

Dedico esta Tesis a mi hijo, Lucio.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN GENERAL	5
Objetivos generales, objetivos particulares e hipótesis de trabajo.....	8
Metodología general.....	9
CAPÍTULO 1	
Aspectos taxonómicos de la fauna endoparasitaria de <i>C. talarum</i> y <i>C. australis</i>	12
Introducción.....	13
Materiales y métodos.....	14
Resultados.....	17
Descripción de la fauna parasitaria de <i>C. talarum</i> y <i>C. australis</i>	19
<i>Graphidioides subterraneus</i> Rossin, Timi & Malizia, 2005	19
<i>Pudica ctenomydis</i> Rossin, Timi & Malizia, 2006.....	26
<i>Trichostrongylus duretteae</i> Rossin, Timi & Malizia, 2006	33
<i>Strongyloides myopotami</i> Artigas & Pacheco, 1933	39
<i>Trichuris pampeana</i> Suriano y Navone, 1994	44
<i>Paraspidodera uncinata</i> Rudolphi, 1819	52
<i>Taenia talicei</i> Dollfus, 1960	65
Discusión.....	72
CAPÍTULO 2	
Estructura de las comunidades parasitarias: relación de las características biológicas del hospedador y el ambiente subterráneo	74
Introducción	75
Materiales y métodos	80
Resultados	86
Estructura de las poblaciones parasitarias de <i>C. talarum</i> de la localidad de Mar de Cobo y de <i>C. australis</i> de la localidad de Necochea	86

Estudios de las infracomunidades de <i>C. talarum</i> y <i>C. australis</i>	100
Estudios de las comunidades componentes de parásitos de <i>C. talarum</i> y <i>C. australis</i>	105
Discusión	109
CAPÍTULO 3	
Estructura de las comunidades parasitarias: interacciones intra e interespecíficas	120
Introducción	121
Materiales y métodos	125
Resultados	131
Co-ocurrencias y respuesta numérica de especies de parásitos que co-habitan en <i>C. talarum</i> y <i>C. australis</i>	131
Interacciones ínter específicas entre nematodos que co-habitan en un mismo órgano	133
Patrones de distribución e interacciones ínter específicas de los nematodos que habitan el intestino delgado de <i>C. talarum</i>	135
Influencia del número de coespecíficos (competencia intraespecífica) en el éxito reproductivo de <i>Gaphidiodes subterraneus</i>	138
Discusión	141
CONCLUSIONES GENERALES	147
BIBLIOGRAFÍA	149

***ESTUDIO DE LA FAUNA ENDOPARASITARIA EN
ROEDORES SUBTERRÁNEOS DEL GÉNERO *Ctenomys*
(RODENTIA: OCTODONTIDAE) DE LA PROVINCIA DE
BUENOS AIRES***

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los representantes del género *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae), comúnmente denominados “tuco-tucos”, son los mamíferos dominantes en la explotación del nicho subterráneo en Sudamérica. En su mayor parte, las especies del género *Ctenomys* son K estrategas, es decir son relativamente longevos comparados con otros roedores, presentan una maduración sexual tardía, períodos de gestación largos y pocas camadas relativamente pequeñas (Reig *et al.*, 1990; Malizia, 1994). Además, la mayor parte de las especies son solitarios, altamente territoriales y herbívoros generalistas (Comparatore *et al.*, 1995). Habitan sistemas de galerías subterráneas, realizando escasas salidas a la superficie para alimentarse y en el momento de dispersión de las crías (Malizia, 1994).

Desde una perspectiva evolutiva, los tuco-tucos son un claro ejemplo de un proceso de cladogénesis explosiva, solo comparable en velocidad y diversidad a la experimentada por el género *Microtus* en América del Norte (Reig, 1989). Tan alto grado de diversificación en corto tiempo, hace de *Ctenomys* un interesante modelo para el estudio de los mecanismos de especiación involucrados. Desde una perspectiva ecológica, resultan de gran interés las estrategias adaptativas desarrolladas para la vida en este tipo de ambientes, así como el papel que cumplen estos organismos en la estructura y en el funcionamiento de la comunidad que los alberga (Malizia, 1994).

Las relaciones hospedador-parásito son ubicuas en los sistemas biológicos (Poulin and Morand, 2000). Los parásitos ejercen, además, un amplio espectro de influencias sobre la biología de sus hospedadores (Minchella & Scott, 1991), pudiendo afectar su abundancia y/o su diversidad (Renaud *et al.*, 1996) y llegando a alcanzar un papel clave en la estructuración de las comunidades animales de vida libre (Poulin, 1999); constituyen por lo tanto herramientas adecuadas para el estudio de sus hospedadores (Thomas *et al.*, 1996; Marcogliese & Cone, 1997). Los parásitos proveen, además, modelos ideales para estudios sobre estructura comunitaria, ya que por sus límites discretos, pueden analizarse

comunidades replicadas (infracomunidades, según Bush *et al.*, 1997) en cada uno de los hospedadores de la misma especie (Gotelli & Rohde, 2002).

Estas características han conducido a un gran desarrollo conceptual en el campo de la ecología parasitaria (Esch *et al.*, 1990; Rohde, 1993; Combes, 1995; Poulin, 2007a), con una presencia creciente en la literatura de meta-análisis y de análisis comparativos entre especies en busca de patrones y procesos ecológicos generales (Poulin & Rohde, 1997; Rohde *et al.*, 1998; Poulin *et al.*, 1999; Poulin, 2000; Poulin & Guégan, 2000; Marcogliese, 2001; Poulin & Valtonen, 2001; Gotelli & Rhode, 2002, Morand *et al.*, 2002). Sin embargo en una escala temporal ecológica, se mantiene en discusión si las comunidades parasitarias son colecciones al azar o sets repetitivos de especies, es decir si los ensamblajes parasitarios presentan una estructura predecible o no (Timi & Poulin, 2003).

En tal sentido, numerosos trabajos se han basado en el estudio del solapamiento de nichos entre especies de parásitos que co-habitan con el fin de evaluar el rol de las interacciones interespecíficas en la estructuración de las comunidades parasitarias (Holmes, 1973; Stock & Holmes, 1988; Patrick, 1991).

Holmes & Price (1986) postulan la existencia de un continuo desde comunidades aislacionista a comunidades interactivas. Así, caracterizaron a las comunidades interactivas como aquellas en donde la tasa de colonización es alta, presentando altos valores de riqueza parasitaria. Estas características se ven reflejadas en las infracomunidades parasitarias con varias especies de parásitos co-ocurriendo, poblaciones parasitarias de gran tamaño, nichos solapados y donde las interacciones intra e inter específicas cumplen un importante rol en la estructuración de estas comunidades. En contraste, las comunidades aislacionistas presentan pocas especies, la mayoría con habilidades limitadas de colonización, sus infrapoblaciones son generalmente pequeñas y raramente co-ocurren especies con altas intensidades, siendo las interacciones que ocurren entre ellas poco significativas (Holmes & Price 1986).

La escasez de taxa para los que existen datos suficientes y adecuados para ser comparados mediante análisis estandarizados, sobre todo a nivel infracomunitario, dificulta la posibilidad de testear tales generalizaciones de una manera concluyente. Esto es

especialmente cierto para el caso de los sistemas hospedador-parásito que involucran mamíferos, ya que la mayoría de los estudios sobre estructura comunitaria se basan en hospedadores poiquilotermos, especialmente peces. Es por ello que surge la necesidad de caracterizar cuali y cuantitativamente las comunidades parasitarias en mamíferos y conocer la influencia de factores bióticos (tamaño, edad, dieta, hábitat del hospedador, existencia o no de competencia intra e interespecífica entre parásitos) y abióticos sobre las mismas.

El género *Ctenomys*, por lo tanto, resulta ser un interesante modelo de estudio de la relación hospedador-parásito. La identificación de los patrones que emergen de las relaciones existentes entre el parasitismo y las características biológicas del hospedador sumadas al conocimiento de los procesos que los originan confieren a los estudios parasitológicos un carácter predictivo, constituyendo importantes herramientas de estudio y manejo. En este sentido, los estudios propuestos incluyen temáticas de carácter aplicado, como el relevamiento de parásitos de potencial importancia zoonótica.

La Organización Mundial de la Salud en 1959 denomina zoonosis a todas aquellas enfermedades transmisibles de forma natural de los vertebrados al hombre y viceversa. Los roedores, en particular, constituyen reservorios de un gran número de organismos infecciosos los cuales, si se transmiten al hombre ó a poblaciones de animales domésticos, pueden causar brotes de enfermedades que, frecuentemente, producen una alta morbilidad y cierta mortalidad.

Muchas especies de roedores silvestres tienen relativamente poco contacto con el hombre y con los animales domésticos; sin embargo, estos roedores pueden actuar como reservorio de agentes infecciosos en focos endémicos por largos períodos de tiempo. Cuando los roedores sinantrópicos en áreas rurales entran en contacto con especies silvestres, los organismos infecciosos pueden ser transmitidos directa (por contacto con las heces, orina, excreciones de los roedores infectados o con alimentos contaminados) ó indirectamente (a través de picaduras ó mordeduras de vectores tales como insectos y ácaros) a estos roedores que viven en íntimo contacto con el hombre y los animales domésticos, produciéndose brotes de enfermedades. La mayor parte de los estudios que aportan información acerca de la importancia de los roedores en la transmisión de

enfermedades zoonóticas en Sudamérica involucra a especies de roedores de hábitos epigeos. Sin embargo, para los representantes del género *Ctenomys*, se desconoce totalmente su papel como potenciales reservorios zoonóticos.

Por todo lo antes mencionado, se plantea analizar todas estas variables relacionadas con el hospedador y el ambiente, a fin de evaluar sus efectos sobre las poblaciones y las comunidades parasitarias que albergan los roedores del género *Ctenomys*; así como también la importancia zoonótica de las especies halladas.

Objetivos generales: conocer la diversidad parasitaria, determinar los patrones y procesos que estructuran las comunidades parasitarias y evaluar la presencia de parásitos de potencial importancia sanitaria en roedores del género *Ctenomys* que habitan en 2 localidades de la Provincia de Buenos Aires.

Objetivos particulares:

- 1- Caracterizar cuali y cuantitativamente las parasitofaunas de *Ctenomys talarum* de la localidad de Mar de Cobo y *C. australis* de la localidad de Necochea y determinar si los roedores bajo estudio constituyen un posible reservorio de enfermedades zoonóticas.
- 2- Establecer cómo se estructuran las poblaciones y las comunidades parasitarias (a nivel infracomunitario y de comunidad componente) de ambas especies de *Ctenomys* y sus relaciones con las principales características biológicas de los parásitos y de sus hospedadores (macro y microambientales).

HIPÓTESIS DE TRABAJO

a) Las comunidades parasitarias que alberga *C. talarum* y *C. australis* presentan diferencias cuali y cuantitativas en relación a la calidad de los hospedadores como microhábitat (edad, sexo, condición reproductiva, densidad poblacional) y del macrohábitat, siendo estas

variables los principales factores que estructuran y modulan las comunidades parasitarias de estos roedores.

b) La competencia intra e interespecífica es un factor estructurador de las comunidades parasitarias de las especies de *Ctenomys* a estudiar.

METODOLOGÍA GENERAL

Área de estudio:

El área de estudio se ubica en zonas de pastizales naturales costeros pertenecientes a las localidades de Mar de Cobo, Partido de Mar Chiquita, Provincia de Buenos Aires (37° 58´S, 57° 34´W) y del Paraje Las Grutas, Partido de Necochea, Provincia de Buenos Aires (38° 33´S, 58° 45´W).

La zona de muestreo de la localidad de Mar de Cobo está caracterizada por ser una zona urbana, con médanos cubiertos con densa vegetación natural, que está representada por las siguientes especies: *Panicum racemosum*, *Distichlis scoparia*, *Ambrosia tenuifolia* y *Bromus unioloides* (Malizia *et al.* 1995). En esta zona hay una población humana de residentes estables y en la época de verano es un centro turístico.

En el Paraje Las Grutas, que está situado a 10 kilómetros de la localidad de Necochea, las dunas y pastizales costeros se extienden 500 metros desde la línea de la costa hacia el interior. La cubierta de las dunas es escasa y está compuesta principalmente por las siguientes especies vegetales: *Poa* sp., *Panicum racemosum* y *Calistegia soldanella* (Malizia *et al.* 1991). Las dunas se prolongan en una configuración ondulada de pastizales naturales que abarcan aproximadamente 2 Km. En la composición del pastizal natural predominan *Ademia* sp., *Stipa tricotoma*, *Stipa neesia* y *Bromus unioloides*. Hacia el interior, la zona de pastizales está delimitada por campos dedicados principalmente a la agricultura (Malizia, 1994).

Especies seleccionadas

Se examinaron muestras de dos especies de tuco-tucos, *C. talarum* de la localidad de Mar de Cobo y *C. australis* del paraje Las Grutas. En cada localidad, se realizaron muestreos de captura estacionales por extracción de los individuos durante un año.

Captura:

Los roedores fueron capturados con trampas de golpe (cepos) y de captura viva, que se colocaron en la entrada de los sistemas de galerías de las cuevas frescas, las cuales fueron reconocidas en el campo por los montículos de tierra fresca que los tuco-tucos depositan en la superficie durante las actividades de excavación. Luego de la captura los animales fueron llevados al laboratorio y sacrificados mediante la inhalación de éter sulfúrico.

En el laboratorio, se realizó la necropsia de los ejemplares capturados y se determinaron las medidas corporales, la condición reproductiva, la edad y el sexo según Malizia & Busch (1991; 1997) y Malizia (1994).

Determinación de la condición reproductiva en las hembras (maduras e inmaduras)

Los sistemas reproductivos de las hembras fueron removidos y examinados a fin de determinar la condición de los cuernos uterinos y de los ovarios. Se registraron el número de embriones, las escaras placentarias y los cuerpos lúteos (Malizia, 1994).

Determinación de la condición reproductiva en machos (maduros e inmaduros)

Los sistemas reproductivos de los machos fueron examinados para determinar el color y el grado de vascularización de los testículos. Además, se registró la condición de las vesículas seminales y se midieron el largo y el ancho de los testículos. La presencia o ausencia de espermatozoides se determinó por medio de frotis de epidídimo (Malizia, 1994).

Determinación de la edad:

La edad de los individuos fue determinada mediante el examen del grado de cierre de la sutura cartilaginosa distal del húmero (Pearson *et al.*, 1968; Malizia & Busch, 1991; 1997).

Capítulo 1

ASPECTOS TAXONÓMICOS DE LA FAUNA ENDOPARASITARIA DE C. talarum Y C. australis

INTRODUCCIÓN

La información existente acerca de la fauna parasitaria del género *Ctenomys* es escasa en comparación con la de otros grupos de roedores de superficie, si se tiene en cuenta que este género de roedores sudamericanos tiene más de 57 especies descritas distribuidas desde Bolivia hasta Tierra del Fuego (Reig *et al.* 1990). Solo se han publicado escasos trabajos taxonómicos de descripciones de nuevas especies que parasitan a estos roedores. El registro más antiguo de un estudio parasitológico se remonta a la descripción de una nueva especie de nematode, *Paraspidodera americana* Khalil & Vogelsang (1931a) hallada en el ciego de *C. magellanicus* del sur Argentino. Dollfus (1960) describe, a través del hallazgo de tres larvas de cestode de la cavidad del cuerpo de *Ctenomys rionegrensis* de Uruguay, a *Taenia talicei*. A partir de la descripción de otro nematode, *Trichuris fulvis* por Babero & Murua (1987) en *C. fulvus* de Chile, se describen 3 especies adicionales de este género de trichuroideo: *T. robusti* Babero & Murua, 1990 parásito de *C. robustus* también de Chile, *T. bursacaudata* Suriano & Navone, 1994 parásito de *C. talarum* de Punta Lara, Argentina (Suriano & Navone 1994), *T. pampeana* Suriano & Navone, 1994 parásito de *C. azarae* de La Pampa, Argentina (Babero & Murua, 1987, 1990; Suriano & Navone 1994).

En 1991 se realiza un estudio coevolutivo de los nematodes del género *Paraspidodera* de 5 poblaciones de *Ctenomys* de Bolivia en donde se concluye que cada población de *Ctenomys* alberga una especie de este nematode debido a la coevolución entre la especie hospedadora y la especie de parásito (Gardner, 1991). En 1999 se realiza un estudio de la fauna parasitaria de *C. talarum* de la localidad de Necochea en donde se describen los parámetros poblacionales de las dos especies de nematodes que albergó esta especie de roedor subterráneo, *T. pampeana* y *Heligmostrongylus* sp. (Rossin, 1999; Rossin & Malizia, 2002).

OBJETIVO DEL CAPÍTULO 1

Conocer la composición cualitativa de la parasitofauna de *C. talarum* y de *C. australis* de la localidad de Mar de Cobo y del Paraje Las Grutas de la localidad de Necochea, respectivamente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron 81 especímenes de *Ctenomys talarum* y 56 de *Ctenomys australis* de la población de la localidad de Mar de Cobo, Partido de Mar Chiquita (37°58´, 57°34´W, Buenos Aires, Argentina) y de la población de la localidad de Necochea, Partido de Necochea (38°33´S, 58°45´W, Buenos Aires, Argentina) respectivamente.

La necropsia de los roedores se realizó en el laboratorio donde se observaron bajo lupa la cavidad del cuerpo y la superficie de las vísceras. Los órganos fueron separados (corazón, pulmón, estómago, intestino delgado, ciego, intestino grueso y gónadas). Se examinaron bajo lupa el contenido de los órganos digestivos y las paredes viscerales internas (mucosas).

Los parásitos hallados fueron fijados en formol al 4% (nematodos) y 10% (cestodes) y preservados en alcohol 70% para su posterior determinación (Pritchard & Kruse, 1982; Berland, 1984).

Los nematodos fueron aclarados en Lactofenol de Amman para su estudio microscópico.

Para la realización de cortes histológicos los especímenes fueron deshidratados en series de graduación sucesiva de alcoholes, luego aclarados en acetato de etilo y finalmente impregnados en parafina. Se realizaron cortes de 4 micras de espesor y fueron teñidos con la técnica de hematoxilina-eosina.

También se realizaron cortes transversales bajo lupa de nematodos trichostrongyloideos para el estudio del synlophe (Durette-Desset, 1985).

Se utilizó un tubo de dibujo para realizar las ilustraciones de las estructuras anatómicas de importancia taxonómica.

Para las observaciones con MEB, los especímenes fueron deshidratados en baños de series sucesivas de alcoholes, sumergidos en hexamethyldisilazano, cubiertos con oro-paladio y escaneados en un MEB Jeol JSM 6460-LV.

Las larvas de cestodes fueron disectadas para poder exponer el rostelo y las ventosas, luego fueron aclaradas con Lactofenol de Amman para su estudio microscópico.

Los cestodes larvales y adultos fueron teñidos con la técnica de carmín clorhídrico de Langeron y se diafanizaron con creosota (Pritchard & Kruse, 1982). Además, se realizaron cortes histológicos con la misma metodología mencionada anteriormente.

Los cestodes adultos fueron obtenidos de infestaciones experimentales. Dos perros domésticos fueron tratados con drogas antihelmínticas (Albendazole + Praziquantel) para remover los cestodes adultos que pudieran tener. Luego se examinaron las heces regularmente para corroborar la ausencia de cestodes. Por medio de una cánula, 25 larvas vivas (preservadas en solución fisiológica por dos horas), colectadas de la cavidad de los roedores, fueron administradas oralmente a uno de los dos perros. El otro perro permaneció no infestado como control. Luego de la infestación, los perros permanecieron en caniles separados y mantenidos con una dieta estándar y agua *ad libitum*. Después de 20 días las heces de los perros fueron analizadas para detectar la presencia de huevos de cestodes por medio de la técnica de flotación y sedimentación. Cuando se detectaron huevos de cestodes en las heces, el perro fue tratado con Bromohidrato de arecolina (4 mg/ Kg) para la eliminación de los cestodes adultos. El Bromohidrato de arecolina relaja la musculatura de los cestodes y permite obtener los ejemplares completos (Thienpont *et al.*, 1979).

También se realizaron coprocultivos para la obtención de larvas y adultos de stroglyideos. Se utilizaron los métodos de Harada & Mori (Thienpont *et al.*, 1979) y el cultivo de materia fecal en cápsula. Se colocó la materia fecal sobre el papel de filtro húmedo dentro de una cápsula de petri y se lo lleva a estufa (25° - 27°) por 7 a 10 días. El método de Harada y Mori consta de los mismos principios que el anterior pero se utilizan tubos de ensayo con tiras de papel de filtro que están embebidas en agua destilada del

fondo del tubo; la materia fecal se coloca sobre el papel de filtro, se cierra el tubo con una tapón de goma y se cultiva en estufa a 24°- 28° por 7 a 10 días. Al cabo de estos días se revisa el fondo del tubo y se pueden recolectar las larvas que han migrado a través del papel al agua.

La identificación taxonómica de los parásitos hallados en los hospedadores estuvo basada en las claves de Anderson *et al.* (1974, 1983) y Durette-Desset (1981, 1985) para los nematodos y Verster (1969) para los cestodes.

Todas las medidas son expresadas en micras, a menos que se indique lo contrario, seguidas por los rangos y las medias entre paréntesis. La prevalencia y la intensidad media de la infección fueron calculadas según Bush *et al.* (1997).

Se examinaron vouchers de especímenes machos de *P. uncinata* parásitos de *Cavia aperea pamparun* (Números 14D, 36D-39D, 44D, 45D y 210D) depositados por Sutton (1976) en la colección Helmintológica del Museo de La Plata (MLP), La Plata, Argentina.

Todos los especímenes descriptos fueron depositados en la Colección Helmintológica del Museo de La Plata (CHMLP), La Plata, Argentina.

RESULTADOS

En el presente estudio se hallaron 7 especies de parásitos en las dos especies de hospedadores.

- Fauna parasitaria hallada en *Ctenomys talarum* Thomas, 1898:

Nematoda

- *Graphidiodes subterraneus* Rossin, Timi & Malizia, 2005
- *Pudica ctenomydis* Rossin, Timi & Malizia, 2006
- *Trichostrongylus duretteae* Rossin, Timi & Malizia, 2006
- *Strongyloides myopotami* Artigas & Pacheco, 1933
- *Trichuris pampeana* Suriano & Navone, 1994
- *Paraspidodera uncinata* Rudolphi, 1819

Cestoda

- *Taenia talicei* Dollfus, 1960

- Fauna parasitaria hallada en *Ctenomys australis* Rusconi, 1934:

Nematoda

- *Pudica ctenomydis* Rossin, Timi & Malizia, 2006
- *Trichuris pampeana* Suriano & Navone, 1994

Cestoda

Taenia talicei Dollfus, 1960

DESCRIPCIÓN DE LA FAUNA PARASITARIA DE *Ctenomys talarum* y
Ctenomys australis

PHYLUM NEMATODA

SUBCLASE Secernentea

SUPERFAMILIA Trichostrongyloidea

FAMILIA Trichostrongylidae

SUBFAMILIA Trichostrongylinae

GÉNERO *Graphidiodes* Cameron, 1923

Graphidioides subterraneus Rossin, Timi & Malizia, 2005

DESCRIPCIÓN

General (Lámina 1): Nematodes de tamaño mediano. Cabeza sin vesícula cefálica; con anillo bucal subtriangular. Cuatro papilas externo labiales presentes, 2 ánfidos y 4 papilas cefálicas, situadas al mismo nivel de las papilas labiales externo-laterales (Láminas 1 y 2, figs. 2; 18). Anillo nervioso rodeando el corpus, muy difícil de observar en la mayoría de los especímenes. Deiridos espiniformes situados, posteriormente a corta distancia, del poro excretor. (Láminas 1 y 2, figs 1; 19).

Synlophe (Basado en 4 machos y 4 hembras) (Láminas 1 y 2, figs 3-10; 20-25):

En ambos sexos, se observa que las crestas cuticulares corren longitudinalmente, algunas se interrumpen y otras confluyen. Presentan refuerzos de struts en la parte anterior del cuerpo, decreciendo estos en tamaño, desde la cabeza a la cola. Las crestas desaparecen entre la vulva y el ano en las hembras y en la región anterior a la bursa en los machos. Los cordones laterales son difíciles de observar en los cortes transversales en la región media del cuerpo.

Número de crestas variable a lo largo del cuerpo: no se observan crestas a 80 posterior a la cabeza (Lámina 1, fig. 3); se observaron 20-21 y 26-32 (machos y hembras, respectivamente) crestas en la región de la unión esófago-intestinal (Láminas 1 y 2, figs. 4; 20; 21); 21-25 y 26 (machos y hembras, respectivamente) al nivel del cuarto anterior del cuerpo (Lámina 1 y 2, figs. 5; 9; 22; 23); 22-25 y 25-26 (machos y hembras, respectivamente) a la mitad del cuerpo (Lámina 1 y 2, figs. 6; 10; 24); 22-23 a 1 mm anterior de la bursa caudal, y 24-26 crestas a 1 mm anterior al nivel del vestíbulo anterior (Lámina 1, fig. 7).

En machos, el número de crestas a 1 mm anterior a la bursa caudal permanece constante hasta que desaparece ventralmente a 520 (370-660) del cono genital, y dorsalmente a 550 (470-630) desde el final de la bursa caudal. En las hembras, las crestas ventrales desaparecen al nivel del vestíbulo anterior y reaparecen posteriormente a la vulva. Hay 21-22 crestas presentes entre la vulva y el ano (Lámina 1, fig. 8). No hay crestas en la cola. En los cortes transversales, el número y tamaño de las crestas dorsales y ventrales son similares. En ambos sexos, el tamaño y grosor de las crestas decrece a lo largo del cuerpo, desde la unión esófago-intestino a la cola. Las crestas laterales están más espaciadas que las crestas ventrales y dorsales al nivel del cuarto anterior del cuerpo: Todas las crestas están orientadas perpendicularmente a la superficie del cuerpo.

Macho : (Las medidas del holotipo están seguidas por las medias y los rangos entre paréntesis) (Lámina 1, figs. 11-15)

Largo total del cuerpo es de 8,46 mm (10,41; 8,46-11,47) y ancho a la mitad del cuerpo de 0,14 mm (0,14; 0,12-0,16). Anillo nervioso, poro excretor, y deiridos situados respectivamente a 200 (210; 170-240); 310 (370; 300-430) y 340 (380; 330-430), de la cabeza. Largo del esófago de 520 (550; 520-590) (Lámina 1, fig. 1). Bursa caudal simétrica y transversalmente elongada con delicadas ornamentaciones entre los rayos 3 y 6. Rayos 2 más cortos que los rayos 3. Extremidades de los rayos 2 separados por 80 (60-120) de las extremidades de los rayos 3. Distancia entre extremidades de los rayos 3 y 4, 80 (60-110), de los rayos 4 y 5, 40 (20-50) y rayos 5 y 6, 860 (640-950). Rayos 4 más cortos que los rayos 5. Los rayos 8 se originan en la base del rayo dorsal y son paralelos a los rayos 6

(Lámina 1, fig. 15). Rayo dorsal dividido en dos ramas en su tercio distal. Cada rama dividida en 3 pequeñas ramas (9, 10, y fasmidios), (Lámina 1, fig. 14).

Espículas aladas, con punta simple, similares en forma y tamaño. Espícula derecha de 910, 860 (640-950) de largo; espícula izquierda de 860, 870 (800-930) de largo, representando el 8,35 (7,41-10,16) % del largo del cuerpo (Lámina 1, fig. 11). Gubernaculum levemente quitinizado de 61, 70 (40-80) de largo y 30, 30 (20-40) de ancho ((Lámina 1, fig. 12). Cono genital presentando una papila 0 simple en el labio ventral, y papillas 7 presentes en el labio dorsal ((Lámina 1, fig. 13). Papilas prebursales a 60, 60 (50-70) del comienzo de la bursa caudal.

Hembra : (Las medidas del holotipo están seguidas por las medias y por los rangos entre paréntesis) (Lámina 1, figs 16-17).

