente dilatado en *H. P. getula*, *H. P. probosciphora* y *H. N. cafer*).

Respecto a *H. C. viscaciae* registrada en el mismo hospedador, la nueva especie se diferencia por la disposición de las papilas cloacales, por la presencia de un par de placas quitinizadas adcloacales, por la ausencia de relieves digitiformes adcloacales. Además, la nueva especie se diferencia por presentar huevos más pequeños y una relación distancia al poro excretor-largo del cuerpo menor en las hembras.

### Consideraciones generales y aportes

Hasta el momento, ocho especies de *Heteroxynema* habían sido descritas en 10 especies de roedores incluidas en los géneros *Neotamias*, *Atlantoxerus*, *Xerus*, *Galea*, *Microcavia*, *Octodon*, *Petromus* y *Lagidium* (Seurat, 1915; Hall, 1916; Freitas y Almeida, 1936; Freitas et al., 1937; Freitas et al., 1938; Biocca y Chabaud, 1955; Quentin, 1975; Hugot, 1983; Hugot y Sutton, 1989). De las especies descritas, tres fueron reportadas en Argentina y solo una de ellas en Chinchillidae, *Heteroxynema (Cavioxyura) viscaciae* parásito de *Lagidium viscacia boxi* Thomas, 1921, en la provincia de Chubut (Hugot y Sutton, 1989).

En *L. maximus*, se reportó la presencia de *H. C. viscaciae* en dos poblaciones de La Pampa (Foster et al., 2002). Este material no fue revisado, y luego del hallazgo de la nueva especie aquí descrita, se considera que su diagnosis es dudosa.

En este trabajo *Heteroxynema (Cavioxyura)* n. sp. es estudiada desde una gran cantidad de especímenes y es comparada con todas las especies conocidas del mismo género. Además de la descripción morfométrica se proporcionan datos de distribución y datos ecológicos. El estudio del holotipo, alotipo y especímenes voucher de *H. C. viscaciae* (n=4, 2 machos y 2 hembras) solicitados como préstamo al MLP-He confirmó las características morfológicas descritas originalmente por Hugot y Sutton (1989), corroborando las diferencias con respecto a la nueva especie descrita.

Se prevé la realización de estudios moleculares en próximas instancias, aunque los antecedentes diagnósticos con estos métodos en otras especies del género no han sido realizados hasta la fecha.

**Orden Enoplida Chitwood, 1933****Superfamilia Trichinelloidea Ronian, 1965****Familia Trichuridae (Ransom, 1911) Railliet, 1915****Subfamilia Trichurinae Ransom, 1911**

- ❖ **Diagnosis:** nematodes con parte anterior del cuerpo larga, angosta y en forma de látigo. Parte posterior del cuerpo ancha y en forma de asa. Esticosoma con una fila de esticocitos (40 a 200). Huevos de cáscara gruesa, con forma de limón y con opérculos polares (Hall, 1916; Baylis y Daubney, 1926; Yorke y Maplestone, 1969; Anderson y Bain, 2009).
- ❖ **Comentarios:** esta subfamilia contiene únicamente al género *Trichuris* Roederer, 1761 cuyas especies presentan una distribución cosmopolita y parasitan un amplio rango de hospedadores mamíferos domésticos y silvestres (Cafrune et al., 1999; Anderson, 2000; Robles y Navone, 2014).

**Género *Trichuris* Roederer, 1761**

- ❖ **Diagnosis:** cutícula transversalmente estriada, una banda bacilar longitudinal ventral al esófago, un par de células conspicuas a nivel de la unión esófago-intestino. Porción esofágica del cuerpo muy delgada y porción posterior gruesa que contiene los órganos reproductivos. Macho con extremo posterior curvado en espiral, con una espícula y vaina espicular con espinas. Hembras con vulva a nivel de la unión esófago-intestino. Huevos ovalados con tapones con extremos romos (Hall, 1916; Baylis y Daubney, 1926; Yorke y Maplestone, 1969).
- ❖ **Comentarios:** además de las características morfométricas y la morfología vulvar, los caracteres que permiten diferenciar a las especies de *Trichuris* se encuentran fundamentalmente en la genitalia de los machos: presencia o ausencia del tubo espicular, longitud de la espícula y del tubo cloacal, la forma del tubo cloacal proximal y distal, la forma y distribución de las espinas en la vaina espicular y la morfología testicular (Babero y Murua, 1990; Suriano y Navone, 1994; Robles et al., 2006; Robles, 2011; Robles et al., 2014; Robles et al., 2018; Eberhardt et al., 2019; Panti May et al., 2023).

***Trichuris* sp.**

Fig. 3.3.9.1 (A-E) y Fig. 3.3.9.2 (A-D)

**Diagnos morfológica****Descripción**

*Diagnos general:* parte anterior del cuerpo angosta y en forma de látigo, parte posterior del cuerpo ancha y en forma de asa. Esticosoma con una fila de esticocitos (Fig. 1A) y un par de células conspicuas a nivel de la unión esófago-intestino (Fig. 1B). Hembras con vulva con labio levemente desarrollado, localizada al nivel de la unión esófago-intestino (Fig. 1B, 1C; Fig. 2B, 2C). Ano subterminal (Fig. 1D). Banda bacilar localizada lateralmente en la porción anterior del cuerpo a  $0,07 \pm 0,02$  (0,05-0,08) mm (n=4) del extremo anterior (Fig. 1A). Presencia de inflaciones cuticulares anulares bordeando a la banda bacilar a  $0,32 \pm 0,07$  (0,22-0,39) mm del extremo anterior, y que se extienden hasta  $1,51 \pm 0,37$  (1,2-2) mm (n=4) de la parte anterior del cuerpo (Fig. 1A, Fig. 2A).

*Hembra (basado en 5 especímenes):* largo del cuerpo  $26,91 \pm 1,62$  (25,25-29,47) mm. Largo de la porción anterior del cuerpo  $17,54 \pm 0,48$  (16,7-17,85) mm, largo de la porción posterior del cuerpo  $9,37 \pm 1,46$  (8,06-11,77) mm. Ancho anterior del cuerpo  $0,07 \pm 0,01$  (0,06-0,08) mm, ancho máximo posterior del cuerpo  $0,6 \pm 0,02$  (0,57-0,62) mm, ancho en la unión esófago-intestino  $0,23 \pm 0,03$  (0,19-0,26) mm. Largo total del esófago  $17,54 \pm 0,48$  (16,7-17,85) mm, largo de la porción muscular  $0,7 \pm 0,11$  (0,55-0,83) mm, largo del esticosoma  $16,84 \pm 0,39$  (16,15-17,1) mm. Distancia entre la unión esófago-intestino y la vulva  $0,13 \pm 0,05$  (0,06-0,18) mm. Huevos ovalados, con tapones bipolares de dimensiones  $0,07 \pm 0,004$  (0,065-0,080) x  $0,04 \pm 0,002$  (0,036-0,041) mm (n=10) (Fig. 1E; Fig. 2B-D). Relación entre la longitud de la parte anterior y posterior del cuerpo 1:1,5-1:2,2. Relación entre la longitud total del cuerpo y de la porción posterior  $2,90 \pm 0,26$  (2,5-3,21). Relación entre el ancho máximo y la longitud de la región posterior del cuerpo  $0,07 \pm 0,01$  (0,05-0,08).

**Resumen taxonómico**

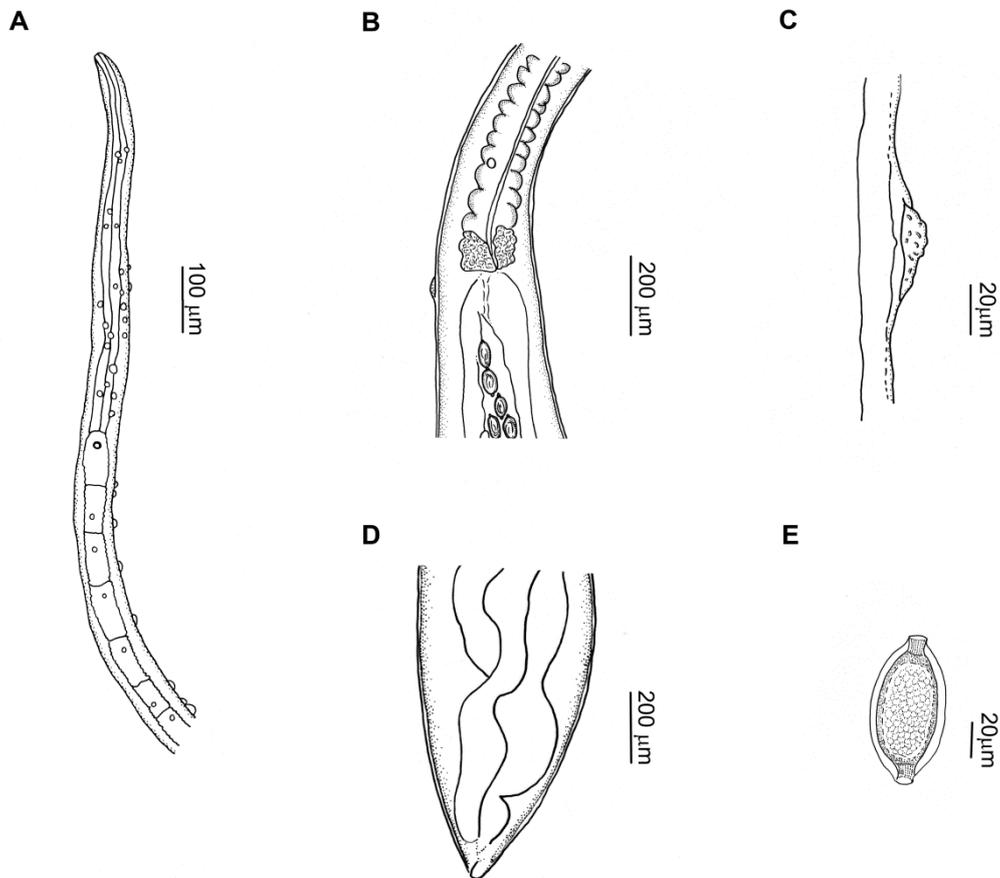
*Hospedador:* *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

*Área:* Registros previos: provincia de Entre Ríos (Martínez, 1988) y provincia de La Pampa: departamentos de Caleu Caleu y Toay (Foster et al., 2002).

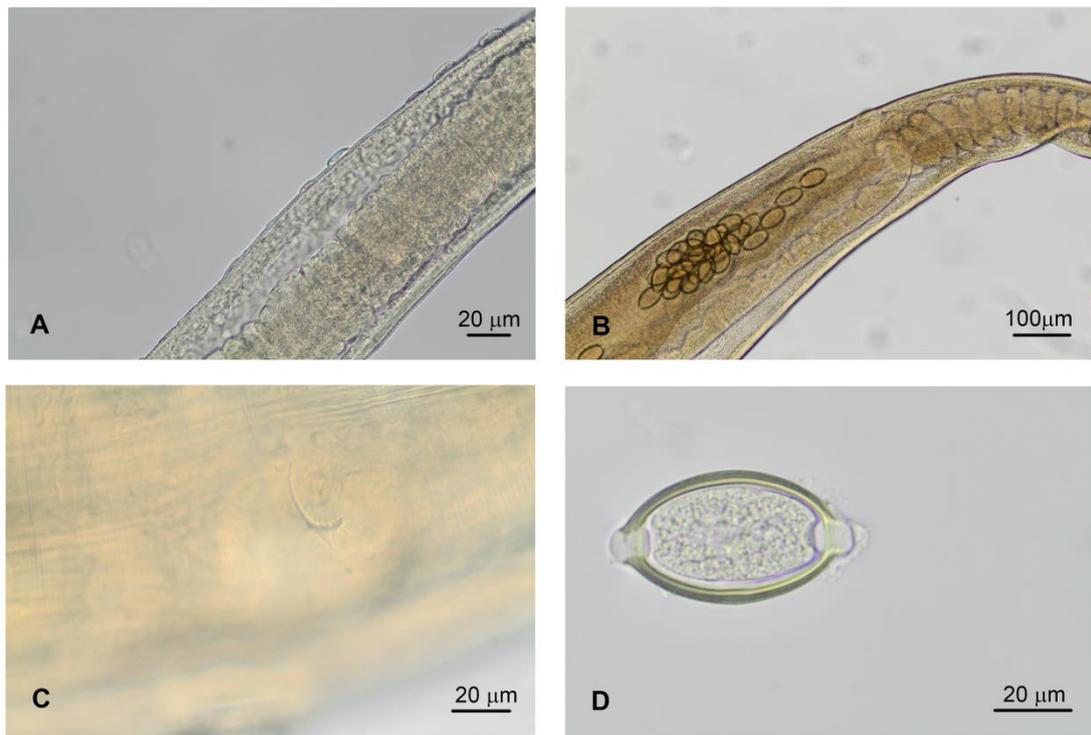
Registros de esta tesis: provincia de Entre Ríos: departamentos de Concordia y Federal; provincia de Buenos Aires: partidos de Berazategui, Punta Indio, Tornquist y La Costa; y provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre.

*Sitio de infección:* ciego.

*Parámetros ecológicos de esta tesis:* Para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 23,61% (17/72), IM: 1,82 y AM: 0,43. De las 17 vizcachas positivas se obtuvieron un total de 31 especímenes de *Trichuris* sp.



**Fig. 3.3.9.1.** *Trichuris* sp. **Hembra.** **A.** Extremo anterior con las inflaciones cuticulares. **B.** Detalle de las células glandulares en la unión esófago-intestino y vulva con labio levemente desarrollado. **C.** Detalle cuticular a nivel de la vulva. **D.** Extremo posterior con ano subterminal. **E.** Huevo.



**Fig. 3.3.9.2.** Fotografías al MO de *Trichuris* sp. **Hembra.** **A.** Detalle de las inflaciones cuticulares. **B.** Detalle de la vulva con labio levemente desarrollado, a nivel de la unión esófago-intestino. **C.** Detalle cuticular a nivel de la vulva. **D.** Huevo.

**Tabla 3.3.9.1.** Principales características morfológicas y medidas de especies de *Trichuris*. Medidas dadas en mm.

<b>Especies</b>	<i>T. gracilis</i>	<i>T. opaca</i>	<i>T. fossor</i>	<i>T. myocastoris</i>	<i>T. perognathi</i>	<i>T. citelli</i>
<b>Autores</b>	(Rudolphi, 1819)	Barker y Noyes, 1915	Hall, 1916	Enigk, 1933	Chandler, 1945	Chandler, 1945
<b>Referencias</b>	Cameron y Reesal (1951)	Tiner (1950)	Chandler (1945), Todd y Lepp (1972), García-Boero y Boehringer (1967), Prieto et al. (2012), Panti May y Robles (2016)	Lent y Freitas (1936b), Barus et al. (1975), Corrêa Gomes et al. (1992), Robles y Navone (2014)	Chandler (1945)	Chandler (1945), García-Prieto et al. (2012)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Dasyprocta leporina</i> *	<i>Ondatra zibethicus</i>	<i>Thomomys talpoides</i> <sup>†</sup>	<i>Myocastor coypus</i>	<i>Chaetodipus californicus californicus</i> <sup>l</sup>	<i>Otospermophilus beecheyi</i> <sup>‡</sup>
<b>Otros hospedadores</b>	-	<i>Microtus pennsylvanicus</i>	<i>Thomomys bottae</i> , <i>Peromyscus difficilis</i> , <i>Liomys irroratus</i>	-	-	<i>Otospermophilus variegatus</i> <sup>x</sup>
<b>Familia hospedadora</b>	Dasyproctidae	Cricetidae	Geomyidae, Cricetidae, Heteromyidae	Myocastoridae	Heteromyidae	Sciuridae
<b>Localidades</b>	(Trinidad) (Brasil)	Nebraska, Wisconsin, Ohio, Wyoming, Maryland (EEUU)	Colorado, California, Wyoming (EEUU), Hidalgo, Morelos (México)	San Pablo (Brasil), Buenos Aires, Chaco (Argentina)	California (EEUU)	California (EEUU), Michoacán (México)
<b>Macho (N)</b>	-	-	16	-	-	-
<b>Longitud del cuerpo</b>	-	21,8-24,9	22-35	27,89-39,77	25-30	34,5-38,5
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	-	13,1-14,5	12-21	19,02-26,7	-	21,5-24,5
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	-	8,7-10,4	-	-	-	12,5-14,5
<b>Ancho anterior</b>	-	0,098-0,102	0,078-0,104	0,10-0,48	0,09	0,075
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	-	0,16-0,17	-	-	-	0,35

<b>Ancho máximo posterior</b>	-	0,286-0,305	0,3-0,425	-	0,350	0,6
<b>Tubo espicular</b>	-	Ausente	?	Ausente	Presente	Presente
<b>Longitud espícula</b>	-	1,20-1,36	0,97-1,35	2,96-4,5	0,9-1,15	1,3-2,1
<b>Vaina espicular</b>	-	Con protuberancia esférica distal espinosa	Con protuberancia esférica distal espinosa	Cilíndrica y espinosa	Cilíndrica y espinosa	Con protuberancia esférica distal espinosa
<b>Tubo cloacal</b>	-	1,7-2,10	2,5	-	2,00	1,5-1,9
<b>Tubo cloacal proximal</b>	-	-	-	1,29-1,72	-	-
<b>Tubo cloacal distal</b>	-	-	-	1,26-2,63	0,4	1-1,3
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	-	-	1:0,5-1:0,6	1:0,46-1:0,48	-	3:5-4:7
<b>Hembra (N)</b>	-	-	25	-	-	-
<b>Longitud del cuerpo</b>	38,5-39,6	29,2-40,9	25-47	30,25-45,24	46-47	45
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	21,52-27,44	14,3-15,1	14-25	22,28-31,82	21-23	26-27,5
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	15,1-18,4	7,6-8,6	-	-	-	18-19,5
<b>Ancho anterior</b>	0,1-0,14	0,095	0,104-0,13	-	-	-
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,3-0,4	0,15-0,23	-	-	-	0,35-0,4
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,6-0,7	0,436-0,5	0,3-0,62	-	0,55	-
<b>Distancia entre la unión esóf-intest y vulva</b>	0,07	0,05-0,2	0,037-0,087	-	-	0
<b>Vulva</b>	No evertida o labios ligeramente evertidos	No evertida	No evertida	No evertida	Con una evaginación cuticular	Ligeramente evertida
<b>Huevos largo</b>	0,05-0,059	0,059-0,062	0,069-0,077	0,05-0,065	0,065-0,067	0,070-0,074
<b>Huevos ancho</b>	0,023-0,028	0,029	0,030-0,038	0,024-0,030	0,031-0,033	0,033-0,035

**Relación longitud post-  
ant cuerpo**

-

1,7:1-1,9:1

1:0,48-1:0,62

1:0,31-1:0,47

-

2:3-3:4

---

Tabla 3.3.9.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<b><i>T. neotomae</i></b>	<b><i>T. peromysci</i></b>	<b><i>T. madisonensis</i></b>	<b><i>T. dolichotis</i></b>	<b><i>T. dipodomis</i></b>
<b>Autores</b>	Chandler, 1945	Chandler, 1946	Tiner, 1950	Morini, Boero y Rodriguez, 1955	(Read, 1956)
<b>Referencias</b>	Chandler (1945)	Chandler (1946)	Tiner (1950)	Morini et al. (1955)	Read (1956), García-Prieto et al. (2012), Robles y Navone (2014)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Neotoma fuscipes</i>	<i>Peromyscus californicus</i>	<i>Tamias striatus</i>	<i>Dolichotis patagonum</i>	<i>Dipodomys ordii</i>
<b>Otros hospedadores</b>	-	-	-	-	<i>Dipodomys phillipsii</i>
<b>Familia hospedadora</b>	Cricetidae	Cricetidae	Sciuridae	Caviidae	Heteromyidae
<b>Localidades</b>	California (EEUU)	California (EEUU)	Wisconsin (EEUU)	Argentina	New Mexico, Utah (EEUU), Veracruz (México)
<b>Macho (N)</b>	-	-	-	-	3
<b>Longitud del cuerpo</b>	22-23	14,7-31,8	21,5	-	19,7-25,1
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	14-17	9,2-20,8	14,3	-	8,7-14,1
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	7,5-8	5,5-11,5	6,9-7,2	-	10,3-11,6
<b>Ancho anterior</b>	0,125	0,1-0,11	0,012-0,073	-	0,043
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,14	-	0,2	-	0,28-0,29
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,47-0,5	0,4-0,48	0,286-0,305	-	0,33-0,46
<b>Tubo espicular</b>	Presente	Presente	Presente	-	Presente
<b>Longitud espícula</b>	1,15-1,23	0,86-1,4	0,83-0,95	-	1,21-1,33
<b>Vaina espicular</b>	Con protuberancia esférica distal espinosa	Cilíndrica y con espinas uniformemente distribuidas y mayormente desarrolladas distalmente	Cilíndrica y espinosa	-	Campanuliforme y espinosa

<b>Tubo cloacal</b>	1,22-1,25	1,2-2,0	1,14-1,22	-	1,70-1,74
<b>Tubo cloacal proximal</b>	-	-	-	-	-
<b>Tubo cloacal distal</b>	0,57-0,6	0,37-0,52	-	-	0,43-0,58
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	1:2-3:5	1:2-3:5	-	-	-
<b>Hembra (N)</b>	-	-	-	-	3
<b>Longitud del cuerpo</b>	28-34	23-41	25,7-28,5	30	39,5-47,9
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	16-21	14,3-24,4	17,2-18,5	17	15,9-25,7
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	13-16	9-17	8,5-10,0	13	22,2-23,6
<b>Ancho anterior</b>	-	-	-	0,1	-
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,15-0,18	0,1-0,12	-	0,2	0,16
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,7-0,8	0,55-0,625	-	0,5	0,51-0,58
<b>Distancia entre la unión esóf-intest y vulva</b>	0	0	-	-	0
<b>Vulva</b>	Ligeramente evertida	No evertida	No evertida	No evertida	Labio vulvar anterior ligeramente proyectado
<b>Huevos largo</b>	0,09	0,087-0,092	0,072	0,075	0,058-0,065
<b>Huevos ancho</b>	0,04	0,04	0,075	0,045	0,028-0,029
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	1:1,25-1:1,6	2:3	-	2:1,5	-

Tabla 3.3.9.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<b><i>T. stansburyi</i></b>	<b><i>T. bradleyi</i></b>	<b><i>T. chilensis</i></b>	<b><i>T. fulvi</i></b>	<b><i>T. elatoris</i></b>
<b>Autores</b>	Frandsen y Grundmann, 1961	Babero, Cattán y Cabello, 1975	Babero, Cattán y Cabello, 1976	Babero y Murua, 1987	Pfaffnberger y Best, 1989
<b>Referencias</b>	Frandsen y Grundmann (1961)	Babero et al. (1975)	Babero et al. (1976)	Babero y Murua (1987)	Pfaffnberger y Best (1989), García-Prieto et al. (2012)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Peromyscus maniculatus</i>	<i>Octodon degus</i>	<i>Abrothrix longipilis</i> <sup>a</sup>	<i>Ctenomys fulvus</i>	<i>Dipodomys elator</i>
<b>Otros hospedadores</b>	-	-	-	-	<i>Dipodomys merriami</i> , <i>Dipodomys ordii</i> , <i>Chaetodipus hispidus</i>
<b>Familia hospedadora</b>	Cricetidae	Octodontidae	Cricetidae	Ctenomyidae	Heteromyidae
<b>Localidades</b>	Utah (EEUU)	Santiago (Chile)	Santiago (Chile)	San Pedro de Atacama (Chile)	Texas (EEUU), San Luis Potosí (México)
<b>Macho (N)</b>	1 (holotipo)	18	6	2	8
<b>Longitud del cuerpo</b>	22,6	27-33	14,5-18,0	23,5-26,48	15,0-21,0
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	13,2	15-20	7,5-11,0	12,5-13,72	8,00-11,0
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	7,5-9	12-18	7,00-7,50	10,0-12,76	8,00-11,0
<b>Ancho anterior</b>	0,38	0,02	0,021-0,025	0,04	-
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,168-0,196	0,32	0,13-0,19	0,2-0,28	-
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,32-0,4	0,45-0,47	0,37-0,41	0,49-0,52	-
<b>Tubo espicular</b>	-	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<b>Longitud espícula</b>	0,86-1,16	7,13-7,56	2,3-2,5	3,47-3,71	0,92-1,03
<b>Vaina espicular</b>	Extruida y ensanchada en su extremo distal. Con espinas en forma de escamas en toda su longitud	Cilíndrica y espinosa	Cilíndrica y espinosa	Cilíndrica y espinosa	Cilíndrica y espinosa
<b>Tubo cloacal</b>	0,88-1,28	-	-	1,7-2,3	0,85-1,07

<b>Tubo cloacal proximal</b>	-	6,09-7,1	2,06-2,15	-	-
<b>Tubo cloacal distal</b>	-	7,2-8,5	2,10-2,78	0,43-0,56	-
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	-	-	-	-	-
<b>Hembra (N)</b>	-	26	6	2	8
<b>Longitud del cuerpo</b>	22,1-29,9	52,3-56,2	21,0-22,0	34,8-40,07	25,0-31,0
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	9,1-16,4	24-39,10	10,5-11,7	14,0-20,02	9,0-12,0
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	10,1-15,1	24-34,3	11,0-11,7	16,2-22,8	16,0-19,0
<b>Ancho anterior</b>	0,38	-	-	-	-
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,152-0,212	0,36-0,44	0,33	0,24-0,31	0,14-0,19
<b>Ancho máximo posterior</b>	-	0,79-0,85	0,51-0,55	0,64-0,72	0,33-0,5
<b>Distancia entre la unión esóf-intest y vulva</b>	0,05-0,1	0,15-0,27	0,11-0,15	0,19-0,26	0,15-0,33
<b>Vulva</b>	Labios de la vulva ligeramente evertidos	No evertida	Ligeramente evertida	No evertida	No evertida
<b>Huevos largo</b>	0,051-0,063	0,057-0,065	0,06-0,067	0,065-0,072	0,061-0,066
<b>Huevos ancho</b>	0,026-0,03	0,029-0,034	0,032-0,034	0,028-0,031	0,027-0,029
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	3:4-9:9,5	-	-	-	-

Tabla 3.3.9.1. Continuación.

Especies	<i>T. robusti</i>	<i>T. travassosi</i>	<i>T. laevitestis</i>	<i>T. bursacaudata</i>	<i>T. pampeana</i>
Autores	Babero y Murua, 1990	Corrêa Gomes, Lanfredi, Pinto y Souza, 1992	Suriano y Navone, 1994	Suriano y Navone, 1994	Suriano y Navone, 1994
Referencias	Babero y Murua (1990)	Corrêa Gomes et al. (1992)	Suriano y Navone (1994), Robles y Navone (2006, 2014)	Suriano y Navone (1994)	Suriano y Navone (1994), Rossin y Malizia (2005), Rossin et al. (2010)
Hospedador tipo	<i>Ctenomys fulvus robustus</i> *	<i>Oligoryzomys nigripes</i> #	<i>Scapteromys aquaticus</i>	<i>Ctenomys talarum</i>	<i>Ctenomys azarae</i>
Otros hospedadores	-	-	<i>Akodon azarae</i> , <i>Necromys lasiurus</i>	-	<i>C. talarum</i> , <i>C. australis</i>
Familia hospedadora	Ctenomyidae	Cricetidae	Cricetidae	Ctenomyidae	Ctenomyidae
Localidades	La Huayca (Chile)	Rio Grande do Sul (Brasil)	Buenos Aires, Chaco, Formosa, Entre Ríos, Santa Fe, Corrientes (Argentina)	Buenos Aires (Argentina)	La Pampa, Buenos Aires (Argentina)
Macho (N)	3	-	37	16	52
Longitud del cuerpo	20,1-26,65	32,0-40,0	13-25,2	18,5-23,0	23,26-43,6
Parte anterior del cuerpo	10,26-14,70	11,9-16,0	7,9-14,88	13,97-21,7	22,38-29,1
Parte posterior del cuerpo	9,44-14,20	20,1-24,0	4-11,31	-	10,2-14,48
Ancho anterior	0,02-0,03	0,028-0,043	0,04-0,19	-	0,09-0,12
Ancho en la unión esófago-intestino	0,09-0,12	0,072-0,086	0,1-0,25	0,12-0,16	0,20-0,32
Ancho máximo posterior	0,41-0,57	0,34	0,17-0,39	0,48-0,53	0,3-0,52
Tubo espicular	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Longitud espícula	2,30-3,90	2-2,56	2,73-6,8	4,8-5,6	3,7-4,4
Vaina espicular	Cilíndrica y espinosa	Cilíndrica y con espinas densas proximalmente	Cilíndrica y con espinas distales de punta redondeada	Pseudobursa espinosa	Cilíndrica y con espinas densas proximalmente
Tubo cloacal	-	-	-	-	-
Tubo cloacal proximal	1,65-2,6	0,42-0,71	0,84-1,8	1,73-1,95	1,77-2,89

<b>Tubo cloacal distal</b>	2,31	1,2-1,4	0,52-2,25	3,9-4,5	2,18-4,5
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	-	-	1:1,48	1:1- 1:1,3	1:1,21
<b>Hembra (N)</b>	3	-	30	16	47
<b>Longitud del cuerpo</b>	37,35-46,10	38,89-48,52	13,45-27,56	32,65-43,35	32,7-73,1
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	14,00-24,36	14,07-20,01	8,19-16,77	15,88-21,7	19,4-39,95
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	18,35-27,00	24,82-28,51	6,24-13,06	-	13,3-33,15
<b>Ancho anterior</b>	0,03-0,04	0,043-0,052	0,039-0,14	-	0,10-0,15
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,28-0,35	0,086-0,12	0,1-0,26	0,22-0,30	0,17-0,26
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,63-0,8	0,5-0,63	0,25-0,4	0,32-0,56	0,49-0,66
<b>Distancia entre la unión esóf-intest y vulva</b>	0	0	0-0,18	0,1-0,25	0,02-0,38
<b>Vulva</b>	No evertida	No evertida	Evertida	No evertida	No evertida
<b>Huevos largo</b>	0,057-0,065	0,054-0,061	0,066-0,08	0,06-0,07	0,058-0,06
<b>Huevos ancho</b>	0,029-0,036	0,025-0,028	0,027-0,04	0,02-0,03	0,02-0,03
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	-	-	1:1,3	1:1,1-1:1,9	1:1,14

Tabla 3.3.9.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<b><i>T. pardinasi</i></b>	<b><i>T. navonae</i></b>	<b><i>T. thrichomysi</i></b>	<b><i>T. bainaie</i></b>	<b><i>T. silviae</i></b>
<b>Autores</b>	Robles, Navone y Notarnicola, 2006	Robles, 2011	Lopes Torres et al., 2011	Robles, Cutillas, Panei y Callejón, 2014	Panti May y Robles, 2016
<b>Referencias</b>	Robles et al. (2006), Robles et al. (2014)	Robles (2011), Robles et al. (2014)	Lopes Torres et al. (2011), Robles y Navone (2014)	Robles et al. (2014)	Panti May y Robles (2016)
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Phyllotis xanthopygus</i>	<i>Akodon montensis</i>	<i>Thrichomys apereoides</i>	<i>Sooretamys angouya</i>	<i>Heteromys gaumeri</i>
<b>Otros hospedadores</b>	<i>Phyllotis bonariensis</i>	<i>Thaptomys nigrita</i>	<i>Thrichomys pachyurus</i> , <i>Euryzgomatomys spinosus</i>	-	-
<b>Familia hospedadora</b>	Cricetidae	Cricetidae	Echimyidae	Cricetidae	Heteromyidae
<b>Localidades</b>	Buenos Aires, Córdoba (Argentina)	Misiones (Argentina)	Minas Gerais, Mato Grosso do Sul (Brasil)	Misiones, Formosa (Argentina)	Yucatán (México)
<b>Macho (N)</b>	12	25	6	6	10
<b>Longitud del cuerpo</b>	18,81-22,55	9,46-16,24	14,5-17,8	12,97-14,4	13,89-18,71
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	9,26-12,41	5,47-9	7-8,5	7,4-9,92	7,27-9,87
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	10,07-12,85	3,9-7,24	8,7-9,3	4,15-6,05	6,62-9,43
<b>Ancho anterior</b>	0,12-0,16	0,027-0,075	0,107-0,155	0,050-0,075	0,082-0,11
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,15-0,25	0,087-0,2	0,177-0,187	0,17-0,25	0,20-0,23
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,35-0,78	0,2-0,34	0,333-0,402	0,27-0,42	0,26-0,33
<b>Tubo espicular</b>	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Presente
<b>Longitud espícula</b>	4,30-5,2	1,3-2,1	1,86-2,78	1,93-2,3	1,3-1,48
<b>Vaina espicular</b>	Cilíndrica y espinosa	Cilíndrica y con espinas distales de punta afilada	Ornamentada con espinas más numerosas y grandes en la base	Cilíndrica y espinosa con espinas distribuidas de proximal a distal; espinas distales muy afiladas y unidas	Cilíndrica con espinas distribuidas de la porción proximal a la distal; espinas distales afiladas y unidas
<b>Tubo cloacal</b>	-	-	-	-	-
<b>Tubo cloacal proximal</b>	2,14-3,47	0,75-1,5	0,719-0,771	1,19-2,11	1,27-1,73

<b>Tubo cloacal distal</b>	3-4,81	1-1,9	0,858-1,616	1,15-1,9	0,55-0,94
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	-	1:1,2-1:1,4	-	1:1,8	0,97:1-1:1,26
<b>Hembra (N)</b>	8	27	9	2	5
<b>Longitud del cuerpo</b>	37,54-42,9	10,6-24,8	27,5-32,3	22,18-23,3	22,14-34,11
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	15,64-16,85	5,6-14,5	12,7-15,8	16,66-14,2	11,17-17,47
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	19,47-21,97	4-10,7	15,7-17,3	9,1-9,52	10,64-16,64
<b>Ancho anterior</b>	0,78-0,15	0,031-0,093	0,089-0,139	0,05-0,075	0,090-0,130
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,22-0,32	0,09-0,25	0,196-0,281	0,2-0,22	0,19-0,30
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,58-0,71	0,2-0,36	0,454-0,632	0,5	0,38-0,55
<b>Distancia entre la unión esóf-intest y vulva</b>	-	-		0,20-0,22	0-0,05
<b>Vulva</b>	No evertida	No evertida	No evertida	Evertida	No evertida
<b>Huevos largo</b>	0,06	0,05-0,06	0,070-0,072	0,045-0,05	0,061-0,065
<b>Huevos ancho</b>	0,03	0,02-0,03	0,032-0,039	0,02-0,025	0,030-0,031
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	-	1:1,2-1:1,4	-	1:1,4	1:0,90-1:1,12

Tabla 3.3.9.1. Continuación.