El largo total del cuerpo es de 20,98 mm (20,65; 19,25-28,40) y el ancho a la mitad del cuerpo es de 0,22 mm (0,21; 0,21-0,25). Anillo nervioso, poro excretor, y deiridos situados, respectivamente a 220 (230; 220-330); 410 (420; 400-520); 420 (440; 410-530), de la cabeza. El largo del esófago es de 600 (650; 600-690) (Lámina 1, fig. 1). Didelfica. La vulva está situada a 4,96 mm (5,31; 4,62-5,75) de la cola. *Vagina vera* de 50 (60; 40-90) de largo. Vestíbulo 330 (330; 230-400) de largo. Esfínteres de 60 (70; 60-80) de largo y 70 (70; 70-90) de ancho. El infundíbulo anterior y posterior de tamaño similar de 250 (220; 130-290) de largo (Lámina 1, fig. 17). Rama uterina de 2,92 mm (2,63; 2,60-3,36) de largo conteniendo 50 (44-58) huevos, y rama uterina posterior de 3,78 mm (3,31; 2,40-3,96) de largo, conteniendo 44 (35-62) huevos en su interior. El número total de huevos registrados en 30 hembras adicionales varió entre 34 y 202. Los huevos presentan larvas desarrolladas dentro, midiendo 120 (120; 110-140) de largo y 70 (70; 70-80) de ancho. Cola cónica con punta redondeada de 240 (250; 200-320) de largo (Lámina 1, fig. 16).

Hospedador: *Ctenomys talarum* Thomas 1898

Microhábitat: estómago.

Localidad: Mar de Cobo, Partido de Mar Chiquita, Mar del Plata, Argentina (37° 58'S, 57° 34'W).

Prevalencia: 24,7 %.

Intensidad media (rango): 20,4 (1-155).

Especímenes tipo: Holotipo: 1 macho (CHMLP coll. no. 5423); alotipo: 1 hembra (CHMLP coll. no. 5424); paratipos: 5 machos (CHMLP coll. no. 5425), 5 hembras (CHMLP coll. no. 5425), 5 machos (MNHN coll. no. 350 MQa) y 5 hembras (MNHN coll. no. 350 MQb).

Etimología: el nombre específico hace referencia al comportamiento subterráneo del hospedador.

COMENTARIOS

El género *Graphidioides* Cameron, 1923 está, hasta el momento, compuesto por 7 especies. Cinco de ellas son parásitas del estómago e intestino delgado de roedores caviomorfos (Caviidae, Chinchillidae, Octodontidae, y Myocastoridae), las otras dos especies restantes son parásitas de roedores sigmodontinos y primates (Sutton & Durette-Desset, 1995).

La distribución geográfica de este género está restringida a la región Neotropical Sur; Argentina, Uruguay, Brasil, Chile y Perú (Sutton & Durette-Desset, 1995; Dittmar, 2002).

Siguiendo la clave de especies del género *Graphidioides* propuesta por Sutton y Durette-Desset (1995), *G. subterraneus* se asemeja a dos especies: *G. mazzai* Lent & Freitas, 1939 parásito de *Galea leucoblephara* en Argentina y *G. kravetzi* Sutton y Durette-Desset, 1995 parásito de *Holochilus brasiliensis* del Uruguay. En este sentido, los machos muestran una morfología similar de la bursa caudal, y las distancias entre los rayos 2 y 3, y 3 y 4 son las mismas. Además, la distancia entre las extremidades de los rayos 4 y 5 es más corta que la distancia entre los rayos 5 y 6. Las hembras muestran la misma simetría del ovoyector.

Sin embargo, *G. subterraneus* se diferencia de *G. mazzai* en poseer espículas más cortas y gubernaculum más pequeño y menos quitinizado, y de *G. kravetzi* por presentar menor número de papilas externo-labiales, ramas uterinas más cortas, y deiridos situados más posteriormente. Además, el synlopho de *G. subterraneus* presenta una alta variabilidad intraespecífica en el número de crestas como resultado de crestas que se interrumpen y

otras que confluyen. En este sentido, las diferencias en el número de crestas del synlophe entre *G. subterraneus* y *G. kravetzi* y *G. mazzai* son evidentes. Por ejemplo, *G. mazzai* presenta 16 crestas a 80 μ posteriores a la cabeza, 18 a nivel de la unión esófago-intestino, 14 a la mitad del cuerpo, y 19 entre la vulva y el ano (Sutton & Durette-Desset, 1995). Por otro lado, *G. kravetzi* presenta 18 crestas a 80 μ posteriores a la cabeza; 24 y 26 a nivel de la unión esófago-intestino en machos y hembras, respectivamente, 21 y 26 a nivel de la mitad del cuerpo en machos y hembras, respectivamente, y 25 crestas en la cola. *G. subterraneus* no presenta crestas a 80 μ posterior a la cabeza; 20-21 y 26-32 a nivel de la unión esófago-intestino en machos y hembras, respectivamente; 22-25 y 25-26 a la mitad del cuerpo en machos y hembras, respectivamente, y las crestas están ausentes en la cola.

El synlophe de *G. subterraneus* difiere más evidentemente del synlophe de *G. mazzai* que con el de *G. kravetzi*, es más, el número de crestas del synlophe de las hembras de *G. kravetzi* se solapa con el número de crestas del synlophe de *G. subterraneus*. Sin embargo, estas especies pueden diferir claramente en otras características, como en el número de crestas de la parte anterior del cuerpo en ambos sexos, el número de crestas a nivel de la unión esófago intestino y a la mitad del cuerpo en los machos, y en el número de crestas en la cola de las hembras.

Por todo lo anteriormente mencionado, se propone una nueva especie *Graphidiodes subterraneus*. La descripción de esta especie, realizada como parte del presente estudio, ha sido publicada (Rossin *et al.*, 2005a)

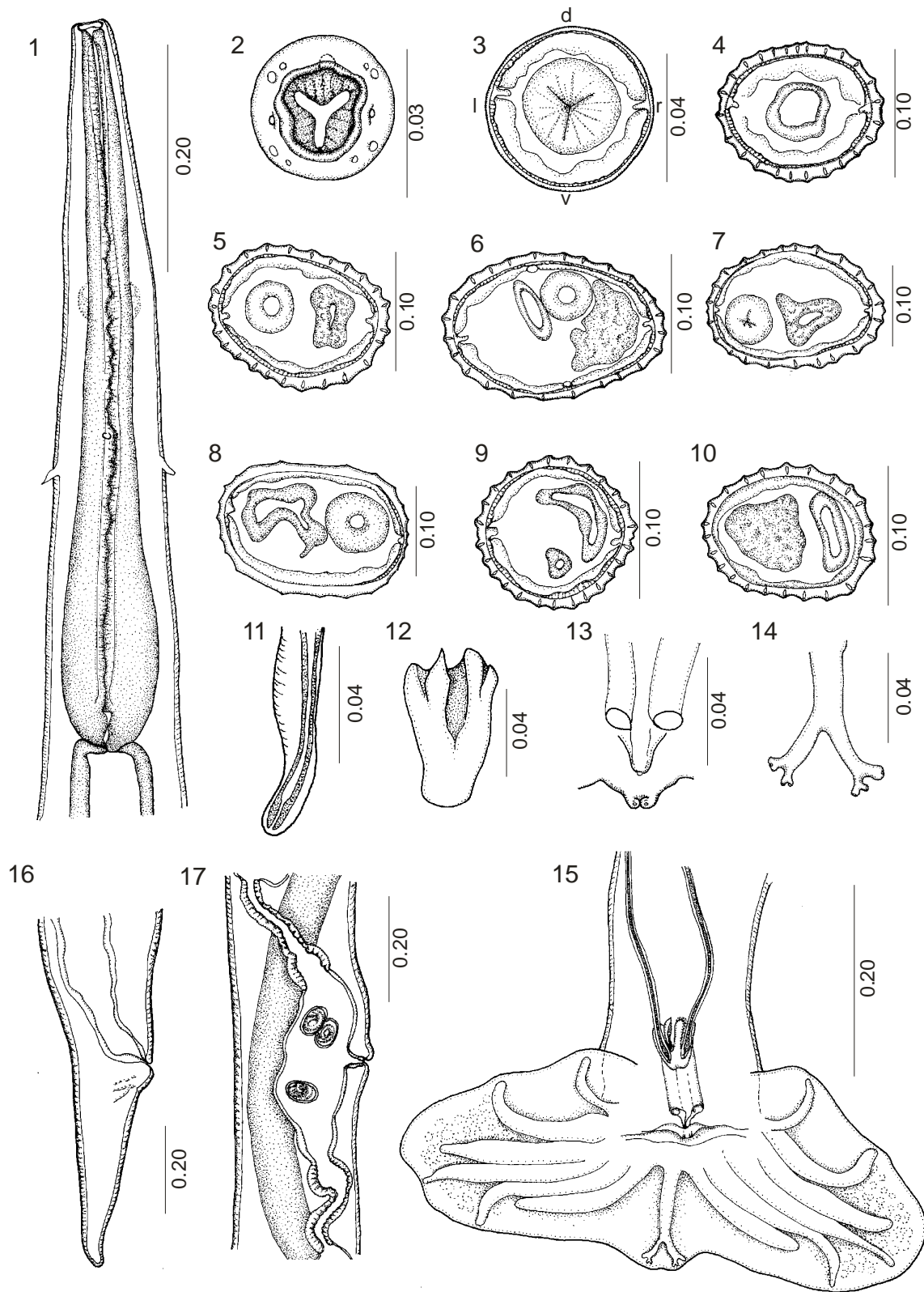


Lámina 1, figuras 1-17. -*Graphidioides subterraneus* Rossin *et al.*, 2005. **1.** Hembra, extremo anterior (vista ventral). **2.** Cabeza de la hembra (vista apical). **3-8** *Synlophe de la hembra*: **3**, a 80 μ posterior a la cabeza. **4**, a nivel de la unión esófago intestino. **5**, al final del cuarto anterior del cuerpo. **6**, a la mitad del cuerpo. **7**, a 1mm anterior al nivel del vestíbulo anterior. **8**, entre la vulva y el ano. **9-10** *Synlophe del macho*: **9**, al final del cuarto anterior del cuerpo. **10**, a mitad del cuerpo. **11.** Punta de la espícula derecha (vista dorsal). **12.** Gubernaculum (vista ventral). **13.** Cono genital (vista ventral). **14.** Rayo dorsal con detalle de los fásmidos y las papilas 9 y 10. **15.** Bursa caudal (vista ventral). **16.** Cola de la hembra (vista lateral derecha). **17.** Ovejector (vista lateral derecha). Todas las secciones del cuerpo están orientadas como en la fig. 3. Abreviaciones: d, dorsal; v, ventral; r, derecha; l, izquierda.

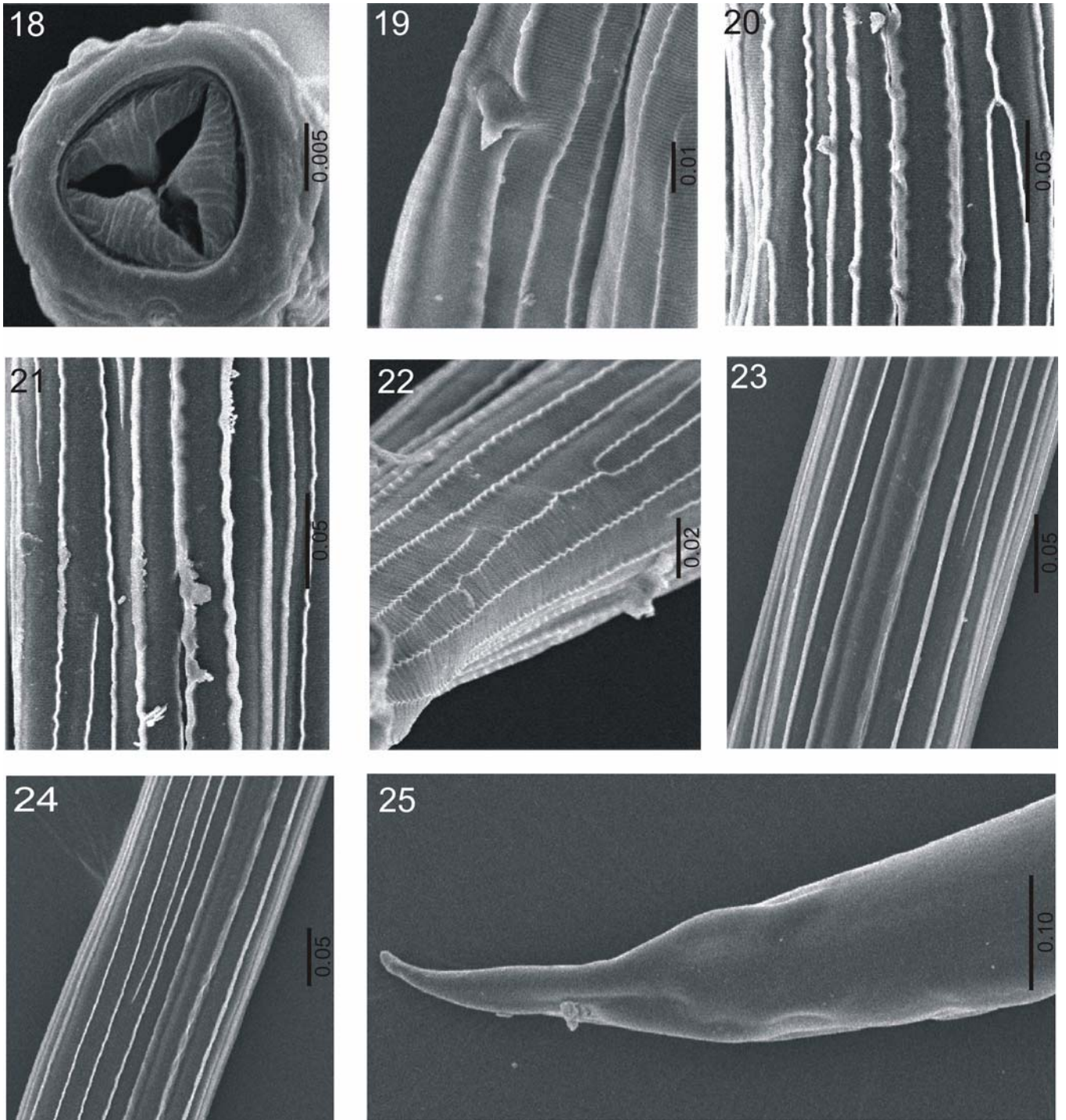


Lámina 2, figuras 18-25.-*Graphidioides subterraneus* Rossin *et al.*, 2005. **18.** Cabeza (vista apical) mostrando el anillo bucal subtriangular y los ánfidos. **19.** Deiridos. **20-24.** Detalle del synlophe mostrando las crestas interrumpidas y las que confluyen. **20-21.** Detrás de la unión esófago intestino. **22-23.** A nivel del cuarto anterior del cuerpo. **24.** A la mitad del cuerpo. **25.** Detalle de la cola de la hembra mostrando la ausencia de crestas.

PHYLUM NEMATODA

SUBCLASE Secernentea

SUPERFAMILIA Trichostrongyloidea

FAMILIA Heligmonellidae

SUBFAMILIA Pudicinae

GÉNERO *Pudica* Travassos & Darriba, 1929

***Pudica ctenomydis* Rossin, Timi & Malizia, 2006**

DESCRIPCIÓN

General (Lámina 3, figs 1-2): Nematodes pequeños y delicados que presentan la parte anterior del cuerpo enrollada. Vesícula cefálica presente. Apertura bucal subtriangular rodeada por dos ánfidos, cuatro papilas externo laterales y cuatro papilas cefálicas. Anillo nervioso difícil de observar, situado en el extremo final del esófago muscular. Poro excretor situado en el tercio posterior del esófago. Deiridos redondeados, levemente anteriores al poro excretor.

Macho: (medidas del holotipo seguidas por las medias y los rangos entre paréntesis) (Lámina 3, figs.3-5).

Largo total del cuerpo 2,93 mm (2,89; 2,38-3,47) y ancho de 58 (58; 46-69) a la mitad del cuerpo. Vesícula cefálica de 32 (34; 29-37) de largo y 31 (28; 25-31) de ancho. Anillo nervioso, poro excretor, y deiridos situados a 145 (160; 136-184); 231 (206; 178-237) y 237 (214; 184-243) del extremo anterior, respectivamente. Largo del esófago de 260 (250; 220-280). Bursa caudal simétrica presentando un patrón del tipo 2-2-1. Rayos 2-6 y 8 similares en ancho, con las extremidades equidistantes. Los rayos 3, 5, 6 y 9 terminando en el borde de la bursa. El rayo 8 se origina de la gruesa base del rayo dorsal. Rayo dorsal profundamente dividido en dos ramas en su tercio proximal, cada rama se divide y origina

dos pequeñas ramas: los rayos 9 y 10. El rayo 10 no alcanza el borde de la bursa (Lámina 3, fig.5).

Espículas aladas, con punta simple, similares en forma y tamaño. Espícula derecha de 367 (384; 344-462) de largo; espícula izquierda de 352 (375; 342-447) de largo, representando el 13,18 (11,73-14,53) % del largo del cuerpo (Lámina 3, fig. 4). Cono genital redondeado, con una papila 0 simple en el labio ventral, la papila 7 no fue observada (Lámina 3, fig. 5). Gubernaculum ausente.

Hembra: (medidas del alotipo seguidas por las medias y los rangos entre paréntesis) (Lámina 3, figs 6-7).

Largo total del cuerpo 3,76 mm (3,37; 2,86-4,20) y ancho de 72 (58; 40-72) a la mitad del cuerpo. Anillo nervioso, poro excretor, y deiridos situados a 157 (168; 147-189); 193 (197; 168-237) y 195 (196; 170-220) del extremo anterior del cuerpo, respectivamente. Largo del esófago 241 (261; 241-283). Monodélfica. Vulva a 176 (168; 147-195) de la extremidad caudal. *Vagina vera* 21 (17; 13-23) de largo. Vestíbulo de 92 (87; 73-115) de largo. Esfínter de 31 (26; 23-31) largo y 31 (27; 23-31) de ancho. Infundíbulo de 84 (91; 73-109) de largo (Lámina 3, fig. 3). Útero de 890 (630; 430-1000) de largo conteniendo 11 (6; 3-11) huevos en su interior. Huevos con estadios de mórula en su interior de 72 (70; 51-82) de largo y 41 (37; 31-41) de ancho. Presentan una expansión cuticular más evidente dorsalmente que rodea el cuerpo entre la vulva y el ano (Lámina 3, fig. 4). Cola cónica con punta redondeada de 69 (70; 63-75) de largo (Lámina 3, figs. 6-7).

Synlophe: (Basado en 2 machos y dos hembras) (Lámina 4, figs 8-16). En ambos sexos, las crestas cuticulares corren longitudinalmente a lo largo del cuerpo y no están interrumpidas. Las mismas varían en tamaño a lo largo del cuerpo. Las crestas aparecen posteriormente a la vesícula cefálica y desaparecen a 0,14 de la bursa caudal en los machos y al nivel del ano en las hembras. Al nivel del esófago anterior (0,01-0,07 de la cabeza), ambos sexos presentan 8 crestas, algunas pobremente desarrolladas (incluyendo la carena), 2 dorsales y 2-3 crestas ventrales como *comaretes*. El lado ventral derecho está desprovisto de crestas (Lámina 4, figs. 8 y 12). En la parte posterior del cuerpo, ambos sexos presentan 11-12 crestas (carena, 5 crestas dorsales y 4-5 crestas ventrales). En el

tercio anterior del cuerpo presentan 5 crestas dorsales (2 como *comaretes*) y 4-5 crestas ventrales (2 como *comaretes*), la carena está fuertemente desarrollada a este nivel. (Lámina 4, figs. 9 y 13). A la mitad del cuerpo la carena es evidente, aunque menos desarrollada que en el tercio anterior del mismo. Presentan 5 crestas dorsales (3 como *comaretes*) y 5 crestas ventrales (3 como *comaretes*) (Lámina 4, figs. 10 y 14).

Los machos presentan 11 crestas de tamaño similar a 0,25 de la bursa caudal, difícil de observar (Lámina 4, fig. 11).

Las hembras presentan 12 crestas al nivel del esfínter, incluyendo una carena identificable y 10 crestas (5 dorsales y 5 ventrales) de tamaño similar (Lámina 4, fig. 15). Entre la vulva y el ano presentan once crestas cuticulares difíciles de observar (Lámina 4, fig. 16).

El eje de orientación del cuerpo es de derecha a izquierda, excepto entre la vulva y el ano en las hembras y en la parte posterior del cuerpo de los machos, donde las crestas se orientan perpendicularmente a la superficie del cuerpo.

Hospedador: *Ctenomys talarum* Thomas, 1898 y *Ctenomys australis* Rusconi, 1934:

Microhábitat: Intestino delgado.

Localidad: Mar de Cobo, Partido de Mar Chiquita, Argentina y Paraje Las Grutas, Partido de Necochea, Argentina

Prevalencia: 29,60 % en *C. talarum* y 17,77% en *C. australis*

Intensidad media (rango): 7,8 (1-17) en *C. talarum* y 1,25 (1-3) en *C. australis*.

Especímenes tipo: Holotipo: 1 macho (CHMLP coll. no. 5526); alotipo: 1 hembra (CHMLP coll. no. 5527); paratipos: 5 machos (CHMLP coll. No. 5528), 5 hembras (CHMLP coll. no. 5528).

Etimología: El nombre específico hace referencia al género del hospedador.

COMENTARIOS

La subfamilia Pudicinae Durette-Desset, 1971 incluye cuatro géneros, tres son parásitos de roedores caviomorfos y uno es parásito de roedores sciurómorfos.

En la actualidad, el género *Pudica* Travassos y Darriba, 1929 está compuesto por once especies que parasitan roedores caviomorfos pertenecientes a las familias Echimyidae (seis especies), Dasyproctidae (dos especies), Myocastoridae (dos especies) y Caviidae (una especie) de la región Neotropical (Durette-Desset & Justine, 1991; Durette-Desset *et al.*, 2001).

La especie tipo de este género es *P. pudica* Travassos, 1921 parásito de *Dasyprocta* sp. de Brasil, Colombia y Paraguay. Las restantes especies son: *P. alpha* Travassos 1919; *P. cercomysi* Durette-Desset & Tchepprakoff, 1969; *P. evandroi* Travassos, 1937; *P. gamma* Travassos, 1919; *P. gonosoma* Cassone & Durette-Desset, 1991; *P. maldonadoi* Artigas & Pacheco, 1933; *P. nematodiriformis* Travassos, 1919; *P. pujoli* Durette-Desset, 1991 y *P. tenua* Durette-Desset, 1970.

Los parásitos colectados en el intestino delgado de *Ctenomys talarum* y *C. australis* pertenecen al género *Pudica* Travassos y Darriba, 1929, de acuerdo a las siguientes características dadas por Durette-Desset (1990) y Durette-Desset & Justine (1991): synlophe con carena bien desarrollada formada por dos crestas continuas, 3 a 5 crestas dorsales continuas y 3 a 5 crestas ventrales continuas. Presentan al menos, dos *comaretes* ventrales. La bursa del macho es de tipo de 2-2-1, el rayo dorsal de la bursa está dividido en su mitad anterior.

Entre sus congéneres, *Pudica pujoli* Durette-Desset 1990, un parásito de *Microcavia niata*, de Bolivia, es quien más se asemeja a la nueva especie ya que es la única que presenta una expansión cuticular en la región posterior del cuerpo en las hembras. En este sentido, los machos y hembras de *P. pujoli* presentan características morfométricas similares (Durette-Desset, 1990). Sin embargo, *P. pujoli* difiere de *P. ctenomydis* por presentar 10 crestas cuticulares en el synlophe y una bursa caudal asimétrica, con los rayos 9 y 10 de largo equivalente. Las espículas terminan en forma de gancho. Además, en las

hembras la expansión cuticular está restringida al lado dorsal y comienza a nivel de la parte proximal del vestíbulo.

Por lo anteriormente mencionado, se propuso una nueva especie *Pudica ctenomydis*. La descripción de esta especie, realizada como parte del presente estudio ha sido publicada (Rossin *et al.* 2006a)

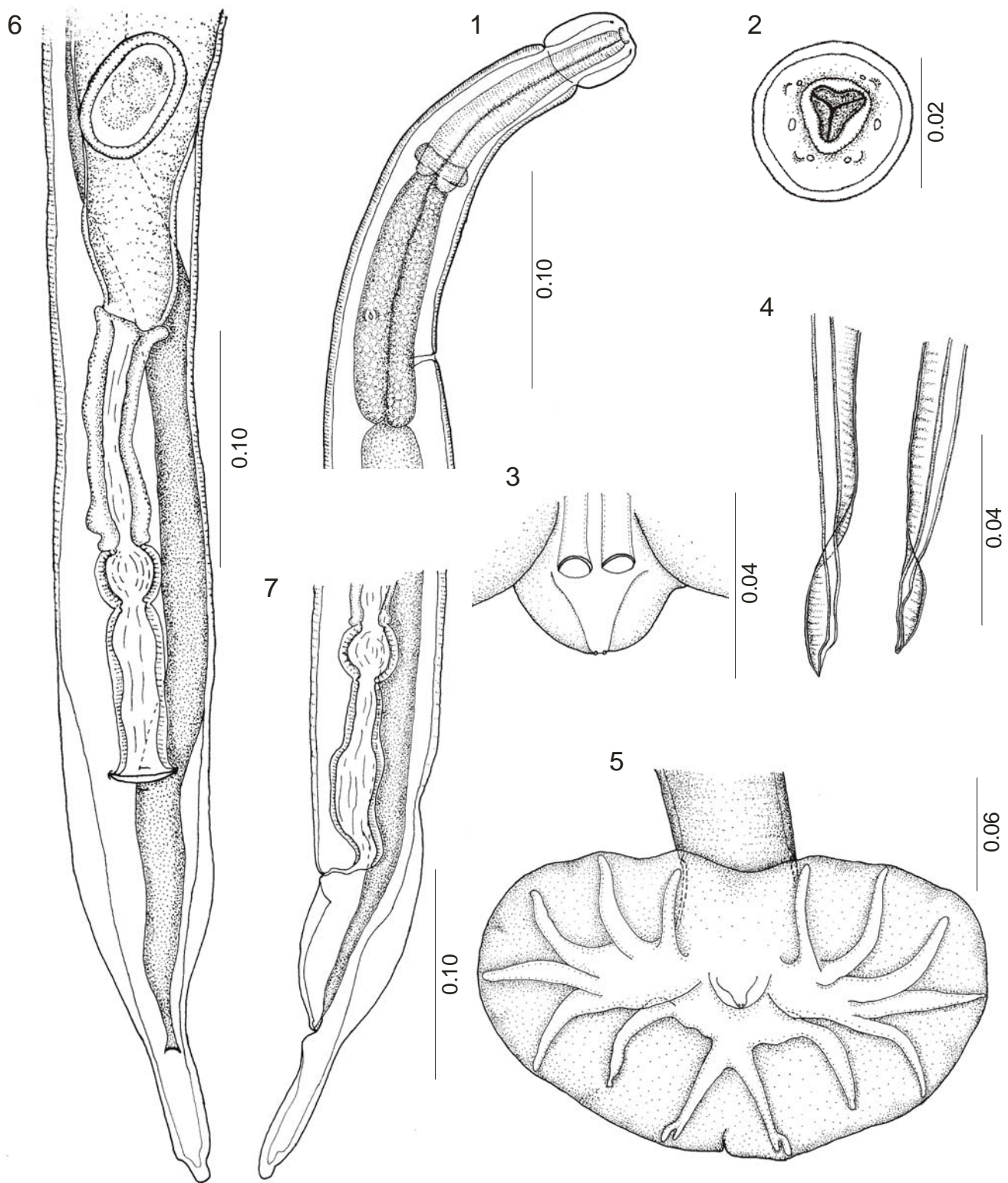


Lámina 3, figs. 1-7.-*Pudica ctenomydis* Rossin *et al.*, 2006. 1. Hembra, extremidad anterior (vista lateral). 2. Cabeza de la hembra (vista apical). 3. Parte posterior del cuerpo de la hembra (vista ventral). 4. Parte posterior del cuerpo de la hembra (vista lateral). 5. Cono genital del macho (vista ventral). 6. Punta de la espícula del macho (vista ventral). 7. Bursa caudal del macho (vista ventral).