Especies	<i>T. massoi</i>	<i>T. cutillasae</i>	<i>T. guanacastei</i>	<i>T. muris</i>	<i>Trichuris</i> sp.
Autores	Robles, Cutillas y Callejón, 2018	Eberhardt, Robles, Monje, Beldomenico y Callejón, 2019	Falcón-Ordaz, Monzalvo-López y García-Prieto, 2020	(Schrank, 1788)	
<b>Referencias</b>	Robles et al. (2018)	Eberhardt et al. (2019)	Falcón-Ordaz et al. (2020)	Panti May et al. (2023)	Presente trabajo
<b>Hospedador tipo</b>	<i>Holochilus chacarius</i>	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i> <sup>ϕ</sup>	<i>Heteromys salvini</i>	<i>Rattus</i> sp.	<i>Lagostomus maximus</i>
<b>Otros hospedadores</b>	-	-	-	<i>Mus musculus</i> , <i>Rattus rattus</i>	-
<b>Familia hospedadora</b>	Cricetidae	Caviidae	Heteromyidae	Muridae	Chinchillidae
<b>Localidades</b>	Formosa (Argentina)	Corrientes (Argentina)	Área de Conservación Guanacaste (Costa Rica)	Yucatán (México), Corrientes (Argentina)	Entre Ríos, Buenos Aires, Santiago del Estero (Argentina)
<b>Macho (N)</b>	7	6	17	21	-
<b>Longitud del cuerpo</b>	17,2–21,4	49,78–56,52	13,31–22,75	16,4–26,6	-
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	10,6–14,0	32,53–36,40	7,90–12,63	10,1–15,3	-
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	6,6–7,9	17,22–20,45	8,32–10,11	5,4–11,3	-
<b>Ancho anterior</b>	0,05–0,08	0,08–0,1	0,091–0,104	0,050–0,123	-
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,14–0,17	0,33–0,40	0,15–0,26	0,2–0,3	-
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,33–0,50	0,62–0,8	0,23–0,36	0,35–0,475	-
<b>Tubo espicular</b>	Ausente	Presente	Presente	Presente	-
<b>Longitud espícula</b>	3,07–3,8	2,70–2,94	0,72–0,99	0,54–0,775	-
<b>Vaina espicular</b>	Cilíndrica con espinas distribuidas de la porción proximal a la distal, espinas proximales con punta redondeada y espinas distales con punta afilada	Cilíndrica formando un abultamiento esférico distal no pronunciado, con espinas distribuidas de proximal a distal, excepto en la última porción que se estrecha al recubrir la espícula evaginada	Cilíndrica y densamente espinosa	Cilíndrica y espinosa formando un bulbo distal; espinas distribuidas uniformemente, más dispersas en la porción del bulbo	-

<b>Tubo cloacal</b>	-	-	-	-	-
<b>Tubo cloacal proximal</b>	1,97-2,4	1,26-1,8	0,72-1,36	0,7-1,7	-
<b>Tubo cloacal distal</b>	2,43-2,9	1,14-2,2	0,40-0,93	0,263-0,6	-
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	1:1,7	1:1,7	1:1,10-1:1,24	1:1,4-1:2,2	-
<b>Hembra (N)</b>	7	4 completas y 6 incompletas	30	15	5
<b>Longitud del cuerpo</b>	30,55-35,48	40,15-47,65	26,8-36,21	20,8-34,1	25,25-29,47
<b>Parte anterior del cuerpo</b>	18,86-23,6	24,50-34,55	14,50-18,38	13,4-18,9	16,7-17,85
<b>Parte posterior del cuerpo</b>	10,8-12,36	9,45-17,17	9,28-21,26	6,8-15,2	8,06-11,77
<b>Ancho anterior</b>	0,05-0,1	0,07-0,18	0,09-0,104	0,04-0,128	0,06-0,08
<b>Ancho en la unión esófago-intestino</b>	0,13-0,22	0,31-0,46	0,10-0,28	0,15-0,29	0,19-0,26
<b>Ancho máximo posterior</b>	0,36-0,55	0,58-0,97	0,26-0,57	0,3-0,6	0,57-0,62
<b>Distancia entre la unión esóf-intest y vulva</b>	0,12-0,16	0,05-0,16	0,007-0,19	0-0,015	0,06-0,18
<b>Vulva</b>	No evertida	No evertida	Semievertida	No evertida	Labios ligeramente desarrollados
<b>Huevos largo</b>	0,040-0,042	0,064-0,068	0,03-0,05	0,057-0,08	0,065-0,08
<b>Huevos ancho</b>	0,018-0,020	0,026-0,035	0,020-0,028	0,028-0,04	0,036-0,041
<b>Relación longitud post-ant cuerpo</b>	1:1,8	-	1:0,85-1:1,34	1:1,2-1:2,1	1:1,5-1:2,2

\* Citada como *Cavia agouti* por Rudolphi (1819). † Citada como *Thomomys fessor* por Hall (1916). ‡ Citada como *Perognathus californicus californicus* por Chandler (1945). † Citada como *Citellus beecheyi* por Chandler (1945). ‡ Citada como *Spermophilus variegatus* por Gracia-Prieto et al. (2012). α Citada como *Akodon longipilis* por Babero et al. (1976). ‡ Citada como *Ctenomys robustus* por Babero y Murua (1990). # Citada como *Oryzomys nigripes* por Corrêa Gomes et al. (1992). φ Citada como *Hydrochoeris hydrochaeris* por Eberhardt et al. (2019).

### **Comentarios sobre el estudio morfológico**

La identificación a nivel específico no pudo realizarse debido a la ausencia de machos en los hospedadores estudiados, los cuales presentan caracteres de relevancia para la diagnosis. Sin embargo, la especie representada por las hembras fue comparada con las 30 especies de *Trichuris* parásitas de roedores de América del Norte y América del Sur (Tabla 3.3.9.1).

Las hembras de *Trichuris* sp. pueden diferenciarse de aquellas especies que presentan vulva evertida tales como *T. laevitestis*, *T. binae* y *T. guanacastei*, y de aquellas que presentan la vulva no evertida. Con algunas especies, *Trichuris* sp. comparte similitudes en el desarrollo del labio de la vulva, tales como *T. perognathi*, *T. dipodomis* y *T. chilensis*, pero se separa de las mismas por el largo total y las proporciones entre la parte anterior y posterior del cuerpo, entre otras medidas.

### **Estudio molecular**

#### Gen parcial codificante *coxI*

Se obtuvieron dos secuencias, procedentes de la ECAS, partido de Berazategui, y del campo La Bombilla, partido de Tornquist (SOBA), ambos de la provincia de Buenos Aires. La longitud de los fragmentos varió entre 390 y 395 pares de bases, que están en proceso de subirse al GenBank (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3).

#### Región ITS ADNr

Se obtuvieron dos secuencias, procedentes de la ECAS, partido de Berazategui, y del campo La Bombilla, partido de Tornquist (SOBA), ambos de la provincia de Buenos Aires. La longitud de los fragmentos varió entre 643 y 650 pares de bases, que están en proceso de subirse al GenBank (Tabla A3a2, Anexo capítulo 3).

### **Consideraciones generales y aportes**

Hasta el momento 30 especies de *Trichuris* han sido descritas en 11 familias de roedores de América del Norte y América del Sur: Caviidae, Cricetidae, Ctenomyidae, Dasyproctidae, Geomyidae, Heteromyidae, Myocastoridae, Octodontidae, Scuridae, Echimyidae y Muridae (Lent y Freitas, 1936b; Chandler, 1945, 1946; Tiner, 1950; Cameron y Reesal, 1951; Morini et al., 1955; Read, 1956; Frandsen y Grundmann, 1961; Boero y Boehring, 1967; Todd y Lepp, 1972; Babero et al., 1975; Barus et al., 1975; Babero et al., 1976; Babero y Murua, 1987; Pfaffenberger y Best, 1989; Babero y Murua, 1990; Corrêa Gomes et al., 1992; Suriano y Navone, 1994; Rossin y Malizia, 2005; Robles y Navone, 2006; Robles et al., 2006; Rossin et al., 2010; Lopes Torres et al., 2011; Robles, 2011; García-Prieto et al., 2012; Robles y Navone, 2014; Robles et al., 2014; Panti May y Robles, 2016; Robles et al., 2018; Eberhardt et al., 2019; Falcón-Ordaz et al., 2020; y Panti May et al., 2023) (Tabla 3.3.9.1).

De estas 30 especies, 11 han sido reportadas en Argentina, incluyendo *T. myocastoris* Enigk, 1933; *T. dolichotis* Morini, Boero y Rodriguez, 1955; *T. laevitestis* Suriano y Navone, 1994; *T. bursacaudata* Suriano y Navone, 1994; *T. pampeana* Suriano y Navone, 1994; *T. pardinasi* Robles, Navone y Notarnicola, 2006; *T. navonae* Robles, 2011; *T. binae* Robles, Cutillas, Panei y Callejón, 2014; *T. massoi* Robles, Cutillas y Callejón, 2018; *T. cutillasae* Eberhardt, Robles, Monje, Beldoménico y Callejón, 2019; y *T. muris* (Schrank, 1788) (Tabla. 3.3.9.1).

Existen dos reportes que mencionan a *Trichuris* sp. en *L. maximus*, uno de ellos es el de Martínez (1988) que solo menciona el hallazgo, en vizcachas de la provincia de Entre Ríos, de 3 especímenes hembras con una longitud menor a la encontrada en este trabajo (13,7 mm vs. 25,25-29,47 mm), la distancia del ano a la extremidad posterior y el tamaño de un huevo cuyo largo entra en el rango aquí observado pero el ancho es menor. El otro reporte corresponde a Foster et al. (2002) quienes sólo mencionan su presencia en dos poblaciones de *L. maximus* de los departamentos de Caleu Caleu y Toay de la provincia de La Pampa. En este sentido, aquí se muestran por primera vez datos morfológicos más completos y ecológicos además de aportarse nuevos registros geográficos.

Si bien algunas especies (*T. gracilis* y *T. dolichotis*) han sido determinadas solo a partir de hembras, en el caso de las hembras de *Trichuris* sp. encontradas en *L. maximus*, pueden diferenciarse solo de algunas hembras pertenecientes a otras especies, compartiendo un patrón morfométrico con otras.

En este marco, el análisis y estudio de esta especie de *Trichuris* es preliminar, pero debe entenderse como una instancia de avance significativo en relación a los datos que aquí se aportan para *L. maximus* como hospedador. En este sentido, los próximos estudios pretenden avanzar en la comparación molecular de las especies del género que se encuentran disponibles.

En resumen, la obtención de más ejemplares hembras, el hallazgo de machos, y el estudio integrativo morfológico y molecular permitirán profundizar el estudio de estos nematodos y clarificar su posición taxonómica.

## PHYLUM PLATYHELMINTHES-CLASE EUCESTODA

### Orden Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900

❖ *Diagnosis*: escólex comúnmente con cuatro ventosas circulares y con presencia de microtricos en forma de espina sobre el tegumento, rostelo usualmente presente, armado o no. Estróbila frecuentemente con distinto metamerismo. Hermafroditas (con excepciones) con 1 o 2 conjuntos de órganos reproductivos por proglótide, útero persistente o reemplazado por cápsulas ovígeras, o asociado con uno o varios órganos parauterinos, vitelario compacto usualmente posterior al ovario, poros genitales generalmente laterales (Jones et al., 1994; Mariaux et al., 2017).

❖ *Comentarios*: Cyclophyllidea es el orden más diverso de cestodes con más de 3000 especies conocidas, distribuidas en 437 géneros y 16 familias (Caira y Littlewood, 2013; Mariaux et al., 2017). Además de su gran diversidad, los Cyclophyllidea son los más conocidos siendo muchos de ellos patógenos de humanos y animales domésticos (Mariaux et al., 2017). Son parásitos principalmente de aves y mamíferos, siendo algunas especies parásitos de anfibios y reptiles (Georgiev et al., 2006; Mariaux et al., 2017).

Hasta el momento, en roedores como hospedadores definitivos, se han registrado taxones pertenecientes a 5 familias dentro del orden Cyclophyllidea: Anoplocephalidae, Catenotaeniidae, Hymenolepididae, Davaineidae y Dilepididae (Guerreiro Martins et al., 2023).

#### Cyclophyllidea gen. sp.

Fig. 3.3.10.1 (A, B) y Fig. 3.3.10.2 (A, B)

#### *Diagnosis morfológica*

##### Descripción

*Diagnosis general (basada en 2 especímenes)*: escólex con cuatro ventosas circulares, sin rostelo (Fig. 1A). Vitelario posterior al ovario, poros genitales laterales (Fig. 1B, Fig. 2A).

Escólex  $339,9 \pm 63,2$  (295,2-384,6)  $\mu\text{m}$  de ancho y  $257,7 \pm 3,22$  (255,4-259,9)  $\mu\text{m}$  de largo. Diámetro de las ventosas  $122,8 \pm 21,4$  (90,6-163)  $\mu\text{m}$ . Proglótides maduras  $851,9 \pm 190,7$  (583-1103,7)  $\mu\text{m}$  de ancho y  $611 \pm 113,55$  (450,8-761,7)  $\mu\text{m}$  de largo. Testículos en número de 28-33, con  $51,4 \pm 11,8$  (36,1-68,4)  $\mu\text{m}$  de diámetro mayor y  $29,2 \pm 5,2$  (23,4-37,5)  $\mu\text{m}$  de diámetro menor. Saco del cirro  $124,5 \pm 18,8$  (100,45-147,3)  $\mu\text{m}$  de ancho y  $403,3 \pm 27,6$  (345,9-425,7)  $\mu\text{m}$  de largo (Fig. 2B). Ancho del vitelario  $113 \pm 10,5$  (102,3-127,9)  $\mu\text{m}$ . Ancho del ovario  $467 \pm 128,7$  (312,1-601)  $\mu\text{m}$ .

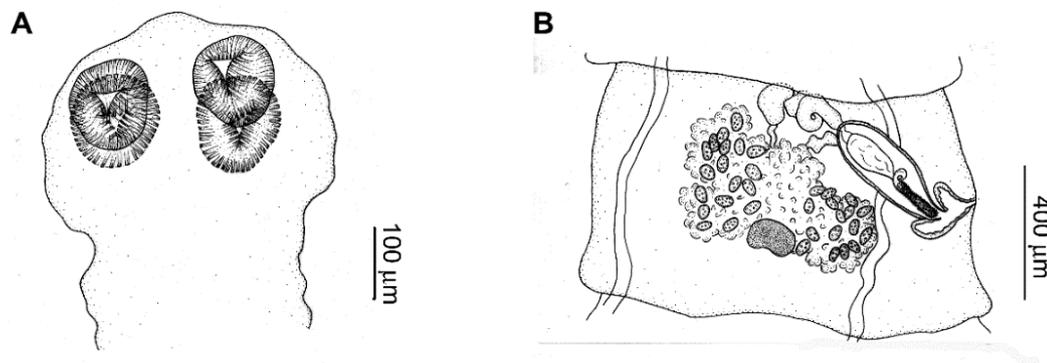
**Resumen taxonómico**

*Hospedador:* *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

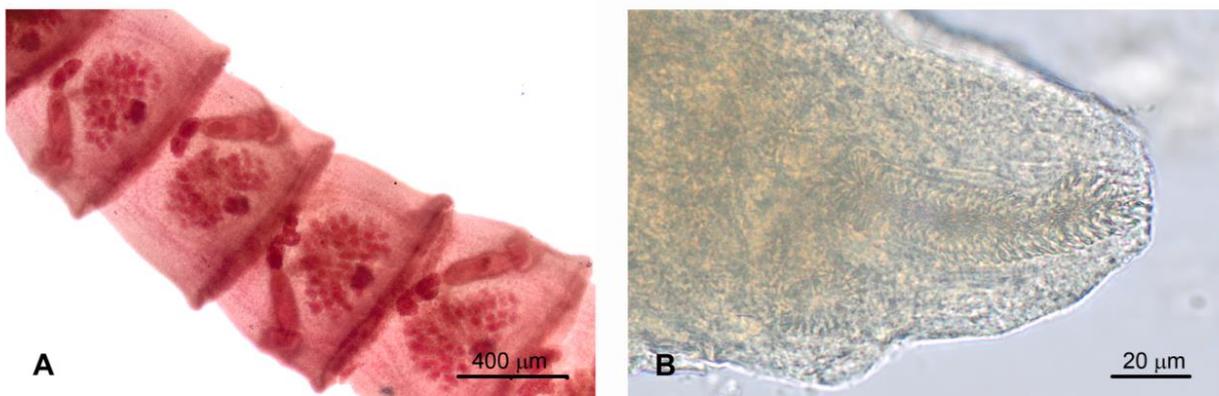
*Área:* provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre, y provincia de Buenos Aires: partido de Bahía Blanca.

*Sitio de infección:* intestino delgado.

*Parámetros ecológicos:* para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 2,8% (2/72), IM: 2,5 y AM: 0,7. De las 2 vizcachas positivas se obtuvieron un total de 5 especímenes de *Cyclophyllidea* gen. sp.



**Fig. 3.3.10.1.** Ilustración de *Cyclophyllidea* gen. sp. **A.** Escólex. **B.** Proglótide madura con saco del cirro, cirro espinoso, vesícula seminal interna, testículos, ovario y vitelario.



**Fig. 3.3.10.2.** Fotografías al MO de *Cyclophyllidea* gen. sp. **A.** Proglótides maduras. **B.** Detalle del saco del cirro con cirro espinoso.

### Comentarios

El estudio de los especímenes no permitió una clara observación de algunos caracteres diagnósticos mencionados. Sin embargo, las características observadas en relación al escólex y los órganos reproductivos permitieron ubicar a los especímenes estudiados dentro del orden Cyclophyllidea, y entre las familias Anoplocephalidae o Catenotaeniidae. La familia no pudo determinarse dada la dificultad de observar los detalles del huevo. La diagnosis a menores niveles taxonómicos, requiere de un mayor estudio de especímenes, y se culminará en instancias posteriores a este trabajo de tesis.

### Familia Anoplocephalidae Cholodkowsky, 1902

- ❖ **Diagnosis:** escólex sin rostelo, ventosas desarmadas. Proglótides craspédotas o acraspédotas. Órganos reproductivos únicos o dobles, testículos numerosos, poros genitales marginales, alternando regular o irregularmente, útero sacciforme o reticular, persistiendo en las proglótides grávidas o efímeros y dividiéndose en cápsulas ovígeras o desarrollando órganos paruterinos. Huevos frecuentemente con aparato piriforme.
- ❖ **Comentarios:** al presente, se conocen alrededor de 480 especies distribuidas en 81 géneros (Mariaux et al., 2017). La familia cuenta con cuatro subfamilias, Anoplocephalinae, Linstowiinae, Thysanosomatinae e Inermicapsiferinae (Beveridge, 1994; Mariaux et al., 2017). Las subfamilias Anoplocephalinae, Linstowiinae e Inermicapsiferinae se encuentran pequeños mamíferos (Georgiev et al., 2006). Parásitos cosmopolitas de mamíferos, aves y reptiles (Beveridge, 1994; Mariaux et al., 2017).

### Género Monoecocestus Beddard, 1914

- ❖ **Diagnosis:** proglótides craspédotas, más anchas que largas. Genitalia única, poros genitales alternados regular o irregularmente, los conductos genitales cruzan los canales dorsalmente, vesícula seminal interna y externa presentes, testículos en la mitad posterior del segmento, ovario central o poral, vagina anterior al saco del cirro, saco del cirro bien desarrollado, cirro espinoso, receptáculo seminal presente, útero reticular, huevos con aparato piriforme presente (Rego, 1961; Beveridge, 1994).
- ❖ **Comentarios:** parásitos de roedores, artiodáctilos y aves Rehiformes en América del Norte y América del Sur (Rego, 1961; Beveridge, 1994).

**Monoecocestus sp.**

Fig. 3.3.11.1 (A-D) y Fig. 3.3.11.2 (A-D)

**Diagnos morfológica****Descripción**

*Diagnos general (basada en 7 especímenes):* proglótides craspédotas más anchas que largas y con genitalia única (Fig. 1B, Fig. 2C), poros genitales alternados irregularmente, saco del cirro bien desarrollado con cirro espinoso (Fig. 1C; Fig. 2B, 2D). Huevos con aparato piriforme (Fig. 1D).

Escólex  $399,8 \pm 51,3$  (339,4-466,9)  $\mu\text{m}$  de ancho y  $289 \pm 31,9$  (249,2-341,5)  $\mu\text{m}$  de largo (Fig. 1A). Diámetro de las ventosas  $123,9 \pm 9,45$  (107,7-138,7)  $\mu\text{m}$ . Proglótides maduras  $1986,9 \pm 221,7$  (1602,6-2372,3)  $\mu\text{m}$  de ancho y  $554,8 \pm 148,1$  (369,8-728,9)  $\mu\text{m}$  de largo. Poro genital alternado irregularmente. Testículos en número de 37, con  $57,5 \pm 9$  (44,3-67)  $\mu\text{m}$  de diámetro mayor y  $30,7 \pm 1,8$  (28,9-33,3)  $\mu\text{m}$  de diámetro menor (Fig. 2A). Saco del cirro  $128,5 \pm 11,1$  (114,5-152,2)  $\mu\text{m}$  de ancho y  $281,8 \pm 40,5$  (231,2-355,9)  $\mu\text{m}$  largo. Ancho del vitelario  $129,8 \pm 32,6$  (114,1-188,1)  $\mu\text{m}$  (Fig. 2A). Ancho del ovario  $578,9 \pm 56,4$  (502,5-637,8)  $\mu\text{m}$  (Fig. 2A). Proglótides grávidas  $2177,7 \pm 307,4$  (1693,1-2656,6)  $\mu\text{m}$  de ancho y  $1111,2 \pm 281,3$  (748,7-1742,7)  $\mu\text{m}$  de largo. Diámetro de los huevos  $44,7 \pm 5,6$  (37,8-58,1)  $\mu\text{m}$ .

**Resumen taxonómico**

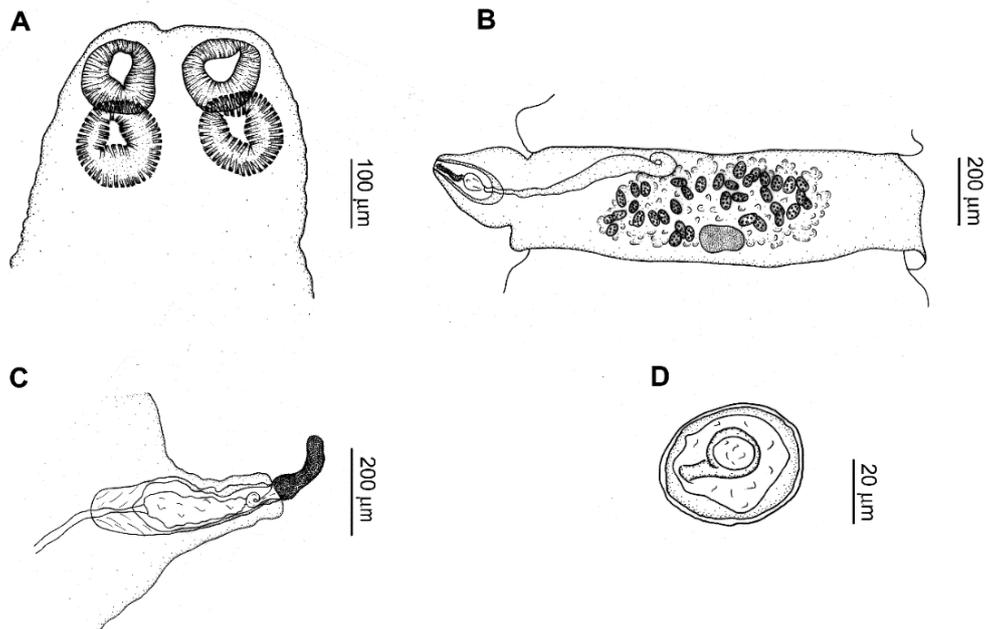
Hospedador: *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

Área: Registros previos: provincia de La Pampa: departamentos de Caleu Caleu y Toay (Foster et al., 2002).

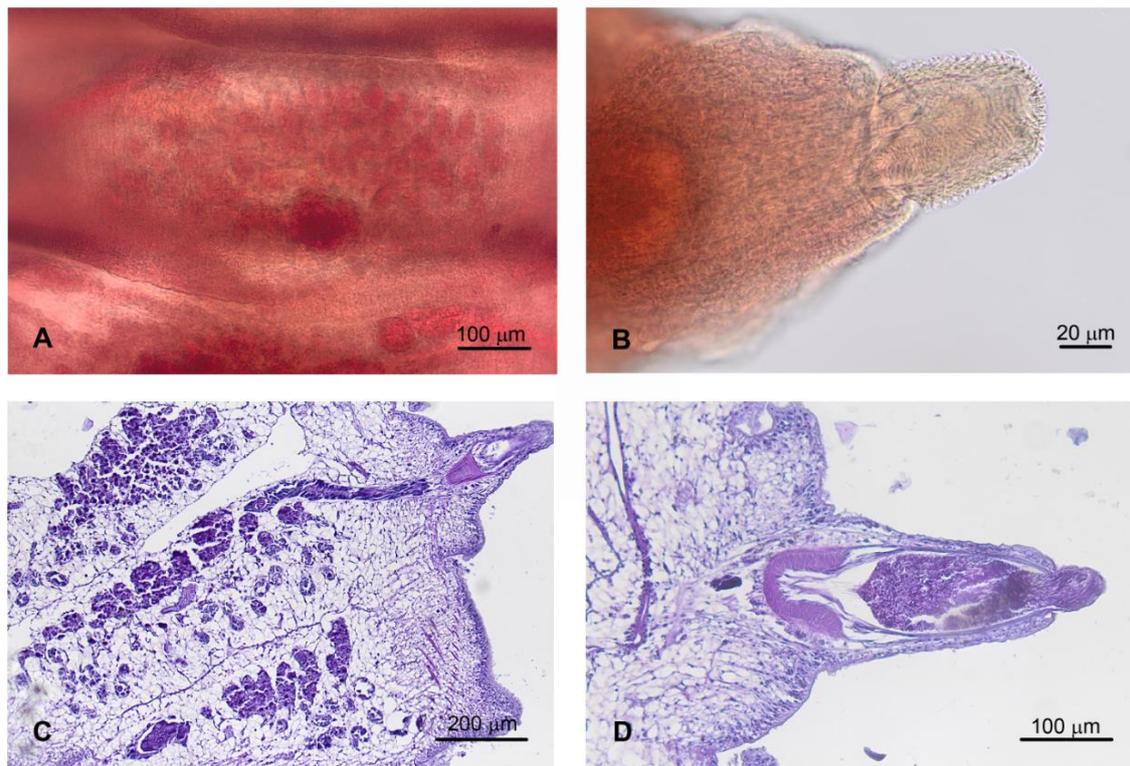
Registros para esta tesis: provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre; provincia de Entre Ríos: departamento de Federal; y provincia de Buenos Aires: partido de Tornquist.

*Sitio de infección:* intestino delgado.

*Parámetros ecológicos de esta tesis:* para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 8,3% (6/72), IM: 1,8 y AM: 0,15. De las 6 vizcachas positivas se obtuvieron un total de 11 especímenes de *Monoecocestus* sp.



**Fig. 3.3.11.1.** *Monoecocestus* sp. **A.** Escólex. **B.** Proglótide madura con saco del cirro, cirro espinoso, vesícula seminal interna, testículos, ovario y vitelario. **C.** Detalle del saco del cirro, cirro espinoso y vesícula seminal interna. **D** Huevo con aparato piriforme.



**Fig. 3.3.11.2.** Fotografías al MO de *Monoecocestus* sp. **A.** Proglótide madura. **B.** Detalle del saco del cirro y cirro espinoso. **C.** Corte histológico longitudinal de proglótide madura. **D.** Corte histológico longitudinal con detalle del saco del cirro y cirro espinoso.

**Tabla 3.3.11.1.** Caracteres morfométricos de *Monoecocestus* spp. parásitos de roedores americanos. Medidas dadas en mm.

<b>Especies</b>	<i>M. americanus</i>	<i>M. anoplocephaloides</i>	<i>M. erethizontis</i>	<i>M. gundlachi</i>	<i>M. hagmanni</i>	<i>M. hydrochoeri</i>	<i>M. sigmodontis</i>	<i>M. variabilis</i>
<b>Autores</b>	(Stiles, 1895) Fuhrman, 1932	(Douthitt, 1915) Smith, 1951	Beddard, 1914	Viguera, 1943	(Janicki, 1904) Spassky, 1951	(Baylis, 1928) Spassky, 1951	(Chandler y Suttles, 1922) Melvin y Chandler, 1950	(Douthitt, 1915) Freeman, 1949
<b>Referencias</b>	Rego (1961)	Rego (1961)	Rego (1961)	Rego (1961)	Rego (1961)	Rego (1961)	Rego (1961)	Freeman (1949)
<b>Sinónimos</b>	<i>Andrya americanus</i> ; <i>Monoecocestus erethizonti</i>	<i>Schizotaenia anoplocephaloides</i>	<i>Schizotaenia variabilis</i> ; <i>S. erethizontis</i> ; <i>Monoecocestus erethizontis</i>	-	<i>Schizotaenia hagmanni</i>	<i>Schizotaenia hydrochoeri</i>	<i>Schizotaenia sigmodontis</i>	<i>Monoecocestus erethizonti</i> ; <i>Schizotaenia erethizonti</i> ; <i>S. variabilis</i>
<b>País</b>	EEUU, Canadá	EEUU	EEUU, Canadá	Cuba	Brasil	Paraguay, Brasil	EEUU	Norte América
<b>Especies hospedadoras</b>	<i>Erethizon dorsatum</i> ; <i>E. epixanthum</i>	<i>Geomys breviceps</i>	<i>Erethizon dorsatum</i> ; <i>E. epixanthum</i>	<i>Capromys pilorides</i>	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	<i>Sigmodon hispidus</i>	<i>Erethizon dorsatum</i> ; <i>E. epixanthum</i>
<b>Familia hospedadora</b>	Erethizontidae	Geomyidae	Erethizontidae	Capromyidae	Caviidae	Caviidae	Cricetidae	Erethizontidae
<b>Longitud total</b>	77	30-33	-	150-180	33,5-80,4	58-184	21,5-65	20-174
<b>Número de proglótides</b>	100	55-80	70	-	90-150	160-210	70-90	60-164
<b>Escólex (A)</b>	0,74-0,83	0,39	0,87-0,93	0,51-0,68	0,66-1,3	0,63-0,74	0,36-0,45	0,50-0,60
<b>Escólex (L)</b>	0,60-0,71	0,32	0,77	0,41-0,52	0,53-1,87	0,49-0,68		
<b>Ventosas (diámetro)</b>	0,26-0,28	0,02-0,04	0,26-0,29	0,19-0,24	0,3-0,4	0,24-0,27	0,16	0,16-0,26
<b>Proglótide madura (A)</b>	6,8-8,20	1,7-2	9,21-10,05	6,5	3,5-5,8	10,38-16,75	2,5-3,5	-
<b>Proglótide madura (L)</b>	0,83-1,44	-	0,77-0,83	0,75-0,90	0,35-0,66	0,79-1,2	0,45-0,65	-

<b>Saco del cirro (A)</b>	0,18-0,19	0,12-0,14	0,26-0,29	0,2-0,21	0,17-0,20	0,2-0,32	0,19	0,14-0,25
<b>Saco del cirro (L)</b>	0,48-0,56	0,27-0,37	0,68-0,74	0,7-0,8	0,47-0,52	0,5-0,75	0,6	0,5-0,85
<b>Testículos (diámetro)</b>	0,076-0,084	0,035	0,08	0,048-0,064	0,04-0,05	0,05-0,08	0,06-0,08	0,04-0,08
<b>Número de testículos</b>	60-70	70-110	100-130	60-80	120-150	180	70	56-128
<b>Ovario (A)</b>	1,3-2,17	-	1,54-1,67	1,2	1,50-2,17	3,015-4,69	-	0,57-1,85
<b>Vitelario (A)</b>	0,67-0,87	-	0,38-0,46	0,3	0,40-0,83	0,73-1,20	-	-
<b>Huevos (diámetro)</b>	0,08	0,03-0,04	0,07-0,08	0,052-0,058	0,05-0,06	0,05-0,07	0,04-0,05	-
<b>Poros genitales</b>	Generalmente regular	Generalmente regular	Alternado regularmente	Alternado regularmente	-	Generalmente regular	-	Generalmente regular

Tabla 3.3.11.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<b><i>M. macrobursatum</i></b>	<b><i>M. threlkeldi</i></b>	<b><i>M. andersoni</i></b>	<b><i>M. eljefe</i></b>	<b><i>M. microcephalus</i></b>	<b><i>M. petiso</i></b>	<b><i>M. minor</i></b>	<b><i>M. parcitesticulatus</i></b>
<b>Autores</b>	Rego, 1961	(Parra, 1952) Beveridge, 1994	Haverkost y Gardner, 2010	Haverkost y Gardner, 2010	Haverkost y Gardner, 2010	Haverkost y Gardner, 2010	Rego, 1960	Rego, 1960
<b>Referencias</b>	Rego (1961)	Haverkost y Gardner (2009)	Haverkost y Gardner (2010)	Haverkost y Gardner (2010)	Haverkost y Gardner (2010)	Haverkost y Gardner (2010)	Rego (1961)	Rego (1961)
<b>País</b>	Brasil	Bolivia	Bolivia	Bolivia	Bolivia	Bolivia	Brasil	Brasil
<b>Hospedadores</b>	<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	<i>Holochilus sciureus</i>	<i>Graomys domorum</i>	<i>Galea musteloides</i>	<i>Graomys domorum</i>	<i>Galea musteloides</i>	<i>Cavia aperea</i>	<i>Cavia porcellus</i> ; <i>Cavia aperea</i>
<b>Familia hospedadora</b>	Caviidae	Cricetidae	Cricetidae	Caviidae	Cricetidae	Caviidae	Caviidae	Caviidae
<b>Longitud total</b>	12,06-22,44	9,5-20	99-112	96-167	58,2-250,7	13,8-18,5	0,37-15,41	56,96-63,65
<b>Número de proglótides</b>	80-100	34-49	165-205	178-264	0,14-0,32	49-55	55-80	150-200
<b>Escólex (A)</b>	0,61-0,92	0,28-0,48	0,42-0,43	0,28-0,36	0,37-0,49	0,30-0,35	0,30-0,39	0,59
<b>Escólex (L)</b>	0,58-0,66		0,18-0,19	0,12-0,19	0,20-0,25	0,15-0,19	0,17-0,24	0,51
<b>Ventosas (diámetro)</b>	0,31-0,39	0,13-0,19	0,14-0,15	0,11-0,17	0,13-0,20	0,12-0,17	0,09-0,12	0,19-0,22
<b>Proglótide madura (A)</b>	1,84-3,28	0,94-1,30	3,48-3,88	1,14-1,60	3,05-4,47	0,68-0,79	1,40-1,84	1,77-2,51
<b>Proglótide madura (L)</b>	0,24-0,46	0,12-0,28	0,40-0,54	0,33-0,81	0,31-0,61	0,25-0,35	0,27-0,38	0,36-0,43
<b>Saco del cirro (A)</b>	0,18-0,31	-	0,16-0,19	0,05-0,10	0,11-0,12	0,07-0,08	0,104-0,113	0,06-0,10
<b>Saco del cirro (L)</b>	0,58-0,99	0,20-0,28	0,43-0,48	0,10-0,27	0,33-0,51	0,13-0,24	0,31-0,43	0,31-0,38
<b>Testículos (diámetro)</b>	0,04-0,05	0,04-0,06	0,06-0,12	0,05-0,08	0,03-0,10	0,03-0,04	0,03-0,04	0,05
<b>Número de testículos</b>	60-80	17-30	58-109	38-60	89-136	15-26	50-80	30-50

<b>Ovario (A)</b>	0,78-1,02	0,38-0,56	1,384-1,615	0,27-0,56	0,96-2,261	0,26-0,37	0,39-0,60	0,76-0,83
<b>Vitelario (A)</b>	0,23-0,36	0,13-0,16	0,35-0,38	0,10-0,19	0,28-0,68	0,06-0,13	0,20-0,26	0,21- 0,26
<b>Huevos (diámetro)</b>	0,050-0,058	0,04-0,05	0,05-0,07	0,04-0,06	0,04-0,06	0,04-0,06	0,05	0,05
<b>Poros genital</b>	Alternado regularmente	Alternado regularmente	Alternado irregularmente	Alternado irregularmente	Alternado irregularmente	Alternado regularmente	Alternado irregularmente	Generalmente regular

---

Tabla 3.3.11.1. Continuación.

<b>Especies</b>	<i>M. poralus</i>	<i>M. sininterus</i>	<i>M. mackiewiczii</i>	<i>Monoecocestus</i> sp.1*	<i>Monoecocestus</i> sp.2*	<i>Monoecocestus</i> sp.3*	<i>M. threlkeldi</i> *	<i>Monoecocestus</i> sp.
<b>Autores</b>	Haverkost y Gardner, 2010	Haverkost y Gardner, 2010	Schmidt y Martin, 1978	Guerreiro Martins et al.	Guerreiro Martins et al.	Guerreiro Martins et al.	Guerreiro Martins et al.	
<b>Referencias</b>	Haverkost y Gardner (2010)	Haverkost y Gardner (2010)	Haverkost y Gardner (2010)	Guerreiro Martins et al. (2020)	Guerreiro Martins et al. (2020)	Guerreiro Martins et al. (2020)	Guerreiro Martins et al. (2020)	Presente trabajo
<b>País</b>	Bolivia	Bolivia	Paraguay	Argentina	Argentina	Argentina	Argentina	Argentina
<b>Hospedadores</b>	<i>Phyllotis caprinus</i>	<i>Phyllotis wolffsohni</i>	<i>Graomys griseoflavus</i>	<i>Holochilus vulpinus</i>	<i>Holochilus chacarius</i>	<i>Akodon azarae</i>	<i>Holochilus chacarius</i>	<i>Lagostomus maximus</i>
<b>Familia hospedadora</b>	Cricetidae	Cricetidae	Cricetidae	Cricetidae	Cricetidae	Cricetidae	Cricetidae	Chinchillidae
<b>Longitud total</b>	116	115	46-75	-	-	2,11; 3,05	0,84 ± 0,05 (0,80-0,87)	-
<b>Número de proglótides</b>	230	211	-	-	-	20; 22	45	-
<b>Escólex (A)</b>	0,37	-	0,36-0,40	0,14	0,41	0,32	0,25	0,4 ± 0,05 (0,34-0,47)
<b>Escólex (L)</b>	0,19		0,18-0,24	0,11	0,27	0,25	0,17	0,29 ± 0,03 (0,25-0,34)
<b>Ventosas (diámetro)</b>	0,14	0,22-0,23	0,12-0,16	0,05	0,16 ± 0,01 (0,26-0,17) × 0,13 ± 0,01 (0,12-0,14)	0,13-0,15	0,12 ± 0,02 (0,11-0,14) × 0,11 ± 0,01 (0,10-0,12)	0,12 ± 0,01 (0,11-0,14)
<b>Proglótide madura (A)</b>	3,076-3,151	2,925-3,544	2,40-3,18	1,80	2,60 ± 0,23 (2,43-2,76)	0,55-0,77	0,84 ± 0,05 (0,80-0,87)	1,9 ± 0,22 (1,6-2,37)
<b>Proglótide madura (L)</b>	0,46-0,47	0,26-0,32	0,28-0,37	0,5	0,72 ± 0,32 (0,49-0,94)	0,10-0,15	0,16 ± 0,01 (0,15-0,17)	0,55 ± 0,15 (0,37-0,73)
<b>Saco del cirro (A)</b>	0,18-0,19	0,12-0,19	0,13-0,17	0,14	0,13	0,08	0,31 ± 0,05 (0,27-0,36)	0,13 ± 0,01 (0,11-0,15)
<b>Saco del cirro (L)</b>	0,34-0,48	0,31-0,44	0,35-0,41	0,37	0,36	0,20	0,13 ± 0,02 (0,11-0,15)	0,28 ± 0,04 (0,23-0,36)

<b>Testículos (diámetro)</b>	0,05-0,07	0,04-0,08	0,03-0,07	0,05-0,07	0,03-0,05	-	0,05 ± 0,01 (0,05-0,06) x 0,04 ± 0,01 (0,05-0,05)	0,06 ± 0,01 (0,04-0,07) x 0,03 ± 0,002 (0,029-0,033)
<b>Número de testículos</b>	51-71	49-69	52-96	45	90	-	19-20	37
<b>Ovario (A)</b>	0,58-0,63	1,137-1,469	0,32-0,93	0,59	0,63 ± 0,28 (0,32-0,87)	0,25	0,47 ± 0,12 (0,38-0,55)	0,58 ± 0,06 (0,5-0,64)
<b>Vitelario (A)</b>	0,32-0,35	0,44-0,35	0,23-0,31	0,29	0,42 ± 0,25 (0,27-0,71)	0,06	0,14 ± 0,01 (0,13-0,15)	0,13 ± 0,03 (0,11-0,19)
<b>Huevos (diámetro)</b>	0,06-0,07	0,05-0,06	0,05-0,06	0,07-0,12	0,03-0,04	0,03-0,04	0,040-0,045	0,045 ± 0,006 (0,04-0,06)
<b>Poros genitales</b>	Alternado regularmente	Alternado irregularmente	Alternado irregularmente	Alternado irregularmente	Alternado irregularmente	Alternado regularmente	Alternado regularmente	Alternado irregularmente

A: ancho, L: largo. \*Datos no publicados tomados de Guerreiro Martins (2020).

### Comentarios

La observación de proglótides craspédotas y más anchas que largas, genitalia única, poros genitales alternados irregularmente, ovario central, cirro espinoso y huevos con aparato piriforme, permitieron ubicar a los especímenes dentro de este género.

En la tabla 3.3.11.1 pueden observarse 24 especies de *Monoecocestus* (incluida la descrita en esta tesis) con diferentes caracteres morfológicos que parasitan distintas especies de roedores de América, los cuales se distribuyen en seis familias. *Monoecocestus* sp. se diferencia del resto de las especies principalmente por el tamaño del escólex, el diámetro de las ventosas, el tamaño de las proglótides maduras y de la bolsa del cirro, por el ancho del ovario y del vitelario y por presentar poros genitales alternados irregularmente.

Debido a la baja abundancia y a la dificultad en la observación de algunos caracteres, la determinación a nivel específico resultó incompleta. De este modo, se determina la ubicación de los especímenes estudiados en el género *Monoecocestus*, y los estudios proseguirán en próximas instancias a este trabajo de tesis. El presente hallazgo constituye el segundo registro de este género en *L. maximus* y se brinda por primera vez su caracterización morfológica.

### Otros Cestodes

Fig. 3.3.12.1

#### Diagnosis morfológica

##### Descripción

*Diagnosis general (basada en 12 especímenes):* escólex sin rostelo, cuatro ventosas y proglótides en estado de madurez variable, sin observarse estructuras reproductivas (Fig. 1A, 1B).

##### Resumen taxonómico

Hospedador: *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817)

Área: provincia de Entre Ríos: departamentos de Concordia y Federal; provincia de Santiago del Estero: departamento de Aguirre; provincia de Buenos Aires: partido de La Costa.

Sitio de infección: intestino delgado.

Parámetros ecológicos: para un total de 72 especímenes de *L. maximus* revisados la representación de la especie es: P: 9,7% (7/72), IM: 3,7 y AM: 0,4. De las 7 vizcachas positivas se obtuvieron un total de 26 especímenes de Cestodes.

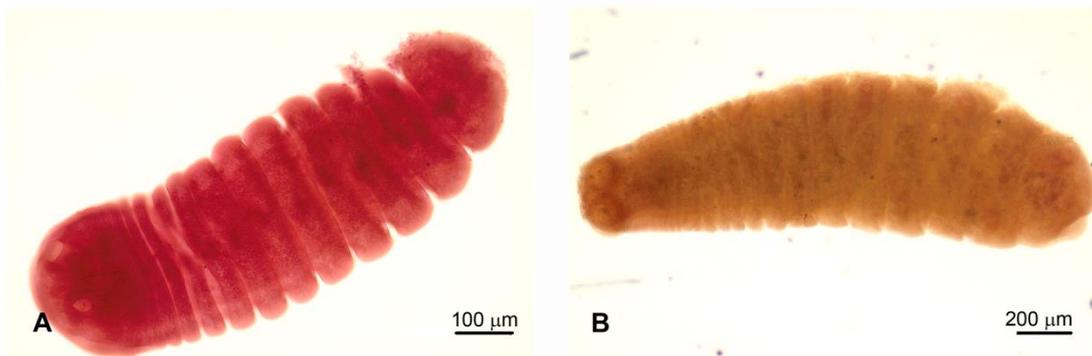


Fig. 3.3.12.1. Fotografías al MO de otros Cestodes encontrados en el intestino delgado de *L. maximus*.

### Comentarios

Es probable que estos individuos se encuentren en el hospedador en forma casual o accidental, por esa razón no han llegado al estado adulto.

### Consideraciones generales y aportes

Hasta el momento solo se ha reportado la presencia de dos especies de cestodes en *L. maximus* para las provincias de San Luis y La Pampa, Argentina y solo en uno de ellos, se menciona la presencia de *Monoecocestus* sp. sin una caracterización morfológica (Rossanigo et al., 1986; Foster et al., 2002).

En este trabajo de tesis, de los 72 especímenes de *L. maximus* revisados, en 26 de ellos se registraron Cestodes logrando la caracterización morfológica de al menos 3 taxones, sumando 3 provincias nuevas a los registros previos.

# DESCRIPCIÓN Y ANÁLISIS DE LAS POBLACIONES Y COMUNIDADES DE HELMINTOS



## CAPITULO 4

## Capítulo 4

# DESCRIPCIÓN Y ANÁLISIS DE LAS POBLACIONES Y COMUNIDADES DE HELMINTOS

### 4.1. INTRODUCCIÓN

La estructura de la comunidad de parásitos y la composición de especies puede estar influenciada y ser modificada por variaciones en los factores bióticos y abióticos, tales como las actividades humanas, la translocación de especies hospedadoras, los contaminantes y numerosas variables relacionadas a diferentes aspectos ecológicos (e.g. tipo de hábitat, ecología, condiciones ambientales) (Sapp y Esch, 1994; Thieltges et al., 2008; Ibrahim, 2012; Muñoz y Castro, 2012).

Por otro lado, las comunidades de parásitos pueden ser modeladas en gran medida por los ensamblajes de hospedadores y el ambiente de maneras diferentes. Por un lado, el ambiente da forma al ensamblaje de hospedadores y éste da forma a la comunidad de parásitos. Por otro lado, el ambiente podría dar forma directamente a los ensamblajes de parásitos (Berkhout et al., 2020). En este último caso, las variables ambientales tales como la precipitación, el tipo de suelo, la temperatura, entre otras, pueden influir directamente sobre la supervivencia de un parásito, por ejemplo, temperaturas excesivamente altas pueden causar estrés fisiológico así como la desecación de huevos y larvas (Poulin y Kamiya, 2015; Cizauskas et al., 2016; Berkhout et al., 2020).

Tanto en sistemas acuáticos como terrestres, las características bióticas de una localidad y la composición de su biota son generalmente muy similares a las de localidades cercanas en un radio de pocos kilómetros, pero muy diferentes a las que se encuentran a cientos o miles de kilómetros (Poulin y Kamiya, 2015). En este sentido, entre las poblaciones hospedadoras la abundancia de parásitos o la similitud de la comunidad pueden variar ampliamente, especialmente si las poblaciones hospedadoras están distantes entre sí (Poulin y Kamiya, 2015; Berkhout et al., 2020).

Como se mencionó en el Capítulo 1, varios trabajos han utilizado a los parásitos como etiquetas biológicas para la identificación y discriminación de diferentes poblaciones hospedadoras, principalmente de peces, a través de la diferencia en la riqueza de especies, composición de especies parásitas y abundancias de los parásitos, encontrándose tres escenarios posibles: 1) un parásito puede estar presente en un sitio y ausente en otro, 2) los parásitos pueden estar presentes en ambos sitios, pero ser más prevalentes o abundantes en uno de ellos y 3) los parásitos pueden presentar números y composición equivalentes en ambos sitios (Zischke et al., 2013; Catalano et al., 2014; Bray y Cribb, 2015; Cantatore y Timi, 2015; Poulin y Kamiya, 2015; Alarcos et al., 2016; Irigoitia et al., 2017).

En ecología parasitaria se han definido diferentes niveles de análisis con el fin de comprender la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades parásitas (Bush et al., 1997; Esch et al., 2002; Poulin, 2004).

El nivel de comunidad componente comprende todos los individuos de todas las especies parásitas encontradas dentro de una población hospedadora en un tiempo dado (Bush et al., 1997; Esch et al., 2002; Poulin, 2004, 2007). Se considera que es más estable y tiene una vida más larga, ya que su riqueza disminuye con la extinción local de algunas especies y aumenta a medida que otras especies colonizan la población hospedadora (Poulin, 2004).

El nivel infracomunitario comprende todos los individuos de todas las especies parásitas dentro de un único individuo hospedador (Bush et al., 1997; Esch et al., 2002; Poulin, 2004, 2007). Se considera que las infracomunidades son menos estables, siendo su vida máxima la del hospedador, tiempo durante el cual están en constante rotación debido al reclutamiento de nuevos parásitos y la muerte de los más viejos (Poulin, 2004).

Por otro lado, en relación a las poblaciones parasitarias también se han definido diferentes niveles de estudio. El nivel de población componente comprende todos los individuos de una especie parásita en una población hospedadora (Bush et al., 1997; Esch et al., 2002; Poulin, 2007). La población componente, a su vez, se divide en unidades más pequeñas o infrapoblaciones, representadas por todos los individuos de una determinada especie parásita en un único individuo hospedador (Bush et al., 1997; Esch et al., 2002; Poulin, 2007).

Las poblaciones parásitas se distribuyen generalmente siguiendo un modelo ecológico de agregación dentro de sus hospedadores, es decir que, una gran cantidad de hospedadores alberga un número bajo de parásitos mientras que, pocos hospedadores albergan un gran número de parásitos (Morales y Pino, 1987).

En relación a los estudios sobre ecología parasitaria de *L. maximus* se cuenta únicamente con dos trabajos que caracterizan las comunidades parásitas (Rossanigo et al., 1986; Foster et al., 2002) y sólo en uno de ellos se analiza la fauna parasitaria en relación al hospedador, la estación del año o el sitio de muestreo (Foster et al., 2002).

Hasta el presente trabajo de tesis no se desarrollaron investigaciones que analicen de manera integral las poblaciones y comunidades parasitarias asociadas a diferentes características de los hospedadores y ambientales en distintas ecorregiones.

## OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir las poblaciones y comunidades de helmintos de diferentes poblaciones de vizcachas.
- Comparar la composición y cargas parasitarias de distintas poblaciones de vizcachas en función de características del hospedador (ej. tamaño, sexo) y del ambiente (ej. suelo, vegetación dominante).
- Evaluar la utilidad de los parásitos como marcadores biológicos de las poblaciones hospedadoras y de las características del ambiente.

## 4.2. METODOLOGÍA

El análisis de la estructura y composición de las comunidades y poblaciones parasitológicas se realizó en las poblaciones hospedadoras representantes de los sitios de muestreo correspondientes al sudoeste de la provincia de Buenos Aires (SOBA), la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS), La Estancia Palmira de Carpinchorí en la provincia de Entre Ríos (ER) y la Estancia Los Quebrachitos en la provincia de Santiago del Estero (SE).

### A nivel de comunidad componente se consideraron los siguientes descriptores

- Prevalencia (P): número de hospedadores parasitados sobre el total de hospedadores examinados en cada población hospedadora. Se expresa en porcentaje.
- Abundancia (A): número total de parásitos en cada población hospedadora.
- Abundancia media (AM): número total de parásitos dividido el total de hospedadores examinados en cada población hospedadora.
- Intensidad media (IM): número total de parásitos dividido el número de hospedadores parasitados en cada población hospedadora.
- Riqueza específica (S): número de especies parásitas presentes en el total de los hospedadores examinados en cada población hospedadora.
- Diversidad de Shannon-Wiener (H'): estima la relación entre la riqueza específica y la abundancia relativa de las especies en la comunidad parasitaria de cada población hospedadora.

$$H' = -\sum p_i \ln p_i$$

H': diversidad observada

$p_i$ :  $n_i/N$  proporción de individuos en la  $i$ -ésima especie.

H' se expresa con un número positivo, que adquiere valores entre 0 (cuando hay una sola especie y el logaritmo de S (riqueza específica) cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Moreno, 2001; Magurran y McGill, 2011).

- Equitatividad de Pielou (J'): mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada.

$$J' = H'/H'_{\max}$$

H': diversidad real u observada (calculado anteriormente)

H'\_{\max}: diversidad máxima, es igual a  $\ln(S)$

Si todas las especies en una muestra presentan la misma abundancia este índice debiera ser máximo (igual a 1) y decrecer tendiendo a cero a medida que las abundancias relativas se hagan menos equitativas (Moreno, 2001; Magurran y McGill, 2011).

- Dominancia simple de Berger-Parker (D): proporción de la especie más abundante respecto del número de parásitos total de la muestra (Moreno, 2001; Magurran y McGill, 2011).

$$D = N_{\text{máx}}/N_t$$

$N_{\text{máx}}$ = número de individuos de la especie más abundante

$N_t$ = Abundancia total

El valor es alto cuando predomina una o pocas especies dentro de la comunidad. Es lo opuesto a diversidad.

- Curva de acumulación de especies: muestran el número de especies acumuladas conforme se va aumentando el esfuerzo de muestreo en un sitio, de tal manera que la riqueza aumentará hasta que llegue un momento en el cual el número de especies alcanzará un máximo y se estabilizará en una asíntota (Espinosa, 2003). Existen estimadores de riqueza que determinan la riqueza parasitaria esperada para los hospedadores estudiados y es útil para verificar la eficiencia del muestreo (Magurran y McGill, 2011; Bautista-Hernández et al., 2013). En esta tesis se calculó la curva de acumulación de las especies observadas a partir de los datos obtenidos de los muestreos realizados y se utilizaron dos estimadores no paramétricos de la riqueza de especies para evaluar el número de nuevas especies a partir de las ya detectadas en los muestreos.

Por un lado, se usó el estimador Chao 1 el cual se basa en la abundancia o en la incidencia de las especies raras que proporcionan la mayor información que no estaría siendo detectada en la muestra general. Además, se usó el estimador Jackknife 1 el cual está basado en datos de presencia/ausencia (Espinosa, 2003; Bautista-Hernández et al., 2013). Se eliminó el posible efecto del orden en el que se añaden las muestras a la curva mediante un re-muestreo aleatorio de 999 permutaciones para cada sitio de muestreo.

- Análisis SIMPER de disimilitud porcentual: este análisis fue utilizado para identificar las especies de helmintos que más contribuyeron a la disimilitud entre poblaciones hospedadoras pertenecientes a cada sitio de muestreo. Este método se basa en el Índice de Disimilitud de Bray Curtis y los resultados son mostrados como el porcentaje de disimilitud y el porcentaje de contribución de cada especie parásita a la disimilitud (Clarke et al., 2014).
- Test de Hutcheson para múltiples grupos: se utilizó para evaluar si existen diferencias estadísticamente significativas en los índices de diversidad de Shannon-Wiener entre las cuatro poblaciones hospedadoras consideradas (Hutcheson, 1970; Gardener, 2017; Salinas y Ramirez-Delgado, 2021).

### A nivel de infracomunidad se consideraron los siguientes descriptores

- Abundancia (A), riqueza específica (S), diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ), equitatividad de Pielou ( $J'$ ) y dominancia simple de Berger-Parker (D) se calcularon de igual manera que a nivel de comunidad componente. En este caso los valores son expresados como la media, el desvío estándar y el rango entre paréntesis.  
Si bien a nivel infracomunitario en general se aplica el índice de diversidad de Brillouin dado que se censa la totalidad de los parásitos, aquí, debido a las altas cargas parasitarias halladas en algunas vizcachas, se realizaron alícuotas estimándose el número de parásitos hallados, por eso se aplicó el índice de diversidad de Shannon-Wiener ( $H'$ ).
- Los valores medios de los descriptores indicados anteriormente se compararon para comprobar si son significativamente distintos entre las poblaciones hospedadoras. Dado que el tamaño de muestra es pequeño y que para algunas de las variables infracomunitarias no se cumplen los supuestos de homoscedasticidad y/o de distribución normal, se aplicó el Test de Bootstrap por intervalos de confianza para múltiples grupos (Hsu, 1996; Reiczigel et al., 2019).
- La similitud entre las infracomunidades se evaluó según la composición de especies mediante la similitud cualitativa de Jaccard (entre pares de infracomunidades) basado en presencias y ausencias (Moreno, 2001; Magurran y McGill, 2011; Gardener, 2017).
- A su vez, la similitud de las infracomunidades se evaluó mediante la disimilitud cuantitativa de Bray-Curtis basada en las abundancias de las especies parásitas (Magurran y McGill, 2011; Gardener, 2017).  
De ambos índices se generaron matrices de distancias y dendrogramas.
- Se realizó un análisis multivariado a partir de un Análisis de Componentes Principales (ACP) para evaluar cuáles son las infracomunidades que más suman a la variabilidad entre los sitios de muestreo.

### Análisis a nivel de población componente

Para la población componente de cada especie parásita se calcularon los siguientes índices parasitológicos según Bush et al. (1997):

- Prevalencia (P), intensidad media (IM) y abundancia media (AM).
- Dominancia relativa (D): número total de individuos de una especie parásita determinada dividido el número total de parásitos dentro de una población hospedadora.
- Para la prevalencia y la abundancia media se realizaron mapas de calor.
- Se realizaron comparaciones de las P, IM y AM entre los sitios de muestreo para los taxones cuyas prevalencias hayan resultado mayores al 65% en por lo menos uno de los sitios. Las

prevalencias se compararon con el Test Exacto de Fisher, realizándose en primer lugar comparaciones múltiples y en el caso de encontrar diferencias estadísticamente significativas la comparación de a pares. El nivel de significación fue corregido por Bonferroni, para tener globalmente un error del 5%.

Para las comparaciones de las IM y las AM se usó el Test de Bootstrap por intervalos de confianza para múltiples grupos.

- Se realizó un análisis multivariado a partir de un Análisis de Componentes Principales (ACP) para evaluar cuáles son las especies que más aportan a la variabilidad entre las cuatro poblaciones hospedadoras.

### **Análisis parasitológico en relación a las características del hospedador**

Para este análisis se consideraron el total de las vizcachas prospectadas provenientes de los cuatro sitios de muestreo a las que se suman el espécimen del Isloote del Puerto de Bahía Blanca, los ejemplares del MACN y aquellos provenientes de donaciones y decomisos.

De todos los datos mastozoológicos obtenidos solamente se utilizaron el sexo, el peso, el largo del cuerpo y el largo total del tracto digestivo para evaluar si existe alguna relación con el número total de parásitos (NTP).

- En el caso del sexo se comparó el valor medio en el NTP entre machos y hembras mediante el Test Bootstrap por intervalos de confianza.
- Para el peso, el largo del cuerpo y el largo total del tracto digestivo se realizó una correlación de Pearson de esas variables con el NTP.

Todos los análisis comentados hasta aquí se realizaron con el software libre R Studio (R 4.2.2) y se utilizaron las siguientes librerías: openxlsx, tidyverse, here, kableExtra, dabestr, vegan, purrr, FactoMineR, factoextra, ggplot2, plotly, ecolTest, pheatmap.