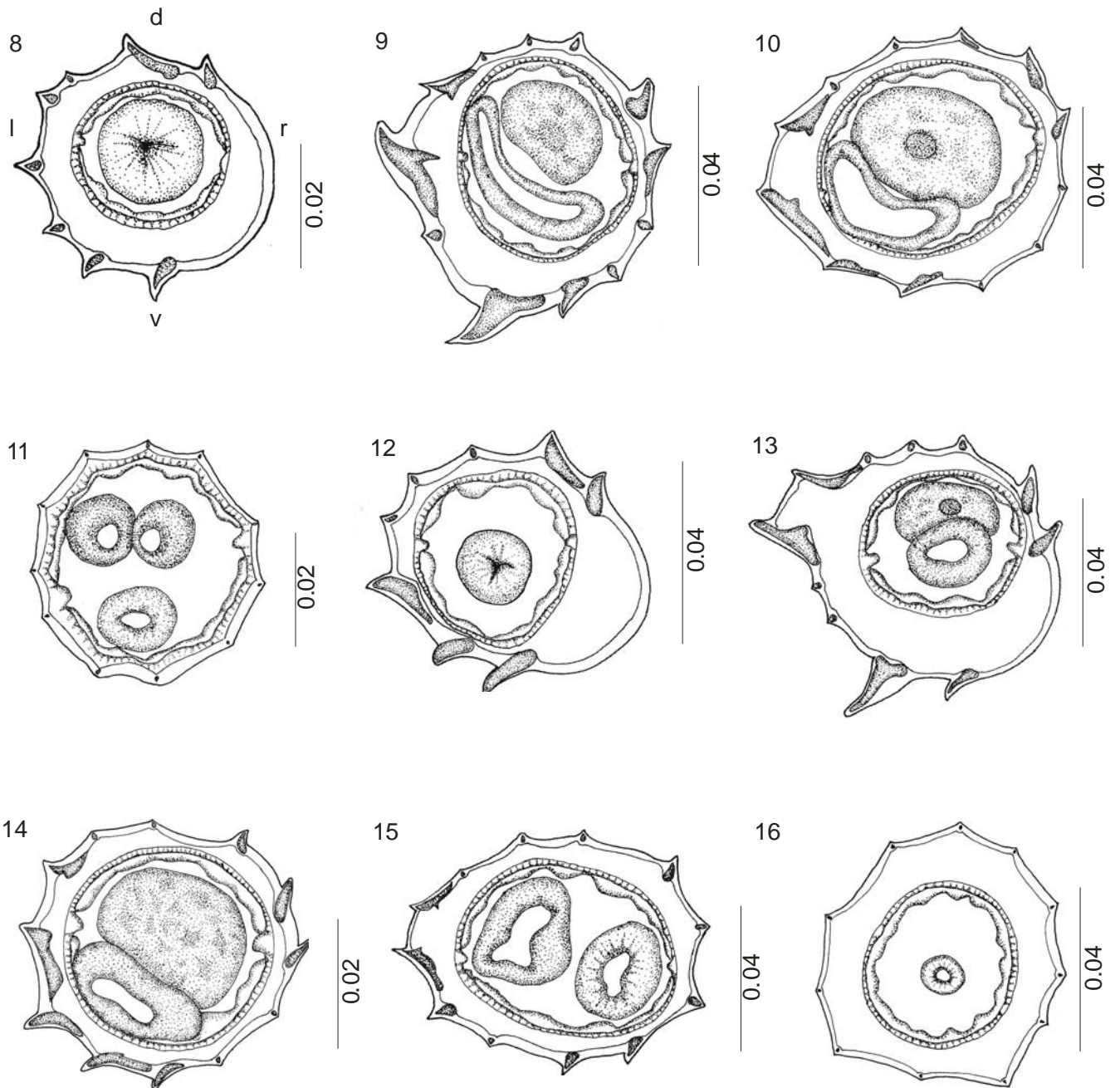


Lámina 4 figs. 8-16.- *Pudica ctenomydis* Rossin *et al.*, 2006. *Synlophe* del macho: 8. a 0.07μ detrás de la cabeza. 9. a nivel de la unión esófago intestino. 10. a la mitad del cuerpo. 11. a 0.25 μ de la bursa caudal. *Synlophe* de la hembra. 12. a 0.01 μ por detrás de la cabeza. 13. a nivel de la unión esófago intestino. 14. la mitad del cuerpo. 15. a nivel del esfínter. 16, entre la vulva y el ano.

PHYLUM NEMATODA

SUBCLASE Secernentea

SUPERFAMILIA Trichostrongyloidea

FAMILIA Trichostrogylidae

SUBFAMILIA Trichostrogylinae

GÉNERO *Trichostrongylus* Loos, 1905

***Trichostrongylus duretteae* Rossin, Timi & Malizia, 2006**

DESCRIPCIÓN

General: (Lámina 5, fig. 1)

Pequeños nematodes no enrollados. El ancho del cuerpo se incrementa desde la cabeza hasta la bursa caudal en los machos y hasta la cola en las hembras. Estriación anular cuticular marcada distribuida a lo largo de todo el cuerpo. Distancia entre las estriaciones de 0.60 aproximadamente (Lámina 6, fig. 8). Los deiridos no pudieron ser observados. El poro excretor está situado inmediatamente por detrás del anillo nervioso. *Synlophe* ausente.

Cabeza: Vesícula cefálica ausente. Boca triangular con tres labios, dos ánfidos, cuatro papilas interno labiales y cuatro papilas externo labiales (Lámina 6, fig. 7). Las papilas cefálicas no pudieron ser observadas.

Macho (Lámina 5, figs. 4-6): (Morfometría de siete especímenes, medidas del holotipo están seguidas por las medias y por los rangos en paréntesis).

El largo total del cuerpo es de 3,53 mm (2,67; 2,15-3,53); el ancho a la mitad del cuerpo es de 87 (75; 70-87) y de 130 (102; 82-130) el ancho máximo. Anillo nervioso y poro excretor situados a 83 (79; 62-100) y 85 (87; 65-110) desde la parte anterior del cuerpo, respectivamente. Esófago de 465 (459; 347-575) de largo. Bursa caudal simétrica presentando un patrón del tipo 1-4. Rayos 2 pequeños. Rayos 3 fuertemente desarrollados con los extremos curvados ventralmente, casi en ángulo recto. Los rayos 4 son gruesos con

las extremidades redondeadas y de tamaño equivalente a los rayos 5. Rayos 6 distantes de los rayos 8, rayo 8 más grueso y corto que el rayo dorsal. Rayo dorsal muy grueso. Rayos 9 y 10 de tamaño equivalente. Los fásquidos no fueron observados. Cono genital redondeado presentando la papila 0 en el labio ventral y 2 papilas 7 en el labio dorsal (Lámina 5, fig. 6). Espículas gruesas, curvadas y retorcidas, de color marrón oscuro, con el final distal en forma de punta. Las espículas son de longitud diferente, siendo la izquierda más larga. Espícula derecha de 144 (115; 97-144) de largo, espícula izquierda de 160 (131; 115-160) de largo (Lámina 5, fig. 5). Gubernaculum levemente quitinizado y con forma de huso de 70 (66; 60-70) de largo (Lámina 5, fig. 4).

Hembra (Lámina 5, figs. 2-3): (Morfometría de dos especímenes, uno juvenil y otro adulto – Alotipo-).

Largo total del cuerpo de 2,40 - 4,44 mm de largo y 75 de ancho máximo. Anillo nervioso y poro excretor situados a 100 - 105 y 112 - 125 respectivamente desde la parte anterior del cuerpo, respectivamente (Lámina 5, fig. 1). Esófago de 330 - 620 de largo. Didélfica. Vulva longitudinal abriéndose a 625 - 1000 del extremo caudal. Ovojector levemente asimétrico; rama anterior del aparato genital más larga que la rama posterior. Rama anterior: vestíbulo de 112 - 142 de largo, esfínter de 35 x 30 - 42 x 52, infundíbulo de 62 - 120 de largo, útero de 262 de largo. El número de huevos en el interior del útero del espécimen adulto es de 3. Rama posterior: vestíbulo de 88, 115 de largo, esfínter de 35 x 30, 43 x 53, infundíbulo de 68, 105 de largo y útero de 212 de largo sin huevos en su interior. Huevos con estadios de mórula en su interior de 80.4 a 82.5 de largo y 42.5 a 49.1 de ancho (Lámina 5, fig. 2). Cola con extremo redondeado de 70, 105 de largo (Lámina 5, fig.3).

Hospedador: *Ctenomys talarum* Thomas, 1898

Microhábitat: intestino delgado

Prevalencia: 4.93 %

Localidad tipo: Mar de Cobo, Partido de Mar Chiquita, Buenos Aires Provincia, Argentina (37° 58' S, 57° 34' W)

Intensidad media (rango): 0.12 (1-2)

Especímenes tipo: Holotipo: 1 macho (CHNLP coll. No. 5595); alotipo: 1 hembra (CHNLP coll. No. 5596); paratipos: 3 machos y 1 hembra (CHNLP coll. No. 5597)

Etimología: el nombre específico es en honor a la Dra. Marie-Claude Durette-Desset por su gran contribución al conocimiento de los nematodes trichostrongiloideos en el mundo.

COMENTARIOS

Los miembros del género *Trichostrongylus* Looss, 1905 son parásitos de aves, rumiantes y roedores de todo el mundo (Anderson, 2000). En la actualidad se conocen 42 especies, 27 parasitan rumiantes; 6 de ellas también son parásitas de lagomorfos; 4 especies son conocidas como parásitos exclusivos de lagomorfos, 5 son parásitas de aves y 6 han sido descritas para otros grupos de mamíferos (Audebert *et al.* 2002). Entre las últimas especies, dos parasitan a roedores americanos, *T. sigmodontis* Baylis 1945 parásito de *Sigmodon hispidus* (Baylis, 1945), de *Myocastor coypus* de América del Norte (Babero & Lee, 1961) y de *Oryzomys palustris* de América del Norte (Anderson, 2000) y *T. yoshidae* Travassos 1939 parásito de *Cavia aperea* de Brasil (Travassos, 1939).

La nueva especie, *Trichostrongylus duretteae*, se caracteriza por poseer el rayo dorsal grueso. Esta característica lo diferencia de todas las otras especies descritas del género, excepto de *Trichostrongylus suis* Iwanitsky, 1930 parásito de *Sus scrofa* en USSR. Esta especie se relaciona con *T. duretteae* por presentar una morfología similar de la bursa caudal en los machos, por la división del rayo dorsal en dos ramas muy cortas que se bifurcan en dos ramas gemelas de tamaño equivalente (rayos 9 y 10) y por la similitud en la forma y el tamaño de las espículas (a pesar de que el externo distal está menos desarrollado). Sin embargo, *T. suis* es fácilmente diferenciable de *T. duretteae* por poseer las extremidades de los rayos 6 y 8 convergentes y por tener un rayo dorsal más corto en relación al largo de los rayos 2 a 8 (Skrjabin *et al.*, 1954).

Algunas especies cosmopolitas como *T. axei* (Cobbold, 1879), *T. colubriformis* (Giles, 1892), y *T. capricola* Ramson, 1907 que tienen un gran espectro de hospedadores y han sido reportados en Argentina (Suarez & Buseti, 1995, Romero & Boero, 2001), presentan

espículas similares a *T. duretteae*. Sin embargo, *T. colubriformis* presenta diferencias de tamaño entre los rayos 9 y 10 (Audebert *et al.*, 2000; 2003); *T. axei* presenta rayos 2 muy largos y en *T. capricola* los rayos 8 son de longitud mayor al rayo 9 (Skrjabin *et al.*, 1954).

Cuando se compara *T. duretteae* con sus congéneres parásitos de roedores americanos, *T. sigmodontis* presenta los rayos 8 más largos y delgados, las espículas presentan 4 a 5 barbas ventrales y las hembras poseen la vulva a un nivel del cuerpo más anterior (Babero & Lee, 1961). Por otro lado, *T. yoshidai* tiene los rayos 8 más largos y finos, aunque el rayo dorsal es más largo y las espículas más cortas.

Por todo lo antes mencionado, se propuso una nueva especie *Trichostrongylus duretteae*. La descripción de esta especie, realizada como parte del presente estudio, ha sido publicada (Rossin *et al.* 2006b)

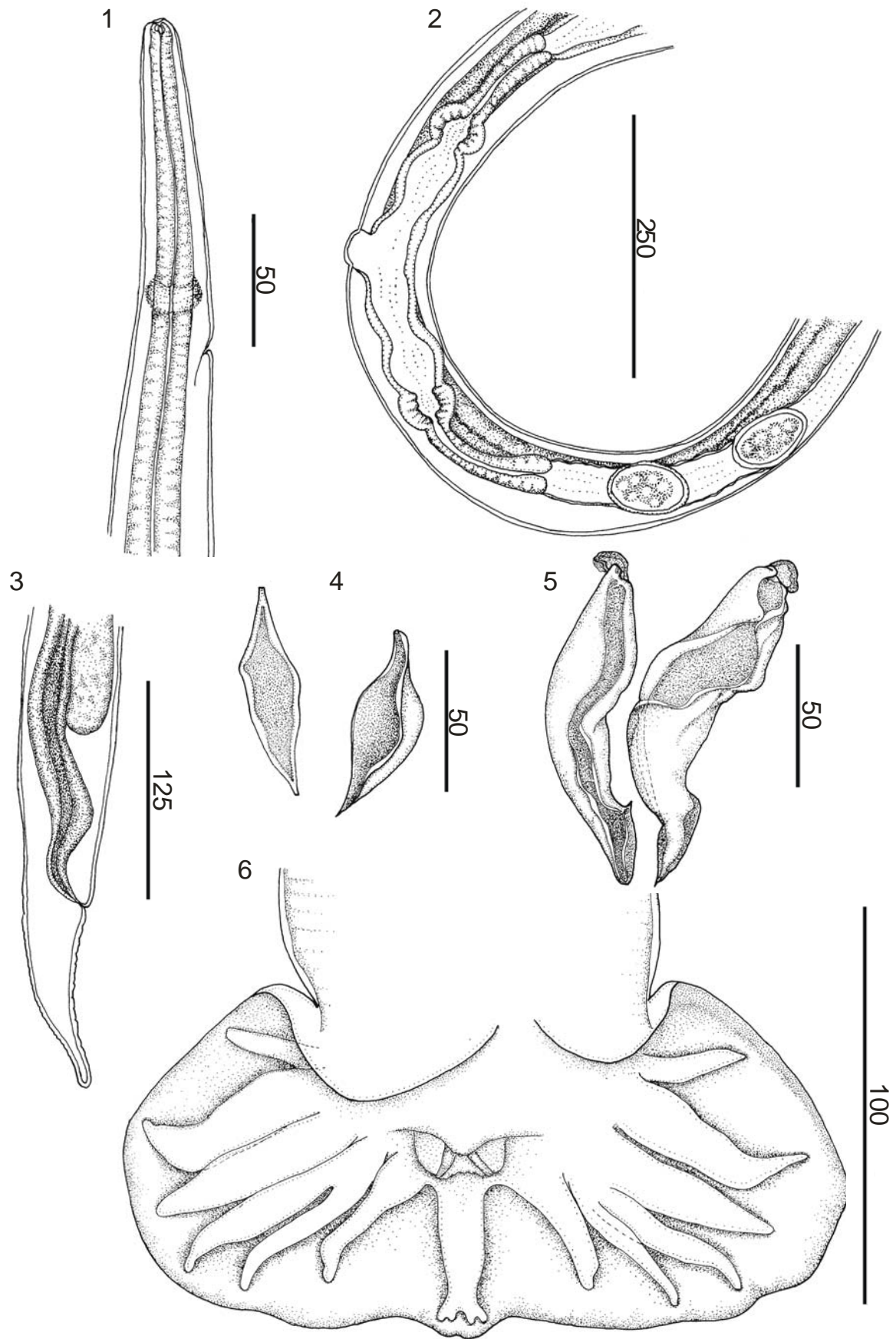


Lámina 5, figuras 1-6. *Trichostrongylus duretteae* Rossin *et al.* 1-3 Hembra: **1**, extremo anterior del cuerpo,(vista lateral derecha). **2**, ovojector (vista lateral izquierda). **3**, cola (vista lateral derecha). 4-6 Macho: **4**, gubernaculum (vista ventral y lateral izquierda). **5**, espículas, *in situ*, derecha e izquierda (vista ventral). **6**, bursa caudal (vista ventral). Barras en μm .

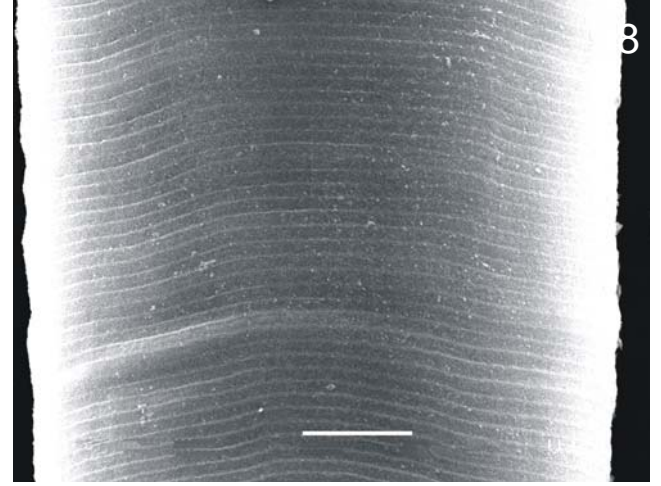
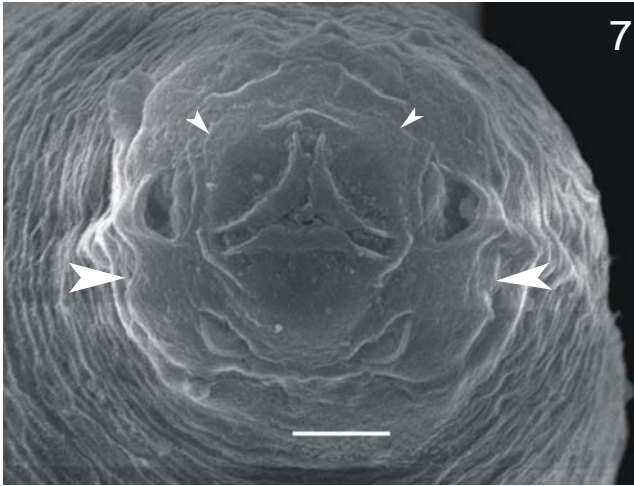


Lámina 6, figuras. 7-8. *Trichostrongylus duretteae* Rossin *et al.* **7**, Cabeza del macho (vista apical). Barra 2 μm . **8**, estriaciones anulares cuticulares a la mitad del cuerpo del macho. Barra 5 μm , flechas grandes: papilas labiales externas; flechas chicas: papilas labiales internas.

PHYLUM NEMATODA

SUBCLASE Secernentea

SUPERFAMILIA Rhabditoidea

FAMILIA Strongyloididae

GÉNERO *Strongyloides* Grassi, 1879

***Strongyloides myopotami* Artigas & Pacheco, 1933**

DESCRIPCIÓN

Hembra parásita (Morfometría de 10 hembras, medias seguidas por los rangos entre paréntesis).

General: Nematodes pequeños, de aspecto delicado y cutícula fina con estriaciones transversales (Lámina 7, fig. 1). La boca presenta 8 lóbulos: 1 dorsal, 1 ventral, 2 latero ventrales, 2 latero dorsales y 2 laterales, estos últimos de mayor tamaño y en los que se ubican los ánfidos (Láminas 7 y 8, fig. 2, 9)

Cuerpo: Hembras de 3.96 (3.79-4,13) mm de largo y 44 (40-52) de ancho máximo. Esófago dividido en una primera porción muscular y una segunda porción glandular, que comienza justo por detrás del anillo nervioso. El esófago representa el 30% del largo del cuerpo y posee una longitud de 1,21 (1,10-1,28) mm. El anillo nervioso, los deiridos y el poro excretor se encuentran a 127 (97-150), 146 (112-180) y 164 (112-200) respectivamente, del extremo anterior (Lámina 7, fig. 3). Didélficas, anfidélficas. La vulva se ubica a 1,16 (0,97-1,26) mm del extremo posterior. *Vagina vera* de 17 (12-22) (Láminas 7 y 8, fig. 5 y 10). El ovario anterior se ubica paralelamente al intestino y, en el tercio anterior, éste cruza al ovario. Lo mismo sucede con el ovario posterior. Útero pequeño de 419 (275-540) con 1 a 7 huevos morulados en el interior (Lámina 7, fig. 5). El largo de los huevos es de 59 (55-62) y el ancho es de 29 (25-37). La cola termina en una punta redondeada y el ano se encuentra a 71 (62-90) del extremo posterior (Lámina 7, fig. 6).

Estadio Larval 1: larvas rabditoideas de pequeño tamaño y de gran movilidad. Largo total del cuerpo de 516 (467-530) y de 29 (27-30) de ancho máximo. Esófago rabditoide de 134 (100-152) de largo. Intestino tubular recto que desemboca en un recto muscular. Cola de 88,83 (80-95) de largo con el extremo en punta (Lámina 7, fig. 7).

Estadio Larval 3: Larvas filariformes, translúcidas y de gran movilidad. Largo total del cuerpo de 729 (712-752) y de 15 de ancho máximo. Esófago filariforme de 305 (276-325). Anillo nervioso situado a 95 (93-100) del extremo anterior del cuerpo. Intestino recto y tubular. Cola de 85 (80-90) de largo con el extremo romo (Lámina 7, fig. 8).

Los estadios larvales fueron obtenidos por medio de cultivos (ver Materiales y Métodos). No se pudieron observar larvas del segundo estadio ni adultos de vida libre.

Hospedador tipo: *Myocastor coypus* Molina, 1782

Microhábitat: intestino delgado

Nuevo hospedador: *Ctenomys talarum* Thomas, 1898:

Prevalencia: 26,2 %

Intensidad media (rango): 5,36 (1-30)

Localidad del estudio: Mar de Cobo, Partido de Mar Chiquita, Provincia de Buenos Aires, Argentina.

Estadio de desarrollo: hembras parásitas

Comentarios

El género *Strongyloides* Grassi, 1879 comprende más de 40 especies de nematodos parásitos de vertebrados (Grove 1989, Viney 1988). La mayoría de las especies de este género parasitan mamíferos, incluyendo al hombre, gatos y perros domésticos, mientras que unas pocas especies son parásitas de anfibios, reptiles y aves (Dorris *et al.*, 2002).

Las especies parásitas de roedores conocidas hasta el momento son siete, *S. papillosus* Wedl 1856 y *S. venezuelensis* Brumpt 1934 parásitos de *Rattus norvegicus*, *S. myopotami* Artigas y Pacheco 1933 parásito de *Myocastor coypus*, *S. robustus* Chandler 1942 parásito de *Sciurus rufiventer*, *S. rattii* Sandground 1925 parásito de *Ondatra*

zibethicus, *S. agoutii* Griffiths 1940 parásito de *Dasyprocta agouti* y *S. sigmodontis* Melvin & Chandler 1950 parásito de *Sigmodon hispidus*.

Los strongyloideos poseen un ciclo de vida particular con estadios parasíticos y estadios de vida libre. En el intestino del hospedador se pueden encontrar hembras partenogénicas parásitas, mientras que en el medio ambiente se desarrollan los estadios larvales 1, 2 y 3 (infectante) y los estadios adultos de machos y hembras.

Los estudios taxonómicos para determinar las especies del género están basados en las siguientes características morfológicas: forma del estoma y del ovario de las hembras parásitas. Además, se tiene en cuenta el grado de desarrollo larval de los huevos al pasar a las heces (Little, 1966). En algunos casos, estas características pueden ser insuficientes para separar especies y deben ser complementadas con estudios morfométricos tanto de las hembras parásitas como de los estadios de vida libre.

En tal sentido, *Strongyloides myopotami* puede diferenciarse de otras especies que parasitan roedores por la morfología del estoma. *S. agoutii* presenta tres lóbulos con dos papilas cada uno. *S. papillosus*, *S. robustus*, *S. rattii* y *S. sigmodontis* poseen seis lóbulos, 2 laterales, dos latero dorsales y dos latero ventrales. La especie que más se asemeja a *S. myopotami* es *S. venezuelensis* que presenta 8 labios en la boca; 1 dorsal, 1 ventral, 2 laterales, 2 latero-dorsales y 2 latero-ventrales (Little, 1966). Sin embargo, *S. venezuelensis* puede ser fácilmente diferenciado por tener el ovario espiralado al rededor del intestino (Little, 1966).

A pesar de la imposibilidad de obtener los estadios adultos de vida libre, las hembras adultas parásitas halladas en *C. talarum* coinciden con la morfología y morfometría de la hembra parásita de *S. myopotami*. También coincide la morfometría de las larvas filariformes que, en esta especie en particular, son las más largas de todas las especies estudiadas previamente (Little, 1966).

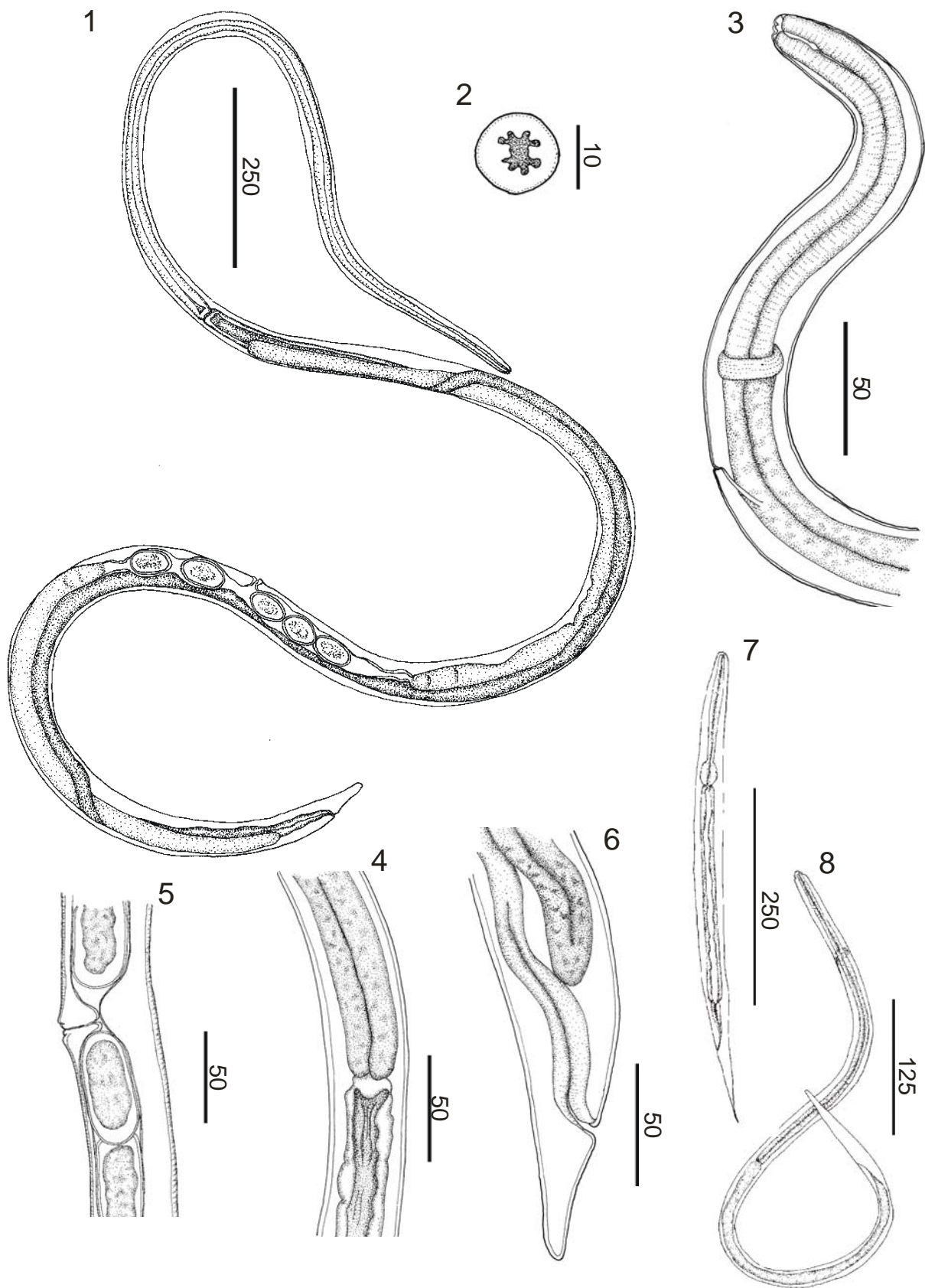


Lámina 7, figuras 1-8. *Strongyloides myopotami* Artigas & Pacheco, 1933. **1-6.** Hembra parásita. **1.** Hembra. **2.** Extremidad cefálica (vista apical). **3.** Extremo anterior de la hembra. **4.** Detalle de la unión esófago intestino. **5.** Región vulvar. **6** Extremo caudal. **7.** Larva 1. **8.** Larva 3.