### **Análisis parasitológico en relación a los ambientes relevados**

- Con la plataforma de Google Earth Engine, se realizó el primer procesamiento que constó en delimitar las cuatro áreas de muestreo (SOBA, ECAS, ER y SE) en *buffers* de 4 kilómetros de radio. Se filtraron escenas de Sentinel 2, de 10 metros de resolución espacial, por zona de interés, periodo de tiempo del muestreo y mínima cobertura de nubes. Para cada sitio se calcularon diversos índices de vegetación normalizados y bandas de información físicas producto de Tasseled cap. Los índices normalizados calculados fueron: NDVI (Índice Verde Normalizado), NDMI (Índice de Diferencia Normalizada de Humedad) y el NDWI (Índice de Diferencia Normalizada de Agua). Por otro lado, la transformación Tasseled Cup, es un caso especial de análisis de componentes principales que combina linealmente las bandas espectrales, reduciendo la información espectral a tres con carácter físico, generando bandas de brillo, verdor y humedad.
- Con el objetivo de generar mapas de coberturas para cada sitio, se realizaron clasificaciones supervisadas con QGIS (QGIS versión 3.22) con el complemento de clasificación semiautomática (SCP). Esta metodología parte de la identificación previa de ciertas clases, lo cual permite generar áreas de entrenamiento (Chuvieco, 1995) para que el clasificador extraiga la información requerida y que la misma sea validada. Las áreas de entrenamiento fueron generadas según las categorías de uso de suelo basadas en la identificación visual de imágenes de alta resolución (Google Earth Pro) y relevamientos a campo. El método de clasificación

supervisada escogido fue Mínimos cuadrados, utilizando los índices y bandas antes mencionados. En los sitios se distinguieron las siguientes clases: 1. Bosque, 2. Vegetación herbácea o cultivo, 3. Suelo desnudo o urbano, 4. Arbustal y 5. Agua, calculándose además, el área que ocupa cada cobertura por sitio.

### 4.3. RESULTADOS

#### Resultados a nivel de comunidad componente

- De las 49 vizcachas examinadas, todas estuvieron parasitadas por al menos un taxón parásito. Se hallaron un total de 35.965 helmintos parásitos correspondientes a 11 taxones, 8 nematodos (*Graphidioides* sp. 1, *Graphidioides* sp. 2, *Graphidioides* sp. 3, *Lagostonema ecasiense*, *Viannella* cf. *viscaciae*, *Heteroxynema (Cavioxyura)* n. sp., *Wellcomia hugoti* y *Trichuris* sp.) y 3 Cestodes (*Cyclophyllidea* gen. sp., *Monoecocestus* sp. y otros Cestodes), los cuales se distribuyeron a lo largo del tracto digestivo de los hospedadores incluyendo estómago, intestino delgado, ciego y colon ascendente.

Dada la incompleta resolución taxonómica en relación a las especies del género *Graphidioides* (ver Capítulo 3) se decidió considerar los tres taxones registrados de manera conjunta. Similarmente, los Cestodes se consideraron en forma conjunta dadas las bajas prevalencias y abundancias observadas en ese taxón.

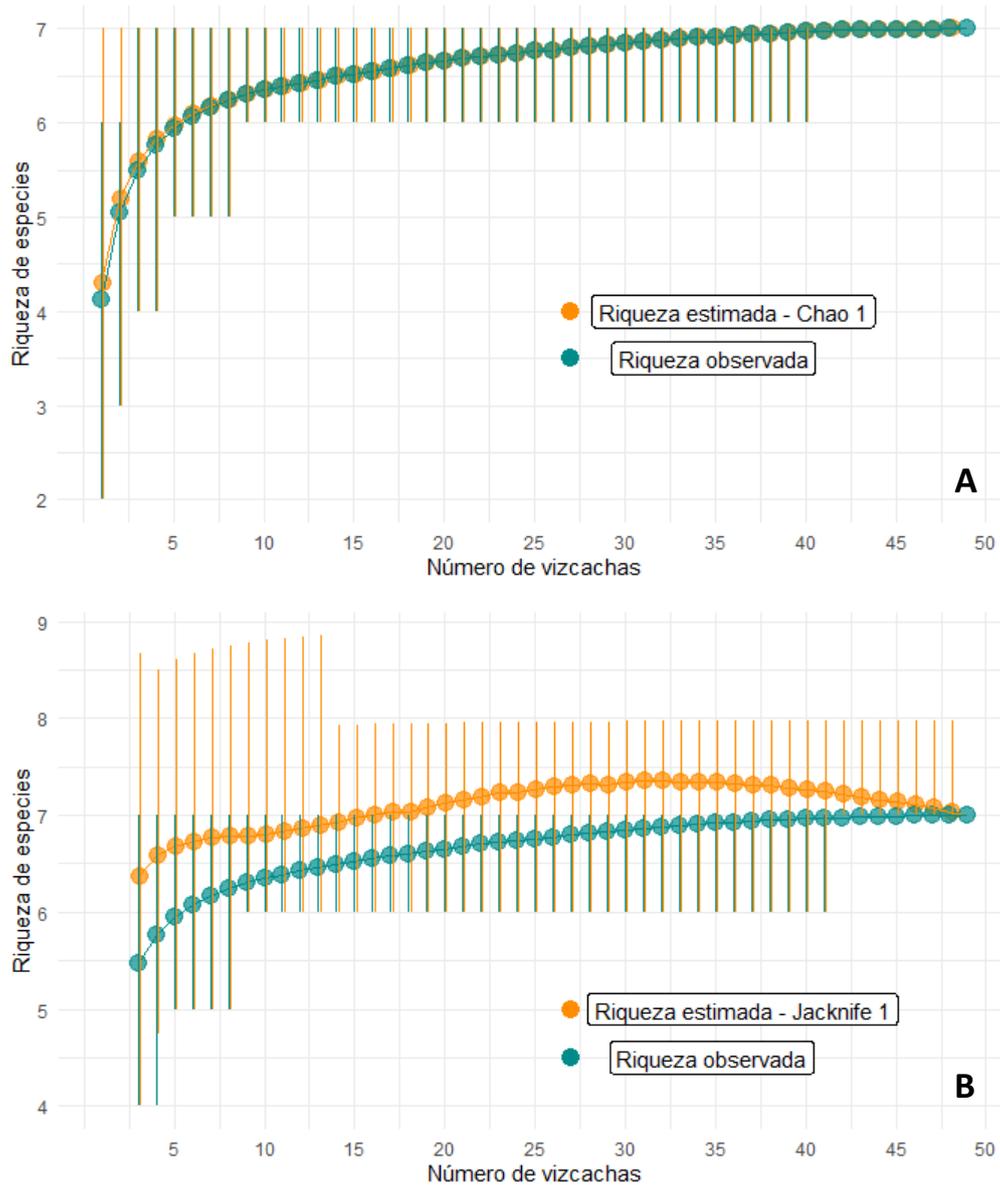
El sitio que presentó los mayores valores de abundancia, abundancia media, intensidad media, riqueza específica y diversidad fue ER, mientras que la ECAS presentó el mayor valor de equitatividad y SOBA el mayor valor de dominancia (Tabla 4.3.1).

**Tabla 4.3.1.** Descriptores de la comunidad componente para los helmintos de *L. maximus* provenientes de cuatro poblaciones de Argentina. SOBA: sudoeste de la provincia de Buenos Aires. ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres (Berazategui, Bs. As.). ER: Estancia Palmira de Carpinchorí (Entre Ríos). SE: Estancia Los Quebrachitos (Santiago del Estero). Entre paréntesis se expresa la cantidad de individuos analizados (n).

Sitio	SOBA (12)	ECAS (12)	ER (12)	SE (13)
P (%)	100	100	100	100
A	6884	5804	16276	5231
AM	574	484	1356	402
IM	574	484	1356	402
S	6	4	7	6
H'	0,62	0,92	0,96	0,73
J'	0,35	0,66	0,49	0,41
D	0,84	0,59	0,65	0,78

- Curva de acumulación de especies

La curva de acumulación de especies mostró una tendencia a estabilizarse por encima de los 30 hospedadores examinados a partir de la riqueza observada. A este nivel se espera encontrar la riqueza máxima de especies ( $S=7$ ). Esto se confirmó a partir de los valores de riqueza esperados arrojados por los estimadores Chao 1 y Jackknife 1 utilizados, sugiriéndose de esta manera que la cantidad de especies observadas es confiable (Fig. 4.3.1).



**Fig. 4.3.1.** Curva de acumulación de especies de *L. maximus* para las cuatro poblaciones analizadas de Argentina. **A.** Curva de acumulación de especies observada y estimada con Chao 1. **B.** Curva de acumulación de especies observada y estimada con Jackknife 1.

- Análisis SIMPER de disimilitud porcentual

En la Tabla 4.3.2 se resumen los resultados obtenidos de este análisis, mostrando el porcentaje de disimilitud general y las especies que contribuyeron en mayor grado a esa disimilitud. En el Anexo Capítulo 4 se muestran todas las tablas correspondientes a cada análisis SIMPER realizado, comparando los sitios de a pares donde se muestra el porcentaje de contribución de cada especie parásita (Tablas A4a-A4f).

Al comparar las comunidades componentes de los sitios SOBA y ECAS, el análisis SIMPER arrojó un porcentaje de disimilitud del 63% y los taxones parásitos que más contribuyeron fueron *Viannella* cf. *viscaciae* (61,1%) y *Graphidioides* spp. (22,3%), aportando en conjunto un total del 83,4% (Tabla 4.3.2, Tabla A4a). La comparación de las comunidades componentes de los sitios SOBA y ER arrojó un porcentaje de disimilitud del 66% y el taxón parásito que más contribuyó fue *Viannella* cf. *viscaciae* con un 65% (Tabla 4.3.2, Tabla A4b). La comparación de las comunidades componentes de los sitios SOBA y SE arrojó un porcentaje de disimilitud del 74% y los taxones parásitos que más contribuyeron fueron *Viannella* cf. *viscaciae* (54,5%) y *L. ecasiense* (36,6%), aportando en conjunto un total de 91,1% (Tabla 4.3.2, Tabla A4c). La comparación de las comunidades componentes de los sitios ECAS y ER arrojó un porcentaje de disimilitud del 73% y el taxón parásito que más contribuyó fue *Viannella* cf. *viscaciae* con un 56,6% (Tabla 4.3.2, Tabla A4d). La comparación de las comunidades componentes de los sitios ECAS y SE arrojó un porcentaje de disimilitud del 77% y los taxones parásitos que más contribuyeron fueron *L. ecasiense* (40,2%), *Viannella* cf. *viscaciae* (33,8%) y *Graphidioides* spp. (21,1%), aportando en conjunto un 95,1% (Tabla 4.3.2, Tabla A4e). Finalmente, la comparación de las comunidades componentes de los sitios ER y SE arrojó un porcentaje de disimilitud del 78% y el taxón parásito que más contribuyó fue *Viannella* cf. *viscaciae* con un 53,1% (Tabla 4.3.2, Tabla A4f).

**Tabla 4.3.2.** Resumen de los resultados obtenidos del análisis SIMPER entre las comunidades componentes de los sitios de muestreo. Se muestra el porcentaje de disimilitud general (PD) y las especies que más contribuyeron a la disimilitud. Entre paréntesis se expresa la cantidad de individuos analizados (n).

	SOBA (12)	ECAS (12)	ER (12)	SE (13)
SOBA	-	PD: 63% <i>Viannella cf. viscaciae</i> <i>Graphidioides</i> spp.	PD: 66% <i>Viannella cf. viscaciae</i>	PD: 74% <i>Viannella cf. viscaciae</i> <i>L. ecasiense</i>
ECAS		-	PD: 73% <i>Viannella cf. viscaciae</i>	PD: 77% <i>L. ecasiense</i> <i>Viannella cf. viscaciae</i> <i>Graphidioides</i> spp.
ER			-	PD: 78% <i>Viannella cf. viscaciae</i>
SE				-

- El Test de Hutcheson para múltiples grupos mostró diferencias estadísticamente significativas en los índices de diversidad de Shannon-Wiener entre los cuatro sitios de muestreo ( $p$ -valor < 0,05).

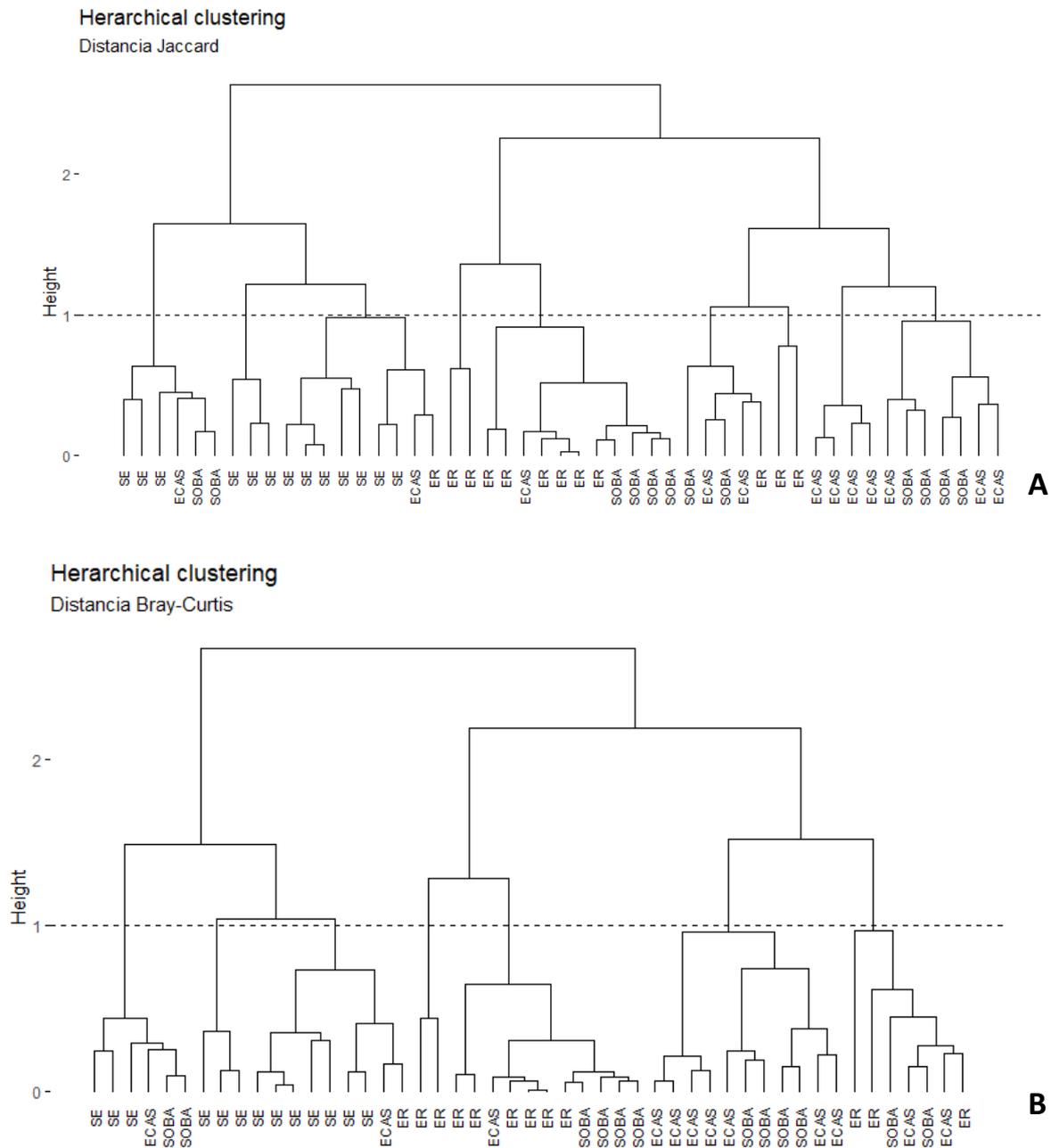
### Resultados a nivel de infracomunidad

El valor medio de abundancia más alto se registró en ER y el menor en SE. Los otros dos sitios mostraron valores intermedios. En cuanto a la riqueza específica en ER y SOBA se observaron los mismos valores medios, los cuales son mayores a los de los otros dos sitios, entre los cuales ECAS registró el menor valor. Por otro lado, en ECAS se observaron los mayores valores medios de diversidad y equitatividad, y consecuentemente el menor valor medio de dominancia, escenario que se invirtió para SOBA, mientras que para ER y SE se observaron valores intermedios y similares para esas tres variables infracomunitarias (Tabla 4.3.3).

**Tabla 4.3.3.** Descriptores de la infracomunidad para los helmintos de *L. maximus* provenientes de cuatro poblaciones de Argentina. Valores expresados como la media  $\pm$  desvío estándar y el rango entre paréntesis.

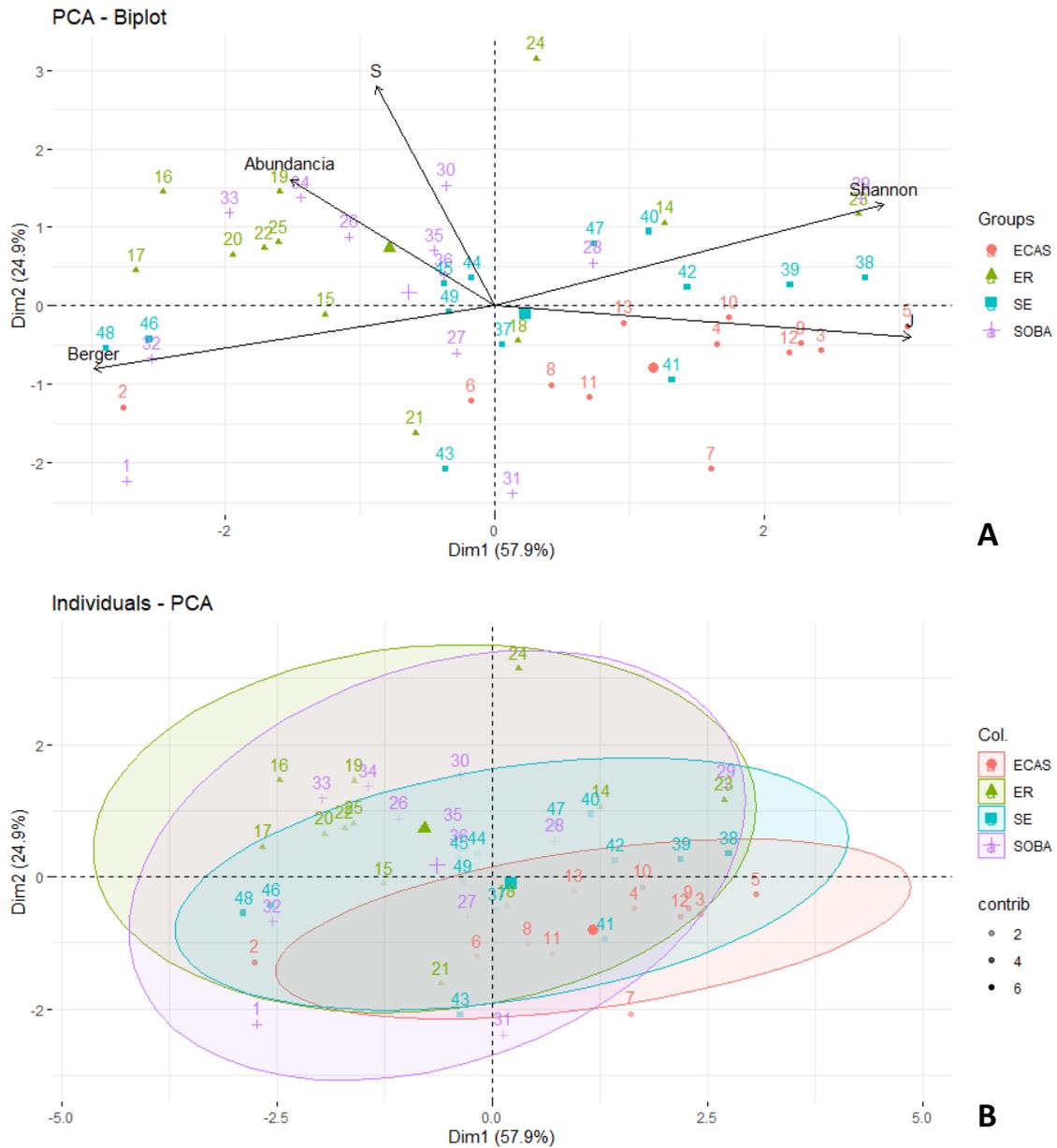
	SOBA (12)	ECAS (12)	ER (12)	SE (13)
<b>A</b>	574 $\pm$ 411 (78-1079)	484 $\pm$ 355 (101-1222)	1356 $\pm$ 1126 (16-3713)	402 $\pm$ 325 (119-1221)
<b>S</b>	4,7 $\pm$ 1,4 (2-6)	3 $\pm$ 0,4 (2-4)	4,7 $\pm$ 0,6 (3-5)	4,1 $\pm$ 0,9 (2-5)
<b>H'</b>	0,58 $\pm$ 0,26 (0,11-1,11)	0,7 $\pm$ 0,21 (0,18-0,94)	0,61 $\pm$ 0,26 (0,29-1,19)	0,66 $\pm$ 0,26 (0,2-1,06)
<b>J'</b>	0,39 $\pm$ 0,16 (0,16-0,69)	0,65 $\pm$ 0,2 (0,16-0,86)	0,4 $\pm$ 0,16 (0,18-0,74)	0,48 $\pm$ 0,18 (0,14-0,77)
<b>D</b>	0,82 $\pm$ 0,12 (0,48-0,98)	0,68 $\pm$ 0,14 (0,48-0,96)	0,79 $\pm$ 0,13 (0,58-0,92)	0,74 $\pm$ 0,15 (0,54-0,96)

- El Test Bootstrap para múltiples grupos mostró diferencias estadísticamente significativas ( $p$ -valor  $< 0,05$ ) para la abundancia entre ER y el resto de los sitios muestreados, para la riqueza y la equitatividad de Pielou entre ECAS y el resto de los sitios muestreados, y para la dominancia simple de Berger-Parker entre ECAS y SOBA por un lado y entre ECAS y ER por el otro, no encontrándose diferencias estadísticamente significativas en la diversidad de Shannon-Wiener ( $p$ -valor  $> 0,05$ ).
- Los dendrogramas obtenidos a partir del análisis cualitativo de similitud de Jaccard y el análisis cuantitativo de disimilitud de Bray-Curtis en general no mostraron agrupamientos de las infracomunidades de cada sitio de muestreo. Sin embargo, se puede ver cierto agrupamiento entre las infracomunidades de SE, las cuales se agrupan solo con algunas infracomunidades de otros sitios (Fig. 4.3.2).



**Fig. 4.3.2.** Dendrogramas obtenidos a partir del análisis de similitud cualitativa de Jaccard (**A**) y disimilitud cuantitativa de Bray Curtis (**B**) entre las poblaciones de *L. maximus* provenientes de cuatro sitios de muestreo.

- Análisis de Componentes Principales para las variables infracomunitarias  
Los dos primeros componentes explicaron un 82,8% de la variabilidad. Si bien no se lograron separar las cuatro poblaciones de muestreo consideradas, las variables infracomunitarias que más contribuyeron a la variabilidad fueron la equitatividad y la dominancia al componente 1, y la riqueza al componente 2 (Fig. 4.3.3).



**Fig. 4.3.3.** PCA bi-plot de las variables infracomunitarias en cuatro poblaciones de *L. maximus* de Argentina **A:** vectores de las variables infracomunitarias. **B:** elipses de cada población hospedadora.

### Resultados a nivel de población componente

Los taxones parásitos que mostraron los mayores valores de prevalencia fueron *Graphidioides* spp. en ECAS, *L. ecasiense* en ECAS, ER y SE, y *Viannella* cf. *viscaciae* en SOBA, ER y SE.

Para la IM, los mayores valores se observaron en *W. hugoti* y *Viannella* cf. *viscaciae* para ER, seguido por *Viannella* cf. *viscaciae* en ECAS y SOBA, y *L. ecasiense* en SE.

Para la AM y la dominancia, los mayores valores se observaron en *Viannella* cf. *viscaciae* para SOBA, ECAS y ER, seguida por *L. ecasiense* quien obtuvo los mayores valores para ambas variables en SE. Estos últimos valores coinciden con lo observado para el número total de parásitos (NTP) de cada taxón (Tabla 4.3.4).

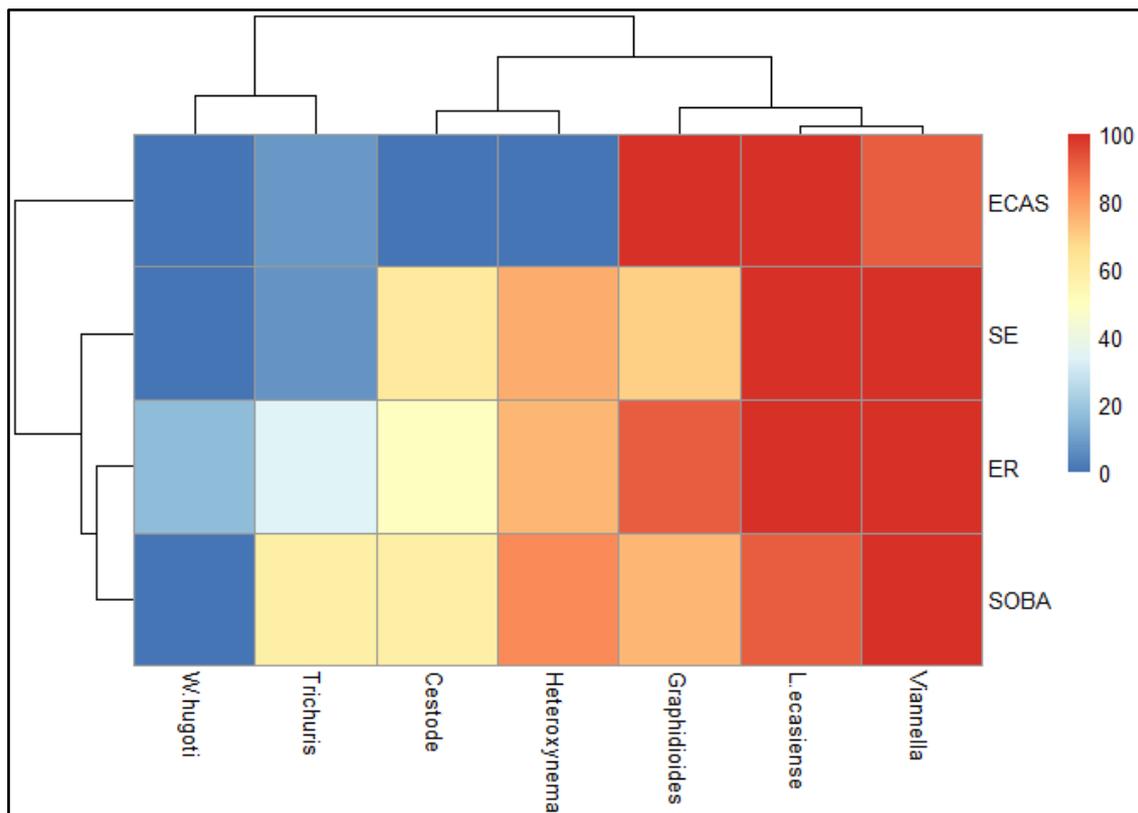
Considerando los resultados de cada taxón parásito se puede ver que *Graphidioides* spp. tuvo los mayores valores de P, IM, AM, D y NTP en ECAS; *L. ecasiense* tuvo los mayores valores de P en ECAS, ER y SE, sin embargo, los mayores valores IM, AM, D y NTP sólo en SE; *Viannella* cf. *viscaciae* fue muy prevalente en SOBA, ER y SE, sin embargo, los mayores valores de IM, AM y NTP se observaron en ER, y fue más dominante en SOBA. Por otro lado, los Cestodes y *Heteroxynema* n. sp. mostraron los mayores valores de los parámetros poblaciones para SE, excepto la P para *Heteroxynema* n. sp. que fue mayor en SOBA. *Wellcomia hugoti* sólo se encontró en ER. Finalmente, *Trichuris* sp. fue más prevalente en SOBA, pero su IM, AM y NTP fueron mayores en ER.

**Tabla 4.3.4.** Resultados obtenidos del análisis a nivel de población componente en los cuatro sitios de muestreo considerados para *L. maximus* en Argentina con sus localizaciones en el tracto digestivo (Loc.). E: estómago, ID: intestino delgado, C: ciego, CA: colon ascendente. SOBA: sudoeste de la provincia de Buenos Aires (N=12), ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres (N=12), ER: Estancia Palmira de Carpinchorí en la provincia de Entre Ríos (N=12), SE: Estancia Los Quebrachitos en la provincia de Santiago del Estero (N=13).

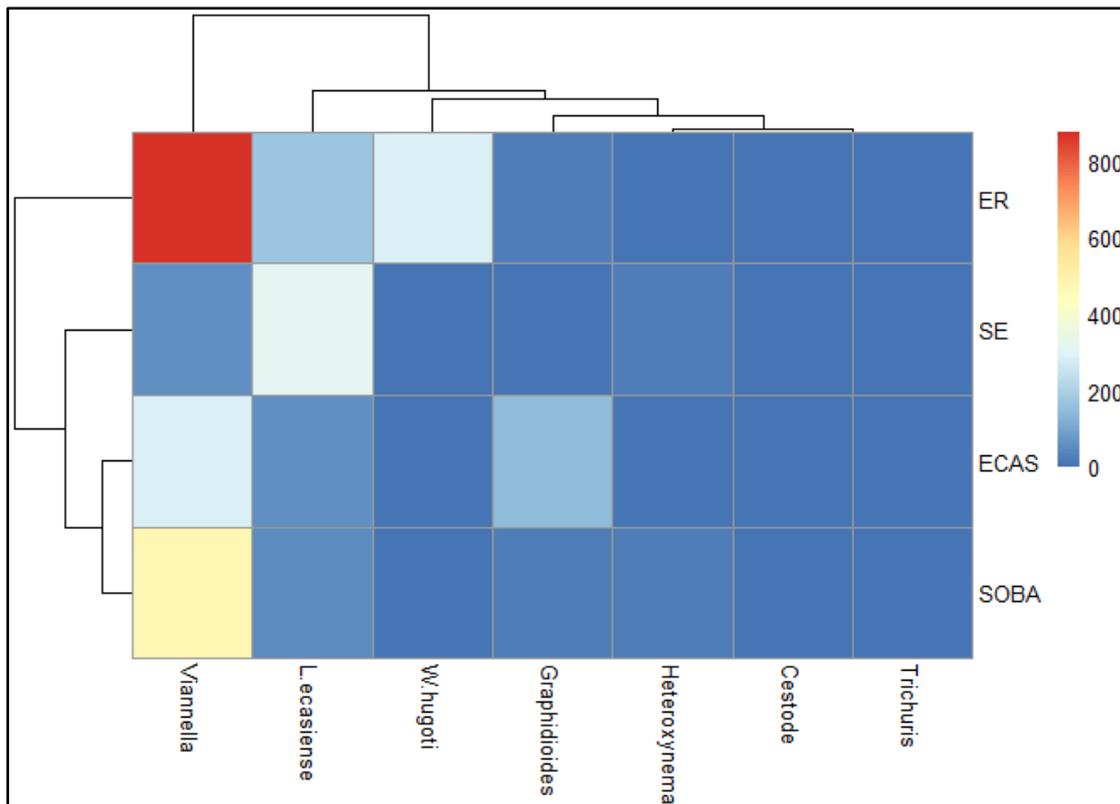
Taxón parásito	Loc.	Prevalencia (P%)				Intensidad Media (IM)				Abundancia Media (AM)				Dominancia (D)				Número total de parásitos (NTP)			
		SOBA	ECAS	ER	SE	SOBA	ECAS	ER	SE	SOBA	ECAS	ER	SE	SOBA	ECAS	ER	SE	SOBA	ECAS	ER	SE
<i>Graphidioides</i> spp.	E	75	100	91,7	69,2	27,9	142,4	22	10,4	20,9	142,4	20,2	7,2	3,6	29,4	1,5	1,8	251	1709	242	94
<i>L. ecasiense</i>	ID	91,7	100	100	100	55,7	53,9	173,3	313,8	51,1	53,9	173,3	313,8	8,9	11,1	12,8	78	613	647	2080	4080
<i>Viannella</i> cf. <i>viscaciae</i>	ID	100	91,7	100	100	480	313,3	875,2	55,2	480	287,2	875,2	55,2	83,7	59,4	64,5	13,7	5760	3446	10503	718
Cestodes	ID	58,3	0	50	61,5	1,4	0	1,7	1,8	0,8	0	0,8	1,1	0,1	0	0,1	0,3	10	0	10	14
<i>Heteroxynema</i> n. sp.	C, CA	83,3	0	75	76,9	24	0	3,4	32,4	20	0	2,6	24,9	3,5	0	0,2	6,2	240	0	31	324
<i>W. hugoti</i>	C, CA	0	0	16,7	0	0	0	1698	0	0	0	283	0	0	0	20,9	0	0	0	3396	0
<i>Trichuris</i> sp.	C	58,3	8,3	33,3	7,7	1,4	2	3,5	1	0,8	0,2	1,2	0,1	0,1	0	0,1	0	10	2	14	1

- Mapas de calor

Los mapas de calor para las prevalencias permiten observar, por un lado, como se agrupan las poblaciones hospedadoras de los distintos sitios de muestreo en base a las prevalencias de las especies que las componen, siendo más parecidas SOBA y ER, grupo al cual se une SE y por último ECAS. Por otro lado, se observa que *Viannella cf. viscaciae* y *L. ecasiense* fueron los taxones parásitos más prevalentes y semejantes en su prevalencia general, a las que se incorporó luego *Graphidioides spp.* *Heteroxynema n. sp.* y los Cestodes presentaron prevalencias intermedias y finalmente *Trichuris sp.* y *W. hugoti* presentaron las prevalencias más bajas (Fig. 4.3.4). Por otro lado, el mapa de calor de las abundancias medias indica que SOBA y ECAS fueron los sitios más parecidos, seguidos por SE y ER. Además, *Trichuris sp.*, los Cestodes y *Heteroxynema n. sp.* tuvieron las abundancias medias más bajas observadas. El siguiente grupo más similar, fue *Graphidioides spp.* y luego *W. hugoti* presente únicamente en ER. Nuevamente, *L. ecasiense* y *Viannella cf. viscaciae* se separaron del resto, en este caso mostrando las mayores abundancias medias (Fig. 4.3.5).



**Fig. 4.3.4.** Mapa de calor de las prevalencias de los taxones parásitos de las cuatro poblaciones de *L. maximus* de Argentina.



**Fig. 4.3.5.** Mapa de calor de las abundancias medias de los taxones parásitos de las cuatro poblaciones de *L. maximus* de Argentina.

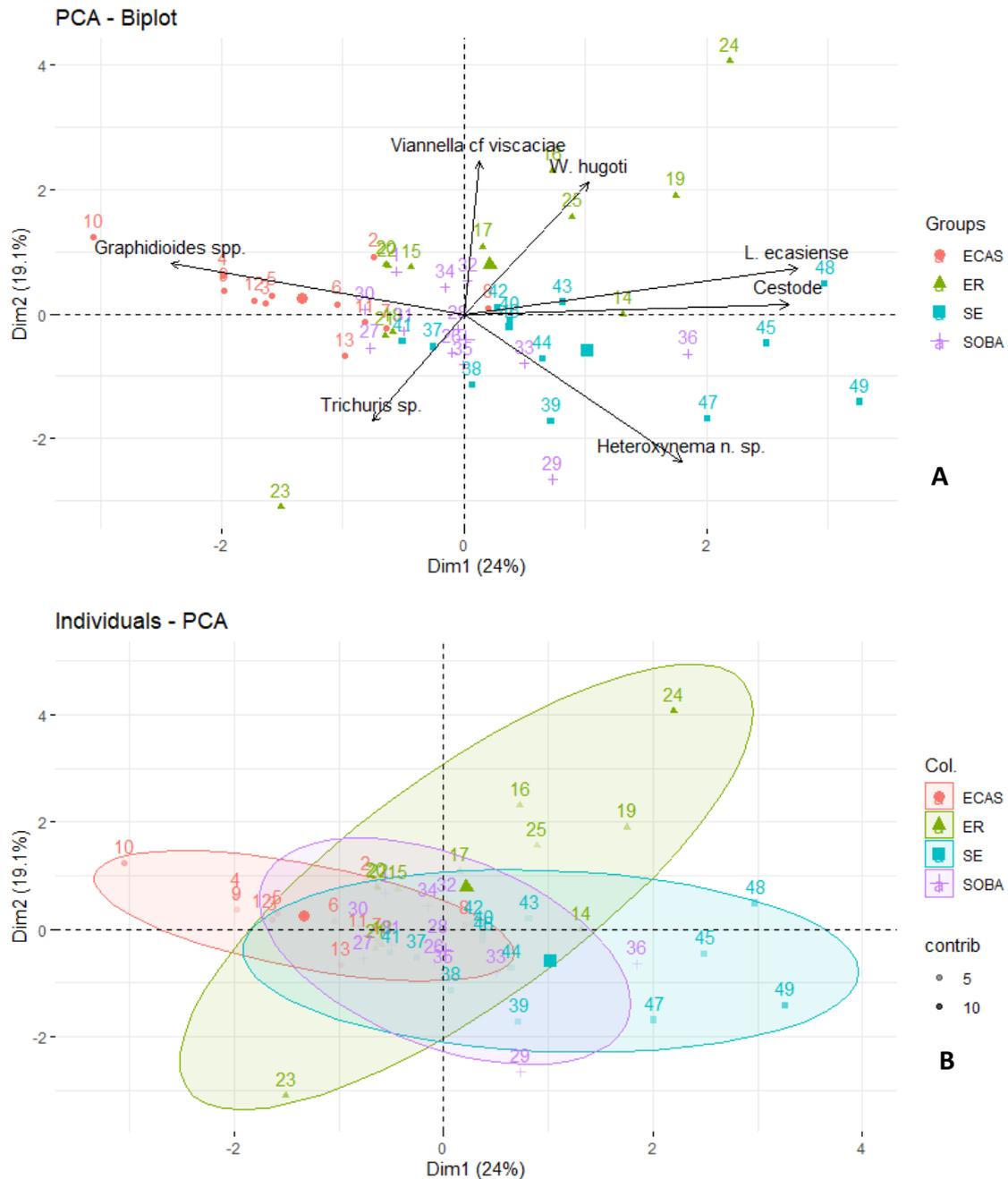
Para las comparaciones de las P, IM y AM sólo se incluyeron *Graphidioides* spp., *L. ecasiense*, *Viannella* cf. *viscaciae* y *Heteroxynema* n. sp., cuyas prevalencias resultaron mayores al 65%.

Al realizar las comparaciones de las P no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ( $p$ -valor  $> 0,05$ ) entre los cuatro sitios de muestreo.

En cuanto a las IM se observaron diferencias estadísticamente significativas ( $p$ -valor  $< 0,05$ ) en las IM de *Graphidioides* spp. para ECAS y el resto de los sitios, y para SE y SOBA, en las IM de *L. ecasiense* entre las poblaciones de ER y SE con las de ECAS y SOBA, en las IM de *Viannella* cf. *viscaciae* entre SE y el resto de los sitios y entre ER y ECAS, y en las IM de *Heteroxynema* n. sp. entre ER y el resto de los sitios donde el taxón parásito estuvo presente.

En cuanto a las AM, se observaron diferencias estadísticamente significativas ( $p$ -valor  $< 0,05$ ) para las AM de *Graphidioides* spp. entre los sitios de muestreo, excepto entre ER y SOBA, para las AM de *L. ecasiense* de ER y SE con SOBA y ECAS, para las AM de *Viannella* cf. *viscaciae* entre SE y los otros sitios de muestreo y entre ER y ECAS, y para las AM de *Heteroxynema* n. sp. entre ER y los otros sitios donde el taxón parásito estuvo presente.

- Análisis de Componentes Principales con las abundancias de los taxones parásitos  
El porcentaje de variabilidad explicada por los dos primeros componentes fue del 43,1%. Los taxones parásitos que más contribuyeron a explicar la variabilidad fueron *L. ecasiense*, los Cestodos y *Graphidioides* spp., para el componente 1, y *Viannella* cf. *viscaciae*, *Heteroxynema* n. sp. y *W. hugoti* para el componente 2 (Fig. 4.3.6).



**Fig. 4.3.6.** PCA bi-plot en base al número total de parásitos en cuatro poblaciones de *L. maximus* de Argentina. **A:** vectores de las variables infracomunitarias. **B:** elipses de cada población hospedadora.

### Resultados parasitológicos en relación a las características del hospedador

Se prospectaron un total de 72 tractos digestivos, que en promedio midieron 452,5 cm (mínimo: 110,3 cm, máximo: 808 cm) y de los cuales se obtuvieron un total de 40.592 helmintos.

- *Número total de parásitos en relación al sexo*

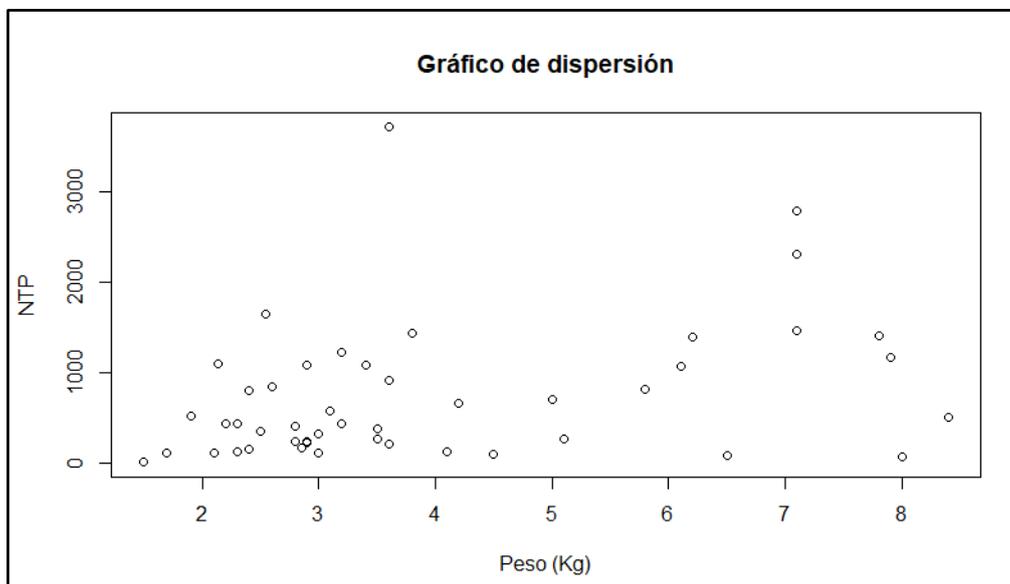
De las 64 vizcachas que se pudo obtener el dato del sexo, 37 resultaron hembras y 27 machos. Las hembras mostraron en promedio un valor menor en el número total de parásitos que los machos; sin embargo, no se observó una diferencia estadísticamente significativa ( $p$ -valor  $> 0,05$ ) al comparar las medias de esa variable entre los sexos (Tabla 4.3.5).

**Tabla 4.3.5.** Número total de parásitos hallados en 64 especímenes examinados de *L. maximus* de distintas regiones de Argentina.

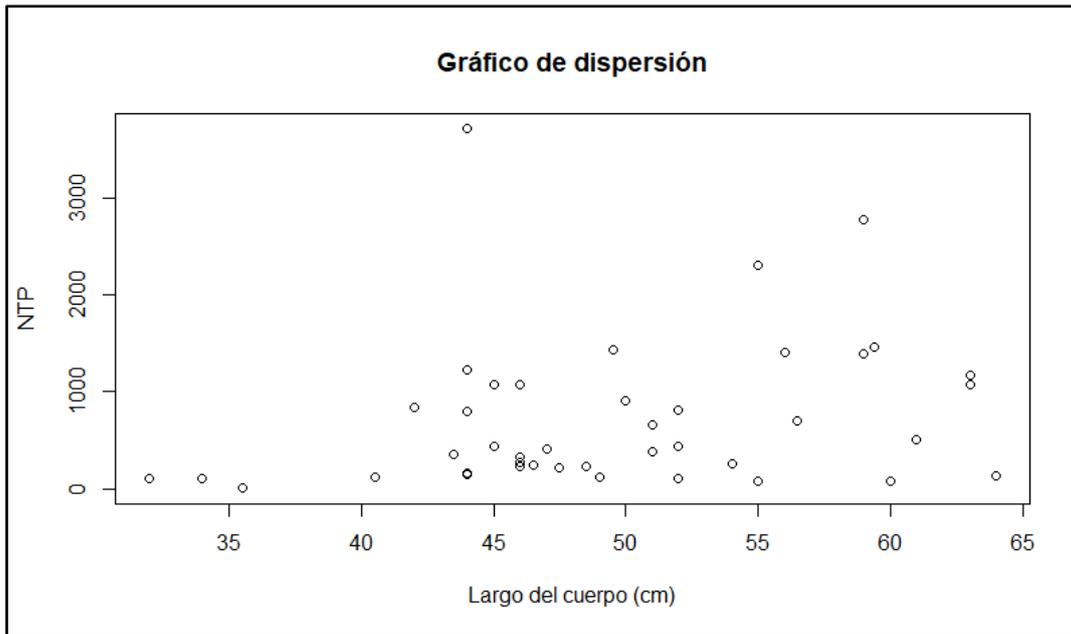
Sexo	Promedio	Desvío Estándar	Mínimo	Máximo
Hembras	564	686	0	3713
Machos	684	711	0	2777

- *Número total de parásitos en relación al tamaño*

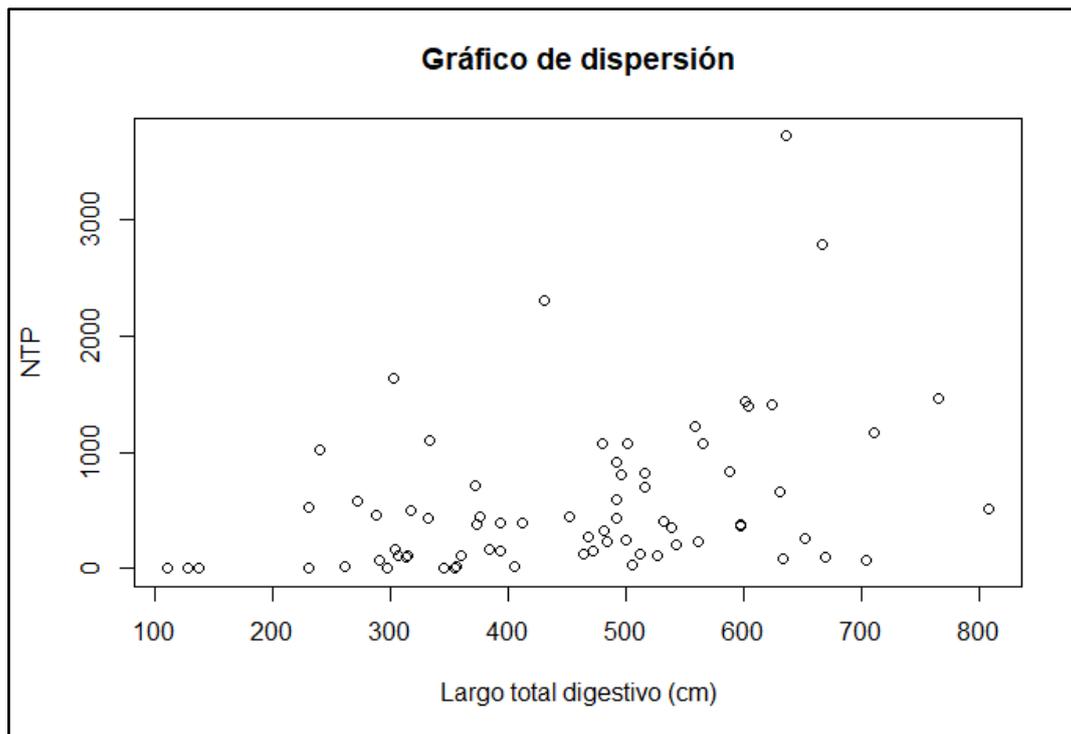
Si bien se encontró una correlación positiva entre el NTP y las variables del hospedador (peso, largo del cuerpo y largo total del tracto digestivo) las mismas fueron bajas (Fig. 4.3.7-4.3.9).



**Fig. 4.3.7.** Correlación de Pearson entre el número total de parásitos (NTP) y el peso de los hospedadores en Kg (N=47) para *L. maximus*.  $R = 0,335$ .



**Fig. 4.3.8.** Correlación de Pearson entre el número total de parásitos (NTP) y el largo del cuerpo de los hospedadores en cm (N=42) para *L. maximus*.  $R = 0,248$ .



**Fig. 4.3.9.** Correlación de Pearson entre el número total de parásitos (NTP) y el largo total del tracto digestivo de los hospedadores en cm (N=72) para *L. maximus*.  $R = 0,369$ .

### Resultados parasitológicos en relación a los ambientes relevados

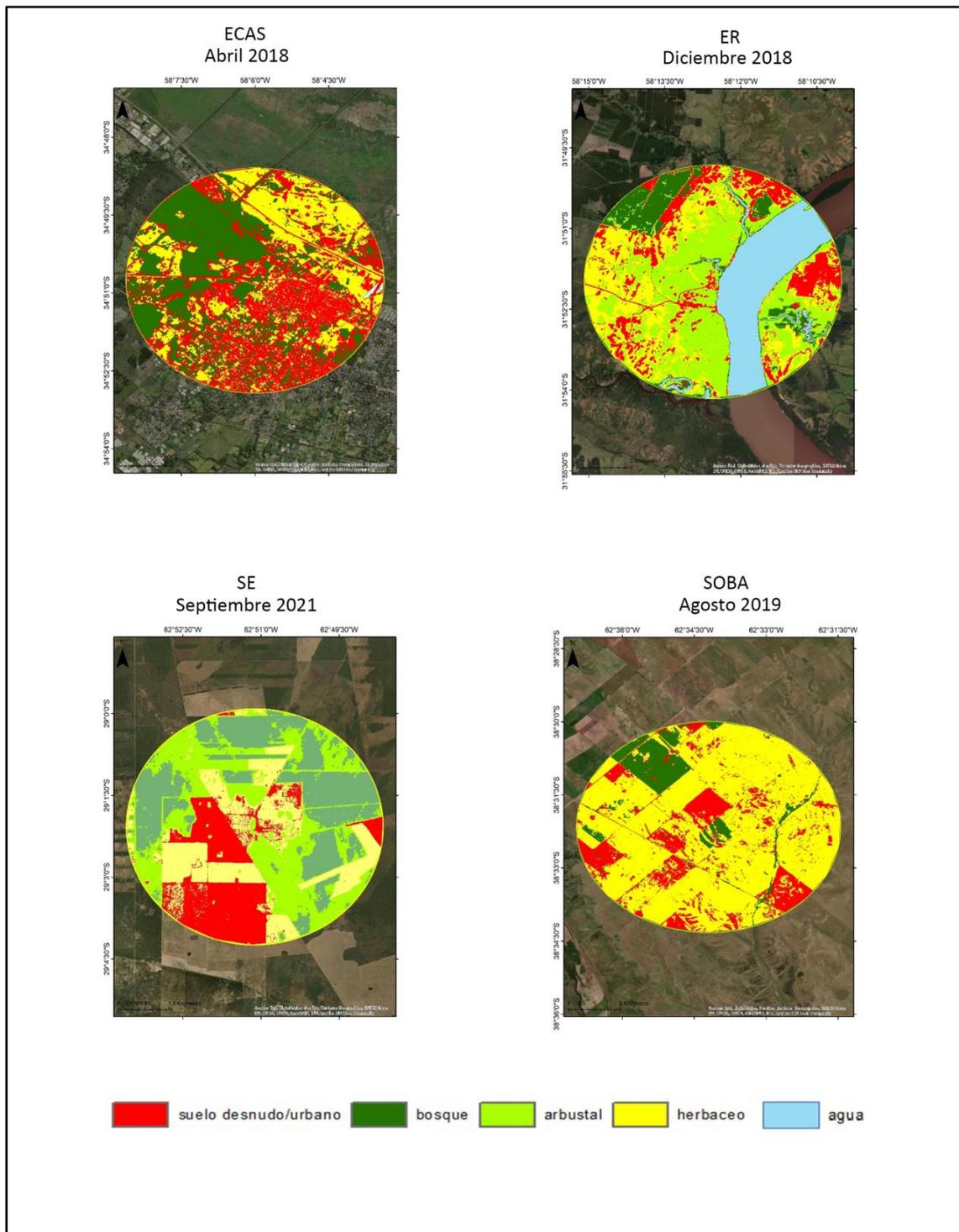
Las clasificaciones supervisadas presentaron valores de kappa superiores a 0,97 y una precisión total cercana al 0,99. En la Tabla 4.3.6 se resume la cobertura de cada área expresada en hectáreas y en la Fig. 4.3.10 se muestra el resultado de las clasificaciones para cada uno de los sitios de muestreo.

**Tabla 4.3.6.** Resultados de las clasificaciones supervisadas realizadas en cuatro sitios de muestreo de *L. maximus* en Argentina. SE: Estancia Los Quebrachitos en la provincia de Santiago del Estero, ER: Estancia Palmira de Carpinchorí en la provincia de Entre Ríos, SOBA: sudoeste de la provincia de Buenos Aires, ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres. Valores expresados en hectáreas.

	Suelo desnudo/urbano	Vegetación herbácea/cultivo	Arbustal	Bosque	Agua
SE	1074	1248,94	1762,75	1680,84	0
ER	877,77	1369,69	1872,77	592,61	1219,91
SOBA	1102,62	4721,01	0	609,61	0
ECAS	2250,69	1722,15	0	2149,53	56,95

En base a los resultados ambientales obtenidos de las clasificaciones supervisadas y los datos parasitológicos obtenidos se puede observar lo siguiente:

- ER es el sitio que muestra la menor cobertura de suelo desnudo/urbanizado y una importante cobertura de vegetación, principalmente herbácea y arbustiva. Además, muestra una importante cobertura de agua. A nivel parasitológico en este sitio se observó la mayor abundancia, riqueza y diversidad parasitaria.
- ECAS es el sitio que presenta la mayor cobertura de suelo desnudo/urbanizado y la mayor cobertura de bosque. Desde lo parasitológico este sitio se caracterizó por una menor riqueza de especies y mayor equitatividad parasitaria.
- SE y SOBA presentan una cobertura de suelo desnudo/urbanizado intermedia a la observada para ER y ECAS. Por otro lado, SOBA mostró la mayor cobertura de vegetación herbácea, sin vegetación arbustiva y poca vegetación de bosque, mientras que SE mostró una cobertura vegetal bastante repartida entre la herbácea, la arbustiva y de bosque. Desde la información parasitológica, se observan valores elevados de riqueza específica, similares a la riqueza observada en ER, aunque menores valores de diversidad y equitatividad, teniendo por el contrario los mayores valores de dominancia.



**Fig. 4.3.10.** Clasificaciones de cuatro sitios y épocas de muestreo para poblaciones de *L. maximus*. ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres, ER: Estancia Palmira de Carpinchorí en la provincia de Entre Ríos, SE: Estancia Los Quebrachitos en la provincia de Santiago del Estero, SOBA: campo “La Bombilla” en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires.

#### 4.4. RESUMEN DE APORTES Y DISCUSIÓN

En este trabajo de tesis se analizaron por primera vez y de manera integral las poblaciones y comunidades de parásitos de *L. maximus*, a partir del estudio a diferentes niveles y con una variedad de parámetros y herramientas de análisis no abordados previamente. Además, estos estudios se realizaron en poblaciones de vizcachas con diferentes características ambientales, y teniendo en cuenta, a la vez, diferentes características del hospedador.

La coincidencia en la curva acumulación de especies entre la riqueza observada y estimada, muestra que con las vizcachas procedentes de los sitios de muestreo (N=49) se puede observar la máxima riqueza presente en *L. maximus*, con lo cual el número de hospedadores examinados fue adecuado y que con pocos hospedadores (en relación a lo que podría esperarse en un trabajo ecológico) la información obtenida es confiable.

##### Análisis a nivel comunidad componente

A partir del panorama global mostrado a través del análisis de la comunidad componente se pueden ver algunos datos interesantes como en ER donde se observaron los mayores valores de abundancia, AM, IM, riqueza y diversidad, y en SOBA la mayor dominancia. Algo llamativo es lo que ocurrió en ECAS, sitio que presentó la menor riqueza, con bajos valores de abundancia, pero un alto valor de diversidad y el mayor valor de equitatividad, mostrando de esta manera que la distribución de las especies parásitas estuvo más equilibrada sin que haya una dominancia marcada por alguna de las especies en particular, como se pudo observar en el resto de los sitios. En este sentido, por ejemplo, si bien ER presentó el mayor valor de diversidad (reflejo de su mayor riqueza y abundancia), mostró un valor de equitatividad similar al de SOBA y SE que presentaron altos valores de dominancia.

Por otro lado, el análisis SIMPER permitió de alguna manera separar las poblaciones en base a las abundancias de algunos parásitos, observándose las mayores disimilitudes entre SE y el resto de los sitios. Asimismo, los sitios presentaron diferencias estadísticamente significativas en los índices de diversidad de Shannon-Wiener, mediante el test de Hutcheson para múltiples muestras.

##### Análisis a nivel infracomunitario

A este nivel se observó un escenario similar al de comunidad componente, aunque a simple vista las diferencias en los parámetros infracomunitarios se ven más atenuadas, reflejado esto en los valores medios y en la superposición de los rangos. Sin embargo, el Test Bootstrap para múltiples muestras permitió distinguir las poblaciones en base a las diferencias estadísticamente significativas observadas entre los sitios de muestreo para algunas de las variables infracomunitarias, es así que ER se diferenció estadísticamente del resto de los sitios por la variable abundancia y ECAS por las variables riqueza, equitatividad y dominancia.

Por otro lado, si bien a partir del análisis de similitud de Jaccard y de disimilitud de Bray-Curtis en los dendrogramas no se lograron separar discretamente las poblaciones, se pudo ver que SE quedó conformando un grupo separado, lo que indica que las infracomunidades fueron más similares entre las vizcachas muestreadas de ese sitio (en su composición y abundancia) y a su vez fueron similares a algunas de otros sitios. Esto, en parte también puede verse reflejado en el análisis SIMPER, el cual mostró en general elevados porcentajes de disimilitud entre los sitios de muestreo dadas por las abundancias de las especies parásitas, mostrándose los mayores porcentajes de disimilitud entre SE y el resto de los sitios.

Por otro lado, si bien el ACP tampoco logró separar las cuatro poblaciones, pudo observarse que las variables infracomunitarias que más contribuyeron a la variabilidad fueron la equitatividad y la dominancia en el componente 1, y la riqueza en el componente 2, variables que permitieron distinguir en parte a las poblaciones hospedadoras en los análisis Bootstrap.

En relación a la diversidad parasitaria, si bien a nivel de comunidad componente el Test de Hutcheson para múltiples muestras mostró diferencias estadísticamente significativas, a nivel infracomunitario no se hallaron tales diferencias. Esto podría ser el reflejo de la heterogeneidad encontrada a nivel infracomunitario y que no se observa a nivel de comunidad componente, lo que indica la importancia de hacer un análisis integral a diferentes niveles cuando se abordan estudios de ecología parasitaria. En este sentido, también es importante no sólo tener en cuenta el índice de diversidad sino también el de equitatividad.

#### Análisis a nivel población componente

A nivel de población componente se pudo ver en general que los nematodos Trichostrongylina (*Graphidioides* spp., *L. ecasiense* y *Viannella* cf. *viscaciae*) fueron los que mostraron las mayores prevalencias, IM, AM y dominancia, caracterizando los distintos sitios de muestreo, visto esto, en primer lugar, en la tabla con los datos crudos y los mapas de calor que se desprenden de ella. Asimismo, las comparaciones mediante el análisis Bootstrap mostraron diferencias estadísticamente significativas en las IM y AM de estos taxones entre los sitios de muestreo. Esto a la vez, se apoya en el ACP y en el análisis SIMPER (realizado a nivel de comunidad componente) donde la abundancia de los tres taxones de Trichostrongylina contribuyeron a la diferenciación y separación de las cuatro poblaciones hospedadoras.

De esta manera los nematodos Trichostrongylina podrían actuar como marcadores de las poblaciones de vizcacha.

Por otro lado, en relación a lo reportado por Foster et al. (2002) para dos poblaciones de *L. maximus* de la provincia de La Pampa, con respecto a *L. ecasiense* se encontraron prevalencias similares; sin embargo, los valores de IM aquí reportados para los cuatro sitios de muestreo son

mayores a los reportados por Foster et al. (2002) para uno de los sitios y menores para el otro. En relación a *Trichuris* sp., las prevalencias en general también resultaron similares, aunque los valores de IM aquí mostrados son mayores a lo reportado por Foster et al. (2002).

En síntesis, muchos de los resultados mostraron diferencias significativas en los tres niveles de análisis que permitieron diferenciar y caracterizar a los cuatro sitios de muestreo considerados. Además, se pudo observar que los helmintos que mayor influencia tuvieron en la separación de los sitios de muestreo fueron los nematodos *Graphidoides* spp., *L. ecasiense* y *Viannella* cf. *viscaciae*, pudiendo actuar estas especies como marcadoras de distintas poblaciones de *L. maximus*.

#### Análisis de las características de los hospedadores y las cargas parasitarias

En general se considera al sexo como una variable importante dado que la inmunosupresión inducida por la testosterona generalmente conduce a que los machos alberguen más parásitos que las hembras (Poulin, 1996; Schalk and Forbes, 1997; Ferrari et al., 2004; Luong et al., 2009). Por otro lado, las hembras pueden experimentar inmunosupresión durante la reproducción o la lactancia, en cuyo momento sus infecciones pueden aumentar. Sin embargo, en algunas especies hospedadoras, determinadas condiciones ecológicas pueden exacerbar las diferencias en la riqueza de parásitos y los niveles de infección entre los hospedadores individuales u homogeneizar las infecciones de tal manera que las diferencias entre los individuos sean muy pequeñas (Zuk y McKean, 1996).

En este sentido, los resultados observados en este trabajo de tesis con ausencia de significancia estadística al comparar los valores medios del NTP entre los sexos y las bajas correlaciones observadas al comparar el NTP con diferentes variables hospedatorias, podrían asociarse a condiciones particulares de cada población hospedadora. Otras hipótesis podrían relacionarse con que las características del hospedador aquí exploradas, relacionadas al sexo y tamaño, no tengan una influencia en las cargas parasitarias o que quizás esa influencia no sea observable, y haya otros factores afectando la estructuración de las poblaciones y comunidades de helmintos.

#### Análisis de las características ambientales y los resultados parasitológicos

Los ensambles parasitarios pueden estar influenciados por los hospedadores que los albergan, y de manera directa o indirecta por el ambiente en el cual se encuentran (Berkhout et al., 2020). En este sentido diferentes estresores antropogénicos pueden alterar muchos aspectos de las interacciones parásito-hospedador tales como la densidad de la población hospedadora, la reproducción de los parásitos, la función inmune del hospedador y el éxito de transmisión parásita (MacLeod y Poulin, 2015). Asimismo, las poblaciones de animales tienden a estar más agrupadas en hábitats alterados debido a la falta de oportunidades de dispersión, lo que puede aumentar el contacto

entre los individuos hospedadores, aumentando también las tasas de transmisión (Carrera-Játiva y Acosta-Jamett, 2023).