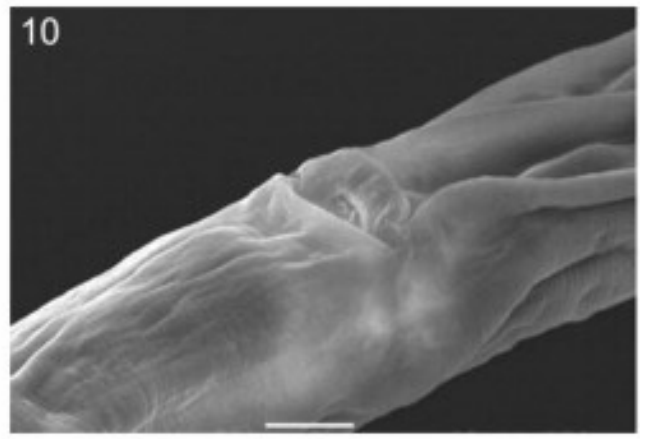
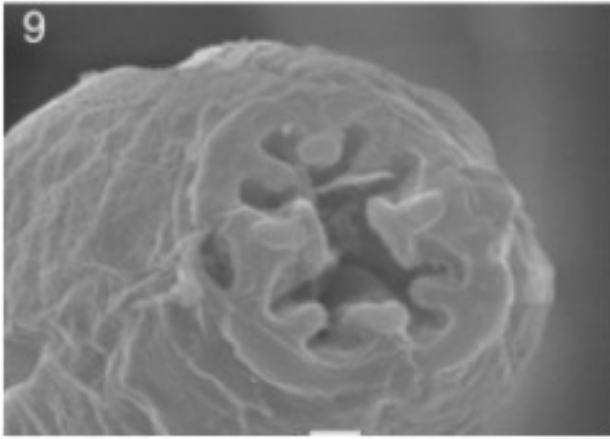


Lámina 7, figuras 9-10. *Strongyloides myopotami* Artigas & Pacheco, 1933. **9** Extremidad cefálica (detalle vista apical) Barra= 1 μ m. **10.** Región vulvar. Barra= 10 μ m.

PHYLUM NEMATODA

SUBCLASE Adenophorea

SUPERFAMILIA Trichuroidea

FAMILIA Trichuridae

SUBFAMILIA Trichurinae

GÉNERO Trichuris Roederer, 1761

Trichuris pampeana Suriano & Navone, 1994

DESCRIPCIÓN

Macho: (Medias seguidas por rangos entre paréntesis). Cutícula con fina estriación transversal. Extremo cefálico redondeado, papilas orales no distinguibles. Largo total del cuerpo 27,14 mm (23,26-30,88). Largo de la parte anterior del cuerpo 15,14 mm (10,70-16,4) y largo de la parte posterior 12,60 mm (10,20-14,48). Ancho del cuerpo a nivel de la unión esófago intestino 190 (170-260). Ancho a la mitad del esófago 100 mm (90-120); ancho máximo de la parte anterior del cuerpo 410 (300-520). Relación entre la parte anterior y la parte posterior del cuerpo 1,21 (1,11-1,40). Largo total del esófago 15,14 mm (10,70-16,4) correspondiendo al 56% del largo total del cuerpo. Largo del esófago muscular 0,69 (0,48-0,95). Largo del esticosoma 14,27 mm (12,40-15,69). El esticosoma consiste en una cadena simple de 123 (98-145) esticocitos de 60 (50-90) de ancho. Presenta un par de células a la unión esófago intestino de 80 (60-10) de largo y 50 (40-50) de ancho (Lámina 9, fig. 3). Cloaca dividida en una porción proximal y otra distal. Cloaca proximal en forma de S de 2,19 mm (1,77-2,89) de largo. Tubo cloacal distal de 2,97 mm (2,18-3,98) de largo (Lámina 9, fig. 1).

Espícula recta, bien cuticularizada con la punta distal redondeada de 3,41mm (2,82-4,08) de largo, ancho a la base 30 (17-42) y ancho a la mitad de 10 (11-17). La espícula se encuentra en el interior del tubo cloacal distal. Tubo espicular ausente (Lámina 9, fig. 1).

Vaina espicular espinosa y en forma de tubo, ensanchándose en la región media y afinándose en la parte distal. Las espinas se distribuyen heterogéneamente a lo largo de la superficie de la vaina. La región proximal de la vaina presenta espinas distribuidas densamente, mientras que hacia el extremo distal las espinas son menores y menos densas (Lámina 9, fig. 2). Largo máximo de la vaina espicular evaginada 5,48 mm de largo; ancho a la base 60 (50-80), en la región media 80 (70-94), en el extremo distal 50 (40-70) (Lámina 9, fig. 1). Ducto eyaculador de 2,81 mm (2,4-3,36) de largo y de 0,08 mm (0,06-0,10) ancho. Largo del vaso deferente 7,57 mm (5,92-8,84). Testículo simple con 42 lóbulos (37-48) extendiéndose 100 (40-20) de la unión esófago intestino hasta 120 (60-2000) del extremo caudal. Un par de papilas adanales presentes. Pseudobursa ausente (Lámina 9, fig. 1 y 2).

Hembra: (Medias seguidas por rangos entre paréntesis). De mayor longitud y más robustas que los machos. Cutícula con fina estriación transversal. Extremo cefálico redondeado, papilas orales no distinguibles. Largo total del cuerpo 44,34 mm (32,70-73,10). Largo de la parte anterior del cuerpo 25,10 mm (19,40-39,95) y largo de la parte posterior del cuerpo 21,96 mm (13,30-33,15). Ancho del cuerpo a nivel de la unión esófago intestino 190 (170-260). Ancho máximo de la región del esófago 120 (100-150); ancho máximo de la parte posterior del cuerpo 630 (490-660). Relación entre la parte anterior y la parte posterior del cuerpo 1,14 (1,00-1,69). Largo total del esófago 25,10 mm (19,40-39,95) correspondiendo al 56 % del total del largo del cuerpo. Largo del esófago muscular 1,56 mm (0,72-1,96). Largo del esticosoma 24,33 mm (19,10-34,12). El esticosoma consiste en una cadena simple de 94 (88-108) de esticocitos de 70 (60-120) ancho. La unión esófago intestino presenta un par de células de 90 (70-120) de largo y 60 (40-70) de ancho (Lámina 9, fig. 3). Recto bien desarrollado de 340 (210-480) de largo. Ano subterminal a 46 (30-50) del extremo caudal. Extremo caudal curvado y cola redondeada (Lámina 9, fig. 6).

Vulva muscular no protrusible localizada a 110 (20-380) detrás de la unión esófago intestino. Vagina muscular de 1,34 mm (1,12-1,60) de largo y 60 (40-100) de ancho. Útero de 22,18 mm (17,92-31,80) de largo, monodélfico, opistodélfico, lleno de huevos. Ovejector de 19,94 mm (13,60-30,67) de largo. Ovario de 24,21 mm (16,80-32,70) de largo,

extendiéndose desde la unión esófago intestino hasta 290 (150-470) del extremo caudal. Huevos ovales, con capuchones polares no sobresalidos (Lámina 9, fig. 3, 4 y 5). Largo de los huevos maduros 58-60 y de 20-30 de ancho (Lámina 9, fig. 7).

Banda bacilar: Banda bacilar simple, compuesta por células columnares que se abren a la superficie de la cutícula a través de un poro simple (Lámina 10, fig. 8).

La banda bacilar se extiende desde, aproximadamente, 1,38 mm (0,45-2,11) en machos y 110 (100-110) en hembras, desde el extremo cefálico hasta 1100 (840-1470) la unión esófago intestino en machos y hasta 1110 (630-1550) en hembras. Los poros están distribuidos homogéneamente a lo largo de toda la banda bacilar.

Los cortes histológicos a nivel del esófago muestran que el ancho de la banda es de 78 (71-86) y corresponde al 78% del diámetro del cuerpo (Lámina 10, fig. 9).

Hospedador tipo: *Ctenomys azarae* Thomas, 1903.

Microhábitat: Ciego.

Otros hospedadores: *Ctenomys talarum* y *Ctenomys australis*.

Localidad tipo: Santa Rosa (La Pampa, Argentina).

Otras localidades: Necochea (Buenos Aires, Argentina) y Mar de Cobo (Buenos Aires, Argentina).

Prevalencia : 48,10% (*Ctenomys talarum*, Mar de Cobo); 95,55% (*Ctenomys australis*, Necochea).

Intensidad media (rango): 4,43 (1-14) (*Ctenomys talarum*, Mar de Cobo); 22,40 (1-60) (*Ctenomys australis*, Necochea).

COMENTARIOS

Las especies de *Trichuris* Roederer, 1761 son parásitos comunes de mamíferos incluyendo al hombre. Los miembros representantes de este género parasitan un gran espectro de mamíferos de vida libre comprendiendo marsupiales, roedores y primates (Yamaguti, 1961). Es un género cosmopolita y se han descrito aproximadamente setenta especies (Yamaguti, 1961; Bundy & Cooper, 1989).

En Sudamérica se conocen 11 especies de *Trichuris* que parasitan múridos y roedores caviomorfos: *T. gracilis* Rudolphi, 1819 (solo una hembra fue descrita) del intestino grueso de *Cavia agouti* (Chandler, 1930), *T. myocastoris* Enigh, 1933 del ciego de *Myocastor coypus* (Yamaguti, 1961), *T. bradleyi* Babero *et al.*, 1975 del ciego de *Octodon degus* (Babero *et al.*, 1975), *T. chiliensis* Babero *et al.*, 1976 del ciego e intestino grueso de *Akodon longipilis* (Babero *et al.*, 1976), *T. fulvi* Babero & Murua, 1987 del ciego de *Ctenomys fulvus* (Babero & Murúa, 1987), *T. robusti* Babero & Murua, 1990 del ciego e intestino grueso de *Ctenomys robustus* (Babero & Murua, 1990), *T. travassosi* Correa Gómez *et al.*, 1992 del intestino de *Oryzomys nigripes* (Correa Gómez *et al.*, 1992), *T. leavitestis* Suriano & Navone, 1994 del ciego de *Scapteromys aquaticus* (Suriano & Navone, 1994), *T. bursacaudata* Suriano & Navone, 1994 del ciego de *Ctenomys talarum* (Suriano & Navone, 1994), *T. pardinasi* Robles *et al.*, 2006 del ciego de *Phyllotis xanthopygus* (Robles *et al.*, 2006) y *T. pampeana* Suriano & Navone, 1994 del ciego de *Ctenomys azarae* (Suriano & Navone, 1994).

Varios autores han tratado de determinar cuáles son las características morfológicas de *Trichuris* que tienen valor específico. Schwartz (1926) y Baylis (1929) proponen al tamaño de las espículas, la estructura de la vaina espinosa y al tamaño de los huevos como características morfológicas de mayor valor.

Chandler (1930) sugiere que otras características como, el largo y grosor de la porción posterior del cuerpo, la morfología de los testículos, el largo del ducto eyaculador y el largo del tubo cloacal son de importancia diagnóstica para determinar cada especie de *Trichuris*. La regularidad de las espinas de la vaina espicular, la variación en su tamaño en diferentes regiones, su distribución y forma, también han sido incluidas en la diagnosis de diferentes especies del género.

Por otra parte, Knight (1984) observó que algunas características morfológicas de la genitalia de los machos presentan variabilidad intraespecífica entre diferentes especies de hospedadores, mientras que el largo y la morfología de la espícula permanecen constantes y puede ser considerada como característica confiables.

También es importante destacar que la morfología de la banda bacilar es considerada como un rasgo diagnóstico en la diferenciación específica de las especies de *Trichuris* (Correa Gômes *et al.*, 1992).

Los ejemplares hallados en *C. talarum* y *C. australis* presentan similitud en la mayoría de las características métricas descritas para *Trichuris pampeana* Suriano y Navone, 1994 parásito de *C. azarae*. Solo el largo total del cuerpo en ambos sexos fue levemente menor.

Babero y Murúa (1990) postulan que, aparentemente, dos grupos de *Trichuris* son distinguibles, basándose en la morfología del tubo cloacal y en la localización de la espícula. Un grupo presenta un verdadero tubo espicular y el segundo grupo carece del mismo y la espícula se encuentra en el interior del tubo cloacal distal.

De las 10 especies de *Trichuris* sudamericanas descritas hasta el momento, *T. leavitestis* y *T. fulvi* pertenecen al primer grupo. *Trichuris pampeana* carece de verdadero tubo espicular y pertenece al segundo grupo al igual que *T. chiliensis*, *T. myocastoris*, *T. robusti*, *T. travassosi*, *T. bursacaudata*, *T. bradleyi* y *T. pardinasi*.

Entre las especies que carecen de tubo espicular, *T. chiliensis* puede ser diferenciado de *T. pampeana* por tener una vulva protrusible (Babero *et al.*, 1976).

Trichuris myocastoris tiene una banda bacilar con expansiones cuticulares y *T. travassosi* tiene glándulas bacilares expandidas, que aparecen en la superficie cuticular como protrusiones redondeadas o como estructuras punteadas, rodeadas anillos cuticulares (Correa Gômes *et al.*, 1992).

Además, de las diferencias en la banda bacilar, *T. myocastoris* y *T. travassosi* también difieren de *T. pampeana* en el largo de la espícula, el largo del tubo cloacal y la relación de las porciones anterior posterior del cuerpo.

Trichuris robusti, *T. bradleyi* y *T. pardinasi* se diferencian de *T. pampeana* por poseer una vaina espicular en forma de tubo con numerosa espinas distribuidas uniformemente en todo su largo (Babero *et al.*, 1975; Babero & Murúa, 1990; Robles *et al.*, 2006).

Finalmente, *T. bursacaudata* se diferencia de *T. pampeana* por presentar una pseudobursa, por ser de menor tamaño, tener la espícula más corta y por presentar las hembras un anillo cuticular vulvar (Suriano & Navone, 1994).

Luego de la revisión de los especímenes de la descripción original y de los especímenes hallados en *C. talarum* y *C. australis*, se concluye que se omitieron en la descripción original las siguientes características de *Trichuris pampeana*: banda bacilar; células de la unión esófago intestino; ducto eyaculador; vaso deferente; papilas adanales; vagina; oviducto y recto. Se aportan además, las medidas del útero y el ovario, como también información acerca de la distribución de las espinas en la vaina espicular.

Las características aportadas por esta re descripción confirman la identidad de *T. pampeana* como especie válida y la diferencian, claramente, del resto de las especies del género (Rossin & Malizia, 2005).

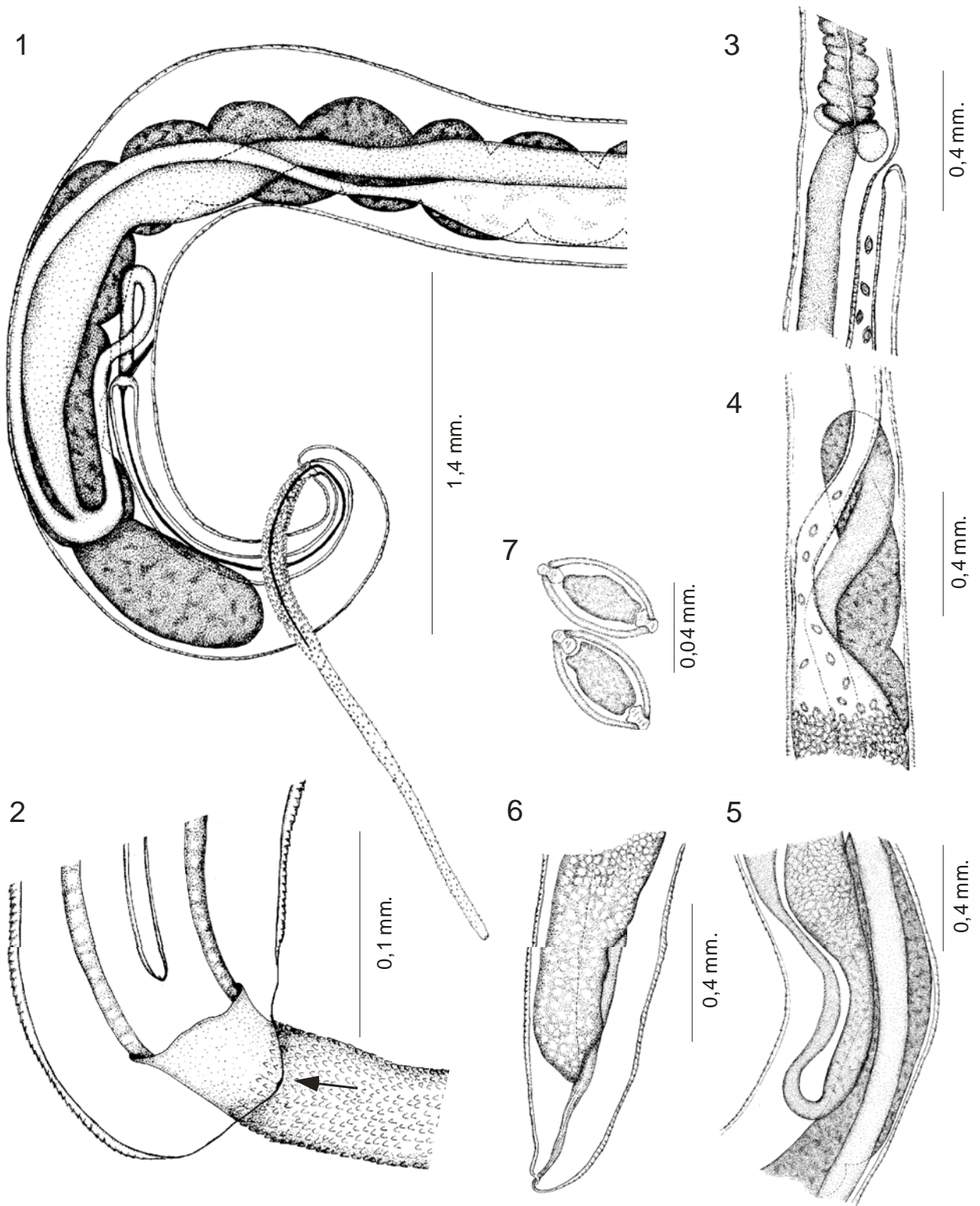


Lámina 9, figuras 1-7. *Trichuris pampeana* Suriano & Navone, 1994. **1.** Extremo caudal del macho. **2.** Detalle del extremo caudal del macho. Las flechas indican las papilas caudales. **3.** Hembra, región vulvar y unión esófago intestino. **4.** Vagina, útero, ovario y oviducto. **5.** Útero y oviducto. **6.** Hembra extremo caudal. **7.** Huevos.

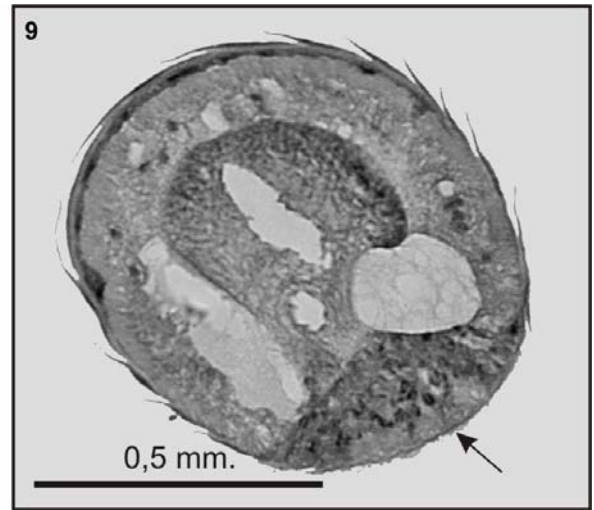
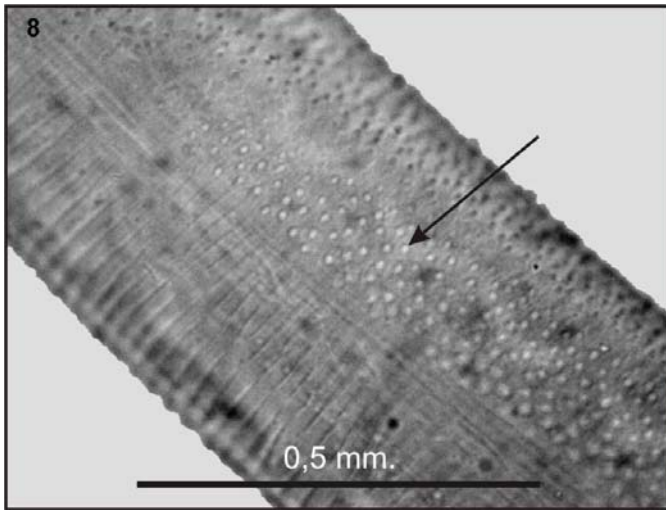


Lámina 10, figuras 8 y 9. *Trichuris pampeana* Suriano & Navone, 1994. Banda bacilar. Las flechas indican las estructuras en forma de poro.
9. Banda bacilar (flecha) en cortes transversales del esticosoma, mostrando la modificación de la hipodermis en células glandulares.

PHYLUM NEMATODA

SUBCLASE Secernentea

SUPERFAMILIA Heterakoidea

FAMILIA Aspidoderidae

SUBFAMILIA Lauroiinae

GÉNERO *Paraspidodera* Travassos, 1914

***Paraspidodera uncinata* (Rudolphi, 1819)**

DESCRIPCIÓN

General (Láminas 11 y 12, figs. 1-5 y 10 -12)

Nematodes de tamaño mediano. Cuerpo recto y de color blanco cuando están vivos. Cutícula fina y con estriaciones transversales a lo largo del cuerpo. Boca rodeada por tres amplios labios bien desarrollados, conectados lateralmente por lóbulos laterales. Labios separados del cuerpo por una depresión pronunciada. Labio dorsal con dos papilas laterales y labios latero-ventrales con un par de papilas cada uno. Anfidos en forma de poro en el lado dorsal. Alas laterales presentes, extendiéndose aproximadamente desde el poro excretor hasta la región pre-cloacal. Deiridos situados posteriormente y a corta distancia del poro excretor. Poro excretor localizado ventralmente, levemente anterior a la unión del *corpus* con el bulbo del esófago. Faringe corta. Esófago con un fino *corpus* y un bulbo piriforme posterior. Anillo nervioso, difícil de ver en la mayoría de los especímenes, rodea al *corpus* en su región media. Ala izquierda más larga que la derecha. Cola cónica, terminando en una corta espina.

Macho (Láminas 12 y 13, figs. 13 - 15, 16-20)

Cola curvada levemente en un semicírculo. Ventosa precloacal presente, con un fuerte anillo circular quitinoso que no se proyecta hacia la superficie del cuerpo, con tres pequeñas papilas en su borde posterior. Cola con numerosas papilas sésiles ventrales y

subventrales. Dos pares de papilas precloacales grandes (un par anterior y otro par posterior a la ventosa) siempre presentes. Treinta y seis a 40 papilas pequeñas, ampliamente variables en número, tamaño y posición, distribuidas asimétricamente a lo largo de los lados de la cola. De estas papilas pequeñas, dos pares adcloacales y dos caudales posteriores están casi siempre presentes. Anterior a la cloaca, se distribuyen 3 filas laterales de pequeñas papilas cuticulares que están irregularmente distribuidas, espaciándose progresivamente desde el extremo proximal de la espícula invaginada. Espículas similares en forma, con el tercio proximal dilatado, levemente desigual en largo. Espícula izquierda más larga que la derecha. Gubernaculum bien esclerotizado, triangular y en forma de coma en vista lateral.

Los especímenes voucher parásitos de *C. aperea pamparum* mostraron la misma variabilidad en el número y localización de las papilas caudales, así como la misma morfometría que el material hallado en *C. talarum*.

Hembra (Lámina 13, figs. 21-23)

De mayor tamaño que los machos. Anfidelficas. Útero conectado con un ovojector sinuoso. Vulva pre-ecuatorial, con labios que no se proyectan. Huevos ovoides, de pared gruesa con una larva desarrollada en su interior. Dos pares de pequeñas papilas cuticulares ventrales (un par anterior y otro posterior al ano).

Morfometría

La morfometría comparativa de *P. uncinata* de Brasil (Travassos, 1914; Pereira y Vaz, 1933) y Argentina (Sutton, 1976 y de este estudio) se presenta en la Tabla 1.

Hospedador tipo: *Cavia porcellus* Linnaeus, 1758 (Rodentia: Caviidae), *Cavia aperea*, Erxleben, 1777 (Rodentia: Caviidae) y de *Agouti paca* Linnaeus, 1766 (Rodentia: Agoutidae).

Microhábitat: Ciego e intestino grueso **Prevalencia** : 93,8 %.

Otros hospedadores: *Ctenomys talarum*

Intensidad media (rango): 51,3 (1-183)

Localidad tipo: Brasil

Otras localidades: Mar de Cobo (Partido de Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina).

COMENTARIOS

Los nematodos de la familia Aspidoderidae Skrjabin y Schikhobalova, 1947, son parásitos del ciego e intestino grueso de mamíferos Neotropicales (Gardner, 1991; Jimenez-Ruiz & Gardner, 2003). El género *Paraspidodera* fue erigido por Travassos (1914) para incluir a la especie *P. uncinata* (Rudolphi, 1819), un parásito de *Cavia porcellus*, *Cavia aperea* y de *Agouti paca*. Estos nematodos, fueron originalmente descritos como *Ascaris uncinata* por Rudolphi (1819), más tarde renombrados por Schneider (1866) como *Heterakis uncinata* y fueron hallados y nombrados por Parona (1900) con este nombre específico en *C. aperea* de Argentina.

Dos especies adicionales, ambas de Uruguay, fueron adicionadas al género: *P. americana* Khalil & Vogelsang, 1931a, un parásito de *Ctenomys magellanicus* y *P. uruguayana* Khalil & Vogelsang, 1931b, un parásito *C. aperea*. Ambas especies fueron pasadas a sinonimia de *P. uncinata* por Lent & Freitas (1939) después del estudio de especímenes parásitos de *C. porcellus*, *C. aperea*, *A. paca*, *Kerodon rupestris* de Brasil y *Ctenomys opimus* de Bolivia. Esta sinonimia fue también confirmada por Lent & Freitas (1948), basada en especímenes de *Ctenomys torquatus* de Uruguay, y por Freitas (1956) en su reexaminación de la familia Heterakidae. Posteriormente, Skrjabin *et al.* (1961), reportan a *P. uncinata*, *P. americana* y *P. uruguayana* como especies independientes. Sin embargo, Yamaguti (1961) considera a *P. americana* y *P. uruguayana* como sinónimos de *P. uncinata*.

A pesar de todos estos estudios morfológicos previos, Gardner (1991), realiza un estudio coevolutivo entre miembros del género *Paraspidodera* y distintas especies del género *Ctenomys* de Bolivia, reconociendo a *P. americana* y *P. uruguayana* como especies válidas. El autor expresa que los nematodos de este género, obtenidos de seis especies y dos subespecies de *Ctenomys* incluyendo *C. opimus*, son específicas para las diferentes

especies de roedores y que la mayoría de las especies de *Paraspidodera* pueden ser diferenciadas usando criterios taxonómicos estándar. Cabe destacar, que el autor no aporta ninguna descripción de estas especies. Sin embargo, *P. uncinata* es la única especie encontrada en un amplio rango geográfico, en hospedadores que incluyen especies de cávidos, agutíes y octodóntidos de Argentina (Parona, 1900; Sutton, 1976), Bolivia (Lent & Freitas, 1939), Brasil (Vicente *et al.*, 1982; Bretanha Ribeiro, 1985; Pinto *et al.*, 2002) y Perú (Dittmar, 2002).

A pesar de la gran lista de sinonimias (ver Lent & Freitas, 1939) y de los diferentes hospedadores identificados para *P. uncinata*, las descripciones disponibles en la literatura son escasas e incompletas (ver Rudolphi, 1819; Travassos, 1913,1914; Pereira & Vaz, 1933; Sutton, 1976). Es por ello, que en este trabajo se realiza una redescrición de *P. uncinata* parásito de *Ctenomys talarum*.

A partir del estudio y revisión de los especímenes colectados por Sutton (1976) y los hallados en el presente estudio, se puede confirmar que los especímenes de Argentina concuerdan con las características diagnósticas dadas para *Paraspidodera uncinata* (Rudolphi, 1819; Travassos, 1914; Pereira & Vaz, 1933; Sutton, 1976).

Según Travassos (1914), el número de papilas caudales en los machos es de 21 distribuidas simétricamente. Pereira & Vaz (1933) reportan un rango de 15 a 21 pares, confirmando el patrón de distribución dado por Travassos (1914). Sin embargo, en la figura 8 de las ilustraciones de este trabajo, se puede ver el patrón asimétrico de la distribución de las papilas caudales. La alta variabilidad en el número y localización de las papilas caudales en *Paraspidodera* excluye la utilización de esta característica como diagnóstica para la diferenciación de especies en el género. En este sentido, *P. americana* y *P. uruguayana*, cuyas diagnósias están basadas exclusivamente en el número y arreglo espacial de las papilas caudales del macho (Khalil & Volgelsang, 1931a,b), son claramente especies sinónimos de *P. uncinata*, como fue sugerido por Lent & Freitas (1939).

En este estudio, se observaron por primera vez las siguientes características morfológicas y morfométricas: espina caudal, papilas caudales de la hembra y papilas laterales del macho. Además, se aportan descripciones y medidas del *corpus*, el bulbo, la

faringe, las alas laterales, deiridos, anillo nervioso, vagina y útero. Se aportan además, la localización de las papilas labiales y de la vulva y el largo de las espícula.

Las comparaciones morfométricas de los especímenes parásitos de *C. talarum* con las descripciones previas dadas para *P. uncinata* (Travassos, 1914; Pereira & Vaz, 1933; Sutton, 1976), muestran similitud en la mayoría de las características diagnósticas, con algunas diferencias menores como el largo total del cuerpo, el ancho máximo, el largo de la cola, la posición del poro excretor, el largo de las espículas y el ancho de la ventosa precloacal. Estas diferencias pueden ser asignadas a la variabilidad intraespecífica y o efectos de las diferentes técnicas de fijación y preservación (Fagerholm & Lövdahl, 1984). Recientemente, *Pinto et al.* (2002) proveen medidas de especímenes de *P. uncinata* parásitos de *C. porcellus* de Brasil, que caen dentro del rango reportado para la especie en estudios previos.

Finalmente, los resultados aportados permiten extender el rango geográfico sur de esta especie hasta la localidad de Mar de Cobo (*Rossin et al.*, 2004).

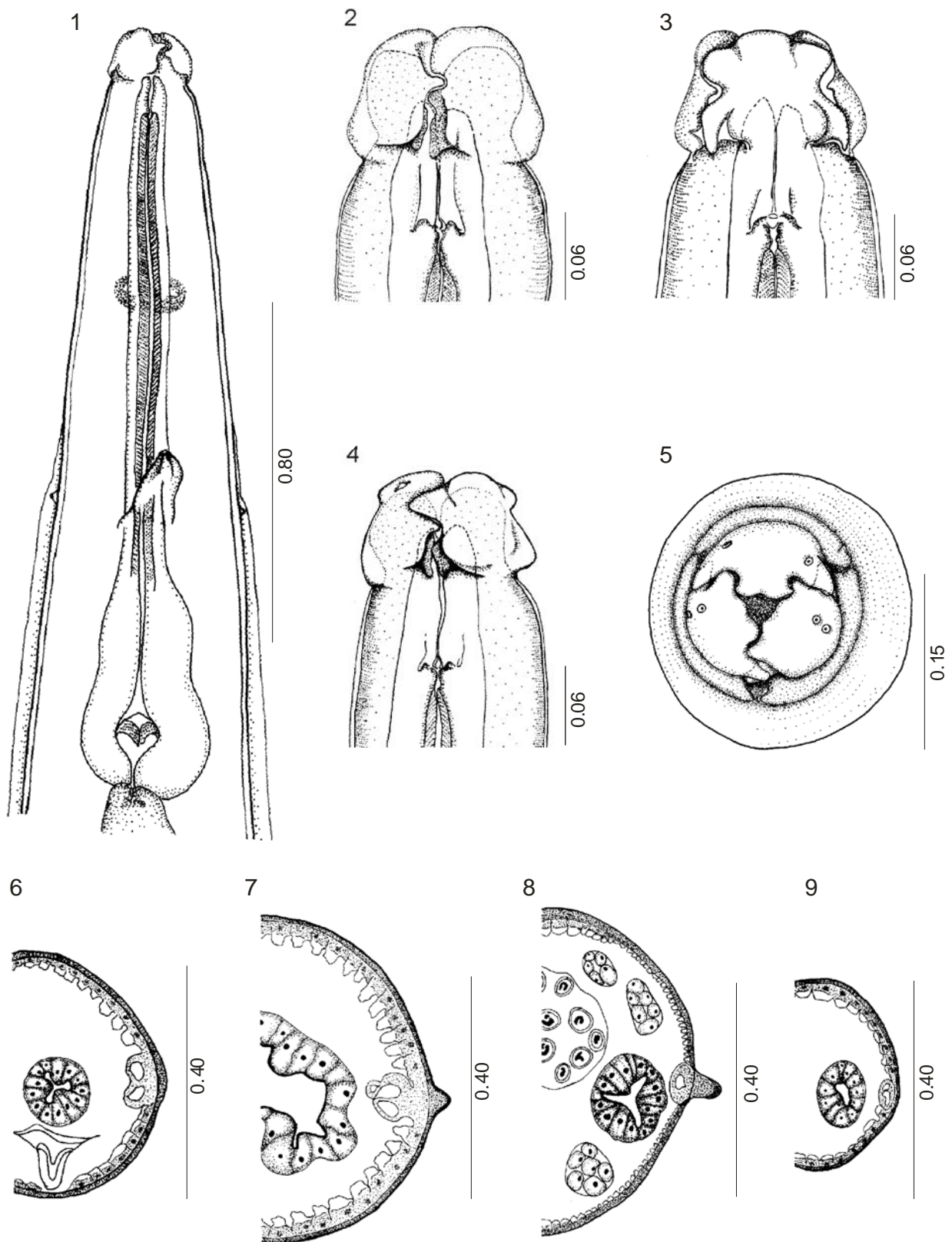


Lámina 11, figuras 1-9. *Paraspidodera uncinata* Rudolphi, 1819. **1.** Extremo anterior (vista ventral), **2.** Cabeza (vista ventral), **3.** Cabeza (vista dorsal), **4.** Cabeza (vista lateral), **5.** Extremo anterior (vista apical), **6.** Ala lateral a nivel del poro excretor (sección transversal), **7.** Ala lateral a nivel del bulbo esofágico (sección transversal), **8.** Ala lateral a la mitad del cuerpo (sección transversal), **9.** Ala lateral a nivel del recto (sección transversal). Medidas en milímetros.

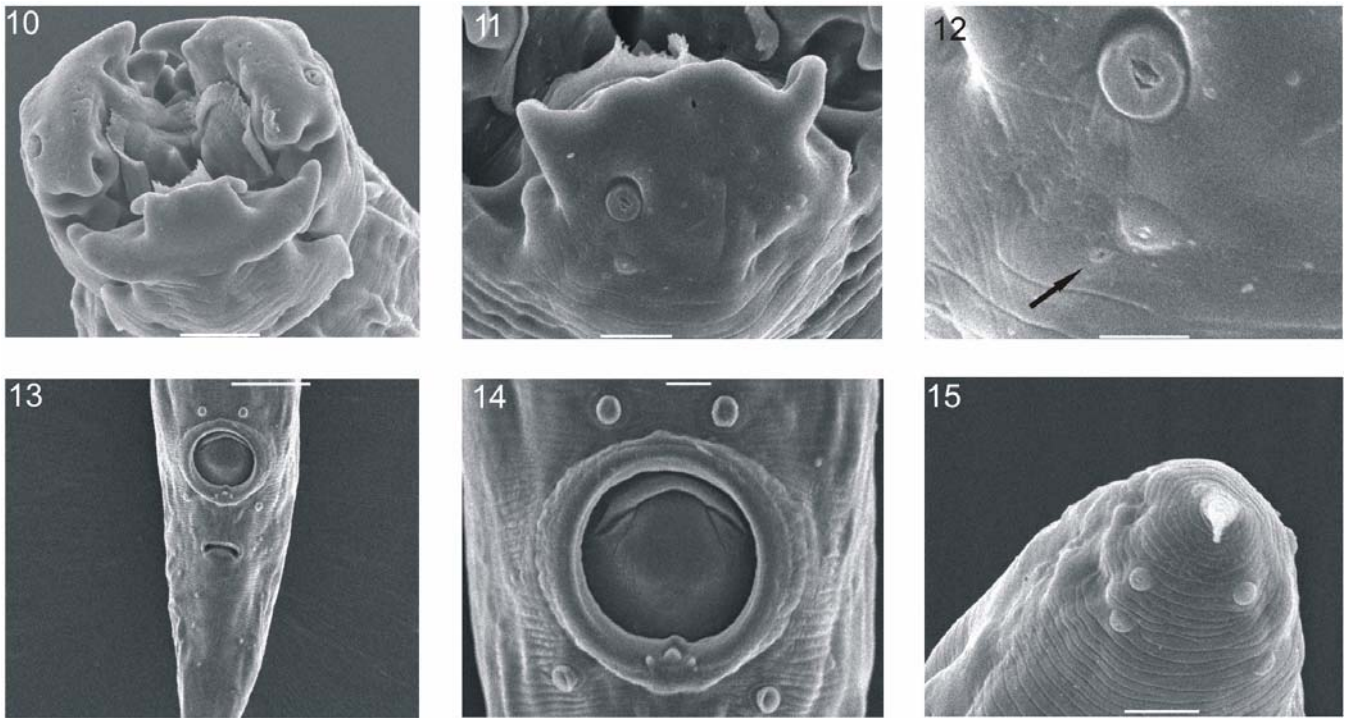


Lámina 12, figuras 10-15. *Paraspidodera uncinata* Rudolphi, 1819. **10.** Extremo anterior (vista subdorsal). Barra = 20 μ m, **11.** Labio latero-ventral. Barra = 10 μ m, **12.** Detalle del labio latero-ventral mostrando las dos papilas los ánfidos (flecha). Barra = 5 μ m, **13.** Extremo caudal del macho mostrando la distribución de las papilas (vista ventral). Barra = 100 μ m, **14.** Macho, ventosa preloocal. Barra = 20 μ m, **15.** Macho, detalle de la punta de la cola. Barra = 10 μ m.

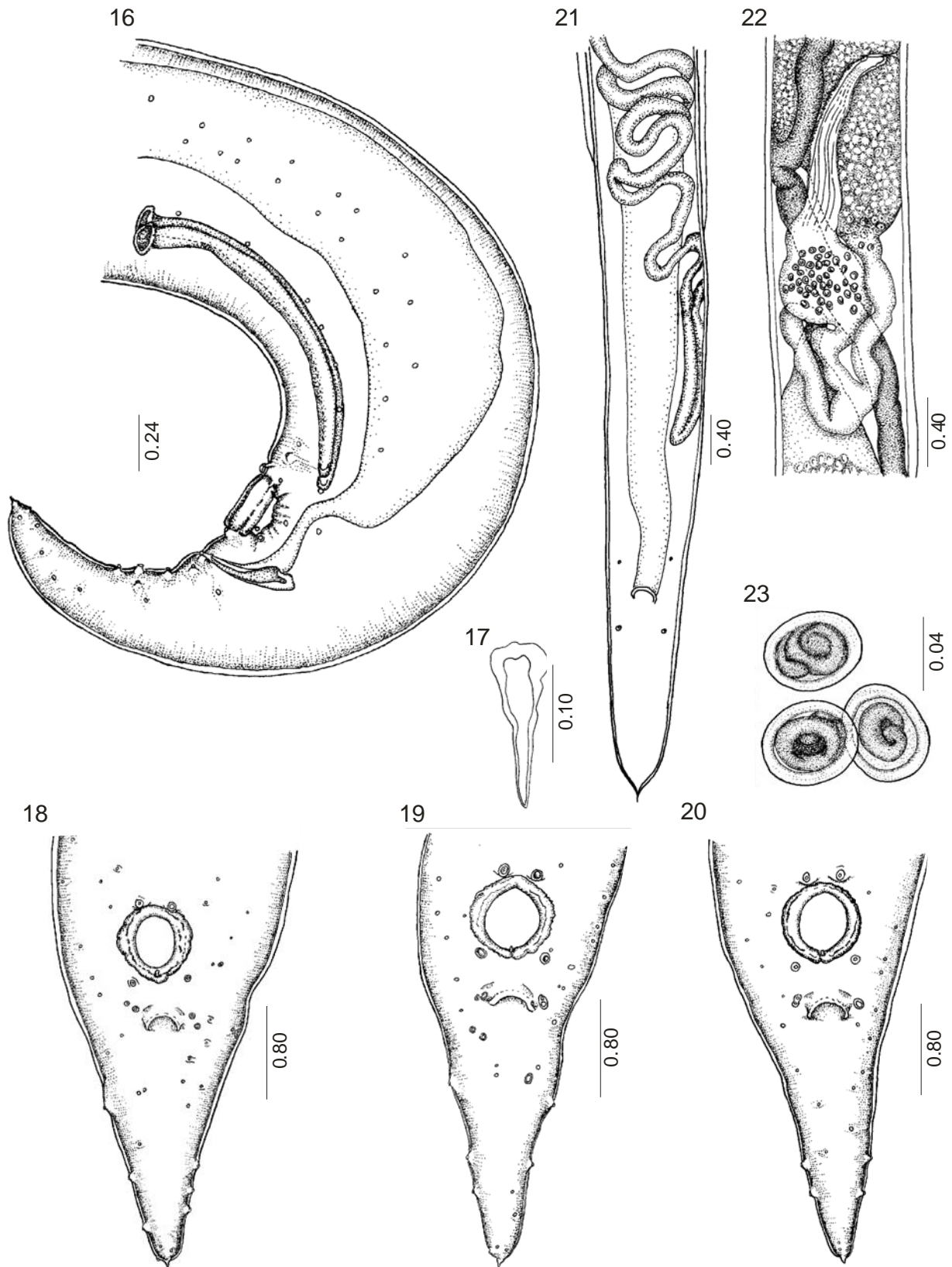


Lámina 13, figuras 16-23: *Paraspodera uncinata* Rudolphi, 1819. **16.** Extremo caudal del macho (vista lateral), **17.** Gubernáculo (vista ventral), **18, 19 y 20.** Extremo caudal del macho mostrando la variabilidad en el número y distribución de las papilas caudales, **21.** Hembra, extremo caudal (vista ventral), **22.** Región vulvar, vagina, y útero (vista latero-ventral), **23.** Huevos redondeados con larvas dentro (medidas en mm).

Hospedador	Travassos (1914)		Pereira & Vaz (1933)		Sutton (1976)		Presente estudio	
	<i>Cavia aperea, C.</i>		<i>Cavia aperea, C.</i>		<i>Cavia aperea</i>		<i>Ctenomys talarum</i>	
	<i>porcellus</i> y <i>Agouti paca</i>		<i>porcellus</i> y <i>Agouti paca</i>		<i>pamparam</i>			
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Largo total del cuerpo	11	16	11-17,40	15-19	14-22	30	14,1-15,84 (14,82)	13,50-20,68 (17,13)
Ancho del cuerpo a la unión esófago intestino	nd		nd			nd	0,39-0,40 (0,39)	0,26-0,48 (0,43)
Ancho máximo del cuerpo	0,30	0,40	0,30-0,38	0,32-0,46	0,34 –0,56	0,64	0,55-0,68 (0,56)	0,57-1,11 (0,88)
Largo del capuchón cefálico	nd		nd			nd	0,07-0,08 (0,07)	0,07-0,09 (0,084)
Ancho del capuchón cefálico	nd		nd			nd	0,11-0,13 (0,12)	0,13-0,17 (0,15)
Largo total del esófago	1,06-1,19		1,07-1,41		1,00-1,60	1,20-1,70	1,11-1,40 (1,27)	1,15-1,60 (1,42)

Continúa...

Tabla 1: Morfometría comparada de *Paraspidodera uncinata* entre especímenes parásitos de *C. talarum* de Mar de Cobo, Argentina (presente estudio) y descripciones dadas por Travassos (1914), Pereira y Vaz (1933), y Sutton (1976), nd: no dada. Medidas en milímetros.

...continuación.	Travassos (1914)		Pereira & Vaz (1933)		Sutton (1976)		Presente estudio	
Hospedador	<i>Cavia aperea, C. porcellus</i> y <i>Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea, C. porcellus</i> y <i>Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea pamparum</i>		<i>Ctenomys talarum</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Largo de la faringe	nd		nd		nd		0,07-0,09 (0,08)	0,07-0,10 (0,09)
Largo del corpus	nd		nd		nd		0,79-0,92 (0,88)	0,96-1,17 (1,09)
Largo del bulbo	nd		nd		nd		0,31-0,36 (0,35)	0,31-0,44 (0,39)
Ancho del bulbo	nd		0,16		nd		0,21-0,26 (0,22)	0,17-0,31 (0,25)
Distancia desde el extremo anterior a:								
deiridos	nd		0,80-0,87		nd		0,86-1,07 (0,95)	0,94-1,17 (1,10)
anillo nervioso	nd		0,54		nd		0,48-0,50 (0,49)	0,54-0,58 (0,56)
Continúa...								

Tabla 1: Morfometría comparada de *Paraspidodera uncinata* entre especímenes parásitos de *C. talarum* de Mar de Cobo, Argentina (presente estudio) y descripciones dadas por Travassos (1914), Pereira y Vaz (1933), y Sutton (1976), nd: no dada. Medidas en milímetros.

...continuación.	Travassos (1914)		Pereira & Vaz (1933)		Sutton (1976)		Presente estudio	
Hospedador	<i>Cavia aperea, C. porcellus</i> y <i>Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea, C. porcellus</i> y <i>Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea pamparum</i>		<i>Ctenomys talarum</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
poro excretor	0,54		ng		nd		0,84-1,08 (0,86)	0,88-1,40 (1,04)
ala lateral	nd		ng		nd		0,74-0,88 (0,80)	0,88-1,13 (1,00)
vulva	-		nd	-	0,7-0,86	-	-	6,02-8,52 (7,47)
Distancia desde el extremo posterior a:								
ventosa precloacal	nd		-	nd	-	nd	-	0,45-0,60 (0,56)
ala lateral	nd		nd		nd	nd	1,33-1,96 (1,62)	-
ala lateral derecha	nd		-		nd	nd	-	2,64-3,00 (2,82)
Continúa...								

Tabla 1: Morfometría comparada de *Paraspidodera uncinata* entre especímenes parásitos de *C. talarum* de Mar de Cobo, Argentina (presente estudio) y descripciones dadas por Travassos (1914), Pereira y Vaz (1933), y Sutton (1976), nd: no dada. Medidas en milímetros.

...continuación.	Travassos (1914)		Pereira & Vaz (1933)		Sutton (1976)		Presente estudio	
Hospedador	<i>Cavia aperea, C. porcellus y Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea, C. porcellus y Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea pamparum</i>		<i>Ctenomys talarum</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
ala lateral izquierda		nd	-		nd	nd	-	2,26-2,36 (2,31)
Largo de la cola	0,28	1,19	0,28-0,40	0,54-0,64	0,39-0,51	0,68-0,92	0,40-0,51 (0,47)	0,55-0,90 (0,79)
Largo de la espina caudal		nd		nd		nd	0,01-0,02 (0,01)	0,01-0,02 (0,01)
Largo de vagina	-	nd	-	-	nd	-	-	1,00-1,36 (1,12)
Largo de los huevos	-	0,04	-	0,06	-	0,07-0,09	-	0,05 (0,05)
Ancho de los huevos	-	0,03	-	0,05	-	0,05-0,07	-	0,04 (0,04)
Largo de las espículas	0,47	-	0,60-0,80	-	0,63-0,81	-	-	
Largo de la espícula derecha	nd	-	nd	-	nd	-	0,72-0,84 (0,79)	-
								Continúa...

Tabla 1: Morfometría comparada de *Paraspidodera uncinata* entre especímenes parásitos de *C. talarum* de Mar de Cobo, Argentina (presente iones dadas por Travassos (1914), Pereira y Vaz (1933), y Sutton (1976), nd: no dada. Medidas en milímetros.

...continuación.	Travassos (1914)		Pereira & Vaz (1933)		Sutton (1976)		Presente estudio	
Hospedador	<i>Cavia aperea, C. porcellus y Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea, C. porcellus y Agouti paca</i>		<i>Cavia aperea pamparum</i>		<i>Ctenomys talarum</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Largo de la espícula izquierda	nd	-	nd	-	nd	-	0,76-0,88 (0,83)	-
Largo del gubernaculum	0,13	-	0,13-0,14	-	0,12-0,10	-	0,19-0,21 (0,20)	-
Ancho del gubernaculum	Nd	-	nd	-	nd	-	0,03-0,04 (0,04)	-
Largo de ventosa precloacal	-	-	nd	-	nd	nd	0,11-0,15 (0,14)	-
Ancho de ventosa precloacal	0,07	-	0,06-0,09	-	0,07-0,01	-	0,15-0,16 (0,15)	-
Numero de papilas	42	nd	15-21	nd	Algunas sésiles	nd	40-44	4

Tabla 1: Morfometría comparada de *Paraspidodera uncinata* entre especímenes parásitos de *C. talarum* de Mar de Cobo, Argentina (presente estudio) y descripciones dadas por Travassos (1914), Pereira y Vaz (1933), y Sutton (1976), nd: no dada. Medidas en milímetros.

PHYLUM PLATHYELMINTHES

CLASE CESTOIDEA

SUBCLASE Cestoda

ORDEN Cyclophyllidea

SUPERFAMILIA Taenioidea

FAMILIA Taeniidae

GÉNERO *Taenia* Linnaeus, 1758

Taenia talicei Dollfus, 1960

DESCRIPCIÓN

Adultos: (especímenes obtenidos experimentalmente a partir de larvas halladas en *C. talarum*, medias seguidas por rangos y desvíos estándar entre paréntesis).

Largo total 23.21(21.00-26.00 ± 1.91) cm. Escólex de 631 (450-860± 123) de largo y 1017 (710-1210 ± 176) de ancho, con cuatro ventosas musculares prominentes y redondeadas de 273 (220-330 ± 31) de diámetro. El rostelo presenta doble corona de ganchos, con ganchos cortos 168 (150-187 ± 26) alternando con ganchos largos 237.50 (232-242 ± 7). Total de ganchos, 46 (44-48) (Lámina 14, fig.2). Presentan entre 120 a 150 proglótidos de forma trapezoidal, más anchos que largos conteniendo un conjunto simple de órganos reproductivos. Proglótidos maduros de 1.93 mm (1.80-2.00 ± 0.12) de largo. Poro genital lateral situado a 1.20 mm (1.00-1.40 ± 0.20) del largo del proglótido (Lámina 14, figs.4-5).

Genitalia masculina: testículos numerosos, bolsa del cirro pequeña y globosa de 157 (132-175 ± 18) y 121 (112-125 ± 6) de ancho que se extiende hacia el cortex. El cirro se encuentra enrollado en su interior (Lámina 14, fig.4):

Genitalia femenina: vagina muscular que se ensancha al nivel donde comienza la bolsa del cirro. Oviducto recto que se comunica con dos ovarios lobulados de igual tamaño. Esfínter ausente. Glándula vitelógena retroovárica. Huevos ovales, casi esféricos de 30 x 25 (Lámina 14, fig.3-5).

Los conductos genitales pasan entremedio de los conductos excretores dorsales y ventrales, por lo tanto pertenece al grupo 1 propuesto por Verster (1969) (Lámina 15, fig.9 y10).

Metacestodes: Cisticercos pequeños, translúcidos en donde se puede observar por transparencia el escólex invaginado en el extremo anterior (Lámina 14, fig. 6). Las larvas más desarrolladas son del tipo strobilocerco, de forma cónica con pseudosegmentos transversales y gran cantidad de corpúsculos calcáreos de color blancuzco (Lámina 14, fig. 7). El extremo anterior de los plerocercoides es más ancho y el extremo posterior termina en punta. El escólex presenta cuatro ventosas musculares y un rostelo con dos coronas de ganchos (largos y cortos) (Lámina 14, fig.1). Además, se encontraron formas policefálicas unidas por el extremo posterior (Lámina 14, fig.8).

El análisis estadístico de la morfometría de las larvas halladas en *C. talarum* y *C. australis* no mostró diferencias significativas ($p > 0,05$) (Tabla 2)

	<i>Ctenomys talarum</i>			<i>Ctenomys australis</i>		
	Media	Rango	Desvío	Media	Rango	Desvío
Largo total (cm)	1,05	0,50-2,00	0,54	2,04	0,90-3,50	0,80
Número de ganchos del rostelo	46	40-52	6,00	46,00	44-50	2,50
Diámetro del rostelo	407,50	390-420	11,65	424,00	370-500	47,42
Diámetro de las ventosas	258.33	200-320	40.21	291.25	260-320	22.32
Largo de los ganchos largos	242.10	217-250	10.16	235.30	230-237	2.75
Largo de los ganchos cortos	170.00	142-192	12.64	177.75	165-192	9.39

Tabla 2: Morfometría de las larvas *Taenia talicei* halladas en *Ctenomys talarum* y *C. australis* expresadas en μm .

Hospedado tipo: *Ctenomys torquatus* Lichtenstein, 1827

Otros hospedadores intermediarios: *Ctenomys talarum* y *Ctenomys australis*

Microhábitat: Cavidad abdominal.

Localidad tipo: Uruguay

Prevalencia: 64,00 % en *C. talarum* y 11,11% en *C. australis*

Intensidad media (rango): 9,80 (1-17) en *C. talarum* y 10,40 (1-15) en *C. australis*.

Otras localidades: Mar de Cobo, Partido de Mar Chiquita, Provincia de Buenos Aires, Argentina y Paraje Las Grutas, Necochea, Argentina.

COMENTARIOS

Los cestodes del género *Taenia* Linnaeus, 1758 están caracterizados por ejemplares de gran tamaño, rostelo usualmente presente, con una o dos coronas de ganchos, testículos numerosos, genitalia femenina confluyente anteriormente. Los adultos son parásitos del intestino de mamíferos carnívoros y del hombre. Raramente han sido encontrados en aves. Presentan estadios larvales de tipo cisticerco monocefálico, estrobilocerco o coenuro. La especie tipo es *Taenia solium* Linnaeus, 1758 (Vérster, 1969). En general, los mamíferos son hospedadores definitivos e intermediarios de los ténidos y su transmisión depende de la relación depredador-presa.

El género está ampliamente distribuido en todo el mundo, con un número actual de 40 especies válidas y cuatro subespecies; 33 especies fueron descritas sobre la base de cestodes adultos y metacestodes, 5 basados solamente en adultos y 2 especies basadas solamente en los metacestodes (Hoberg, 2002).

Las especies del género no son fácilmente identificables por sus características morfométricas, ya que muchas de estas características se solapan. Es de destacar que no existe una clave taxonómica para el género. Vérster (1969) publica una invaluable revisión de *Taenia* y define un conjunto de características diagnósticas. Divide al género en dos grupos: Grupo 1: representado por *Taenia solium*, en la cual los ductos genitales pasan entre los vasos excretores longitudinales. Grupo 2: *Taenia taeniaeformis*, los ductos genitales pasan ventralmente a los vasos excretores longitudinales. Además, destaca el número y tamaño de los ganchos rostelares como la característica más importante para el diagnóstico de las especies, seguida por el número de testículos y el tamaño del cirro. Remarca además que, cuando las diferencias entre estas características son pequeñas, es necesario tomar un conjunto de características morfológicas para definir una nueva especie.

Loos-Frank (2000), realiza una actualización del género incluyendo nuevas especies a las ya validadas por Verster y adiciona como características diagnósticas a la morfología y a la localización de los metacestodes en sus hospedadores intermediarios.

En el presente trabajo se hallaron metacestodes en la cavidad abdominal de *Ctenomys talarum* y *Ctenomys australis*, así como también quistes en hígado y mesenterio. Además se obtuvieron experimentalmente los adultos a partir de estas larvas (ver Materiales y Métodos).