Las clasificaciones realizadas en los cuatro sitios de muestreo mostraron diferencias en la cobertura de suelo desnudo/urbanizado, de agua y de distintos tipos de vegetación. Si bien es difícil abordar a conclusiones que permitan determinar cuáles de esas variables de cobertura determinan los resultados parasitológicos observados, dos cuestiones llamaron la atención. Por un lado, ER mostró una cobertura importante de vegetación herbácea y arbustiva, asociada a mayor abundancia, riqueza y diversidad parasitaria. El otro punto que llamó la atención es el caso de ECAS el cual mostró la mayor cobertura de suelo desnudo/urbanizado y de vegetación arbórea (bosque exótico). En este sitio se observó una menor riqueza de especies en relación a los otros sitios y valores altos de diversidad y equitatividad, mostrando también el menor valor de dominancia, es decir, que las especies están más equitativamente representadas. Estos resultados podrían de alguna manera estar reflejando el entorno ambiental de la ECAS, con animales nativos y exóticos en contexto de semicautividad, que podrían llevar a situaciones de estrés; o condiciones que conduzcan a que ciertos parásitos no puedan desarrollarse. De esta manera el ambiente podría estar influyendo directamente en el escenario parasitológico observado.

# CONCLUSIONES FINALES



## CAPITULO 5

## Capítulo 5

### CONCLUSIONES FINALES

- ✓ Este trabajo de tesis representa el primer estudio parasitológico integrado de *Lagostomus maximus* en el cual se analizan poblaciones hospedadoras procedentes de diferentes sitios geográficos (Sudoeste de la provincia de Buenos Aires, ECAS, Entre Ríos y Santiago del Estero) con características ambientales particulares, mediante herramientas y técnicas de análisis no exploradas previamente.
- ✓ Se detectaron 14 taxones parásitos, tres protozoos (*Toxoplasma gondii*, *Sarcocystis* spp. y una forma quística compatible con *Cryptosporidium* sp.) y 11 helmintos (ocho nematodos – *Lagostonema ecasiense*, *Viannella* cf. *viscaciae*, *Graphidioides* sp. 1, *Graphidioides* sp. 2, *Graphidioides* sp. 3, *Wellcomia hugoti*, *Heteroxynema* (*Cavioxyura*) n. sp. y *Trichuris* sp.- y tres cestodes- Cyclophyllidea gen. sp., *Monoecocestus* sp. y otros Cestodes), aportándose datos morfométricos, moleculares, ecológicos y de distribución geográfica.
- ✓ Para las especies previamente registradas en este hospedador (*L. ecasiense*, *Trichuris* sp. y *Monoecocestus* sp.) se aporta información en relación a la variabilidad morfológica, se suma a la caracterización molecular y se amplía la distribución geográfica.
- ✓ Respecto de los otros taxones de helmintos descritos en otras especies hospedadoras, se aportan también nuevos datos taxonómicos (morfológicos-moleculares), y se amplían sus distribuciones geográficas.
- ✓ Entre los protozoos, se halló por primera vez a *T. gondii*, *Sarcocystis* spp. y una forma quística compatible con *Cryptosporidium* sp. en *L. maximus*. Se propone ampliar los estudios para confirmar la presencia de *Cryptosporidium* y determinar la identidad específica de *Sarcocystis* spp.
- ✓ Se describieron dos especies nuevas de nematodos, *W. hugoti* y *Heteroxynema* n. sp.
- ✓ Se reconocieron y describieron tres morfotipos para el género *Graphidioides*.
- ✓ El estudio morfológico de especímenes del género *Viannella* mostró algunas similitudes y diferencias con la especie *Viannella viscaciae*, descrita desde *Lagidium viscacia* y reportada posteriormente para *L. maximus*. Se establece la posibilidad de que se trate de una especie específica de *L. maximus*. Se propone ampliar los estudios, y mientras referirla como *Viannella* cf. *viscaciae*.

- ✓ Se aporta la caracterización molecular de tres marcadores (ITS, Cox, 18S) para 5 taxones parásitos, representando las primeras contribuciones para *L. ecasiense* y para los géneros *Graphidioides* y *Viannella*.
- ✓ El análisis molecular permitió observar los aislamientos de los diferentes haplotipos dentro de los taxones de Trichostrongylina en clados separados de los otros géneros explorados. En todos los casos, aunque los estudios se consideran exploratorios, se observan algunos patrones de correspondencia con las poblaciones hospedadoras. Particularmente, en el caso de *Lagostonema ecasiense* se observan clados que se corresponden con cada una de las poblaciones de vizcachas analizadas.
- ✓ Se hallaron taxones que se consideran de importancia sanitaria, con posibles implicancias en la salud animal y/o zoonóticas (*T. gondii*, *Sarcocystis* spp., forma quística compatible con *Cryptosporidium* sp., *Trichuris* sp.).
- ✓ Por primera vez se realizó un análisis de las poblaciones y comunidades de helmintos, para cuatro poblaciones de vizcachas muestreadas, procedentes de distintas provincias y ecorregiones, con diferentes características ambientales.
- ✓ Algunos análisis y test estadísticos indicaron diferencias significativas en algunas variables parasitológicas que permitieron distinguir las cuatro poblaciones hospedadoras, siendo los nematodos *Graphidioides* spp., *Viannella* cf. *viscaciae* y *L. ecasiense* los que más contribuyeron a esa separación.
- ✓ Los análisis moleculares de *L. ecasiense* (genes *ITS1* y *cox1*) y *Viannella* cf. *viscaciae* (gen *cox1*) mostraron clados que se correspondieron con las diferentes poblaciones de vizcacha analizadas.
- ✓ Se plantea el posible rol de los taxones de Trichostrongylina como marcadores de las distintas poblaciones de *L. maximus*.
- ✓ Se analizaron parámetros de los parásitos en relación a las características del hospedador (sexo y tamaño), y los resultados no fueron concluyentes. Se propone ampliar los estudios tanto en representantes de las poblaciones hospedadoras (mayor número de adultos y juveniles) como a nivel de análisis estadísticos, para conocer sobre la posible influencia de esas y otras características, en relación a la composición y las cargas parasitarias.
- ✓ Se analizaron parámetros de los parásitos en relación a la cobertura de suelo desnudo/urbanizado, de agua y de distintos tipos de vegetación. Se observó que la combinación de algunos de los factores explorados, en cada uno de los sitios, podría estar influyendo en las variables parasitológicas. Aunque los resultados son exploratorios, y aún no concluyentes, se puede sugerir que los nematodos de ciclo de vida directo (como todos los helmintos estudiados,

excepto cestodes), encuentran limitantes ambientales en la estructuración de las poblaciones y comunidades parasitarias.

### Respuestas a los interrogantes planteados en el Capítulo 1:

- ¿La diversidad parasitaria de la vizcacha (*L. maximus*) esta subestimada?

Se suman tres especies de protozoos y 2 de helmintos a los registros anteriores a esta Tesis, con aportes morfológicos, moleculares y de distribución geográfica. Además, con el taxón registrado como *Graphidiodes* spp. se espera profundizar los estudios y dilucidar la posibilidad de nueva/s especie/s.

- ¿Entre las especies parásitas de este roedor se encuentran especies de importancia zoonótica?

Se hallaron al menos cuatro taxones de importancia zoonótica y/o enzoótica (*T. gondii*, forma quística compatible con *Cryptosporidium* sp., *Sarcocystis* spp. y *Trichuris* sp.). La presencia de estos parásitos de importancia sanitaria permite advertir la probabilidad de infección en humanos y otros grupos de animales menos explorados distribuidos en los mismos hábitats. Estos hallazgos, demuestran la importancia de profundizar en el conocimiento de las parasitosis de diferentes hospedadores silvestres, tanto desde el enfoque de la biodiversidad como el de aspectos de importancia sanitaria, para lo cual es necesario una mejor comprensión de la distribución de las especies y de sus ciclos de vida, para lograr la prevención y el control de las mismas.

- ¿Existen factores del hospedador y/o del ambiente que influyan en la presencia y/o abundancia de los parásitos?

La distribución de los helmintos fue estudiada en profundidad, ofreciéndose datos detallados de las estructuras poblacionales y comunitarias. En el cruce de esa información tanto con las características del hospedador como con las características del ambiente, no se evidenciaron resultados significativos. En este marco, y como era de esperarse, en este estudio realizado a campo y con un número de especímenes hospedadores limitado, no pudieron detectarse factores que permitieran obtener resultados concluyentes. Sin embargo, se observaron algunos factores que se pudieron asociar con los datos parasitológicos (por ejemplo una mayor cobertura vegetal principalmente herbácea y arbustiva se asoció con los mayores valores de abundancia, riqueza y diversidad parasitarias y una mayor cobertura de suelo desnudo y de vegetación arbórea (bosque), se asoció con la menor riqueza de especies).

Estos roedores con características ecológicas particulares y de amplia distribución geográfica constituyen modelos ideales para abordar su análisis parasitológico, en virtud de comprender el efecto de las condiciones ambientales en individuos potenciales reservorios de parásitos de interés sanitario, así como la estructura poblacional y comunitaria predecible en determinados ambientes.

Considerando la amplia distribución de *L. maximus* en Argentina, su relevancia económica, su interesante ecología y alta densidad poblacional, resultan insuficientes los estudios realizados para responder esta pregunta, pero se estima ampliar las investigaciones para poder hacerlo en el mediano plazo.

- ¿Se pueden detectar parásitos como marcadores biológicos de las poblaciones hospedadoras y de las características del ambiente?

Mediante los estudios realizados tanto a nivel de la exploración filogenética como desde los resultados estadísticos de las poblaciones y comunidades de helmintos, se observa que tres especies de nematodos Trichostrongylina permitieron diferenciar los cuatro sitios de muestreo analizados, pudiendo interpretarse su rol como marcadoras de distintas poblaciones de *L. maximus*.

## BIBLIOGRAFÍA

- **Alarcos, A.J., Pereira, A.N., Taborda, N.L., Luque, J.L. y Timi, J.T. (2016).** Parasitological evidence of stocks of *Paralichthys isosceles* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) at small and large geographical scales in South American Atlantic coasts. *Fisheries Research*, 173: 221-228.
- **Amori, G. y De Smet, K. (2016).** *Hystrix cristata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T10746A22232484.  
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T10746A22232484.en>
- **Anderson, R.C. (2000).** Nematode parasites of vertebrates. Their Development and Transmission. 2nd ed. CAB International, ed. Wallingford, Oxon, U. K., 650 pp.
- **Anderson, R.C., Chabaud, A.G. y Willmott, S. (2009).** Keys to the Nematode parasites of Vertebrates. Archival Volume. CAB International, UK, 463 pp.
- **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.
- **Apt, B.W. (2014).** Infecciones por parásitos más frecuentes y su manejo. *Revista Médica Clínica Las Condes*, 25(3): 485-528.
- **Arias, S.M., Madanes, N. y Quintana, R.D. (2003).** Estructura y composición de la vegetación en vizcacheras activas e inactivas en el delta del Paraná. *Mastozoología Neotropical*, 10(1): 9-20.
- **Arias, S.M., Quintana, R.D. y Cagnoni, M. (2005).** Vizcacha's influence on vegetation and soil in a wetland of Argentina. *Rangeland Ecology and Management*, 58(1): 51-57.
- **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.
- **Arneberg, P., Skorping, A., Grenfell, B. y Read, A.F. (1998).** Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1403): 1283-1289.
- **Arzamendia, V., Cisneros-Heredia, D.F., Fitzgerald, L., Flores-Villela, O., Gagliardi, G., Giraudo, A., Ines Hladki, A., Köhler, G., Lee, J., Nogueira, C.C., Ramírez Pinilla, M., Renjifo, J., Scrocchi, G., Urbina, N., Williams, J., Wilson, L.D. y Murphy, J. (2021).** *Boa constrictor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2021: e.T197462A2486405. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2021-2.RLTS.T197462A2486405.en>

- **Babero, B.B. y Cattán, P.E. (1975).** Helmintofauna de Chile. III. Parásitos del roedor degu, *Octodon degus* Molina, 1782, con la descripción de tres nuevas especies. Boletín Chileno de Parasitología, 30: 68-76.
- **Babero, B.B. y Murua, R.B. (1987).** The helminth fauna of Chile. X. A new species of whipworm from a Chilean rodent. Transactions of the American Microscopical Society, 106: 190–193.
- **Babero, B.B. y Murua, R.B. (1990).** A new species of whipworm from a South American hystricomorph rodent. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 85: 211–213.
- **Babero, B.B., Cattán, P.E. y Cabello, C. (1975).** *Trichuris bradleyi* sp. n. a whipworm from *Octodon degus* in Chile. Journal of Parasitology, 61: 198–206.
- **Babero, B.B., Cattán, P.E. y Cabello, C. (1976).** A new species of whipworm from the rodent *Akodon longipilis* in Chile. Transactions of the American Microscopical Society, 95: 232–235.
- **Bailly, Y., Cézilly, F. y Rigaud, T. (2018).** Stage-dependent behavioural changes but early castration induced by the acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus* in its *Gammarus pulex* intermediate host. Parasitology, 145: 260-268.
- **Barus, V., Madjumdar, G. y Mikailov, T.K. (1975).** Morphology and taxonomy of *Trichocephalus myocastoris* (Enigk, 1933). Folia Parasitologica, 22: 207–213.
- **Bautista-Hernández, C.E., Monks, S. y Pulido-Flores, G. (2013).** Los parásitos y el estudio de su biodiversidad: un enfoque sobre los estimadores de la riqueza de especies. Estudios científicos en el estado de Hidalgo y zonas aledañas, 2: 13-17.
- **Baylis, H.A. (1922).** Notes on some parasitic nematodes: I. on the genus *Wellcomeia*, Sambon, and a new species of that genus, II. A new species of *Ascaris* from an Armadillo, III. Note on two species of *Porrocaecum* from birds. The Annals and Magazine of Natural History, sér. 9, 9: 494-504.
- **Baylis, H.A. y Daubney, R. (1926).** A synopsis of the families and genera of Nematoda. Order of the Trustees of the British Museum.
- **Beldomenico, P.M. y Begon, M. (2010).** Disease spread, susceptibility and infection intensity: vicious circles? Trends in Ecology and Evolution, 25(1): 21-27.
- **Beldomenico, P.M., Telfer, S., Gebert, S., Lukomski, L., Bennett, M. y Begon, M. (2008).** Poor condition and infection: a vicious circle in natural populations. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 275: 1753-1759.
- **Bellay, S., Oliveira, E.F., Almeida-Neto, M., Mello, M.A.R., Takemoto, R.M. y Luque, J.L. (2015).** Ectoparasites and endoparasites of fish form networks with different structures. Parasitology, 142: 901-909.

- **Berkhout, B.W., Borregaard, M.K., Brandl, R., Brändle, M., Dehling, D.M., Hof, C., Poulin, R. y Thieltges, D.W. (2020).** Host assemblage and environment shape  $\beta$ -diversity of freshwater parasites across diverse taxa at a continental scale. *Global Ecology and Biogeography*, 29(1): 38-49.
- **Beveridge, I. (1994).** Family Anoplocephalidae Cholodkovsky, 1902. En: Khalil, L. F., Jones, A. y Bray, R. A. (Eds.) *Keys to the cestode parasites of vertebrates.* (pp. 315-366) CAB International, Wallingford, U.K.
- **Beveridge, I., Spratt, D.M. y Durette-Desset, M.C. (2014).** Order Strongylida (Railliet & Henry, 1913). *Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*, 2: 557–612.
- **Bier, N.S., Schares, G., Johne, A., Martin, A., Nöckler, K. y Mayer-Scholl, A. (2019).** Performance of three molecular methods for detection of *Toxoplasma gondii* in pork. *Food and Waterborne Parasitology*, 12: e00038.
- **Biocca, E. y Chabaud, A.G. (1955).** Curieuse structure œsophagienne d'un Oxyuride (*Dermatoxys proboscidiophora* n. sp.), parasite de *Xerus*. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 30(4): 339-345.
- **Bisceglia, S., Palacios, R., Quiroga, V.A., Arrabal, J.P., Cruz, P., De Angelo, C., Cuyckens, G.A.E. y Aprile, G. (2019).** *Herpailurus yagouaroundi*. En: SAyDS–SAREM (eds.) *Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina.* <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/herpailurus-yagouaroundi>
- **Boero, J.J. y Boehringer, I.K. (1967).** El parasitismo de nuestra fauna autóctona. *Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias*, 9: 147-148.
- **Branch, L.C. (1993a).** Social organization and mating system of the plains viscacha (*Lagostomus maximus*). *Journal of Zoology*, 229: 473-491.
- **Branch, L.C. (1993b).** Intergroup and intragroup spacing in the plains vizcacha, *Lagostomus maximus*. *Journal of Mammalogy*, 74(4): 890-900.
- **Branch, L.C. (1993c).** Seasonal patterns of activity and body mass in the plains vizcacha, *Lagostomus maximus* (family Chinchillidae). *Canadian Journal of Zoology*, 71: 1041-1045.
- **Branch, L.C., Villarreal, D. y Fowler, G.S. (1993).** Recruitment, dispersal, and group fusion in a declining population of the plains vizcacha (*Lagostomus maximus*; Chinchillidae). *Journal of Mammalogy*, 74(1): 9-20.
- **Branch, L.C., Villarreal, D. y Fowler, G.S. (1994a).** Factors influencing population dynamics of the plains viscacha (*Lagostomus maximus*, Mammalia, Chinchillidae) in scrub habitat of central Argentina. *Journal of Zoology*, 232(3): 383-395.

- **Branch, L.C., Villarreal, D., Sosa, A., Pessino, M., Machicote, M., Lerner, P., Borraz, P., Urioste, M. y Hierro, J.L. (1994b).** Estructura de las colonias de vizcacha y problemas asociados con la estimación de la densidad poblacional en base a la actividad de las vizcacheras. *Mastozoología Neotropical*, 1(2): 135-142.
- **Branch, L.C., Hierro, J.L. y Villarreal, D. (1999).** Patterns of plant species diversity following local extinction of the plains vizcacha in semi-arid scrub. *Journal of Arid Environments*, 41: 173-182.
- **Bray, A.B. y Cribb, T.H. (2015).** Are cryptic species a problem for parasitological biological tagging for stock identification of aquatic organisms? *Parasitology*, 142: 125-133.
- **Budria, A. y Candolin, U. (2014).** How does human-induced environmental change influence host-parasite interactions? *Parasitology*, 141(4): 462-74.
- **Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R. y Gómez, D. (1999).** Eco-regiones de la Argentina. Administración de Parques Nacionales, Programa de Desarrollo Institucional Ambiental Buenos Aires, 42 pp.
- **Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. y Shostak, A.W. (1997).** Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575-583.
- **Bush, A.O., Fernandez, J.C., Esch, G.W. y Seed, J.R. (2001).** Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 576 pp.
- **Cafrune, M.M., Aguirre, D.H. y Rickard, L.G. (1999).** Recovery of *Trichuris tenuis* Chandler, 1930, from camelids (*Lama glama* and *Vicugna vicugna*) in Argentina. *Journal of Parasitology* 85: 961-962.
- **Caira, J.N. y Littlewood, D.T.J. (2013).** Worms, Platyhelminthes. En: Levin, S.A. (Ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*, vol. 7, 2nd edition (pp. 437–469) Academic Press, Waltham, MA.
- **Caira, J.N., Jensen, K., Georgiev, B.B., Kuchta, R., Littlewood, D.T.J., Mariaux, J., Scholz, T., Tkach, V.V. y Waeschenbach, A. (2017).** An overview of tapeworms from vertebrate bowels of the earth. En: Caira, J. y Jensen, K. (Eds.) *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth.* (pp. 1-20) University of Kansas, Natural History Museum, Lawrence, KS.
- **Calero-Bernal, R. y García-Bocanegra, I. (2023).** Parasites and wildlife. *Animals*, 13, 628: 1-4.
- **Callejón, R., Robles, M.R., Panei, C.J. y Cutillas, C. (2016).** Molecular diversification of *Trichuris* spp. from Sigmodontinae (Cricetidae) rodents from Argentina based on mitochondrial DNA sequences. *Parasitology Research*, 115: 2933-2945.
- **Cameron, T.W.M. (1923).** Studies on two new genera and some little known species of the nematode family, Trichostrongylidae Leiper. *Journal of Helminthology*, 1: 71-96.

- **Cameron, T.W.M. (1925).** The Trichostrongyle Genus *Graphidioides*. *Journal of Helminthology*, 3(3-4): 163-166.
- **Cameron, T.W.M. y Reesal, M.R. (1951).** Studies on the endoparasitic fauna of Trinidad mammals. *Canadian Journal of Zoology*, 29: 276–289.
- **Canova, V., Robles, M.R. y Abba, A.M. (2021).** A new species of *Wellcomia* (Nematoda: Oxyuridae) in the plains viscacha (Rodentia: Chinchillidae) from Argentina, an emended diagnosis and an update of the genus *Wellcomia*. *Parasitology Research*, 120(3): 929-940.
- **Canova, V., Helman, E., Robles, M.R., Abba, A.M. y Moré, G. (2023).** First report of *Sarcocystis* spp. (Apicomplexa, Sarcocystidae) in *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1917) (Rodentia, Chinchillidae) in Argentina. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 20: 180-186.
- **Cantatore, D.M.P. y Timi, J.T. (2015).** Marine parasites as biological tags in South American Atlantic waters, current status and perspectives. *Parasitology*, 142: 5-24.
- **Catalano, S.R., Whittington, I.D., Donnellan, S.C. y Gillanders, B.M. (2014).** Parasites as biological tags to assess host population structure: guidelines, recent genetic advances and comments on a holistic approach. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 3: 220-226.
- **Cattadori, I.M., Haukisalmi, V., Henttonen, H. y Hudson, P.J. (2006).** Transmission ecology and the structure of parasite communities in small mammals. En: Morand, S., Krasnov, B.R. y Poulin, R. (Eds.) *Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management* (pp 349-369). Springer, Tokyo.
- **Chandler, A.C. (1945).** *Trichuris* species from California rodents. *Journal of Parasitology*, 31: 284–287.
- **Chandler, A.C. (1946).** *Trichuris peromysci* n. sp. from *Peromyscus californicus*, and further notes on *T. perognathi* Chandler, 1945. *Journal of Parasitology*, 32: 208.
- **Chen, J., Wang, W., Lin, Y., Sun, L., Li, N., Guo, Y., Kvac, M., Ryan, U., Feng, Y. y Xiao, L. (2021).** Genetic characterizations of *Cryptosporidium* spp. from pet rodents indicate high zoonotic potential of pathogens from chinchillas. *One Health*, 13: 100269.
- **Child, M.F. (2016).** *Pedetes capensis* (errata version published in 2017). The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T16467A115133584.  
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-3.RLTS.T16467A22240444.en>
- **Chilton, N.B., Huby-Chilton, F. y Gasser, R.B. (2003).** First complete large subunit ribosomal RNA sequence and secondary structure for a parasitic nematode: phylogenetic and diagnostic implications. *Molecular and Cellular Probes*, 17: 33-39.

- **Chuvienco, E. (1995).** Fundamentos de Teledetección Espacial (2 ed.). Madrid. Ediciones Rialp, S.A, pp. 25-42.
- **Cirignoli, S. (2019).** *Coendou prehensilis* En: SAYDS-SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/coendou-prehensilis>.
- **Cirignoli, S. y Lartigau, B. (2019).** *Lagostomus maximus*. En: SAYDS-SAREM (Eds), Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <http://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/lagostomus-maximus>
- **Cirignoli, S., Pereira, J.A. y Varela, D. (2019a).** *Cerdocyon thous*. En: SayDS-, S.A.R.E.M. (Ed.), Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/cerdocyon-thous>
- **Cirignoli, S., Di Bitetti, M.S., Giraudo, A.R., Guiscafré, A.N., Iaconis, K., Quiroga, V.A., Soler, L., Varela, D. y Zuleta, G.A. (2019b).** *Chrysocyon brachyurus*. En: SayDS-, S.A.R.E.M. (Ed.), Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/chrysocyon-brachyurus>
- **Cizauskas, C.A., Carlson, C.J., Burgio, K.R., Clements, C.F., Dougherty, E.R., Harris, N.C. y Phillips, A.J. (2016).** Parasite vulnerability to climate change: an evidence-based functional trait approach. Royal Society Open Science, 4: 160535.
- **Clarke, N.R., Gorley, R.N., Somerfield, P.J. y Warwick, R.M. (2014).** Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation (3<sup>rd</sup> edition). PRIMER-E, Plymouth.
- **Combes, C. (2001).** Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions. University of Chicago Press, Chicago 728 pp.
- **Corrêa-Gomes, D., Lanfredi, R.M., Pinto, R.M. y De Souza, W. (1992).** Description of *Trichuris travassosi* n. sp. (Nematoda: Trichurinae) from a Brazilian rodent, by light and scanning electron microscopy. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 87: 1–10.
- **Couch, L., Foster, G.W., Machicote, M. y Branch, L.C. (2001).** Descriptions of two new species of *Eimeria* (Apicomplexa: Eimeriidae) and of *Eimeria Chinchillae*-like oocysts from the plains vizcacha *Lagostomus maximus* (Desmarest, 1817) (Rodentia: chinchillidae) from Argentina. Journal of Parasitology, 87(1): 144-147.
- **Cwirenbaum, R., Schmidt, A.R., Cortasa, S.A., Corso, M.C., Vitullo, A.D., Dorfman, V.B. y Halperin, J. (2021).** First record of an infection by tissue cyst-forming coccidia in wild vizcachas

- (*Lagosotmus maximus*, Rodentia) of Argentina. International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife, 16: 52-58.
- **De Angelo, C., Llanos, R., Guerisoli, M.M., Varela, D., Valenzuela, A.E.J., Pía, M.V., Monteverde, M., Reppucci, J.I., Lucherini, M., D'Agostino, R., Bolgeri, M.J. y Quiroga, V.A. (2019).** *Puma concolor*. En: SAYDS–SAREM (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <https://cma.sarem.org.ar/index.php/es/especie-nativa/puma-concolor>
  - **Djurković-Djaković, O., Dupouy-Camet, J., Giessen, J.V. y Dubey, J.P. (2019).** Toxoplasmosis: overview from One Health perspective. Food and Waterborne Parasitology, 12: e00054.
  - **Dobson, A., Lafferty, K.D., Kuris, A.M., Hechinger, R.F. y Jetz, W. (2008).** Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(1): 11482-11489.
  - **Dubey, J.P. (2022).** Toxoplasmosis of Animals and Humans, third ed. CRC Press, 542 pp.
  - **Dubey, J.P. y Beattie, C.P. (1988).** Toxoplasmosis of animals and man. CRC Press, Inc. 220 pp.
  - **Dubey, J.P., Calero-Bernal, R., Rosenthal, B.M., Speer, C.A. y Fayer, R. (2016).** Sarcocystosis of Animals and Humans, second ed. CRC Press, 481 pp.
  - **Durette-Desset, M.C. (1968a).** Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. III: Nouvelles données morphologiques sur cinq espèces parasites de rongeurs ou de primates. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 2ème série, 40: 1215-1221.
  - **Durette-Desset, M.C. (1968b).** Nématodes Héligmosomes D'Amérique du Sud I. Description de deux nouvelles espèces: *Stilestrongylus freitasi*, parasite de *Zygodontomys lasiurus*, et *Viannella lenti*. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 40(2): 403-412.
  - **Durette-Desset, M.C. (1969).** Nouvelles données morphologiques sur quelques Nématodes Héligmosomes, parasites de Rongeurs. Annales de Parasitologie, 44(1): 37-46.
  - **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 genera of the Superfamily Trichostrongyloidea. N°10. En: Anderson, R.S. y Chabaud, A.G. (Eds.) CIH Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates (pp.1–68). Commonwealth Agricultural Bureaux, Fairham Royal, Bucks.
  - **Durette-Desset, M.C. y Denké, M. (1978).** Description de nouveaux nematodes parasites d'un lièvre africain et complements à l'étude morphologique de quelques Trichostrongylidae. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 354: 331-347.

- **Durette-Desset, M.C. y Pinto, R.M. (1977).** Nouvelles données morphologiques sur des Nématodes Trichostrongyloides des collections de l'Institut Oswaldo Cruz. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 469: 755-764.
- **Durette-Desset, M.C., Gonçalves, A.Q. y Pinto, R.M. (2006).** Trichostrongylina (Nematoda, Heligmosomoidea) coparasites in *Dasyprocta fuliginosa* Wagler (Rodentia, Dasyproctidae) from Brazil, with the re-establishment of the genus *Avellaria* Freitas & Lent and the description of two new species. Revista Brasileira de Zoologia, 23: 509-519.
- **Easterbrook, J.D., Kaplan, J.B., Vanasco, N.B., Reeves, W.K., Purcell, R.H., Kosoy, M.Y. y Klein, S.L. (2007).** A survey of zoonotic pathogens carried by Norway rats in Baltimore, Maryland, USA. Epidemiology and Infection, 135: 1192-1199.
- **Eberhardt, A.T., Robles, M.R., Monje, L.D., Beldomenico, P.M. y Callejón, R. (2019).** A new *Trichuris* species (Nematoda: Trichuridae) from capybaras: morphological-molecular characterization and phylogenetic relationships. Acta Tropica, 190: 244-252.
- **Edgar, R.C. (2004).** MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. Nuclei Acids Research, 32(5): 1792-1797.
- **Esch, G.W. y Fernández, J.C. (1993).** A Functional Biology of Parasitism. Ecology and evolutionary implications. Chapman y Hall (Eds.) University California press, USA, 337 pp.
- **Esch, G.W., Barger, M.A. y Fellis, K.J. (2002).** The transmission of digenetic trematodes: Style, elegance, complexity. Integrative and comparative biology, 42(2): 304-312.
- **Espinosa, T.E. (2003).** ¿Cuántas especies hay? Los estimadores no paramétricos de Chao. Elementos, 52: 53-56.
- **Falcón-Ordaz, J., Monzalvo-López, R.J. y García-Prieto, L. (2020).** New species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) parasitizing *Heteromys salvini* (Rodentia: Heteromyidae) from Costa Rica, with a key to *Trichuris* species described from Heteromyidae. Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária, 29: e022019.
- **Fayer, R. y Ungar, B.L.P. (1986).** *Cryptosporidium* spp. and Cryptosporidiosis. Microbiological Reviews, 50(4): 458-483.
- **Fayer, R., Esposito, D.H. y Dubey, J.P. (2015).** Human infections with *Sarcocystis* species. Clinical Microbiology Review, 28(2): 295–311.
- **Ferreyra, H., Uhart, M.M., Romano, M.C., Beldomenico, P.M., Samartino, L., Paolicchi, F., Lauricella, M., Jorge, M.C., Schettino, A., Guida, N. y Martín, A.M. (2007).** Inmovilización química y evaluación de salud de vizcachas salvajes (*Lagostomus maximus*) en el chaco árido argentino. Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR, 10(2): 91-99.

- **Ferri, E.F.R. (2021).** Una salud y zoonosis (y viceversa). *Anales de la Real Academia de Doctores de España*, 6(2): 319-340.
- **Floyd, R.M., Rogers, A.D., Lamshead P.J.D. y Smith, C.R. (2005).** Nematode-specific PCR primers for the 18S small subunit rRNA gene. *Molecular Ecology Notes*, 5: 611–612.
- **Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. y Vrijenhoek, R. (1994).** DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome *c* oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5): 294-299.
- **Foster, G.W., Branch, L.C., Machicote, M., Kinsella, J.M., Villarreal, D. y Forrester, D. (2002).** Gastrointestinal helminths of the Plains Vizcacha (*Lagostomus maximus*) from Argentina, with observations on interspecific interactions between nematodes and cestodes. *Comparative Parasitology*, 69(1): 26-32.
- **Frandsen, J.C. y Grundmann, A.W. (1961).** *Trichuris stansburyi* and *Gongylonema mysciphilia*, two new species of nematodes from the deer mouse in Utah. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 28: 91–94.
- **Freeman, R.S. (1949).** Notes on the morphology and life cycle of the genus *Monoecocestus* Beddard, 1914 (Cestoda: Anoplocephalidae) from the porcupine. *The Journal of parasitology*, 35(6): 605-612.
- **Freitas, J.F.T. y Almeida, J.L. (1936).** Segunda contribuição ao conhecimento da fauna helminthologica da Argentina: *Heteroxyinema Wernecki* n. sp. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 31(2): 185-188.
- **Freitas, J.F.T., Lent, H. y Almeida, J.L. (1937).** Pequena contribuição ao estudo da fauna helminthologica da Argentina:(Nematoda). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 32(2): 195-209.
- **Freitas, J.F.T., Lent, H. y Almeida, J.L. (1938).** *Aspicularis caviellae*, a new name for *Aspicularis schulzi* Freitas, Lent and Almeida, 1937, preoccupied. *Proceedings of The Helminthological Society of Washington*, 5(2): 65.
- **García-Prieto, L., Falcón-Ordaz, J. y Guzmán-Cornejo, C. (2012).** Helminth parasites of wild Mexican mammals: list of species, hosts and geographical distribution. *Zootaxa*, 3290: 1-92.
- **Gardener, M. (2017).** *Statistics for ecologists using R and Excel. Data collection, exploration, analysis and presentation (2<sup>nd</sup> Ed.)*. Pelagic publishing.
- **Gazzonis, A.L., Gjerde, B., Villa, L., Minazzi, S., Zanzani, S.A., Riccaboni, P., Sironi, G. y Manfredi, M.T. (2019).** Prevalence and molecular characterisation of *Sarcocystis miescheriana* and *Sarcocystis sui hominis* in wild boars (*Sus scrofa*) in Italy. *Parasitology Research*, 118: 1271–1287.