Taenia talicei, fue descrita por Dollfus (1960) a partir del hallazgo de solamente “dos” larvas de la cavidad abdominal de *C. torquatus* de Uruguay. Esta especie de ténido no se tuvo en cuenta en las revisiones de Verster (1969) así como tampoco en la revisión de Loos-Frank (2000). Si bien no ha sido invalidada por ninguno de los dos autores, ha sido simplemente ignorada.

Debido a que la descripción de *T. talicei* está basada en la morfología de los metacestodes, sólo es posible comparar la morfología de estos y la morfometría de los elementos del escólex con lo metacestodes hallados en *C. talarum* y *C. australis*.

La morfometría de los ganchos, tanto de las larvas halladas en *C. talarum* como de las larvas halladas en *C. australis* y de los adultos obtenidos por infección experimental, no aportan diferencias significativas indicando que se trata de la misma especie.

Las dos larvas de *T. talicei* en la que se basa la descripción original, presentan 48 y 52 ganchos, alternado ganchos largos (245 a 247) y ganchos cortos (154 a 160). Los especímenes hallados en este trabajo presentan entre 40 y 52 ganchos. Los ganchos largos miden entre 217 y 250 y los ganchos cortos entre 142 y 192.

Lamentablemente, la descripción realizada por Dollfus (1960) es muy pobre y no proporciona datos morfométricos de importancia, como por ejemplo, el diámetro del rostelo, el diámetro de las ventosas o el ancho y/o el largo del escólex. A pesar de esto, el rango del número de ganchos del rostelo, el largo de los mismos y la morfología de las larvas de los cestodes halladas en *C. talarum* y *C. australis* coinciden con las características dadas para

Taenia talicei. Además la morfometría de los adultos no coincide con ninguna de las especies descritas hasta el momento (Verster, 1969: Loos-Frank, 2000).

Finalmente, se destaca que es la primera endémica del género descrita para Sudamérica.

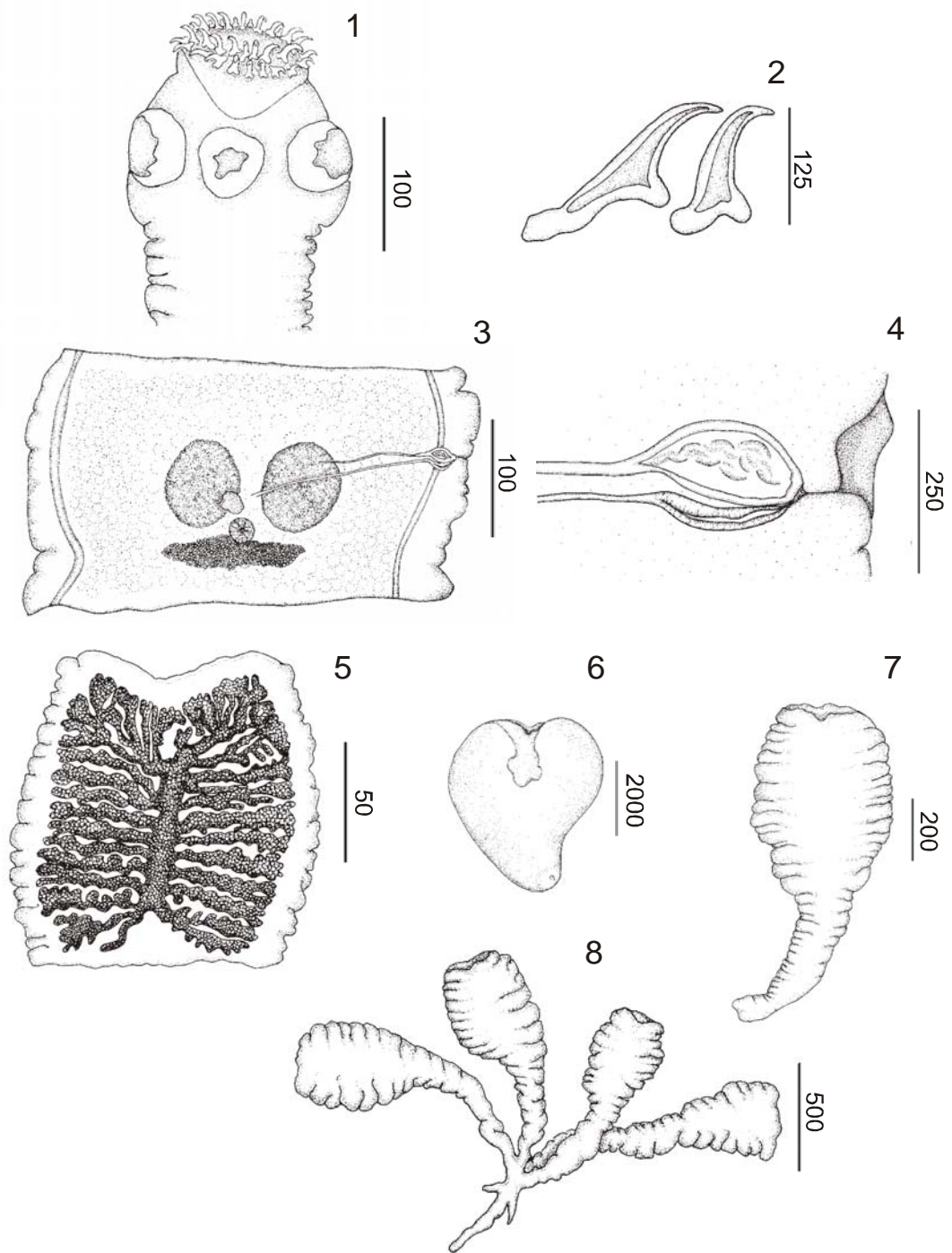


Lámina 14, figuras 1-8. *Taenia talicei* Dollfus, 1960 : 1. Escólex. 2. Ganchos largos y cortos. 3. Proglótido maduro. 4. Detalle del poro genital. 5. Proglótido grávido. 6. Cisticerco. 7. Plerocercoido. 8. Larva policefálica.

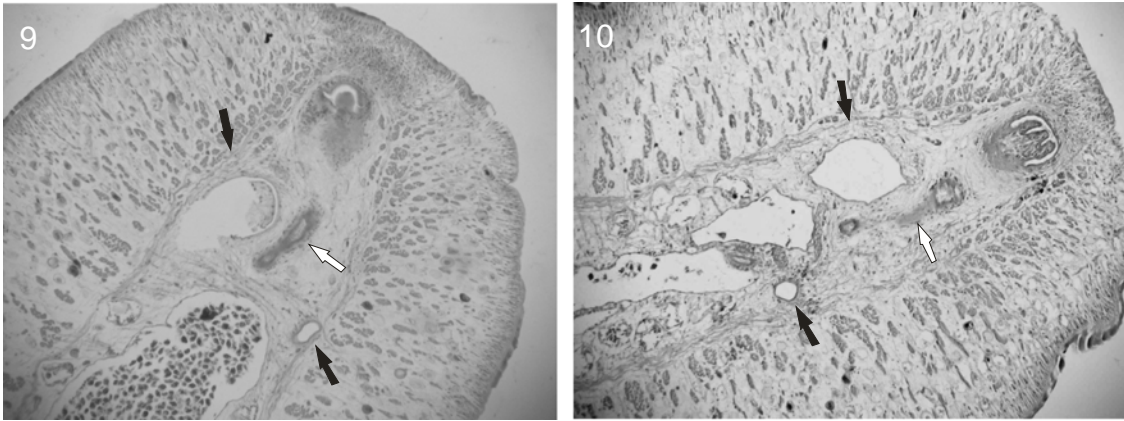


Lámina 15, figuras 9 y10. *Taenia talicei* Dollfus, 1960. Cortes histológicos de proglótidos maduros: flechas negras indican los conductos excretores ventrales y dorsales, flecha blanca: conductos genitales.

DISCUSIÓN

En el presente estudio se han hallado siete especies parásitas en *Ctenomys talarum* y *C. australis*: *Graphidiodes subterraneus*, *Pudica ctenomydis*, *Trichostrongylus duretteae*, *Strongyloides myopotami*, *Trichuris pampeana*, *Paraspidodera uncinata* y *Taenia talicei*.

De estas siete especies solamente tres han sido anteriormente reportadas para el género *Ctenomys*: *T. pampeana*, *P. uncinata* y *T. talicei*. Las cuatro especies restantes, *G. subterraneus*, *P. ctenomydis*, *T. duretteae* y *S. myopotami* son citadas por primera vez para este género. Además, cabe destacar que de estas cuatro especies, tres constituyen nuevas especies: *G. subterraneus*, *P. ctenomydis* y *T. duretteae*.

Trichuris pampeana amplía su rango de distribución geográfica y constituye un nuevo registro como parásito de *C. talarum* y *C. australis*.

Paraspidodera uncinata también amplía su rango de distribución y constituye un nuevo registro para *C. talarum*.

Taenia talicei amplía su rango de distribución y representa el primer registro para la Argentina. Además, es nuevo registro como parásito de *C. talarum* y se rescata la especie como válida incluyéndola en el listado de especies del género *Taenia* proveyendo la descripción del adulto, desconocido hasta el momento. Se destaca que es la primera especie endémica del género descrita para Sudamérica.

Strongyloides myopotami amplía su registro de hospedadores y es la primera cita de la especie como parásito de un octodóntido.

Los géneros *Graphidiodes*, *Pudica* y *Trichostrongylus* son por primera vez citados como parásitos de la Familia Octodontidae.

Desde el punto de vista zoonótico, los géneros *Trichuris*, *Strongyloides* y *Taenia* son conocidos parásitos del hombre y también son reconocidos por su importancia

sanitaria (Miyazaki, 1991). Particularmente *S. myopotami*, luego de la introducción de su hospedador el coipo en América del Norte a fines del siglo 19 y principios del siglo 20 (Jojola *et al.*, 2005), se hizo conocido por producir una dermatitis o "marsh itch" (también llamada "nutria itch" o "swimmer's itch"), que es un rash cutáneo severo causado por las larvas al entrar en la piel de la gente que manipula a los coipos (Burk & Junge 1960, Lee 1962, Little, 1966, Lowery, 1974; LeBlanc, 1994). Introducciones accidentales o intencionales de las nutrias en ambientes naturales produjeron el establecimiento de grandes poblaciones en varios sistemas hídricos alrededor del mundo (Jojola *et al.*, 2005) con el consecuente establecimiento de *S. myopotami* en nuevas regiones geográficas, tales como Polonia (Scheuring, 1990) y Japón (Matsudate *et al.*, 2003; Asakawa, 2005).

Las especies exóticas invasivas tienen el potencial de introducir nuevos parásitos en ambientes donde la fauna nativa carece de defensas inmunitarias efectivas, por lo que esos parásitos pueden permanecer en un sistema aún cuando su hospedador original haya sido eliminado (Smith & Carpenter, 2006). Sin embargo, y a pesar de las pruebas de su infectividad potencial en otros hospedadores, como los seres humanos, al presente no existen registros de casos de "host switching" por *S. myopotami*. *Ctenomys talarum* constituye, por lo tanto, el primer registro de un hospedador alternativo para este parásito, quien probablemente es un hospedador adecuado debido al parentesco filogenético entre ambas especies de roedores y constituye un reservorio de esta zoonosis.

Además, cabe destacar que las especies halladas en el presente estudio han sido citadas solamente para roedores. Sin embargo, es importante conocer la fauna parasitaria de estos roedores subterráneos ya que su población está ubicada en zonas de asentamientos urbanos generando la posibilidad de una potencial transmisión de estos parásitos al hombre.

Capítulo 2

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES PARASITARIAS: RELACIÓN CON LAS CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DEL HOSPEDADOR Y EL AMBIENTE SUBTERRÁNEO

INTRODUCCIÓN

Los sistemas parasitarios tienen la particularidad de que el hábitat (hospedador) puede ser fácilmente definido en términos de energía disponible (tamaño y abundancia del hospedador) e historia (filogenia del hospedador) (Sousa, 1994; Poulin, 1995a; Gregory *et al.*, 1996; Morand & Poulin, 1998). Además, es ampliamente conocido que los parásitos juegan un importante papel en la regulación de las poblaciones y comunidades de sus hospedadores (Dobson & Hudson, 1986; Dobson, 1988; Scott, 1987; Minchella & Scott, 1991; Combes, 1996, Rousset *et al.*, 1996; Morand & Arias-Gonzales, 1997; Morand & Poulin, 1998).

La mayoría de las investigaciones en ecología parasitaria se han focalizado en identificar las variables que determinan las características de las poblaciones, comunidades y faunas parasitarias. Entre las variables relacionadas con el hospedador, el rango geográfico de distribución (Gregory, 1990), el tamaño (Bush *et al.* 1990; Guégan *et al.*, 1992; Gregory *et al.*, 1996), el sexo (Hamilton & Suk, 1982; Moore & Wilson, 2002), la vagilidad (Esch & Fernández, 1993), la edad y masa corporal (Morand & Poulin, 1998), la variabilidad en la dieta (Bell & Burt, 1991; Aho & Bush, 1993), la densidad poblacional (Dobson *et al.*, 1990; Arneberg *et al.*, 1998), las características del hábitat (Poulin, 2004) y la filogenia (Bush *et al.*, 1990) son importantes determinantes de la riqueza, abundancia, prevalencia e intensidad parasitarias (Poulin, 2007a).

Las especies que parasitan a un hospedador específico pueden ser estudiadas a diferentes niveles: infrapoblación, población componente, infracomunidad, comunidad componente y fauna parasitaria (Bush *et al.*, 1997).

Los niveles más elementales y de menor escala son el infrapoblacional (una determinada especie de parásito en un hospedador individual en un tiempo determinado) y el infracomunitario (todos los parásitos de diferentes especies en un hospedador individual en un tiempo determinado). Las infrapoblaciones e

infracomunidades son efímeras ya que poseen el mismo tiempo de vida que su hospedador (Poulin, 2004).

A diferencia de éstas, las poblaciones componentes y comunidades componentes de parásitos son la suma de infrapoblaciones e infracomunidades que parasitan una población de hospedadores por el tiempo que esta persista en la naturaleza.

Se genera entonces, una importante distinción entre la estructura y dinámica de infracomunidades y comunidades componentes. Así, mientras que las infracomunidades son ensamblajes parasitarios en una escala de tiempo ecológico, las comunidades componentes son formadas sobre escalas de tiempos evolutivos por procesos como la invasión, especiación, extinción, y/o colonización o “host switching” (Poulin, 2007a).

Los estudios de las poblaciones y comunidades parasitarias de mamíferos que se han realizado hasta la actualidad son escasos, y más aún lo son los estudios de las poblaciones y comunidades parasitarias de roedores. Así, en Europa se han estudiado los factores que regulan las poblaciones y comunidades parasitarias de roedores de superficie (Lewis, 1968; Kisielowska, 1970 a, b, c; Montgomery & Montgomery, 1990; Haukisalmi & Entonen, 1993; Abu-Madi *et al.*, 1998, 2000; Behnke *et al.*, 2001 a b). En América, y más precisamente en nuestro país, no se han llevado a cabo aún estudios tanto descriptivos como comparativos de las poblaciones y comunidades parasitarias de roedores, incluyendo los roedores subterráneos.

Las especies de roedores subterráneos sudamericanos del género *Ctenomys* aquí estudiadas, presentan características biológicas, de historia de vida y de hábitats muy particulares y diferentes entre sí que hacen que estos hospedadores constituyan un interesante sistema de estudio hospedador-parásito. Además, las características particulares de este hospedador y su ambiente permiten formular hipótesis acerca de la influencia ó regulación que ejercen sobre las poblaciones y comunidades parasitarias que albergan.

En general, la morfología externa e interna de todas las especies de *Ctenomys* es sorprendentemente uniforme difiriendo solo en tamaño, color y en algunas diferencias en la osteología craneana (Reig *et al.*, 1990). La forma del cuerpo es cilíndrica, con pelaje corto, cabeza corta pero grande y robusta, grandes incisivos, cuello corto, ojos de tamaño moderado ubicado casi dorsalmente y cola corta. Las extremidades son cortas y poseen una serie de pelos en forma de peine que les dan el nombre al género (del griego *ctenos* = peine) y que tendrían función táctil (Pearson, 1959). La coloración es generalmente uniforme, más clara en la zona ventral y de tonalidad similar al del sustrato en el cual habitan.

En particular, *Ctenomys talarum* posee un pelaje marrón oscuro, el vientre es claro y es tres veces más pequeño que *C. australis* pesando entre 130 y 220 gr y midiendo entre 190 y 210 mm de largo total (Busch *et al.*, 1989; Malizia y Busch, 1991). Habita zonas de interdunas y pastizales naturales costeros con vegetación densa (80% de cobertura) y suelos más duros y arcillosos que *C. australis* (Comparatore, *et al.*, 1992). *Ctenomys talarum* se distribuye a lo largo de la costa de la Provincia de Buenos Aires, desde Magdalena (35°3'S, 57°32'O) hasta Bahía Blanca (38° 40'S, 62°20'O). La población de *C. talarum* de la localidad de Mar de Cobo posee una densidad de 65 individuos por hectárea y el área de actividad (home range) es de 13 m para las hembras y 17 m para los machos (Malizia *et al.*, 1995). Las hembras se caracterizan por presentar un período reproductivo de nueve meses, desde Junio a Febrero, pudiendo tener hasta dos camadas de crías por año. El tamaño de la camada presenta un rango de 1 a 8 crías (4,17 +/- 1,94). A diferencia de las hembras, los machos no poseen estacionalidad reproductiva cuyo pico de actividad se produce entre los meses de mayo a noviembre (Malizia, 1994; Malizia & Busch, 1991).

La proporción de sexos en esta población esta desbalanceada a favor de las hembras (1: 1,63), indicando un sistema de apareamiento poligineo con machos altamente territoriales y agresivos (Busch *et al.*, 1989; Malizia & Busch, 1991). Esta

población está constituida por una alta proporción de individuos adultos (82%) y baja proporción de juveniles y subadultos (18%) (Malizia & Busch, 1991; Malizia, 1994).

Ctenomys australis posee un pelaje mucho más claro que el de *C. talarum*, similar al color de las dunas en donde habita, y posee el vientre aún más claro. Pesa entre 300 y 600 gr y mide entre 280 y 300 mm (Malizia *et al.*, 1991; Vassallo, 1998). Habita zonas de dunas costeras con escasa vegetación (20% de cobertura) y suelos friables y arenosos (Comparatore *et al.*, 1992). Esta especie se distribuye geográficamente desde la localidad de Necochea (38°33'S, 58°45'O) hasta Bahía Blanca (38° 40'S, 62°20'). La población de *C. australis* de la localidad de Necochea posee una densidad de 5,15 individuos por hectárea con un pico de densidad en el mes de diciembre (7,4 ind/ha), y un home range de 20,79 m (Malizia *et al.*, 1991). Las hembras poseen ocho meses de estación reproductiva, desde Junio a Marzo, pudiendo tener hasta dos camadas de crías por año. El tamaño de la camada es menor que el de *C. talarum* (3,18 +/-0,95). Al igual que *C. talarum*, los machos no poseen estacionalidad reproductiva, la proporción de sexos esta desbalanceada a favor de las hembras y la población está mayormente compuesta por individuos adultos (68%) (Malizia *et al.*, 1991).

Estas dos especies de tucos no están cercanas filogenéticamente dentro del género, ya que difieren en su cariotipo, en características de su esqueleto y en la morfología de los espermatozoides. Así, *C. talarum* parece ser un taxón más plesiomórfico, mientras que *C. australis* pertenece a un subclado llamado complejo "Mendocinus" al que también pertenecen las especies *C. mendocinus*, *C. porteousi* y *C. azarae* (Ortells, 1990; 1995).

A pesar de que, la mayoría de las especies de *Ctenomys* conforman poblaciones aisladas unas de otras, existen solo dos casos de poblaciones que viven en simpatria: *C. talarum* y *C. australis* de la localidad de Monte Hermoso (Provincia de Buenos Aires) (Contreras & Reig, 1965) y de Necochea (Malizia *et al.*, 1991).

En el presente trabajo, se realizaron estudios parasitológicos de dos especies alopatridas (*C. talarum* de Mar de Cobo y *C. australis* de Necochea) ya que en el año 1999 se realizaron estudios de la fauna parasitaria de *C. talarum* de la localidad de Necochea (Rossin, 1999; Rossin & Malizia, 2002). De éste modo es posible comparar también las poblaciones y comunidades parasitarias de dos poblaciones alopatridas y de dos especies simpátridas de hospedadores en sus diferentes niveles jerárquicos.

El conocimiento previo acerca de la biología y ecología particular de estas dos especies de roedores subterráneos permitieron plantear los siguientes objetivos para el estudio de las poblaciones y comunidades parasitarias que ellas albergan:

- 1- Caracterizar cuantitativamente a nivel poblacional y comunitario la parasitofauna de *C. talarum* de Mar de Cobo y de *C. australis* de Necochea.
- 2- Establecer las influencias del sexo, la edad y la condición reproductiva del hospedador sobre la estructura de las poblaciones y comunidades de los parásitos en cada población de hospedadores.
- 3- Establecer si existen variaciones en la estructura de las comunidades parasitarias entre poblaciones simpátridas y alopatridas del hospedador.
- 4- Establecer si existe predictibilidad en las comunidades parasitarias que albergan estos roedores subterráneos.

HIPÓTESIS

Existen diferencias cuali y cuantitativas de la fauna parasitaria que albergan *Ctenomys talarum* y *Ctenomys australis* en relación a diferentes características del microhábitat (edad, sexo, condición reproductiva, capacidad de dispersión y densidad de la población del hospedador) y del macrohábitat que ocupan estos roedores subterráneos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se determinaron las siguientes categorías con respecto a la condición reproductiva y edad de los hospedadores según Malizia (1994).

Determinación de la condición reproductiva:

- Hembras maduras: hembras preñadas o con cuernos uterinos engrosados, mamas peladas y vagina abierta.
- Hembras inmaduras: hembras con mamas no peladas, cuernos uterinos filiformes.
- Machos maduros: frotis de epidídimos con espermatozoides abundantes y móviles.
- Machos inmaduros: frotis de epidídimo sin o con escasos espermatozoides.

Determinación de la edad según el grado de cierre de las suturas del fémur y húmero:

- Edad 1: 1 a 2 meses.
- Edad 2: 2 a 4 meses.
- Edad 3: 5 a 6 meses.
- Edad 4: 7 a 10 meses.
- Edad 5: alrededor de 1 año.
- Edad 6: más de 1 año.

Las clases 1, 2, y 3 fueron consideradas juveniles, la clase 4 subadulta (50% de individuos inmaduros) y las clases 5 y 6 constituyen el grupo de los individuos sexualmente maduros en su totalidad.

Poblaciones y comunidades parasitarias.

La terminología utilizada en la clasificación jerárquica de las poblaciones y comunidades parasitarias se basa en Bush *et al.*, (1997), a saber:

- Infrapoblación: incluye todos los individuos de una especie de parásitos en un hospedador individual en un tiempo determinado.
- Población componente: incluye todos los individuos de una especie de parásito en la misma fase de su ciclo de vida en un determinado lugar y tiempo.
- Suprapoblación: incluye todos los estadios del ciclo de vida de una especie de parásitos en particular en un tiempo y espacio determinados.
- Infracomunidad: conjunto de infrapoblaciones de parásitos en un hospedador particular.
- Comunidad componente: incluye todas las infrapoblaciones de parásitos asociadas con un grupo de hospedadores de la misma especie.
- Supracomunidad: es el conjunto de las suprapoblaciones.

ESTUDIO DE LAS POBLACIONES PARASITARIAS.

Se calcularon los siguientes índices parasitarios según Bush *et al.* (1997):

- Prevalencia: número de hospedadores infectados con uno o más individuos de una especie de parásito en particular (o grupo taxonómico) dividido por el número de hospedadores examinados para esa especie de parásito, expresado en porcentaje.
- Intensidad: número de individuos de una especie de parásito en particular en un hospedador individual infectado.
- Intensidad media: Promedio de las intensidades de una especie de parásito en particular entre los miembros infectados de una población de hospedadores (número de parásitos dividido por el número de hospedadores parasitados).

- Abundancia: número de individuos de una especie de parásitos en particular en un hospedador individual independientemente de si está o no infectado.
- Abundancia media: número total de individuos de una especie de parásitos en particular en una muestra de hospedadores, dividido por el número de hospedadores examinados (incluyendo los parasitados y los no parasitados).

Distribución de las especies parasitarias:

El tipo de distribución de las especies de parásitos en las dos poblaciones de roedores se caracterizó mediante el empleo de la relación varianza-media (coeficiente de dispersión CD) y del parámetro de agregación k (Morales & Pino, 1987).

$$CD = S^2 / X$$

$$K = X / (S^2/X)$$

En la relación varianza/media, un valor mayor que 1 indica que las poblaciones parasitarias se distribuyen en sus hospedadores en forma agregada, contagiosa o sobredispersa, un valor menor que 1 indica una distribución de tipo uniforme y un valor igual a 1 una distribución de tipo aleatoria.

En el parámetro de agregación k, un valor próximo a 8 indica poblaciones parasitarias con distribución al azar, un valor muy inferior a 8 indica poblaciones con distribución agregada o contagiosa. Un valor de k negativo indica poblaciones parasitarias con distribución uniforme (Morales & Pino, 1987).

Relación del sexo, la condición reproductiva y la edad del hospedador sobre las poblaciones parasitarias

La influencia de los sexos, así como de la condición reproductiva y de la edad del hospedador sobre las poblaciones parasitarias se analizaron comparando con cada especie de parásito las prevalencias mediante el test de "chi" cuadrado y las

intensidades y abundancias mediante los tests de Kruskal Wallis y Mann-Whitney (Siegel, 1990).

Relación del peso del hospedador y los índices parasitarios:

A los efectos de establecer la influencia del peso del hospedador sobre los distintos índices parasitarios se realizaron análisis de correlación por rangos de Spearman (Siegel, 1990).

Estacionalidad

Para establecer la existencia de variaciones estacionales en la ocurrencia y densidad parasitaria, se tomaron muestras en las cuatro estaciones y se compararon los índices parasitarios por medio del test de "chi" cuadrado y de Kruskal Wallis (Siegel, 1990).

ESTUDIO DE LAS INFRACOMUNIDADES PARASITARIAS

Se calcularon los siguientes índices según Magurran (1988):

- Índice de riqueza específica: **S** (número de especies en una comunidad).
- Números de parásitos por infracomunidad: **N**
- Índice de diversidad de Brillouin: **HB**

$$HB = \frac{\ln N! - \sum \ln n_i!}{N}$$

N

HB es el índice más adecuado por tratarse de comunidades censadas en su totalidad (Kennedy *et al.*, 1986; Poulin, 1996)

- Índice de equitatividad: **E**

$$E = \frac{HB}{HB_{\text{máximo}}}$$

$HB_{\text{máximo}}$

Donde $HB_{\text{máximo}} = \frac{1}{N} \ln \frac{N!}{([N/S]!)^{S-r} \{([N/S] + 1)!\}^r}$

Con $[N/S]$ = íntegro de N/S y $r = N - S [N/S]$

- Índice de dominancia simple de Berger Parker: **D**

$D_c = p_i$ donde p_i es la abundancia relativa de la especie mas representada en la muestra.

Se calculó, además el porcentaje de infracomunidades en las que cada especie de parásito fue dominante.

ESTUDIO DE LAS COMUNIDADES COMPONENTES PARASITARIAS.

Se calcularon los siguientes índices según Magurran (1988):

- Índice de riqueza específica: **S** (número de especies en una comunidad).
- Índice de diversidad de Shannon: H'

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

donde p_i es la abundancia relativa de la especie i en la muestra.

- La diversidad de las diferentes comunidades componentes se comparó mediante el test de varianzas asociado al índice de Shannon.

$$\text{Var } H' = \sum p_i (\ln p_i)^2 - \frac{(\sum p_i \ln p_i)^2}{N} + \frac{S-1}{2N^2}$$

$$t_{\text{obs}} \text{ (test de t asociado a la Varianza de } H') = \frac{H'_1 - H'_2}{(\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2)^{1/2}}$$

$$g.l \text{ (grados de libertad)} = \frac{(\text{Var } H'_1 + \text{Var } H'_2)^2}{(\text{Var } H'_1)^2 / N + (\text{Var } H'_2)^2 / N}$$

- Índice de equitatividad: E_c

$$E = \frac{H'}{\ln S}$$

- Índice de dominancia simple de Berger-Parker : D_c

$D_c = p_i$ donde p_i es la abundancia relativa de la especie mas representada en la muestra.

RESULTADOS

ESTRUCTURA DE LAS POBLACIONES PARASITARIAS DE *Ctenomys talarum* DE LA LOCALIDAD DE MAR DE COBO Y DE *Ctenomys australis* DE LA LOCALIDAD DE NECOCHEA

Se analizaron 81 ejemplares de *Ctenomys talarum* y 45 ejemplares de *Ctenomys australis*.

De los 81 ejemplares de *C. talarum*, 42 fueron hembras y 39 machos; 22 hembras inmaduras y 20 maduras; 17 hembras preñadas y 25 no preñadas; 12 machos inmaduros y 27maduros. Las clases de edades estuvieron compuestas por: clase 1-2: 9 individuos; clase 3: 32 individuos; clase 4: 23 individuos y clase 5-6: 17 individuos. Se obtuvieron 20 ejemplares por cada estación del año.

De los 45 ejemplares de *C. australis*, 26 fueron hembras y 19 machos; 5 hembras inmaduras y 21 hembras maduras; 13 hembras no preñadas y 13 preñadas; 5 machos inmaduros y 14 maduros. Las clases de edades estuvieron compuestas por: clase 1-2: 6 individuos; clase 3: 10 individuos; clase 4: 10 individuos y clase 5: 15 individuos. Se obtuvieron 13 individuos en primavera, 14 en invierno, 11 en otoño y 7 en verano.

La fauna parasitaria de *C. talarum* estuvo compuesta por seis especies de nematodos: *Pudica ctenomydis*, *Trichostrongylus duretteae*, *Strongyloides myopotami*, *Graphidiodes subterraneus*, *Paraspidodera uncinata*, *Trichuris pampeana* y una especie de cestode, *Taenia talicei*. La fauna parasitaria de *C. australis* estuvo compuesta por: *P. ctenomydis*, *T. pampeana* y *T. talicei*.

- **Distribución de los parásitos en la población de hospedadores.**

Todas las especies de parásitos halladas en *C. talarum* evidenciaron una distribución agregada en donde el valor de CD fue >1 y el valor de $K < 8$ (Tabla 3).

<i>Ctenomys talarum</i>	CD	K
<i>P. ctenomydis</i>	9645	0,0001
<i>T. duretteae</i>	3	0,3962
<i>S. myopotami</i>	380	0,0026
<i>G. subterraneus</i>	36458	2,7 E-05
<i>P. uncinata</i>	83047	1,2 E-05
<i>T. pampeana</i>	65	0,0154
<i>T. talicei</i>	3730	0,0003

Tabla 3: Valores de CD (coeficiente de dispersión) y K (parámetro de agregación) para las poblaciones de parásitos de *Ctenomys talarum*.

Los parásitos de *C. australis* también presentaron una distribución agregada ($CD > 1$; $K > 8$) (Tabla 4).

<i>C. australis</i>	CD	K
<i>P. ctenomydis</i>	1,61	0,39
<i>T. pampeana</i>	14,62	0,07
<i>T. talicei</i>	12,78	0,08

Tabla 4: Valores de CD (coeficiente de dispersión) y K (parámetro de agregación) para las poblaciones de parásitos de *C. australis*.

- **Parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de *C. talarum* y *C. australis***

Casi el total de los individuos de *C. talarum* muestreados estuvieron parasitados con alguna de las especies de parásitos, presentando una alta prevalencia, intensidad y abundancia parasitarias en la población del hospedador. Entre los nematodos, la especie más prevalente y abundante fue *P. uncinata*. Las larvas de cestodes también presentaron altos valores de prevalencia, intensidad y abundancia (Tabla 5).

<i>C. talarum</i>	Prevalencia	Intensidad media (rango)	Abundancia media
<i>P. ctenomydis</i>	54,76	5,43 (1-17)	2,95
<i>T. duretteae</i>	4,76	0,08 (1-2)	0,12
<i>S. myopotami</i>	26,19	5,36 (1-30)	1,05
<i>G. subterraneus</i>	24,69	20,40 (1-155)	5,04
<i>P. uncinata</i>	93,83	51,30 (1-183)	48,14
<i>T. pampeana</i>	48,15	4,43 (1-14)	2,14
<i>T. talicei</i>	64,20	15,31 (1-95)	9,83
Total	98,77	70,13 (5-218)	69,26

Tabla 5: Parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de *C. talarum* de Mar de Cobo.

A diferencia de *C. talarum*, en la población de *C. australis* la especie más prevalente y abundante fue el nematode *T. pampeana* (Tabla 6).

<i>C. australis</i>	Prevalencia	Intensidad media	Abundancia media
		(rango)	
<i>P. ctenomydis</i>	15.55	1.25 (1-3)	0.22
<i>T. pampeana</i>	95.55	22.40 (1-60)	21.40
<i>T. talicei</i>	11.11	10.40 (8-15)	1.15
Total	95.55	24.07 (1-60)	23.00

Tabla 6: Parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de *C. australis* de Necochea.

Comparación de las cargas parasitarias entre los sexos del hospedador.

El análisis de los parámetros poblacionales parasitarios entre los sexos de *C. talarum* (Tabla 7) y *C. australis* (Tabla 8) mostraron que tanto las prevalencias como las intensidades y abundancias parasitarias no presentaron diferencias significativas ($p > 0,05$) para la mayoría de las especies de parásitos, excepto para el nematode *S. myopotami*, para quien las hembras de *C. talarum* presentaron una prevalencia más alta que los machos.

<i>C. talarum</i>	Prevalencia		Intensidad media (rango)		Abundancia media	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
	n= 42	n= 39				
<i>P. ctenomydis</i>	37,50	52,38	3,75 (1-12)	7,27 (1-17)	3,79	3,81
<i>T. duretteae</i>	6,25	0,00	1,50 (1-2)	0,00	0,24	0,00
<i>S. myopotami</i>	28,13*	9,52*	6,11 (1-30)	2,00 (1-3)	1,93	0,19
<i>G. subterraneus</i>	21,42	28,21	35,22 (1-155)	8,27 (2-16)	7,55	2,33
<i>P. uncinata</i>	92,86	94,87	44,64 (1-179)	58,32 (6-183)	41,45	55,33
<i>T. pampeana</i>	42,86	53,85	4,33 (1-19)	4,52 (1-14)	1,86	2,44
<i>T. talicei</i>	59,52	69,23	13,72 (3-53)	16,77 (5-95)	8,17	11,62
Total	100	97,44	64,97 (5-218)	75,81 (7-211)	64,98	73,87

Tabla 7: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de hembras y machos de *C. talarum* de Mar de Cobo. * $P < 0,05$

<i>C. australis</i>	Prevalencia		Intensidad media (rango)		Abundancia media	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
	n= 26	n= 19				
<i>P. ctenomydis</i>	19,23	10,53	1,60 (1-3)	1,00 (1)	0,31	0,11
<i>T. pampeana</i>	100,00	89,47	25,92 (1-60)	17,00 (1-47)	25,92	15,21
<i>T. talicei</i>	7,69	10,53	14,50 (14-15)	11,50 (8-15)	1,12	1,21
Total	100,00	89,47	27,65 (1-60)	18,59 (2-47)	27,65	16,63

Tabla 8: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de hembras y machos de *C. australis* de Necochea.

Comparación de las cargas parasitarias entre hospedadores con diferentes condiciones reproductivas discriminados por sexo.

No se hallaron diferencias significativas de los parámetros poblacionales parasitarios entre las hembras inmaduras y las hembras maduras de *C. talarum* (Tabla 9).

<i>Hembras de C. talarum</i>	Prevalencia		Intensidad media (rango)		Abundancia media	
	Inmadura	Madura	Inmadura	Madura	Inmadura	Madura
	n= 20	n= 22				
<i>P. ctenomydis</i>	22,73	35,00	5,20 (1-12)	2,71 (1-6)	1,18	0,95
<i>T. duretteae</i>	9,09	5,00	1,50 (1-2)	7,00 (7-7)	0,14	0,35
<i>S. myopotami</i>	18,18	30,00	9,50 (2-30)	7,17 (1-26)	1,73	2,15
<i>G. subterraneus</i>	22,73	20,00	30,00 (1-101)	41,75 (3-155)	6,82	8,35
<i>P. uncinata</i>	90,91	95,00	32,05 (1-129)	57,89 (3-179)	29,14	55,00
<i>T. pampeana</i>	54,55	30,00	4,83 (1-19)	3,33 (1-7)	2,64	1,00
<i>T. talicei</i>	59,09	60,00	12,77 (7-21)	14,75 (3-53)	7,55	8,85
Total	100	100	49,18 (11-156)	82,35 (5-218)	49,18	82,35

Tabla 9: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de hembras maduras e inmaduras de *C. talarum* de Mar de Cobo.

Al analizar a las hembras de *C. australis* según su condición reproductiva, se hallaron diferencias significativas en las prevalencias parasitarias de *P. ctenomydis* y *T. talicei*. Las hembras maduras tuvieron mayor prevalencia parasitaria que las inmaduras para las dos especies de parásitos (Tabla 10).

<i>Hembras de C. australis</i>	Prevalencia		Intensidad media (rango)		Abundancia media	
	Inmadura	Madura	Inmadura	Madura	Inmadura	Madura
	<i>n</i> = 5	<i>n</i> = 21				
<i>P. ctenomydis</i>	0,00*	23,81*	-	1,60 (1-3)	0,00	0,38
<i>T. pampeana</i>	100	100	28,80 (1-60)	25,24 (5-51)	28,80	25,24
<i>T. talicei</i>	0,00*	52,38*	-	2,64 (14-15)	0,00	1,38
Total	100	100	28,80 (1-60)	27,38 (6-65)	28,80	27,38

Tabla 10: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de hembras maduras e inmaduras de *C. australis* de Necochea. * $P < 0,05$

No se hallaron diferencias significativas entre los índices parasitarios al discriminar a las hembras de *C. talarum* entre aquellas que se encontraban preñadas y aquellas que no lo estaban (Tabla 11).

<i>Hembras de C. talarum</i>	Prevalencia		Intensidad media		Abundancia media	
	No preñada	Preñada	No preñada	Preñada	No preñada	Preñada
	<i>n</i> = 17	<i>n</i> = 25				
<i>P. ctenomydis</i>	28,00	29,41	4,71 (1-12)	2,40 (1-6)	1,32	0,70
<i>T. duretteae</i>	8,00	5,88	1,50 (1-2)	7,00 (7-7)	0,12	0,41
<i>S. myopotami</i>	28,00	17,65	7,43 (1-30)	9,67 (1-26)	2,08	1,71
<i>G. subterraneus</i>	24,00	17,65	25,33(1-101)	55,00 (3-155)	6,08	9,71
<i>P. uncinata</i>	92,00	94,12	38,30(1-129)	53,75 (3-179)	35,24	50,59
<i>T. pampeana</i>	52,00	29,41	4,62 (1-19)	3,60 (1-7)	2,40	1,06
<i>T. talicei</i>	60,00	58,82	12,73 (7-21)	15,20 (3-53)	7,64	8,94
Total	100	100	54,88(11-152)	79,82 (5-218)	54,88	79,82

Tabla 11: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de hembras no preñadas y preñadas de *C. talarum* de Mar de Cobo.

Cuando se realizó el mismo estudio discriminando las hembras preñadas de las no preñadas de *C. australis* tampoco se hallaron diferencias significativas (Tabla 12).

<i>Hembras de C. talarum</i>	Prevalencia		Intensidad media		Abundancia media	
	No preñada <i>n</i> = 13	Preñada <i>n</i> = 13	No preñada	Preñada	No preñada	Preñada
<i>P. ctenomydis</i>	7,69	30,77	1,00 (1)	1,75 (1-3)	0,08	0,54
<i>T. pampeana</i>	100	100,00	30,38 (1-60)	21,46 (5-51)	30,38	21,46
<i>T. talicei</i>	7,69	7,69	15,00 (15)	14,00 (14)	1,15	1,08
Total	100	100	31,69 (1-60)	23,62 (6-65)	31,69	23,62

Tabla 12: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de hembras no preñadas y preñadas de *C. australis* de Necochea.

Al discriminar entre individuos machos inmaduros y maduros de *C. talarum*, se hallaron diferencias significativas para los nematodos *T. pampeana* y para el cestode *T. talicei*. Los machos inmaduros presentaron mayor abundancia del nematode *T. pampeana*. *Taenia talicei* presentó mayor prevalencia parasitaria en los individuos maduros que los individuos inmaduros (Tabla 13).

En cuanto a los machos de *C. australis*, no se hallaron diferencias significativas entre los parámetros poblacionales parasitarios entre machos inmaduros y maduros para las diferentes especies de parásitos. Si se hallaron diferencias significativas para la parasitosis total, siendo los machos maduros los que poseen mayor abundancia (Tabla 14).

<i>Machos de C. talarum</i>	Prevalencia		Intensidad media		Abundancia media	
	Inmaduro	Maduro	Inmaduro	Maduro	Inmaduro	Maduro
	<i>n</i> = 12	<i>n</i> = 27				
<i>P. ctenomydis</i>	60,00	54,54	8,83 (1-17)	3,90 (1-16)	3,58	2,17
<i>T. duretteae</i>	-	-	-	-	-	-
<i>S. myopotami</i>	10,00	8,33	1,00 (1)	3,00 (3-3)	0,10	0,11
<i>G. subterraneus</i>	25,00	29,63	8,33 (316)	8,25 (2-13)	2,08	2,44
<i>P. uncinata</i>	83,33	100,00	46,70 (6-118)	62,63 (9-183)	38,91	62,63
<i>T. pampeana</i>	75,00	44,48	5,66 (1-14)	3,66 (1-8)	4,25*	1,62*
<i>T. talicei</i>	41,66 *	81,48 *	16,40 (9-28)	16,86 (4-95)	6,83	13,74
Total	91,66	100,00	61,72 (7-165)	81,56(17-211)	56,58	81,56

Tabla 13: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de machos inmaduros y machos maduros de *C. talarum* de Mar de Cobo. * P < 0,05.

<i>Machos de C. australis</i>	Prevalencia		Intensidad media		Abundancia media	
	Inmaduro	Maduro	Inmaduro	Maduro	Inmaduro	Maduro
	<i>n</i> = 5	<i>n</i> = 14				
<i>P. ctenomydis</i>	0,00	14,29	0,00	1,00 (1-1)	0,00	0,14
<i>T. pampeana</i>	60,00	100	10,67 (4-19)	18,36 (1-47)	6,40	18,36
<i>T. talicei</i>	0,00	14,29	0,00	11,50 (8-15)	0,00	1,64
Total	60,00	100	10,67 (4-19)	20,29 (2-47)	6,40*	20,29*

Tabla 14: Comparación de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de machos inmaduros y machos maduros de *C. australis* de Necochea. * P < 0,05.

Relación entre las cargas parasitarias y la edad y el peso del hospedador.

Los nematodes *P. uncinata*, *G. subterraneus* y el metacestode *T. talicei*, presentaron diferencias significativas entre las prevalencias de la clase de edad 1-2 y las clases de edades mayores (3, 4, 5-6) de *C. talarum* (Tabla 15).

En cuanto a la intensidad, los tuco tucos de edades mayores (clases 3, 4, 5-6) albergaron un número significativamente mayor de parásitos de la especie *P. uncinata* que los individuos de la clase 1-2. Los mismos resultados fueron hallados para las abundancias de esta especie de nematode. *Trichuris pampeana* solo presentó diferencias significativas en el número de parásitos (abundancia) entre las clases 3 y 4 (Tabla 15).

Se observó un incremento significativo de la intensidad con la edad del hospedador para el nematode *P. uncinata* y el total de los parásitos y por el contrario, una disminución de la intensidad con la edad para *P. ctenomydis*. En cuanto a la abundancia, *P. uncinata* y *T. talicei* mostraron también, un aumento significativo con la edad del hospedador (Tabla 16).

<i>C. talarum</i>	Prevalencia				Intensidad media				Abundancia media			
	1-2 n= 9	3 n= 32	4 n= 23	5-6 n= 17	1-2	3	4	5-6	1-2	3	4	5-6
<i>P. ctenomydis</i>	33,33	56,25	61,53	42,85	12,67 (9-12)	5,22 (1-11)	3,62 (1-16)	3,66 (3-4)	6,33	2,93	2,23	1,57
<i>T. duretteae</i>	16,66	6,25	-	-	2,00 (2)	1,00 (1)	-	-	0,33	0,06	-	-
<i>S. myopotami</i>	-	31,25	15,38	57,14	-	7,80 (1-30)	1,50 (1-2)	4,25 (3-5)	-	2,43	0,23	2,42
<i>G. subterraneus</i>	11,11*	31,25*	17,39*	29,41*	16,00 (16)	33,20 (3-155)	9,24 (4-13)	4,60 (2-9)	1,78	10,38	1,61	1,35
<i>P. uncinata</i>	55,56*	96,87*	100*	100*	11,40* (1-23)	37,67 (3-114)	62,65* (2-183)	72,53* (15-136)	6,33*	36,50*	62,65*	72,53*
<i>T. pampeana</i>	55,56	62,50	26,08	47,05	6,40 (1-19)	4,70 (1-14)	2,33 (1-5)	4,12 (1-8)	3,56	2,94*	0,61*	1,94
<i>T. talicei</i>	22,22*	59,37*	78,26*	76,47*	11,00 (7-15)	16,21 (3-53)	10,11 (1-18)	21,24 (5-95)	2,44	9,63	7,91	16,71
Total	88,89	100	100	100	20,88	66,75	74,17	94,18	18,56	66,75	74,17	94,18

Tabla 15: Parámetros poblacionales de la fauna parasitaria por clases de edades de los individuos de *C. talarum* de Mar de Cobo. *p < 0,05.

<i>C. talarum</i>	Intensidad media		Abundancia media	
	Rs	p	Rs	p
	<i>P. ctenomydis</i>	-0,41	< 0,05	-0,15
<i>T. duretteae</i>	-	-	-0,26	0,09
<i>S. myopotami</i>	0,26	0,43	0,26	0,09
<i>G. subterraneus</i>	-0,40	0,07	-0,0007	0,99
<i>P. uncinata</i>	0,46	< 0,01	0,48	< 0,01
<i>T. pampeana</i>	-0,11	0,49	-0,21	0,05
<i>T. talicei</i>	-0,47	0,73	0,24	< 0,05
Total	0,35	<0,01	0,38	<0,01

Tabla 16. Correlación por rangos de Spearman entre edades del hospedador (*C. talarum*), la intensidad media y la abundancia media.

Al analizar si el peso del hospedador esta correlacionado con el número de parásitos hallados, se obtuvieron resultados similares a los hallados con las clases de edades. El número de individuos de *P. uncinata* y *T. talicei* estuvo positivamente correlacionado con el peso del hospedador. Este resultado también se refleja en la correlación positiva hallada para la parasitosis total (Tabla 17).

<i>C. talarum</i>	Intensidad media		Abundancia media	
	Rs	p	Rs	p
<i>P. ctenomydis</i>	-0,17	0,42	-0,16	0,31
<i>T. duretteae</i>	-	-	-0,28	0,06
<i>S. myopotami</i>	0,17	0,6	0,03	0,84
<i>G. subterraneus</i>	-0,18	0,44	0,09	0,41
<i>P. uncinata</i>	0,49	< 0,01	0,51	< 0,01
<i>T. pampeana</i>	0,09	0,55	-0,005	0,95
<i>T. talicei</i>	-0,06	0,63	0,27	< 0,01
Total	0,41	< 0,01	0,43	< 0,01

Tabla 17. Correlación por rangos de Spearman entre el peso del hospedador (*C. talarum*), la intensidad media y la abundancia media.

No se hallaron diferencias significativas al comparar los índices poblacionales de los parásitos de *C. australis* discriminados por clases relativas de edades de este hospedador (Tabla 18).

<i>C. australis</i>	Prevalencia				Intensidad media				Abundancia media				
	Edades	1-2	3	4	5-6	1-2	3	4	5-6	1-2	3	4	5-6
		n= 6	n= 10	n= 10	n= 15								
<i>P. ctenomydis</i>	-	10,00	20,00	20,00	-	1,00	2,00	0,66	-	0,10	0,40	0,26	
						(1-1)	(1-3)	(1-2)					
<i>T. pampeana</i>	66,66	100	100	100	24,75	25,30	30,50	18,13	16,50	25,30	30,50	18,13	
					(1-49)	(4-47)	(6-51)	(5-47)					
<i>T. talicei</i>	-	-	20,00	13,00	-	-	15,50	3,28	-	-	2,90	1,53	
							(14-15)	(8-13)					
Total	66,66	100	100	100	24,75	25,50	34,20	20,20	16,50	25,50	34,20	20,20	
					(1-49)	(4-60)	(6-65)	(6-47)					

Tabla 18: Parámetros poblacionales de la fauna parasitaria por clases de edades de los individuos de *C. australis* de Necochea.

No se observó correlación significativa entre el número de parásitos y las edades del hospedador para ninguna de las especies de parásitos halladas en *C. australis* (Tabla19).

<i>C. australis</i>	Intensidad		Abundancia	
	media		media	
	Rs	p	Rs	p
<i>P. ctenomydis</i>	0,01	0,97	0,18	0,24
<i>T. pampeana</i>	-0,11	0,49	0,03	0,83
<i>T. talicei</i>	-0,23	0,76	0,19	0,22
Total	-0,37	0,70	0,07	0,63

Tabla 19.Correlación por rangos de Spearman entre edades del hospedador (*C. australis*), la intensidad media y la abundancia media.

No se observaron correlaciones significativas entre el número de parásitos y el peso del hospedador para ninguna de las especies de parásitos halladas en *C. australis* (Tabla 20)

<i>C. australis</i>	Intensidad		Abundancia	
	media		media	
	Rs	P	Rs	p
<i>P. ctenomydis</i>	-0,04	0,92	0,02	0,88
<i>T. pampeana</i>	-0,08	0,58	0,05	0,74
<i>T. talicei</i>	0,67	0,13	0,21	0,15
Total	-0,04	0,79	0,09	0,56

Tabla 20.Correlación por rangos de Spearman entre el peso del hospedador (*C. australis*), la intensidad media la abundancia media.

Comparación de las cargas parasitarias entre las estaciones del año de muestreo.

Al analizar la dinámica estacional de los parásitos, se hallaron diferencias significativas en las prevalencias solo para el nematode *P. uncinata*. Este nematode fue menos prevalente durante la primavera (Tabla 21).

<i>C. talarum</i>	Prevalencia				Intensidad media				Abundancia media			
	P	V	O	I	P	V	O	I	P	V	O	I
Estaciones	n= 20	n= 20	n= 20	n= 20								
<i>P. ctenomydis</i>	45	65	-	-	6,11	5,23	-	-	2,75	3,40	-	-
					(1-17)	(1-16)						
<i>T. duretteae</i>	10	0	-	-	1,50	0,00	-	-	0,15	0,00	-	-
					(1-2)	(0)						
<i>S. myopotami</i>	30	20	-	-	7,83	1,75	-	-	2,35	0,35	-	-
					(1-30)	(1-3)						
<i>G. subterraneus</i>	25	15	35	25	14,00	3,67	19,5	38,00	3,50	0,55	6,85	9,50
					(5-29)	(2-6)	(1-110)	(3-155)				
<i>P. uncinata</i>	75*	100*	100*	100*	63,00	42,80	38,45	65,65	47,25	42,80	38,45	65,65
					(6-179)	(2-136)	(1-118)	(3-183)				
<i>T. pampeana</i>	35	50	60	45	4,57	5,00	4,50	3,22	1,60	2,50	2,70	1,45
					(1-14)	(1-9)	(1-19)	(1-18)				
<i>T. talicei</i>	40	70	65	80	12,25	12,43	21,38	14,50	4,90	8,70	13,90	11,60
					(4-16)	(1-28)	(6-95)	(5-53)				
Total	95	100	100	100	65,79	58,30	62,25	95,55	62,50	58,30	62,25	95,55
					(5-184)	(2-165)	(7-211)	(16-189)				

Tabla 21. Estacionalidad de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de *C. talarum*. (P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno)

Ctenomys australis no mostró diferencias significativas en las prevalencias y cargas parasitarias a lo largo de las estaciones del año de muestreo (Tabla 22).

<i>C. australis</i>	Prevalencia				Intensidad media				Abundancia media			
	P	V	O	I	P	V	O	I	P	V	O	I
Estaciones	n= 13	n= 7	n= 11	n= 14								
<i>P. ctenomydis</i>	30,77	14,29	0,00	14,17	1,75 (1-3)	1,00 (1)	0,00 (-)	1,00 (1-1)	0,54	0,14	0,00	0,14
<i>T. pampeana</i>	92,31	85,71	100	100	18,25 (1-49)	18,50 (1-60)	25,36 (4-47)	25,29 (6-51)	16,85	15,86	25,36	25,29
<i>T. talicei</i>	15,38	0,00	0,00	14,29	15,00 (15-15)	0,00 (-)	0,00 (-)	11,00 (8-14)	2,31	0,00	0,00	1,57
Total	92,31	85,71	100	92,86	21,92 (2-64)	18,83 (1-60)	25,36 (4-47)	29,23 (6-65)	20,23	16,14	25,36	27,14

Tabla 22. Estacionalidad de los parámetros poblacionales de la fauna parasitaria de *C. australis*. (P: primavera; V: verano; O: otoño; I: invierno).

- **ESTUDIOS DE LAS INFRACOMUNIDADES DE parásitos de *C. talarum* y *C. australis***

El promedio de los índices intracomunitarios para *C. talarum* y *C. australis* se presentan en la Tabla 23.

Al comparar las dos poblaciones de tuco tucos, *C. talarum* presentó infracomunidades con mayor número de parásitos, mayor riqueza, y diversidad que *C. australis* ($p < 0,05$) (Tabla 23). La especie con mayor valor de dominancia en las infracomunidades de *C. talarum* fue *P. uncinata*, seguida por *T. talicei*, luego por *P. ctenomydis*, y por último por *T. pampeana* y *G. subterraneus*. La mayor proporción de infracomunidades estuvieron dominadas por *P. uncinata* (76,71 %) seguido por *T. talicei* (6,86 %), *P. ctenomydis* (5,55 %) y *G. subterraneus* y *T. pampeana* (2,43%). El resto de las especies (*S. myopotami* y *T. duretteae*) presentaron un índice de dominancia menor a 0,2 (gráfico 1).

Por el contrario, la especie dominante en *C. australis* fue *T. pampeana*, seguida por *T. talicei* y luego *P. ctenomydis*. Así, *T. pampeana* dominó en el 81,81 %

de las infracomunidades, *T. talicei* en el 18,18 % y *P. ctenomydis* en el 9.09 % (gráfico 1).

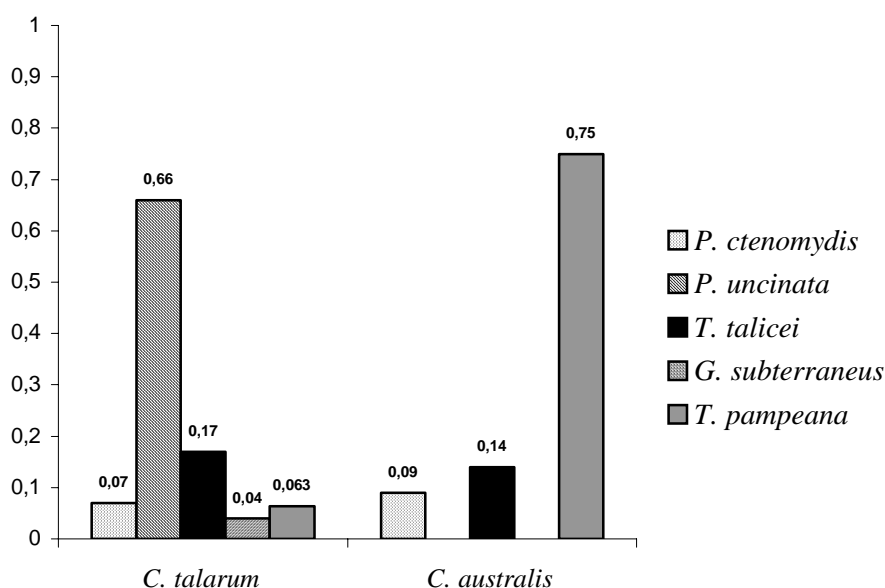


Gráfico. 1: Promedio de los índices de dominancia parasitaria de las especies de parásitos de *C. talarum* y *C. australis*

El promedio de los índices infracomunitarios para *C. talarum* y *C. australis* discriminados por sexo, condición reproductiva, edades relativas, peso del hospedador y estacionalidad se presentan en las Tablas 23 y 24.