- **Georgiev, B.B., Bray, R.A. y Littlewood, D.T.J. (2006).** Cestodes of small mammals: taxonomy and life cycles. En: Morand, S., Krasnov, B.R. y Poulin, R. (Eds.) *Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management*. (pp.29-62) Springer, Tokyo, Japan.
- **Gibbons, L.M. (2010).** Keys to the Nematode Parasite of Vertebrates. Supplementary Volume. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 416 pp.
- **Gjerde, B. (2013).** Phylogenetic relationships among *Sarcocystis* species in cervids, cattle and sheep inferred from the mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I gene. *International Journal for Parasitology*, 43: 579–591.
- **Gjerde, B. (2014).** Molecular characterisation of *Sarcocystis rileyi* from a common eider (*Somateria mollissima*) in Norway. *Parasitology Research*, 113: 3501–3509.
- **Goodey, T. (1925).** *Viannella viscaciae* n. sp., a nematode parasite of the South American rodent *Viscacia viscaciae*. *Journal of Helminthology*, 3(3-4): 157-162.
- **Goodman, B.A. y Johnson, P.T.J. (2011).** Disease and the extended phenotype: parasites control host performance and survival through induced changes in body plan. *PLoS ONE*, 6(5): e20193.
- **Guerreiro Martins, N.B. (2020).** Parasitismo de roedores sigmodontinos: aspectos taxonómicos, ecológicos y patrones de distribución de los platelmintos y acantocéfalos en Argentina. Tesis de doctorado, Universidad Nacional de La Plata.
- **Guerreiro Martins, N.B., Canova, V., Robles, M.R., Panisse, G., Rojas, M., Galliari, C.A. y Navone, G.T. (2023).** Distribution of Cestoda parasitizing rodents (Muroidea: Cricetidae: Sigmodontinae) from Argentina. *Mastozoología neotropical* (en prensa).
- **Guerrero, R. (2020).** Two new nematodes from the families Molineidae and Strongyloididae (Nemata): parasites of *Caenolestes* (Mammalia: Paucituberculata: Caenolestidae) from the Andes of Ecuador. *MANTER: Journal of Parasite Biodiversity*, 13.
- **Guindon S., y Gascuel, O. (2003).** A simple, fast, and accurate algorithm to estimate large phylogenies by maximum likelihood. *Systematic Biology*, 52: 696–704.
- **Hall, M.C. (1916).** Nematodes parasites of mammals of the orders Rodentia, Lagomorpha and Hyracoidea. *Proceedings of the United States National Museum*, 50:1–258.
- **Hancke, D., Navone, G.T. y Suárez, O.V. (2011).** Endoparasite community of *Rattus norvegicus* captured in an urban area of Argentina. *Helminthologia*, 48(3): 167– 173.
- **Haverkost, T.R. y Gardner, S.L. (2009).** A redescription of three species of *Monoecocestus* (Cestoda: Anoplocephalidae) including *Monoecocestus threlkeldi* based on new material. *Journal of Parasitology*, 95(3): 695-701.

- **Haverkost, T.R., y Gardner, S.L. (2010).** New species in the genus *Monoecocestus* (Cestoda: Anoplocephalidae) from neotropical rodents (Caviidae and Sigmodontidae). *Journal of Parasitology*, 96(3): 580-595.
- **Henricksen, S.A. y Pohlenz, J.F.L. (1981).** Staining of Cryptosporidia by a modified Ziehl-Neelsen technique. *Acta Veterinaria Scandinavica*, 22: 594-596.
- **Herrera, L. (2010).** Una revisión sobre reservorios de *Trypanosoma (Schizotrypanum) cruzi* (Chagas, 1909), agente etiológico de la enfermedad de Chagas. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*, 50(1): 3-15.
- **Hierro, J.L., Kenneth, L.C., Branch, L.C. y Villarreal, D. (2011).** Native herbivore exerts contrasting effects on fire regime and vegetation structure. *Oecologia*, 166: 1121-1129.
- **Hsu, J.C. (1996).** Multiple comparisons: theory and methods. Springer-Science+Business Media, 277 pp.
- **Huang, Z., Ye, Y., Zhang, H., Deng, S., Tao, J., Hu, J. y Yang, Y. (2019).** Morphological and molecular characterizations of *Sarcocystis miescheriana* and *Sarcocystis sui hominis* in domestic pigs (*Sus scrofa*) in China. *Parasitology Research*, 118: 3491–3496.
- **Hudson, P.J., Dobson, A.P. y Lafferty, K.D. (2006).** Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7): 381-385.
- **Hugot, J.P. (1981).** Les Syphaciinae (Oxyuridae) parasites de Sciuridés évolution des genres *Syphatineria* et *Syphabulea*. Éditions du Muséum, 66 pp.
- **Hugot, J.P. (1982a).** Sur le genre *Wellcomia* (Oxyuridae, Nematoda), parasite de Rongeurs archaïques. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 4° sér., 4, section A, (1-2): 25-48.
- **Hugot, J.P. (1982b).** Sur le genre *Hilgertia* (Oxyuridae, Nematoda) parasite de Rongeurs Cténodactylidés. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 4° sér., 4, section A, (3-4): 419-431.
- **Hugot, J.P. (1983).** Deux Oxyure parasites de *Petromus typicus*, un Rongeur sud-africain archaïque. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 4° sér., 5, section A, (1): 187-199.
- **Hugot, J.P. (1988).** Les nématodes Syphaciinae, parasites de Rongeurs et de Lagomorphes: Taxonomie, zoogéographie, évolution. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Série A, Zoologie, 141: 1–158.
- **Hugot, J.P. (2003).** New evidence for Hystricognath rodent monophyly from the phylogeny of their pinworms. En: Page, R.D.M. (Ed) *Tangled trees: phylogeny, cospeciation, and coevolution*. The University of Chicago Press, Chicago and London, pp 144–173.

- **Hugot, J.P. y Sutton, C.A. (1989).** Contribution à la connaissance de la faune parasitaire d'Argentina, XV. Etude morphologique de *Heteroxyinema (Cavioxyura) viscaciae* n. sp. (Nematoda, Heteroxyematidae) parasite de *Lagidium viscacia boxi* (Mammalia, Rodentia).
- **Hugot, J.P., Feliu, C., Douangboupha, B. y Ribas, A. (2013).** *Laoxyuris laonasti* n. gen., n. sp. (Nematoda: Syphaciinae) parasite of *Laonastes aenigmamus* (Rodentia: Diatomyidae): morphology, biology, taxonomy, phylogeny. *Infection, Genetics and Evolution*, 16: 113–121.
- **Hutcheson, K. (1970).** A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of theoretical biology*, 29: 151-154.
- **Ibrahim, M.M. (2012).** Variation in parasite infracommunities of *Tilapia zillii* in relation to some biotic and abiotic factors. *International Journal of Zoological Research*, 8(2): 59-70.
- **Irigoitia, M.M., Incorvaia, I.S. y Timi, J.T. (2017).** Evaluating the usefulness of natural tags for host population structure in chondrichthyans: parasite assemblages of *Sympterygia bonapartii* (Rajiformes: Arhynchobatidae) in the Southwestern Atlantic. *Fisheries Research*, 195: 80-90.
- **Jackson, J.E., Branch, L.C. y Villarreal, D. (1996).** *Lagostomus maximus*. *Mammalian Species*, 543: 1–6.
- **Jittapalpong, S., Herbreteau, V., Hugot, J.P., Arreesrisom, P., Karnchanabanthoeng, A., Rerkamnuaychoke, W. y Morand, S. (2009).** Relationship of parasites en pathogens diversity to rodents in Thailand. *Agriculture and Natural Resources*, 43(1): 106-117.
- **Jones, A., Bray, R.A. y Khalil, L.F. (1994).** Order Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900. En: Khalil, L.F., Jones, A., Bray, R.A. (Eds.) *Keys to the cestode parasites of vertebrates*. (pp. 305-307) CAB International, Wallingford, U.K.
- **Ju, H.D., Li, L. y Zhang, L.P. (2017).** *Durettinema guangdongense* gen. et sp. nov. (Nematoda: Molineoidea) from *Hipposideros larvatus* (Horsfield) (Chiroptera: Rhinolophidae) with discussion of the taxonomic status of *Macielia rhinolophi* Yin, 1980. *Acta Parasitologica*, 62(3): 575-581.
- **Karesh, W.B., Dobson, A., Lloyd-Smith, J.O., Lubroth, J., Dixon, M.A., Bennett, M., Aldrich, S., Harrington, T., Formenty, P., Loh, E.H., Machalaba, C.C., Thomas, M.J. y Heymann, D.L. (2012).** Ecology of zoonoses: natural and unnatural histories. *The Lancet*, 380(9857): 1936-1945.
- **Khalil, L.F., Jones, A. y Bray, R.A. (1994).** *Keys to the Cestode Parasite of Vertebrates*. CAB International, Albans, UK, 768 pp.
- **Kierbić, A., Wieczorkiewicz, M., Żbikowska, E. y Jaśkowski, J.M. (2019).** *Neospora caninum* infection in cattle: not only an economic problem. *Medycyna Weterynaryjna*, 75(7): 410-415.
- **Kirillova, V., Prakas, P., Calero-Bernal, R., Gavarāne, I., Fernández-García, J.L., Martínez-González, M., Rudaitytė-Lukošienė, E., Martínez-Estélez, M.Á.H., Butkauskas, D. y Kirjušina,**

- M. (2018).** Identification and genetic characterization of *Sarcocystis arctica* and *Sarcosystis lutrae* in red foxes (*Vulpes vulpes*) from Baltic States and Spain. *Parasites and Vectors*, 11: 173.
- **Klimpel, S., Förster, M. y Schmahl, G. (2007).** Parasites of two abundant sympatric rodent species in relation to host phylogeny and ecology. *Parasitology Research*, 100: 867-875.
  - **Krasnov, B.R., Fortuna, M.A., Mouillot, D., Khokhlova, I.S., Shenbrot, G.I. y Poulin, R. (2012).** Phylogenetic signal in module composition and species connectivity in compartmentalized host-parasite networks. *The American Naturalist*, 179(4): 501-511.
  - **Kubota, R., Matsubara, K., Tamukai, K., Ike, K. y Tokiwa, T. (2019).** Molecular and histopathological features of *Cryptosporidium ubiquitum* infection in imported chinchillas *Chinchilla lanigera* in Japan. *Parasitology International*, 68: 9-13.
  - **Lartigau, B., Aprile, G., Monteverde, M., Beade, M.S., Lartigau, J.M., Valenzuela, A.E.J., Funes, M. y Mezzabotta, A. (2019).** *Canis lupus familiaris*. En: SAyDS-, S.A.R.E.M. (Ed.), Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-exotica/canis-lupus-familiaris>.
  - **Lefèvre, T., Lebarbenchon, C., Gauthier-Clerc, M., Missé, D., Poulin, R. y Thomas, F. (2009).** The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology and Evolution*, 24(1): 41-48.
  - **Leidy, J. (1856).** A synopsis of Entozoa and some of their ectocongeners observed by the author. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 8(1): 42–58.
  - **Lent, H. y Freitas, J.F.T. (1936a).** Novo parasito de *Agouti paca* (L.) (Nematoda: Strongyloidea). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 31: 357-359.
  - **Lent, H. y Freitas, J.F.T. (1936b).** Sobre o *Trichuris* da Nutria. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 8: 319-322.
  - **Lima, V.F.S., Ramos, R.A.N., Giannelli, A., Andrade, W.W.A., López, I.Y.T., Ramos, I.C.N., Rinaldi, L., Cringoli, G. y Alves, L.C. (2021).** Occurrence of zoonotic gastrointestinal parasites of rodents and the risk of human infection in different biomes of Brazil. *Brazilian Journal of Veterinary Medicine*, 43: e113820.
  - **Linstow, O.V. (1899).** Nematoden aus der Berliner Zoologischen Sammlung. *Mitteilungen aus der Zoologischen Sammlung des Museums für Naturkunde in Berlin*, 1(2): 1–39.
  - **Llanos, A.C. y Crespo, J.A. (1952).** Ecología de la vizcacha (*Lagostomus maximus maximus* Blainv.) en el nordeste de la provincia de Entre Ríos. *Revista de Investigaciones Agrícolas*, 6(3-4): 289-378.
  - **Lopes Torres, E.J., Nascimento, A.P.F., Menezes, A.O., Garcia, J., Santos, M.A.J., Maldonado, A., Miranda, K., Lanfredi, R.M. y Souza, W. (2011).** A new species of *Trichuris* from *Thrichomys*

- apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in Brazil: morphological and histological studies. *Veterinary Parasitology*, 176: 226–235.
- **Luengos Vidal, E., Farías, A., Valenzuela, A.E.J. y Caruso, N. (2019).** *Lycalopex gymnocercus*. En: SAYS–, S.A.R.E.M. (Ed.), Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/lycalopex-gymnocercus>.
  - **MacLeod, C.D. y Poulin, R. (2015).** Differential tolerances to ocean acidification by parasites that share the same host. *International Journal for Parasitology*, 45: 485-493.
  - **Magurran, A.E. y McGill, B.J. (2011).** Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press, 345 pp.
  - **Manzoli, D.E., Antoniazzi, L.R. y Beldoménico, P.M. (2011).** Cambio ambiental global, parásitos y la salud de sus hospedadores: las moscas parásitas del género *Philornis* en pichones de aves. *El Hornero*, 26(1): 45-53.
  - **Mao, C.P. (1939).** Oxyures d’*Heterocephalus glaber* Rüppell d’Abyssinie. Révision du genre *Wellcomia* Sambon 1907. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 17(4): 336-354.
  - **Mariaux, J., Tkach, V.V., Vasileva, G.P., Waeschenbach, A., Beveridge, I., Dimitrova, Y.D., Haukisalmi, V., Graiman, S.E., Littlewood, D.T.J., Makarikov, A.A., Phillips, A.J., Razafiarisolo, T., Widmer, V. y Georgiev, B.B. (2017).** Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900. En: Caira, J. y Jensen, K. (Eds.) Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth. (pp.77-148) University of Kansas, Natural History Museum, Lawrence, KS.
  - **Martínez, F.A. (1988).** Helmintofauna del *Myocastor coypus* y *Lagostomus maximus*, Nematodes. *Veterinaria Argentina*, 5(41): 33-37.
  - **Martínez-Ocampo, F. (2018).** Genomics of Apicomplexa. En: Castañeda, R.E.Q (Ed.) Farm Animals Diseases, Recent Omic Trends and New Strategies of Treatment (pp. 101-118). InTech.
  - **Mawson, P.M. (1964).** Two Trichostrongyle nematodes from a marmoset. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 88: 157-159.
  - **McClure, G.W. (1932).** Nematode parasite of mammals with a description of a new species *Wellcomia branickii* from specimens collected in the New York Zoological Park, 1930. *Zoologica*, 15(1): 1–28.
  - **Morales, G. y Pino, L.A. (1987).** Parasitología cuantitativa. En: Parasitología cuantitativa.
  - **Morand, S., Krasnov, B.R., Poulin, R. y Degen, A.A. (2006a).** Micromammals and macroparasites: who is who and how they interact? En: Morand, S., Krasnov, B.R. y Poulin, R. (Eds.) *Micromammals and Macroparasites: from evolutionary ecology to management* (pp. 3-9). Springer, Tokyo.

- **Morand, S., Bouamer, S., y Hugot, J.P. (2006b).** Nematodes. En: Morand, S., Krasnov, B.R. y Poulin, R. (Eds.) *Micromammals and Macroparasites: from evolutionary ecology to management* (pp. 63-79). Springer, Tokyo.
- **Moré, G., Abrahamovich, P., Jurado, S., Bacigalupe, D., Marin, J.C., Rambeaud, M., Venturini, L. y Venturini, M.C. (2011).** Prevalence of *Sarcocystis* spp. in Argentinean cattle. *Veterinary Parasitology*, 177: 162–165.
- **Moré, G., Maksimov, P., Pardini, L., Herrmann, D.C., Bacigalupe, D., Maksimov, A. y Venturini, M.C. (2012).** *Toxoplasma gondii* infection in sentinel and free-range chickens from Argentina. *Veterinary Parasitology*, 184(2-4): 116-121.
- **Moré, G., Schares, S., Maksimov, A., Conraths, F.J., Venturini, M.C. y Schares, G. (2013).** Development of a multiplex real time PCR to differentiate *Sarcocystis* spp. affecting cattle. *Veterinary Parasitology*, 197: 85–94.
- **Moré, G., Venturini, M.C., Pardini, L. y Unzaga, J.M. (2018).** *Toxoplasma*. En: Florin-Christensen, M. y Schnittger, L. (Eds.) *Parasitic Protozoa of Farm Animals and Pets* (pp. 149-168) Springer, Cham.
- **Morello, J., Matteucci, S.D., Rodriguez, A.F. y Silva, M.E. (2012).** Ecorregiones y complejos Ecosistémicos de Argentina. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires. 719pp.
- **Moreno, C.E. (2001).** Métodos para medir la biodiversidad, Vol. 1, Zaragoza: M&T-Manuales & Tesis SEA, 84 pp.
- **Morin, P., Berteaux, D. y Klvana, I. (2005).** Hierarchical habitat selection by North American porcupines in southern boreal forest. *Canadian Journal of Zoology*, 83(10): 1333–1342.
- **Morini, E.G., Boero, J. y Rodriguez, A. (1955).** Parásitos intestinales en el “Marra” (*Dolichotis patagonum patagonum*). Publicacion mision de estudios de patologia regional, 26: 83–89.
- **Muñoz, G. y Castro, R. (2012).** Comunidades de parásitos eumetazoos de peces labrisómidos de Chile central. *Revista de biología marina y oceanografía*, 47(3): 565-571.
- **Nagano, I., Wu, Z., Matsuo, A., Pozio, E. y Takahashi, Y. (1999).** Identification of *Trichinella* isolates by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism of the mitochondrial cytochrome c-oxidase subunit I gene. *International Journal for Parasitology*, 29: 1113-1120.
- **Noriega, J.A., Santos, A.M.C., Aranda, S.C., Calatayud, J., Castro, I., Espinoza, V.R., Hórreo, J.L., Medina, N.G., Peláez, M.L. y Hortal, J. (2015).** ¿Cuál es el alcance de la crisis de la Taxonomía? Conflictos, retos y estrategias para la construcción de una Taxonomía renovada. *Revista IDE@-SEA*, 9: 1-16.

- **Opsteegh, M., Langelaar, M., Sprong, H., Hartog, L., Craeye, S., Bokken, G., Ajzenberg, D., Kijlstra, A. y Giessen, J. (2010).** Direct detection and genotyping of *Toxoplasma gondii* in meat samples using magnetic capture and PCR. *International Journal of Food Microbiology*, 139: 193-201.
- **Organización Panamericana de la Salud (OPS). (2003).** Zoonosis y enfermedades transmisibles comunes al hombre y a los animales. 3Th Ed., Vol. III. Parasitosis. Washington, D.C. ISBN 92 75 31993 6.
- **Origlia, J., Unzaga, F., Piscopo, M. y Moré, G. (2022).** Fatal sarcocystosis in psittacine birds from Argentina. *Parasitology Research*, 121: 491–497.
- **Palmezano-Díaz, J.M., Plazas-Rey, L.K. y Rojas-Carvajal, D. (2015).** Infección por *Toxoplasma*: panorama actual. *Spei Domus*, 11(22): 47-56.
- **Panti-May, J.A. y Robles, M.R. (2016).** A new species of *Trichuris* Roederer, 1761 (Nematoda: Trichuridae) from *Heteromys gaumeri* Allen and Chapman (Rodentia: Heteromyidae) in Yucatan, Mexico. *Systematic Parasitology*, 93: 721–730.
- **Panti-May, J.A., Muñoz, M.G., Yeh-Gorocica, A.B., Hernández-Betancourt, S., Milano, F., Galliani, C. y Robles, M.R. (2023).** Morphological and molecular characterization of *Trichuris muris* (Nematoda: Trichuridae): studies from two commensal rodent species. *Journal of Helminthology*, 97: e38.
- **Paszkiwicz, M.S. (2010).** El Parque Pereyra Iraola como reserva de biósfera: conflictos y potencialidades. En: *Anales LINTA* (Vol. 4) (pp. 79-90). Laboratorio de Investigaciones del Territorio y el Ambiente (LINTA).
- **Pedersen, A.B. y Greives, T.J. (2008).** The interaction of parasites and resources cause crashes in a wild mouse population. *Journal of Animal Ecology*, 77: 370-377.
- **Pereira, J., Lucherini, M., Cuyckens, G.A.E., Varela, D. y Muzzachiodi, N. (2019).** *Leopardus geoffroyi*. En: *SAYDS–SAREM* (eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <https://cma.sarem.org.ar/es/especie-nativa/leopardus-geoffroyi>.
- **Petracci, P. y Sotelo, M. (2013).** Aves del estuario de Bahía Blanca: una herramienta para su conocimiento y conservación. 1° ed. Grupo Editorial Muelle Sur. 196 pp.
- **Petter, A.J. y Quentin, J.C. (2009).** Oxyurida. En: Anderson, R.C., Chabaud, A.G. y Willmott, S. (Eds.) *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates, Archival Volume* (pp.218-221). CAB International.

- **Pfaffenberger, G.S. y Best, T. (1989).** *Trichuris elatoris* sp. n. (Nematoda: Trichuridae) from the Texas kangaroo rat (*Dipodomys elator*). Proceedings of the Helminthological Society of Washington, 56: 76–81.
- **Pinto, C. (1935).** "Vianella travassosi" n. sp. de Tricostrongilideo parasita de "préa"(Cavia aperea) do Brasil. O Campo, 6(11).
- **Poulin, R. (2004).** Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. Basic and Applied Ecology, 5(5): 423-434.
- **Poulin, R. (2007).** Are there general laws in parasite ecology? Parasitology, 134(6): 763-776.
- **Poulin, R. y Kamiya, T. (2015).** Parasites as biological tags of fish stocks: a meta-analysis of their discriminatory power. Parasitology, 142: 145-155.
- **Poulin, R. y Leung, T.L.F. (2010).** Taxonomic resolution in parasite community studies: are things getting worse? Parasitology, 137: 1967-1973.
- **Poulin, R. y Morand, S. (2000).** The diversity of parasites. The quarterly review of biology, 75(3): 277-293.
- **Poulin, R. y Morand, S. (2004).** Parasite Biodiversity. Smithsonian Books, Washington, 216 pp.
- **Prakas, P., Kirillova, V., Gavarāne, I., Grāvele, E., Butkauskas, D., RudaitytėLukošienė, E. y Kirjušina, M. (2019).** Morphological and molecular description of *Sarcocystis rattii* n. sp. from the black rat (*Rattus rattus*) in Latvia. Parasitology Research, 118: 2689–2694.
- **Puig, S., Videla, F., Cona, M., Monge, S. y Roig, V. (1998).** Diet of the vizcacha *Lagostomus maximus* (Rodentia, Chinchillidae), habitat preferences and food availability in Northern Patagonia, Argentina. Mammalia, 62(2): 191-204.
- **Qi, M., Luo, N., Wang, H., Yu, F., Wang, R., Huang, J. y Zhang, L. (2015).** Zoonotic *Cryptosporidium* spp. and *Enterocytozoon bieneusi* in pet chinchillas (*Chinchilla lanigera*) in China. Parasitology International, 64: 339-341.
- **Quentin, J.C. (1970).** Description d'un nouvel Oxyurinae: *Sypharista kamegaili* n. gen., n. sp., parasite d'un Écureuil volant du Japon. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2° sér., 42(5): 989-995.
- **Quentin, J.C. (1973a).** Les Oxyurinae de Rongeurs. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 3° sér., N° 167, Zoologie, 112: 1045–1096.
- **Quentin, J.C. (1973b).** Morphologie et position systématique d'*Oxyuris stossichi* Setti, 1987. Intérêt paléobiogéographique de cette espèce. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, 3° sér., N° 183, Zoologie, 122: 1403–1409.
- **Quentin, J.C. (1975).** Essai de classification des Oxyures Heteroxynematidae. Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle, Zoologie, 94: 51-96.

- **Qvarnstrom, Y., Silva, A.C.A., Teem, J.L., Hollingsworth, R., Bishop, H., Graeff-Teixeira, C. y Silva, A.J. (2010).** Improved molecular detection of *Angiostrongylus cantonensis* in mollusks and other environmental samples with a species-specific internal transcribed spacer 1-based TaqMan assay. *Applied and Environmental Microbiology*, 76(15): 5287-5289.
- **Railliet, A. y Henry, A. (1909).** Sur la classification des Strongylidae: I. Metastrongylineae. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances et Mémoires de la Société de Biologie Paris*, 66: 85-88.
- **Rakich, P.M., Dubey, J.P. y Contarino, J.K. (1992).** Acute hepatic sarcocystosis in a chinchilla. *Journal Veterinary Diagnostic Investigation*, 4: 484–486.
- **Read, C.P. (1956).** *Trichuris dipodomis* n. sp., from Ord's kangaroo rat. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington* 23, 119.
- **Rego, A.A. (1961).** Revisão do gênero *Monoecocestus* Beddard, 1914 (Cestoda, Anoplocephalidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 59(3): 325-354.
- **Reiczigel, J., Marozzi, M., Fábíán, I. y Rózsa, L. (2019).** Biostatistics fro parasitologists-A primer to quantitative parasitology. *Trends in Parasitology*, 35(4): 277-281.
- **Reperant, L.A., Hegglin, D., Tanner, I., Fischer, C. y Deplazes, P. (2009).** Rodents as shared indicators for zoonotic parasites of carnivores in urban environments. *Parasitology*, 136(3): 329-337.
- **Ribicich, M., Gamble, H.R., Bolpe, J., Scialfa, E., Krivokapich, S., Cardillo, N., Betti, A., Holzmann, M.L.C., Pasqualetti, M., Fariña, F. y Rosa, A. (2010).** *Trichinella* infection in wild animals from endemic regions of Argentina. *Parasitology Research*, 107: 377-380.
- **Riquelme, M., Salgado, R., Simonetti, J.A., Landaeta-Aqueveque, C., Fredes, F. y Rubio, A.V. (2021).** Intestinal helminths in wild rodents from native forest and exotic pine plantations (*Pinus radiata*) in central Chile. *Animals*, 11(384): 1-10.
- **Roach, N. (2017).** *Dinomys branickii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T6608A22199194.  
<https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T6608A22199194.en>
- **Robles, M.R. (2011).** New species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) from *Akodon montensis* Thomas, 1913 of the Paranaense forest in Argentina. *Journal of Parasitology*, 97: 319–327.
- **Robles, M.R. y Navone, G.T. (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.R., Navone, G.T. y Notarnicola, J. (2006).** A new species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) from Phyllotini Rodents in Argentina. *Journal of Parasitology*, 92: 100–104.

- **Robles, M.R., Cutillas, C., Panei, C.J. y Callejón, R. (2014).** 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(11): e112069.
- **Robles, M.R., Cutillas, C. y Callejón, R. (2018).** Morphological-molecular characterization and phylogenetic relationships of a new *Trichuris* species (Nematoda: Trichuridae) parasitic on *Holochilus chacarius* (Cricetidae: Sigmodontinae) from the Chaco ecoregion (Argentina). Infection, Genetics and Evolution, 58: 66-76.
- **Robles, M.R., Díaz, J.I. y Digiani, M.C. (2022).** La crisis de la Taxonomía en el estudio de la diversidad de los parásitos: inventarios reducidos, cambio global y sistema científico. Revista Argentina de Parasitología, 11(1): 4-6.
- **Roldán, V.A., Udrizar, D.E.S., Giannoni, S.M. y Campos, C.M. (2019).** *Dolichotis patagonum*. En: SAyDS-SAREM(eds.) Categorización 2019 de los mamíferos de Argentina según su riesgo de extinción. Lista Roja de los mamíferos de Argentina. <http://cma.sarem.org.ar/es/especienativa/dolichotis-patagonum>.
- **Ronquist, F. y Huelsenbeck, J.P. (2003).** MrBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. Bioinformatics, 19: 1572–1574.
- **Rosenthal, B.M. (2021).** Zoonotic Sarcocystis. Research in Veterinary Science, 136: 151-157.
- **Rossanigo, C.E., Jackson, J.E. y Lukovich, R. (1986).** Endoparásitos de la vizcacha (*Lagostomus maximus*). Primera descripción en la República Argentina. Revista de Medicina Veterinaria, 67(4): 219-223.
- **Rossin, M.A. y Malizia, A.I. (2005).** Redescription of *Trichuris pampeana* (Nematoda: Trichuridae) from the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum* Thomas, 1898 (Rodentia: Octodontidae). Journal of Parasitology, 91(1): 127-130.
- **Rossin, M.A., Timi, J.T. y Malizia, A.I. (2005).** *Graphidioides subterraneus* n. sp. (Nematoda: Trichostrongyloidea) from the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum* Thomas, 1898 (Rodentia: Octodontidae). Parasite, 12: 145-149.
- **Rossin, M.A., Malizia, A.I., Timi, J.T. y Poulin, R. (2010).** Parasitism underground: determinations of helminth infections in two species of subterranean rodents (Octodontidae). Parasitology, 137: 1569-1575.
- **Rubiola, S., Civera, T., Ferroglia, E., Zanet, S., Zaccaria, T., Brossa, S., Cipriani, R. y Chiesa, F. (2020).** Molecular differentiation of cattle *Sarcocystis* spp. by multiplex PCR targeting 18S and COI genes following identification of *Sarcocystis hominis* in human stool samples. Food and Waterborne Parasitology, 18: e00074.

- **Rudaitytė-Lukošienė, E., Jasiulionis, M., Balčiauskas, L., Prakas, P., Stirkė, V. y Butkauskas, D. (2022).** Morphological and molecular description of *Sarcocystis myodes* n. sp. from the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in Lithuania. *Biology*, 11, 512.
- **Sabin, A.B. (1941).** Toxoplasmic encephalitis in children. *Journal of the American Medical Association*, 116(9): 801-807.
- **Salinas, H. y Ramirez-Delgado, D. (2021).** *ecolTest: Community Ecology Tests*. R. R package.
- **Sambon, L.W. (1907).** Descriptions of some new species of animal parasites. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 1: 282–283.
- **Sánchez, A., Contreras, A., Corrales, J.C. y Fe, C. (2022).** En el principio fue la zoonosis: One Health para combatir esta y futuras pandemias. Informe SESPAS 2022. *Gaceta Sanitaria*, 36(S1): S61-S67.
- **Sapp, K.K. y Esch, G.W. (1994).** The effects of spatial and temporal heterogeneity as structuring forces for parasite communities in *Helisoma anceps* and *Physa gyrina*. *American Midland Naturalist*, 132(1): 91–103.
- **Schuermans Stekhoven, J.H. (1951).** Nematodos parasitarios de anfibios, pájaros y mamíferos de la República Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 10: 315-400.
- **Segura, L.N. y Berkunsky, I. (2012).** Supervivencia de nidos del cardenal común (*Paroaria coronata*) en un hábitat modificado en Argentina. *Ornitología Neotropical*, 23: 489-498.
- **Serrano, P.C. y Digiani, M.C. (2016).** First record of Viannaiidae (Nematoda: Trichostrongylina) in fossorial rodents (*Ctenomys* spp.) from Central Argentina, with description of a new genus and species. *Zootaxa*, 4168(1): 151-160.
- **Serrano, P.C., Digiani, M.C., Gómez-Muñoz, M.A., Notarnicola, J., Robles, M.R. y Navone, G.T. (2021).** *Hassalstrongylus dollfusi* (Nematoda, Heligmonellidae): rediscovery in native South American rodents, six decades after its description. *Parasite*, 28, 80.
- **Setti, E. (1897).** Nouvi elminti dell'Eritrea. *Bollettino dei Musei di Zoologia e Anatomia Comparata della Università di Genova*, 8(57): 1–55.
- **Seurat, L.G. (1915).** Sur deux nouveaux Oxyures du Maroc. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord*, 6: 24-31.
- **Smith, A.J. (1908).** Synopsis of studies in metazoan parasitology in the McManes laboratory of pathology in the University of Pennsylvania. *University of Pennsylvania Medical Bulletin*, 1-36.
- **Spotorno, A.E. y Patton, J.L. (2015).** Superfamily chinchilloidea bennett, 1833. En: Patton, J.L., Pardiñas, U.F.J. y D'Elia, G. (Eds.) *Mammals of South America Volume 2: Rodents* (pp.762-786). University of Chicago Press.

- **Stojcevic, D., Mihaljevic, Z. y Marinculic, A. (2004).** Parasitological survey of rats in rural regions of Croatia. *Veterinárni Medicína*, 49(3): 70-74.
- **Sures, B., Nachev, M., Selbach, C. y Marcogliese, D.J. (2017).** Parasite responses to pollution: what we know and where we go in 'Environmental Parasitology'. *Parasites and Vectors*, 10(65): 1-19.
- **Suriano, D.M. y Navone, G.T. (1994).** Three new species of the genus *Trichuris* Roederer, 1761 (Nematoda: Trichuridae) from Caviomorph and Cricetid rodents in Argentina. *Research and Reviews in Parasitology* 54: 39–46.
- **Sutton, C.A. y Durette-Desset, M.C. (1987).** Contribution à la connaissance de la faune parasitologique argentine XVIII. *Lagostonema ecasiense* n. gen., n. sp. (Trichostrongyloidea, Nematoda), parasite de *Lagostomus maximus* (Chinchillidae, Caviomorpha). *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle. Section A, Zoologie, biologie et écologie animales*, 9(1): 127-131.
- **Sutton, C.A. y Durette-Desset, M.C. (1995).** A description of *Graphidioides kravetzi* n. sp. and the revision of *Graphidioides* Cameron, 1923 (Nematoda Trichostrongyloidea), parasites of neotropical rodents. *Systematic Parasitology*, 31: 133-145.
- **Sutton, C.A. y Hugot, J.P. (1987).** Contribution à la connaissance de la faune parasitaire d'Argentine XVIII. Etude morphologique de *Wellcomia dolichotis* n. sp. (Oxyuridae, Nematoda), parasite de *Dolichotis patagonum*. *Systematic Parasitology*, 10:85–93.
- **Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. y Kumar, S. (2011).** MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony methods. *Molecular Biology and Evolution*, 28(10): 2731-2739.
- **Thieltges, D.W., Jensen, K.T. y Poulin, R. (2008).** The role of biotic factors in the transmission of free-living endohelminth stages. *Parasitology*, 135: 407-426.
- **Tiner, J.D. (1950).** Two new species of *Trichuris* from North America with description of *Trichuris leporis* (Nematoda: Aphasmodia). *Journal of Parasitology*, 36: 350–354.
- **Todd, S.K. y Lepp, L.D. (1972).** Redescription of *Trichuris fossor* Hall, 1916 (Nematoda: Trichuridae) from the Northern Pocket Gopher, *Thomomys talpoides*. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 39: 203–205.
- **Torres, M.A., Medina, D.N., Panti, J.A., Hernández, S.F., Noh, H.R. y Puerto, F.I. (2016).** Ausencia de evidencia molecular de *Toxoplasma gondii* en cerebros de roedores capturados en Yucatán, México. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 9(1): 12-17.
- **Toso, A.M., Vial, F.U. y Galanti, N. (2011).** Transmisión de la enfermedad de Chagas por vía oral. *Revista Médica de Chile*, 139: 258-266.

- **Travassos, L. (1921).** Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. XIII: ensaio monografico da familia Trichostrongylidae LEIPER, 1909. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 13(1): 5-135.
- **Travassos, L. (1937a).** Revisão da família Trichostrongylidae Leiper, 1912. Monograph of the Institute of Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brazil, 1, 512 pp.
- **Travassos, L. (1937b).** Contribuição ao conhecimento da phylogenia dos Oxyuroidea (Nematoda). Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 32(4):607–625.
- **Vicente, J.J., Rodrigues, H.O., Gomes, D.C., Pinto, R.M. (1997).** Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de Mamíferos. Revista Brasileira de Zoologia, 14: 1-452.
- **Vidal-Anzardo, M., Moscoso, M.Y. y Fabian, M.B. (2020).** Parasitosis intestinal: Helmintos. Prevalencia y análisis de la tendencia de los años 2010 a 2017 en el Perú. Anales de la Facultad de Medicina, 81(1): 26-32.
- **Vignau, M.L., Venturini, L.M., Romero, J.R., Eiras, D.F. y Basso, W.U. (2005).** Parasitología práctica y modelos de enfermedades parasitarias en los animales domésticos, 1° ed. Facultad de Ciencias Veterinarias, Universidad Nacional de La Plata.
- **Xu, J., Liu, H., Jiang, Y., Jing, H., Cao, J., Yin, J., Li, T., Sun, Y., Wang, X. y Shen, Y. (2021).** Genotyping and subtyping of *Cryptosporidium* spp. and *Giardia duodenalis* isolates from two wild rodent species in Gansu Province, China. Scientific Reports, 12(1): 1-11.
- **Yorke, W. y Maplestone, P.A. (1969).** The Nematode Parasites of Vertebrates. Hafner Publishing Company, New York, 536 pp.
- **Zanet, S., Poncina, M. y Ferroglio, E. (2023).** Congenital transmission of *Neospora caninum* in wild ungulates and foxes. Frontiers in Veterinary Science, 10: 1109986.
- **Zhang, K., Fu, Y., Li, J. y Zhang, L. (2022).** Public health and ecological significance of rodents in *Cryptosporidium* infections. One Health, 14: 100364.
- **Zischke, M.T., Griffiths, S.P., Tibbetts, I.R. y Lester, R.J. (2013).** Stock identification of wahoo (*Acanthocybium solandri*) in the Pacific and Indian Oceans using morphometrics and parasites. ICES Journal of Marine Science, 70(1): 164-172.

## ANEXO Capítulo 3

**Tabla A3a1.** Detalle de los primers y condiciones utilizadas en las PCR de los taxones del phylum Apicomplexa analizados para *L. maximus* procedentes de cuatro sitios de muestreo de Argentina. Entre paréntesis se indica el número de acceso al GenBank. Sólo para *T. gondii* se realizó una PCR Real Time, para el resto de los taxones se realizó una PCR convencional.

Taxón parásito	Apicomplexa		
	<i>Toxoplasma gondii</i>		
Datos			
Primer forward	Tox-9F		
Primer reverse	Tox-11R		
Sonda	Tox-TP1		
Condiciones	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	50	2'	1
	95	10'	1
	95	15''	45
	58	20''	
72	30''		
Cantidad de especímenes analizados y procedencia	ECAS (n= 17), ER (n= 12), SOBA (n=11), SE (n= 7)		
Productos de PCR obtenidos	Se obtuvieron 3 productos de PCR de los sitios ECAS, ER y SE, dos de los cuales (ER y SE) están en proceso de genotipificación.		
Taxón parásito	Sarcocystis spp.		
	Datos		
GEN	<b>18S ARNr</b>		
Primer forward	SarcoFext		
Primer reverse	SarcoRext		
Condiciones	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	94	4'	1
	94	40''	40
	59	1'	
	72	1'	
72	5'	1	
Cantidad de especímenes y procedencia	ECAS (n= 13), Punta Indio (n=1), Entre Ríos (n=12), SOBA (n=11), Punta Rasa (n=1), SE (n=13)		
Productos de PCR obtenidos	Se obtuvieron cinco productos de PCR procedentes de cuatro <i>L. maximus</i> de SE (OP937321, OP937322, OP937323, OP937324 y OP937325)		
Especies del GenBank consideradas para los análisis filogenéticos	De las 39 especies utilizadas para los análisis filogenéticos, las más importantes fueron <i>S. singaporensis</i> (KY513624), <i>S. zuoi</i> (KU341120 y JQ029113), <i>S. nesbitti</i> (HF544323), <i>S. attenuati</i> (MZ826982), <i>S. masoni</i> (KU527108) y <i>S. tarandi</i> (GQ250970).		
Especies consideradas para el outgroup	<i>Toxoplasma gondii</i> (M97703)		
GEN	<b>coxI</b>		
Primer forward	SF1		

Primer reverse	SR5		
Condiciones	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	94	5'	1
	94	30''	45
	53	30''	
	72	90''	
72	5'	1	
Cantidad de especímenes analizados y procedencia	ECAS (n= 13), Punta Indio (n=1), Entre Ríos (n=12), SOBA (n=11), Punta Rasa (n=1), SE (n=13)		
Productos de PCR obtenidos	Se obtuvieron cinco productos de PCR procedentes de cinco <i>L. maximus</i> de SE (OP936996, OP936997, OP936998, OP936999 y OP937000)		
Especies del GenBank consideradas para los análisis filogenéticos	De las 39 especies utilizadas para los análisis filogenéticos, las más importantes fueron <i>S. canis</i> (KX721497) <i>Sarcocystis</i> sp. (MT418689) y <i>Sarcocystis</i> sp. ex <i>Pantherophis alleghaniensis</i> (KU891603).		
Especies consideradas para el outgroup	<i>Toxoplasma gondii</i> (JX473257)		
GEN	<b>ITS1</b>		
Primer forward	SU1F		
Primer reverse	5.8SR2		
Condiciones	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	94	5'	1
	94	30''	45
	55	30''	
	72	90''	
72	5'	1	
Cantidad de especímenes analizados y procedencia	ECAS (n= 13), Punta Indio (n=1), Entre Ríos (n=12), SOBA (n=11), Punta Rasa (n=1), SE (n=13)		
Productos de PCR obtenidos	No se obtuvieron productos de PCR aptos para secuenciar		
Especies del GenBank consideradas para los análisis filogenéticos	-		
Especies consideradas para el outgroup	-		

ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres, SOBA: Sudoeste de la provincia de Buenos Aires, ER: Estancia Palmira de Carpinchorí de la provincia de Entre Ríos y SE: Estancia Los Quebrachitos de la provincia de Santiago del Estero).

**Tabla A3a2.** Detalle de los primers y condiciones utilizadas en las PCR de los Helmintos parásitos analizados para *L. maximus* procedentes de cuatro sitios de muestreo de Argentina. Entre paréntesis se indica el número de acceso al GenBank.

Taxón parásito	Trichostrongylina		
	<i>Graphidioides</i> spp.	<i>Viannella</i> cf. <i>viscaciae</i>	<i>Lagostonema ecasiense</i>
Datos			
GEN	<i>cox I</i>		
Primer forward	LCO 1490		
Primer reverse	HCO 2198		
Condiciones	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	94	5'	1
	94	30"	35
	46	40"	
	72	1'	1
72	10'		
Cantidad de especímenes analizados y procedencia	ECAS (n=7), ER (n=3), SOBA (n=8)	ECAS (n=8), ER (n=3), SOBA (n=5), SE (n=2)	ECAS (n=7), ER (n=3), SOBA (n=3), SE (n=2)
Productos de PCR obtenidos	Se obtuvieron 4 productos de PCR (2 de ECAS, 1 de ER y 1 de SOBA), cuyas secuencias están en proceso de subirse al GenBank	Se obtuvieron 4 productos de PCR (2 de ECAS y 2 de SE), cuyas secuencias están en proceso de subirse al GenBank	Se obtuvieron 5 productos de PCR (1 de ECAS, 2 de SOBA y 2 de SE), cuyas secuencias están en proceso de subirse al GenBank
Especies del GenBank consideradas para los análisis filogenéticos	<i>Teladorsagia circumcincta</i> (MN013406.1) <i>Haemonchus contortus</i> (EU346694.2) <i>Trichostrongylus vitrinus</i> (GQ888711.1) <i>Trichostrongylus axei</i> (GQ888719.1)	<i>Vexillata convoluta</i> (JX877732.1) <i>Travassostrongylus</i> sp. (JX877729.1) <i>Travassostrongylus orloffii</i> (JX877734.1) <i>Hoineffia</i> sp. (MN238684.1) <i>Viannaia viannai</i> (JX877726.1) <i>Heligmosomoides americanus</i> (MN927213.1) <i>Heligmosomoides bakeri</i> (DQ408627.1) <i>Citellinema</i> sp. (MN961337.1) <i>Hassalstrongylus</i> sp. (JX877723.1) <i>Nippostrongylus brasiliensis</i> (AP017690.1)	<i>Bidigiticauda serrafreirei</i> (MF375800.1) <i>Torrestrongylus torrei</i> (KF425294.1) <i>Lamanema chavezii</i> (MG598415.1) <i>MurIELus harpespiculus</i> (KP876338.1) <i>Oswaldocruzia belenensis</i> (MK492915.1) <i>Oswaldocruzia filiformis</i> (MT300256.1)
GEN	<i>ITS 1</i>		
Primer forward	AngioF1674		
Primer reverse	58SR4		
Condiciones	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	94	5'	1
	94	30"	35

	54	30''	
	72	1'	
	72	3'	1
<b>Cantidad de especímenes analizados y procedencia</b>	ECAS (n=4), ER (n=3), SOBA (n=6)	ECAS (n=5), ER (n=3), SOBA (n=5), SE (n=2)	ECAS (n=5), ER (n=3), SOBA (n=3), SE (n=2)
<b>Productos de PCR obtenidos</b>	Se obtuvieron 9 productos de PCR (5 de SOBA y 4 de ECAS), cuyas secuencias están en proceso de subirse al GenBank	Se obtuvieron 10 productos de PCR (4 de SOBA, 2 de ECAS, 2 de ER y 2 de SE), cuyas secuencias están en proceso de subirse al GenBank	Se obtuvieron 9 productos de PCR (3 de ECAS, 2 de ER, 2 de SOBA y 2 de SE), cuyas secuencias están en proceso de subirse al GenBank
<b>Especies del GenBank consideradas para los análisis filogenéticos</b>	<i>Graphidium strigosum</i> (AY332643.1) <i>Haemonchus contortus</i> (KX829170.1) <i>Trichostrongylus vitrines</i> (JF680986.1) <i>Teladorsagia trifurcate</i> (JQ889797.1) <i>Travassosius rufus</i> (KY296842.1)	<i>Heligmosomoides bakeri</i> (DQ408624.1) <i>Citellinema</i> sp (MN865434.1) <i>Nippostrongylus brasiliensis</i> (LC389875.1) <i>Carolinensis minutus</i> (ON497118.1) <i>Vexillata convolute</i> (JX877692.1) <i>Viannaia viannai</i> (MN366458.1) <i>Travassostrongylus</i> sp (JX877691.1) <i>Hoineffia</i> sp. (MN366463.1)	<i>Durettinema guangdongense</i> .(KX856930.1) <i>Durettinema rhinolophi</i> (KX912249.1) <i>Oswaldocruzia filiformis</i> (MG586086.1)
<b>Datos</b>	<b>Taxón parásito</b>		
	<b>Oxyuridae</b>		
	<b>Wellcomia hugoti</b>		
<b>GEN</b>	<b>18S ARNr</b>		
<b>Primer forward</b>	Nem_18S_F		
<b>Primer reverse</b>	Nem_18S_R		
<b>Condiciones</b>	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	94	15'	1
	94	30''	35
	47	40''	
	72	1.30'	1
72	10'		
<b>Cantidad de especímenes analizados y procedencia</b>	ER (n=4)		
<b>Productos de PCR obtenidos</b>	Se obtuvo un único producto de PCR cuyo número de acceso al GenBank es MT237633		
<b>Especies incluidas en el análisis filogenético</b>	<i>Protozoophaga obesa</i> (EF180075.1), <i>Wellcomia</i> sp. (EF180066.1), <i>Wellcomia</i> sp. 'siamensis' (EF180079.1), <i>Wellcomia comprar</i> (MT 620765.1)		
<b>Especies outgroup</b>	<i>Syphacia obvelata</i> (KY462826.1), <i>Syphacia muris</i> (KY462829.1), <i>Enterobius vermicularis</i> (JF934731.1)		
<b>Datos</b>	<b>Taxón parásito</b>		
	<b>Trichuridae</b>		
	<b>Trichuris sp.</b>		
<b>GEN</b>	<b>coxI</b>		
<b>Primer forward</b>	HCO2198F		

Primer reverse	CORA		
Condiciones	Temperatura (°C)	Tiempo	Ciclos
	94	5'	1
	94	1'	40
	48	1'	
	72	1'	
72	7'	1	
Cantidad de especímenes analizados y procedencia	ECAS (n=1), SOBA (n=1)		
Productos de PCR obtenidos	Se obtuvieron dos productos de PCR en proceso de subirse al GenBank		
GEN	ITS2		
Primer forward	5.8S F		
Primer reverse	ITS2R		
Condiciones	Temperatura	Tiempo	Ciclos
	94	3'	1
	94	1'	35
	50	1'	
	72	1'	
72	10'	1	
Cantidad de especímenes y procedencia	ECAS (n=1), SOBA (n=1)		
Productos de PCR obtenidos	Se obtuvieron dos productos de PCR en proceso de subirse al GenBank		

ECAS: Estación de Cría de Animales Silvestres, SOBA: Sudoeste de la provincia de Buenos Aires, ER: Estancia Palmira de Carpinchorí de la provincia de Entre Ríos y SE: Estancia Los Quebrachitos de la provincia de Santiago del Estero).

**Tabla A3b1.** Similitud interespecífica e intraespecífica conservada con las secuencias *ITS1 ADNr* para especies de la subfamilia Molineinae.

<b>ITS 1</b>	<b><i>Lagostonema ecasiense</i> ECAS</b>	<b><i>Lagostonema ecasiense</i> Entre Ríos</b>	<b><i>Lagostonema ecasiense</i> SOBA</b>	<b><i>Lagostonema ecasiense</i> S. del Estero</b>	<b><i>Durettinema guangdongense</i></b>	<b><i>Durettinema rhinolophi</i></b>	<b><i>Oswaldocruzia filiformis</i></b>
<b>ECAS VC12/ VC13/L9A</b>	99,64						
<b>Entre Ríos L1A/L2A</b>	98,36-99,45*	99,87					
<b>SOBA L5A/L6A</b>	80,19-95,63	94,35-95,81	92,89				
<b>S. del Estero L1B/L2B</b>	80,51-80,87	79,78-83,78*	79,60-84,69	85,61			
<b><i>Durettinema guangdongense</i></b>	74,13-74,32	73,40	72,31-73,58	63,20-66,12*	-		
<b><i>Durettinema rhinolophi</i></b>	74,13-74,31	73,41	72,31-73,59	63,20-66,12*	99,81	-	
<b><i>Oswaldocruzia filiformis</i></b>	82,33	82,33-82,51*	79,41-80,15	70,13-72,31	74,31	74,50	-

**Tabla A3b2** Similitud interespecífica e intraespecífica conservada con las secuencias *cox1* ADNmt para especies de la familia Molineidae.

COX1	<i>Lagostonema ecasiense</i> ECAS	<i>Lagostonema ecasiense</i> SOBA	<i>Lagostonema ecasiense</i> S. del Estero	<i>Oswaldocruzia belenensis</i>	<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	<i>Bidigiticauda serrafreirei</i>	<i>Torrestrongylus torrei</i>	<i>Lamanema chavezii</i>	<i>Murielus harperpiculus</i>
ECAS VC12	-								
SOBA L5A/L6A	88,72-89,31*	98,22							
S. del Estero L1B/L2B	89,20-89,02	98,51*	100						
<i>Oswaldocruzia belenensis</i>	87,24	89,31	89,91*	-					
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	45,40*	48,07-48,36	48,36-48,37	49,26	-				
<i>Bidigiticauda serrafreirei</i>	84,87	85,76-86,94	86,35	84,55	48,66	-			
<i>Torrestrongylus torrei</i>	84,27	86,35-87,24	86,94	86,05	48,37	87,53	-		
<i>Lamanema chavezii</i>	49,56	49,85-50,45	50,14	50,74	86,35	51	50,44	-	
<i>Murielus harperpiculus</i>	47,48	48,07	47,77	49,25	84,86	52,22	49,56	86,64	-

**Tabla A3c1.** Porcentaje de similitud interespecífica e intraespecífica conservada con las secuencias *ITS1 ADNr* en Heligmosomoidea.

ITS1	<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 1	<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 2	<i>Vexillata convoluta</i>	<i>Nippostrongylus brasiliensis</i>
<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 1	99,64-99,81			
<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 2	89,43-94,17	98,18-98,54		
<i>Vexillata convoluta</i>	74,68-76,68	75,40-76,50	-	
<i>Nippostrongylus brasiliensis</i>	76,32-77,59	75,95-77,59	89,62	
<i>Carolinensis minutus</i>	76,14-77,05	75,96-77,23	87,07	88,16

**Tabla A3c2.** Porcentaje de similitud interespecífica e intraespecífica conservada con las secuencias del gen parcial codificante de *coxI ADNmt* en Heligmosomoidea.

COX1	<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 1	<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 2	<i>Travassostrongylus</i> sp.	<i>Heligmosomoides americanus</i>	<i>Nippostrongylus brasiliensis</i>	<i>Viannaia vianna</i>
<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 1	99,69					
<i>Viannella cf. viscaciae</i> Subclade 2	86,72-88,88	95,99				
<i>Travassostrongylus</i> sp.	88,89-89,20	87,03				
<i>Heligmosomoides americanus</i>	87,03-87,35	85,80-86,41	86,73			
<i>Nippostrongylus brasiliensis</i>	87,34-87,65	87,03-87,04	86,42	86,72		
<i>Viannaia vianna</i>	86,42-86,73	84,25-84,87	87,96	87,04	88,89	
<i>Heligmosomoides bakeri</i>	89,20-90,43	87,03-87,35	89,19	87,65	89,20	90,43

**Tabla A3d1.** Porcentaje de similitud interespecífica e intraespecífica conservada con las secuencias *ITS1 ADNr* en Trichostrongyloidea

<b>ITS1</b>	<b><i>Graphidioides</i> spp.</b>	<b><i>Travassosius</i> <i>rufus</i></b>	<b><i>Haemonchus</i> <i>contortus</i></b>	<b><i>Trichostrongylus</i> <i>vitrinus</i></b>	<b><i>Graphidium</i> <i>strigosum</i></b>
<b><i>Graphidioides</i> spp.</b>	99,54-100				
<b><i>Travassosius rufus</i></b>	83,33-83,56	-			
<b><i>Haemonchus</i> <i>contortus</i></b>	80,36-80,59	80,13			
<b><i>Trichostrongylus</i> <i>vitrinus</i></b>	82,87-83,33	81,51	89,50		
<b><i>Graphidium strigosum</i></b>	84,70-84,93	82,42	86,98	89,95	
<b><i>Teladorsagia trifurcata</i></b>	82,87-83,33	80,36	88,35	89,95	89,95

**Tabla A3d2.** Porcentaje de similitud interespecífica e intraespecífica conservada con las secuencias del gen parcial codificante de *coxI* ADNmt en Trichostrongyloidea

<b>CoxI</b>	<b><i>Graphidioides</i> spp.</b>	<b><i>Haemonchus contortus</i></b>	<b><i>Trichostrongylus axei</i></b>	<b><i>Trichostrongylus vitrinus</i></b>
<b><i>Graphidioides</i> spp.</b>	90,74-99,07			
<b><i>Haemonchus contortus</i></b>	84,57-85,49			
<b><i>Trichostrongylus axei</i></b>	87,97-88,88	87,65		
<b><i>Trichostrongylus vitrinus</i></b>	87,96-88,65	87,03	87,65	
<b><i>Teladorsagia trifurcata</i></b>	87,65-88,89	84,57	86,11	87,34

**Tabla A3e.** Similitud interespecífica conservada con las secuencias *18S ADNr* en Protozoophagini aislados de diferentes especies de roedores. Porcentaje de similitud en paréntesis.

	<i>Protozoophaga obesa</i>	<i>Wellcomia sp.</i>	<i>Wellcomia sp. 'siamensis'</i> *	<i>Wellcomia compar</i>	<i>Wellcomia hugoti n. sp.</i>
<i>Protozoophaga obesa</i>	-	-	-	-	-
<i>Wellcomia sp.</i>	0,0604 (94%)	-	-	-	-
<i>Wellcomia sp. 'siamensis'</i> *	0,0658 (93,4%)	0,0674 (93,3%)	-	-	-
<i>Wellcomia compar</i>	0,0620 (93,8%)	0,0636 (93,6%)	0,0036 (99,6%)	-	-
<i>Wellcomia hugoti n. sp.</i>	0,0201 (98%)	0,0567 (94,3%)	0,0620 (93,8%)	0,0583 (94,2%)	-

\* *nomen nudum*

## ANEXO Capítulo 4

## Resultados del análisis SIMPER entre pares de comunidades componentes

**Tabla 4a.** Resultados del análisis SIMPER al comparar las comunidades componentes de helmintos de *L. maximus* para el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (SOBA) y la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS)

Taxón parásito	Average	DE	ratio	AM SOBA	AM ECAS	Cumsum
<i>Viannella cf. viscaciae</i>	0,38197	0,23133	1,651	480	287,17	0,611
<i>Graphidioides spp.</i>	0,14012	0,12815	1,093	20,92	142,42	0,834
<i>L. ecasiense</i>	0,07638	0,11629	0,657	51,1	53,92	0,957
<i>Heteroxynema n. sp.</i>	0,02512	0,04623	0,543	20	0	0,997
<i>Trichuris sp.</i>	0,00105	0,00148	0,714	0,8	0,17	0,998
Cestode	0,00102	0,00165	0,619	0,8	0	1

**Tabla 4b.** Resultados del análisis SIMPER al comparar las comunidades componentes de helmintos de *L. maximus* para el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (SOBA) y la Estancia Palmira de Carpinchorí en la provincia de Entre Ríos (ER)

Taxón parásito	Average	DE	ratio	AM SOBA	AM ER	Cumsum
<i>Viannella cf. viscaciae</i>	0,429063	0,27580	1,556	480	875,25	0,650
<i>W. hugoti</i>	0,095425	0,21941	0,435	0	283	0,794
<i>L. ecasiense</i>	0,093318	0,11123	0,839	51,1	173,3	0,936
<i>Graphidioides spp.</i>	0,020027	0,02554	0,784	20,92	20,17	0,966
<i>Heteroxynema n. sp.</i>	0,018555	0,04368	0,425	20	2,6	0,994
<i>Trichuris sp.</i>	0,002880	0,01011	0,285	0,8	1,17	0,999
Cestode	0,000959	0,00176	0,546	0,8	0,8	1

**Tabla 4c.** Resultados del análisis SIMPER al comparar las comunidades componentes de helmintos de *L. maximus* para el sudoeste de la provincia de Buenos Aires (SOBA) y la Estancia Los Quebrachitos en la provincia de Santiago del Estero (SE)

Taxón parásito	Average	DE	ratio	AM SOBA	AM SE	Cumsum
<i>Viannella cf. viscaciae</i>	0,403703	0,25566	1,579	480	55,2	0,545
<i>L. ecasiense</i>	0,271137	0,21442	1,265	51,1	313,85	0,911
<i>Heteroxynema n. sp.</i>	0,041479	0,05164	0,803	20	24,92	0,967
<i>Graphidioides spp.</i>	0,022128	0,02809	0,788	20,92	7,23	0,996
Cestode	0,001666	0,00262	0,636	0,8	1,1	0,999
<i>Trichuris sp.</i>	0,000971	0,00103	0,940	0,8	0,1	1

**Tabla 4d.** Resultados del análisis SIMPER al comparar las comunidades componentes de helmintos de *L. maximus* para la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS) y la Estancia Palmira de Carpinchorí en la provincia de Entre Ríos (ER)

Taxón parásito	Average	DE	ratio	AM ECAS	AM ER	Cumsum
<i>Viannella cf. viscaciae</i>	0,414641	0,260471	1,592	287,17	875,25	0,566
<i>Graphidioides spp.</i>	0,109322	0,133172	0,821	142,42	20,17	0,715
<i>L. ecasiense</i>	0,104218	0,127957	0,814	53,92	173,3	0,857
<i>W. hugoti</i>	0,098066	0,224426	0,437	0	283	0,991
<i>Heteroxynema n. sp.</i>	0,003680	0,008436	0,436	0	2,6	0,996
<i>Trichuris sp.</i>	0,002693	0,008974	0,3	0,17	1,17	0,999
Cestode	0,000506	0,000966	0,524	0	0,8	1

**Tabla 4e.** Resultados del análisis SIMPER al comparar las comunidades componentes de helmintos de *L. maximus* para la Estación de Cría de Animales Silvestres (ECAS) y la Estancia Los Quebrachitos en la provincia de Santiago del Estero (SE)

Taxón parásito	Average	DE	ratio	AM ECAS	AM SE	Cumsum
<i>L. ecasiense</i>	0,308852	0,19546	1,580	53,92	313,85	0,402
<i>Viannella cf. viscaciae</i>	0,260107	0,20627	1,261	287,17	55,23	0,740
<i>Graphidioides spp.</i>	0,162139	0,13020	1,245	142,42	7,23	0,951
<i>Heteroxynema n. sp.</i>	0,035775	0,04342	0,824	0	24,92	0,997
Cestode	0,001492	0,00248	0,602	0	1,1	0,999
<i>Trichuris sp.</i>	0,000535	0,00154	0,348	0,167	0,0769	1

**Tabla 4f.** Resultados del análisis SIMPER al comparar las comunidades componentes de helmintos de *L. maximus* la Estancia Palmira de Carpinchorí en la provincia de Entre Ríos (ER) y la Estancia Los Quebrachitos en la provincia de Santiago del Estero (SE)

Taxón parásito	Average	DE	ratio	AM ER	AM SE	Cumsum
<i>Viannella cf. viscaciae</i>	0,41664	0,29322	1,421	875,25	55,23	0,531
<i>L. ecasiense</i>	0,22179	0,24283	0,913	173,3	313,85	0,814
<i>W. hugoti</i>	0,10108	0,23122	0,437	283	0	0,942
<i>Heteroxynema n. sp.</i>	0,02575	0,04378	0,588	2,58	24,92	0,975
<i>Graphidioides spp.</i>	0,01526	0,01578	0,967	20,167	7,23	0,995
<i>Trichuris sp.</i>	0,00288	0,00967	0,297	1,167	0,0769	0,998
Cestode	0,00127	0,00255	0,496	0,8	1,1	1

**Average:** contribución promedio de cada taxón parásito a la disimilitud, **DE:** desvío estándar, **ratio:** relación Average/DE, **AM:** Abundancia media de cada taxón parásito **Cumsum:** proporción de diferenciación acumulada.