Promedios totales	N	S	HB	E
<i>C. talarum</i>	73,69 (5-218)	2,98 (2-6)	0,59 (1.38-0.04)	0,10 (0.004-0.42)
<i>C. australis</i>	22,78 (1-65)	1,20 (1-2)	0,35 (0.08-0.59)	0,03 (0.002-0.09)

Tabla 23. Promedios generales de los índices infracomunitarios de *C. talarum* y *C. australis*.

N= número de parásitos, S= riqueza, Hb= diversidad de Brillouin, E= equitatividad.

<i>C. talarum</i>	N	S	HB	E
<i>HEMBRAS</i>	70,76 (5-218)	2,95 (2-5)	0,56 (0.04-1.29)	0,10 (0.01-0.41)
<i>MACHOS</i>	76,72 (7-211)	3,03 (2-6)	0,62 (0.04-1.38)	0,11 (0.004-0.42)
<i>INMADUROS</i>	62,94 (7-211)	3,18 (2-6)	0,66 (0.06-1.38)	0,12 (0.004-0.42)
<i>MADUROS</i>	82,58 (5-218)	2,83 (2-5)	0,53 (0.04-1.03)	0,10 (0.01-0.41)
<i>Hembras inmaduras</i>	58,50 (14-152)	3,09 (2-5)	0,61 (0.06-1.29)	0,10 (0.01-0.40)
<i>Hembras maduras</i>	88,73 (5-218)	2,73 (2-4)	0,49 (0.04-1.03)	0,10 (0.01-0.41)
<i>Hembras no preñadas</i>	58,50 (14-152)	3,09 (2-5)	0,61 (0.06-1.29)	0,10 (0.01-0.40)
<i>Hembras preñadas</i>	88,73 (5-218)	2,73 (2-4)	0,49 (0.04-1.03)	0,10 (0.01-0.41)
<i>Machos inmaduros</i>	71,82 (7-211)	3,36 (2-6)	0,76 (0.28-1.38)	0,16 (0.004-0.42)
<i>Machos maduros</i>	78,88 (17-189)	2,88 (2-5)	0,56 (0.04-0.96)	0,09 (0.01-0.29)
<i>Edades</i>				
1-2	25,40 (7-59)*	2,60 (2-5)	0,53 (0.15-1.22)	0,05 (0.004-0.19)
3	68,83 (5-218)*	3,13 (2-6)	0,68 (0.06-1.38)	0,13 (0.01-0.41)
4	74,81 (15-189)*	2,81 (2-4)	0,51 (0.04-0.96)	0,07 (0.01-0.14)
5-6	88,85 (35-211)*	2,96 (2-4)	0,55 (0.04-0.96)	0,11 (0.01-0.42)
Peso (correlación)	P < 0,05	P < 0,01	P > 0,05	P > 0,05

Tabla 24. Índices infracomunitarios de *C. talarum*. * p<0,05. N= número de parásitos, S= riqueza, Hb= diversidad de Brillouin, E= equitatividad.

No se observaron efectos significativos del sexo y la condición reproductiva de *C. talarum* sobre la estructura de sus infracomunidades parasitarias. Por el contrario el número total de parásitos mostró diferencias significativas ($p < 0,05$) en relación con la edad del hospedador, siendo los roedores más longevos los que estuvieron parasitados con mayor número de especímenes. Además, el peso de los hospedadores estuvo correlacionado positivamente con el número y la riqueza de las infracomunidades parasitarias.

Al comparar los índices infracomunitarios parasitarios de *C. talarum* entre las estaciones del año en la localidad de Mar de Cobo no se hallaron diferencias significativas (Tabla 25).

<i>C. talarum</i>	N	S	HB	E
ESTACIONES				
PRIMAVERA	85,21 (7-151)	3,29 (2-5)	0,60 (0.28-1.29)	0,13 (0.004-0.41)
VERANO	58,37 (5-165)	3,37 (2-6)	0,64 (0.13-1.38)	0,10 (0.004-0.41)
OTOÑO	59,32 (7-211)	2,79 (2-4)	0,60 (0.06-1.05)	0,10 (0.004-0.42)
INVIERNO	92,90 (16-218)	2,62 (2-4)	0,53 (0.04-1.03)	0,10 (0.01-0.41)

Tabla 25. Promedios de los índices infracomunitarios de *C. talarum* por estaciones. N= número de parásitos, S= riqueza, Hb= diversidad de Brillouin, E= equitatividad..

Se observaron resultados similares para las infracomunidades parasitarias de *C. australis* al comparar los índices entre sexos, condición reproductiva, edades relativas y peso del hospedador. Se hallaron diferencias significativas solo entre los individuos inmaduros y maduros, donde los roedores maduros presentaron mayor riqueza parasitaria (Tabla 26).

<i>C. australis</i>	N	S	HB	E
HEMBRAS	27,35 (1-65)	1,27 (1-2)	0,31 (0,08-0,51)	0,03 (0-0,09)
MACHOS	18,47 (2-47)	1,24 (1-2)	0,40 (0,09-0,49)	0,02 (0-0,04)
INMADUROS	17,60 (1-60)	1,00 (1-1)*	-	-
MADUROS	24,26 (2-65)	1,31 (1-2)*	0,11 (0,00-0,59)	0,03 (0,002-0,09)
Hembras inmaduras	28,80 (1-60)	1,00 (1-1)	-	-
Hembras maduras	27,00 (6-65)	1,33 (1-2)	0,31 (0,08-0,51)	0,03 (0,002-0,09)

Continúa...

Tabla 26. Índices infracomunitarios de *C. australis*. *p< 0,05. N= número de parásitos, S= riqueza, Hb= diversidad de Brillouin, E= equitatividad..

continuación.	N	S	HB	E
<i>Hembras no preñadas</i>	31,62 (1-64)	1,15 (1-2)	0,30 (0,08-0,51)	0,05 (0,01-0,09)
<i>Hembras preñadas</i>	23,08 (6-65)	1,38 (1-2)	0,32 (0,22-0,49)	0,02 (0,004-0,08)
<i>Machos inmaduros</i>	10,67 (4-19)	1,00 (1-1)	-	-
<i>Machos maduros</i>	20,14 (2-47)	1,29 (1-2)	0,40 (0,09-0,59)	0,02 (0,004-0,08)
<i>Edades</i>				
1-2	16,83 (0-49)	1,00 (1-2)	0,34 (0,34-0,34)	1,00 (1-1)
3	23,10 (4-60)	1,10 (1-2)	0,58 (0,58-0,58)	0,95 (0,95-0,95)
4	33,80 (6-65)	1,40 (1-2)	0,36 (0,08-0,51)	0,57 (0,13-0,77)
5-6	11,44 (6-47)	1,07 (1-2)	0,28 (0,08-0,58)	0,49 (0,12-1,00)
Peso (correlación)	P > 0,05	P > 0,05	P > 0,05	P > 0,05

Tabla 26. Índices infracomunitarios de *C. australis*. *p< 0,05. N= número de parásitos, S= riqueza, Hb= diversidad de Brillouin, E= equitatividad

No se hallaron diferencias significativas al comparar los índices infracomunitarios parasitarios de *C. australis* entre las estaciones del año en la localidad de Necochea (Tabla 27).

<i>C. australis</i>	N	S	HB	E
ESTACIONES				
<i>PRIMAVERA</i>	19,69 (1-64)	1,38 (1-2)	0,35 (0,08-0,58)	0,03 (0,001-0,08)
<i>INVIERNO</i>	27,00 (6-65)	1,29 (1-2)	0,34 (0,08-0,58)	0,03 (0,006-0,081)
<i>OTOÑO</i>	25,36 (4-49)	1,00 (1-1)	-	-
<i>VERANO</i>	16,00 (1-60)	1,00 (1-1)	-	-

Tabla 27. Promedios de los índices infracomunitarios de *C. australis* discriminados por estaciones. N= número de parásitos, S= riqueza, Hb= diversidad de Brillouin, E= equitatividad.

- **ESTUDIOS DE LAS COMUNIDADES COMPONENTES DE PARÁSITOS DE *C. talarum* Y *C. australis***

La comunidad componente de parásitos de *C. talarum* presentó un número mayor de especímenes (N_c), mayor riqueza (S_c), fue más diversa (H') y equitativa (E_c) que la comunidad componente de *C. australis* (Tabla 28).

La especie dominante en las comunidades parasitarias de *C. talarum* fue *P. uncinata*, seguida por *T. talicei*, luego por *G. subterraneus*, y por último por *T. pampeana* y *P. ctenomydis*. *Strongyloides myopotami* y *T. duretteae* presentaron un índice de dominancia menor a 0,02 (gráfico 2).

Por el contrario, la especie dominante en *C. australis* fue *T. pampeana*, seguida por *T. talicei* y luego por *P. ctenomydis* (gráfico 2).

La riqueza, diversidad y equitatividad de las comunidades componentes de *C. talarum* no presentaron variabilidad al ser discriminadas por sexo, condición reproductiva y edades relativas de los hospedadores y por estaciones del año. El test de comparación de las varianzas asociado al índice de Shannon no arrojó diferencias significativas entre las comunidades componentes analizadas. El índice de dominancia no presentó variaciones entre las comunidades componentes de parásitos analizadas, excepto entre las clases de edades relativas donde los hospedadores de las clases 1y2 poseen una dominancia menor que el resto de las otras clases de edades (Tabla 29).

	N_c	S_c	H'	E_c
<i>C. talarum</i>	64.53 (2-218)	7	0,931	0,479
<i>C. australis</i>	22.77 (1-65)	3	0,255	0,232

Tabla 28. Índices de las comunidades componentes de *C. talarum* y *C. australis*. N_c = número de parásitos, S_c = riqueza, H' = diversidad de Shannon, E_c = equitatividad.

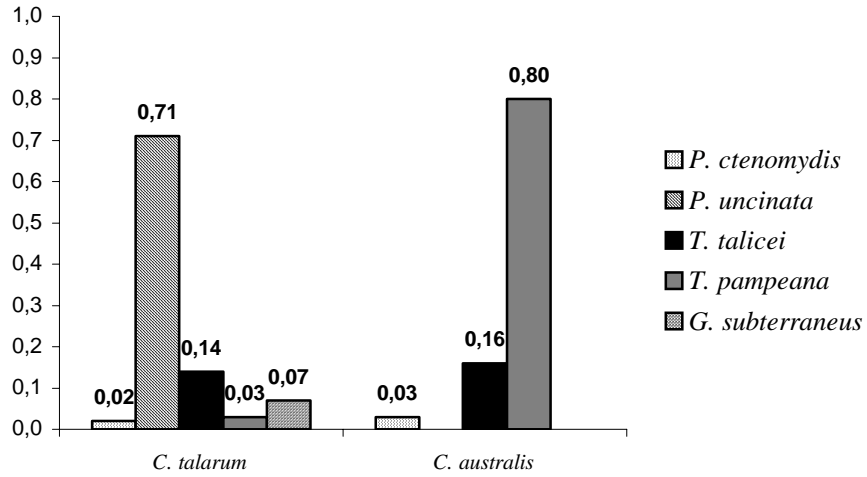


Gráfico 2. Índices de dominancia parasitaria de las especies presentes la comunidades componentes de *C. talarum* y *C. australis*.

<i>C. talarum</i>		S_c	H'	E_c	D_c
HEMBRAS		7	1,05	0,54	0,67
MACHOS		6	0,83	0,46	0,74
INMADUROS		7	1,15	0,59	0,63
MADUROS		6	0,79	0,44	0,76
Hembras inmaduras		7	1,25	0,69	0,59
Hembras maduras		6	0,94	0,52	0,71
Hembras no preñadas		7	1,16	0,65	0,64
Hembras preñadas		6	0,97	0,54	0,63
Machos inmaduros		6	0,67	0,31	0,68
Machos maduros		6	0,58	0,32	0,76
EDADES	1-2	6	1,56	0,87	0,34
	3	7	1,21	0,67	0,58
	4	6	0,58	0,32	0,84
	5-6	6	0,73	0,40	0,77
ESTACIONES	Primavera	7	0,94	0,52	0,75
	Invierno	6	0,88	0,49	0,73
	Otoño	6	1,01	0,59	0,62
	Verano	6	0,79	0,44	0,74

Tabla 29. Índices de las comunidades componentes de *C. talarum*. N_c = número de parásitos, S_c = riqueza, H' = diversidad de Shannon, E_c = equitatividad.

Por otra parte, las riquezas (S_c) de todas las comunidades componentes de *C. australis*, discriminadas por las variables antes mencionadas, no presentaron variabilidad excepto entre los individuos inmaduros y maduros. Los individuos inmaduros, ya sean machos o hembras, poseen menor riqueza que los individuos maduros. La diversidad parasitaria (H'), así como la equitatividad (E_c) fueron relativamente similares entre machos y hembras. El test de comparación de las varianzas asociado al índice de Shannon no arrojó diferencias significativas entre estas comunidades componentes. Los índices H' y E_c no fueron calculados para los individuos inmaduros y la clase de edad 1-2 ya que la riqueza de estas comunidades fue uno. A pesar de que las hembras no preñadas y las preñadas presentaron el mismo número de especies de parásitos (S_c), las comunidades componentes de parásitos de las hembras preñadas fue más diversa (H') y más equitativa (E_c) que la comunidad componente de parásitos de las hembras no preñadas. El índice de dominancia no presentó variaciones entre las comunidades componentes de parásitos analizadas (Tabla 30).

<i>C. australis</i>	S_c	H'	E_c	D_c
HEMBRAS	3	0,23	0,12	0,95
MACHOS	3	0,38	0,30	0,92
INMADUROS	1	-	-	-
MADUROS	3	0,29	0,16	0,93
Hembras inmaduras	1	-	-	-
Hembras maduras	3	0,27	0,15	0,93
Hembras no preñadas	3	0,17	0,09	0,96
Hembras preñadas	3	0,29	0,16	0,93
Machos inmaduros	1	-	-	-
Machos maduros	3	0,35	0,18	0,91

Continúa...

Tabla 30. Índices de las comunidades componentes de *C. australis*. N_c = número de parásitos,

S_c = riqueza, H' = diversidad de Shannon, E_c = equitatividad.

Continuación.		S_c	H'	E_c	D_c
<i>EDADES</i>	1-2	1	-	-	-
	3	2	0,03	0,01	0,99
	4	3	0,36	0,19	0,90
	5-6	3	0,35	0,19	0,90
<i>ESTACIONES</i>	<i>Primavera</i>	3	0,48	0,26	0,85
	<i>Invierno</i>	3	0,25	0,14	0,92
	<i>Otoño</i>	1			
	<i>Verano</i>	3	0,272	0,02	0,99

Tabla 30. Índices de las comunidades componentes de *C. australis*. N_c= número de parásitos, S_c= riqueza, H'= diversidad de Shannon, E_c= equitatividad.

DISCUSIÓN

Los hospedadores herbívoros albergan predominantemente especies de parásitos de ciclo monoxeno (Massoia & Fornes, 1964; Redford & Essenberg, 1992). Así, las especies que conforman la fauna parasitaria de *Ctenomys talarum* y *Ctenomys australis* son, en su mayoría helmintos de ciclo directo: *Trichuris pampeana*, *Pudica ctenomydis*, *Graphidiodes subterraneus*, *Trichostrongylus duretteae*, *Paraspidodera uncinata* y *Stongyloides myopotami*. Particularmente, *S. myopotami* y presenta generaciones de hembras parasitas y, hembras, machos y larvas (L1, L2, y L3) de vida libre pudiendo ser la infestación por vía oral o por penetración activa de las larvas infectivas (L3). Solamente el cestode *Taenia talicei* es de ciclo indirecto (heteroxeno) y utiliza a los tuco-tucos como hospedadores intermediarios.

Todas las especies de nematodes hallados en estos roedores subterráneos son consideradas como geohelmintos (transmisión a través del suelo). Los huevos son expulsados con las heces y son ingeridos nuevamente cuando los roedores se alimentan. Cualquiera de las diferentes modalidades de alimentación desarrolladas por los tuco tucos, ya sea sobre la porción vegetal subterránea o sobre el aérea circundante a las cuevas (Comparatore *et al.* 1995, Del Valle *et al.* 2001) o cuando realizan coprofagia (Martino *et al.*, 2007), pueden transmitir los estadios infectivos de los parásitos. En el caso de *S. myopotami*, las larvas pueden ser ingeridas o penetrar la piel del hospedador activamente (Eberhardt *et al.*, 2007). Si bien el ciclo biológico de esta especie no es bien conocido, es una de las pocas especies del género que elimina sus huevos larvados con las heces del hospedador (Little, 1966).

Trichuris pampeana fue descrito como nueva especie en una población de *Ctenomys azarae* de la provincia de La Pampa (Suriano & Navone, 1994) y estuvo presente en las poblaciones de *C. talarum* de Necochea (Rossin, 1999) y de Mar de

Cobo (Rossin & Malizia, 2005), en la población de *C. australis* de Necochea (Rossin & Malizia, 2005), en *C. rionegrensis*, *C. torquatus* y *C. pearsoni* del Uruguay (Varela, comunicación personal) y en *C. torquatus* de Brasil (observación personal).

La presencia de esta especie de trichuroideo en todas las poblaciones y especies de *Ctenomys* estudiadas hasta el momento, sugiere que este nematode es un parásito específico y habitual del género *Ctenomys*, coexistiendo con las diferentes especies de *Ctenomys* desde que especiaron explosivamente durante el Pleistoceno (Reig *et al.*, 1990). Si bien desde un punto de vista morfológico presentan caracteres diagnósticos similares en todas las especies de tuco-tuco donde fueron hallados, existe la posibilidad de que se trate de un complejo de especies gemelas que podrían ser identificadas genéticamente como ha ocurrido en otras especies de nematodos (McClelland, 2002; Leignel *et al.*, 2002; Subbotin *et al.*, 2005; Mattiucci & Nascetti, 2006, 2007). Contrariamente a la especificidad encontrada para *T. pampeana*, *P. uncinata* es un nematode común y abundante en diferentes especies de roedores Neotropicales (Parona, 1900; Sutton, 1976; Lent & Freitas, 1939b; Vicente *et al.*, 1982; Bretanha Ribeiro *et al.*, 1985; Pinto *et al.*, 2002; Dittmar, 2002) y seguramente es una especie compartida con los roedores de superficie que conviven junto con las especies de *Ctenomys* estudiadas.

La presencia y adquisición de *S. myopotami* como parásito de *C. talarum* evidencia la proximidad de esta población de roedores a cuerpos de agua y a la presencia de *Myocastor coypus* en Mar de Cobo. No ocurre lo mismo en las poblaciones de Necochea en donde este parásito está ausente tanto en *C. talarum* (Rossin, 1999; Rossin & Malizia, 2002) como en *C. australis*. Este nematode fue originalmente descrito en coipos de las que no se da referencia de la localidad de referencia (Artigas & Pacheco, 1933), sin embargo ha sido frecuentemente reportado en coipos de América del sur desde su descripción original (Artigas & Pacheco, 1933; Boero & Boehringer, 1967; Sutton, 1974; Marsili, 1997).

Por otra parte, todos los trichostrongyloideos hallados (*P. ctenomydis*, *G. subterraneus* y *T. duretteae*) constituyen una fauna parasitaria que, hasta el momento, solo ha sido citada para el género *Ctenomys*. *P. ctenomydis* está presente en las dos especies de roedores estudiadas y en especies de *Ctenomys* del Uruguay (Varela, comunicación personal). No se descarta que estas especies estén presentes en otros tuco-tucos como ocurre con *T. pampeana*. Por el contrario, es posible que *T. duretteae* sea un parásito accidental de *C. talarum* de Mar de Cobo ya que presentó muy baja prevalencia, intensidad y abundancia y podría ser adquirido a partir de otras especies de mamíferos que comparten el mismo hábitat.

El cestode, *T. talicei* fue descrito originalmente a partir de larvas parásitas de *C. torquatus* de Uruguay (Dollfus, 1960) y estuvo presente tanto en *C. talarum* como en *C. australis* con una alta prevalencia y abundancia parasitaria. El ciclo biológico de estos cestodes requiere de estos roedores como hospedador intermediario y un hospedador definitivo (un carnívoro) aún no identificado. Hasta el presente, se asumía que los tuco-tucos, por sus hábitos subterráneos no tenían depredadores o que la depredación sobre las especies de *Ctenomys* era insignificante. El hallazgo de esta larva de cestode y su abundancia en las poblaciones hospedadoras demuestran que la depredación de los carnívoros presentes en el lugar de muestreo tales como, *Oncifelis geoffroyi* (gato montés) y *Pseudalopex gymnocercus* (zorro gris pampeano) (Canepuccia, 2006) y *Canis familiaris* (perro doméstico) (Canepuccia, com. per.) sobre estas especies de tuco-tucos podría ser más significativa que lo que supuesto hasta el momento. Además, las infecciones experimentales realizadas en perros domésticos demostraron que estos carnívoros pueden desarrollar las formas adultas en el intestino, pudiendo ser los hospedadores definitivos de esta especie de cestode.

Poblaciones parasitarias

Las poblaciones de parásitos de *C. talarum* y *C. australis* presentaron una distribución espacial agregada. Este tipo de distribución un patrón ampliamente observado y ha sido anunciada como una característica propia del parasitismo (Crofton, 1971), o como una ley universal aplicada a la distribución de los parásitos en la naturaleza (Poulin, 2007b).

Los índices parasitarios poblacionales (prevalencia, abundancia e intensidad) en roedores silvestres de superficie, están influenciados tanto por factores intrínsecos del hospedador (edad, sexo, condición reproductiva etc.) como por factores extrínsecos a este (temporalidad, estacionalidad y características del ambiente) (Behnkhe *et al.*, 2005).

Análisis del efecto del sexo del hospedador

Al evaluar si este factor afecta los índices poblacionales de las diferentes poblaciones parasitarias halladas en *C. talarum* y *C. australis* se encontró que solo el nematodo *S. myopotami* parásito de *C. talarum* presentó deferencias significativas en la prevalencia a favor de las hembras de este hospedador. Este resultado coincide con los provenientes de estudios realizados en el roedor de superficie *Apodemus sylvaticus* cuyas hembras se encontraban más parasitadas que los machos con el nematode *Syphacia* sp. (Behnke *et al.*, 1999). Los autores atribuyen estos resultados a que las hembras en edad reproductiva están más inmunosuprimidas que los machos ya que se encuentran preñadas o amamantando (Behnke *et al.*, 1999). En el caso de *S. myopotami* cuyas hembras parásitas liberan sus huevos larvados al medio y las larvas L3 infectan activamente al hospedador, es posible que la menor actividad y mayor permanencia de las hembras de tuco-tuco en sus sistemas de galerías cuando están preñadas o amantando (Cutrera & Antinuchi, 2004), permita que las larvas de *S. myopotami* infesten en mayor proporción a las hembras que a los machos de *Ctenomys*.

Análisis del efecto de la condición reproductiva, la edad y el peso del hospedador.

El análisis de la influencia de la condición reproductiva de las hembras hospedadoras sobre los índices parasitarios poblacionales no mostró diferencias significativas para las poblaciones parasitarias de *C. talarum*. Por el contrario, se hallaron diferencias significativas para *C. australis*. En tal sentido, *P. ctenomydis* presentó una mayor prevalencia en hembras maduras de *C. australis*. Esta diferencia podría estar relacionada con efectos del muestreo ya que el número de hembras inmaduras muestreadas ($n = 5$) fue muy bajo considerando la prevalencia que posee esta especie en la población hospedadora ($P = 15.5\%$). Por ello es esperable que, debido a la distribución agregada de los parásitos y/o bajas prevalencias, un n chico de muestreo no sea representativo de la población (Poulin, 2007ab). La baja densidad de individuos de la población de *C. australis* en Necochea (5.15 individuos por hectárea) (Malizia *et al.*, 1991) no permitió la obtención de un número muestral mayor sin afectar la abundancia poblacional.

Conclusiones similares pudieron obtenerse al analizar el efecto de la condición reproductiva de los machos de *C. talarum* sobre los índices poblacionales de sus parásitos. En tal sentido, *T. pampeana* presentó mayor abundancia en los machos inmaduros siendo esta diferencia producto de que uno de los individuos muestreados presentó un número de nematodos mucho mayor que la media ($n = 14$; Abundancia en machos = 2.44). Al eliminar este dato no se observaron diferencias significativas en la abundancia de este parásito. Al igual que para el caso de las hembras de *C. australis*, la mayor abundancia que presentó *T. pampera* para machos inmaduros de *C. talarum*, no se relacionó con la condición reproductiva del hospedador.

Por el contrario, las diferencias halladas entre las prevalencias de *T. talicei* para hembras maduras (52.38%) e inmaduras (0%) de *C. australis*, fue estadísticamente significativa a pesar del bajo número muestral ($n = 5$). Este

resultado tiene un significado biológico ya que dado que en las hembras maduras la prevalencia es del 50%, es esperable que la mitad de las hembras inmaduras se encuentren parasitadas.

Finalmente, en poblaciones de roedores silvestres de superficie la condición reproductiva de un hospedador ha sido raramente señalada como un factor que influencia la abundancia y prevalencia de helmintos parásitos (Behnke *et al.*, 1999; 2005; Ferrari *et al.*, 2004) y los resultados aquí obtenidos para las poblaciones parasitarias de *C. talarum* y *C. australis* coinciden con los estudios previos al no presentar un patrón o tendencia que permita concluir que el sexo o la condición reproductiva constituya un factor que pueda estar influyendo sobre las poblaciones de helmintos.

Por el contrario, la edad, peso corporal y/o talla del hospedador, variables interrelacionadas, serían los factores intrínsecos más importantes, con individuos jóvenes generalmente albergando pocas especies de helmintos y bajas cargas parasitarias (Kisielewska *et al.*, 1973; Montgomery & Montgomery, 1989; Abu-Madi *et al.*, 1998).

Las diferencias halladas para *T. talicei* entre hospedadores maduros e inmaduros podrían deberse a que tanto los machos como las hembras maduras son los hospedadores de mayor peso y edad en la población. En tal sentido, dentro de una población de hospedadores, aquellos de tamaños más grandes albergan un número mayor de parásitos (Morand & Poulin, 1998) siendo las dimensiones del cuerpo comparadas con hábitat insulares a colonizar y pudiendo los individuos de mayor tamaño albergar un número mayor de parásitos (Kuris & Warren, 1980). Además, los hospedadores más grandes poseen mayor tasa metabólica (Bell & Burt, 1991) aumentando la probabilidad de adquirir un número mayor de huevos de helmintos al tener mayor consumo de alimento que los hospedadores más pequeños. Los hospedadores de mayor edad también poseen mayor tiempo de exposición al ambiente contaminado con mayor probabilidad de consumir huevos al ingerir el

alimento y mayor número de huevos ingeridos a lo largo de su vida (Behnke *et al.*, 1999). Por lo tanto, todos estos factores podrían ser los causantes de las diferencias entre los índices poblacionales de *T. talicei* entre hospedadores maduros e inmaduros.

En tal sentido, la influencia de la edad y/o el peso o talla del hospedador es claramente observable en *C. talarum* donde los individuos más longevos y de mayor peso presentaron altas prevalencias parasitarias para *T. talicei*, *P. uncinata* y *G. subterraneus*. *Paraspidodera uncinata*, particularmente, presentó un aumento de todos los índices parasitarios (prevalencia, intensidad y abundancia) en las clases de edades mayores (3, 4, 5-6).

Dinámica estacional de las poblaciones parasitarias

En cuanto a los factores extrínsecos que inciden sobre las poblaciones hospedadoras, las fluctuaciones estacionales de los parámetros poblacionales parasitarios en roedores silvestres ha sido ampliamente documentada en la literatura y está mayormente basada en la especie *Apodemus sylvaticus* de Europa (Lewis, 1968; Langley & Fairley, 1982; O'Sullivan *et al.*, 1984; Abu-Madi *et al.*, 2000) y *Clethrionomys glareolus* en Escandinavia (Kisielewska, 1970a; Tenora *et al.*, 1979; Haukisalmi *et al.*, 1988; Bajer *et al.*, 2005). En estos estudios, la transmisión de los parásitos estuvo influenciada por las condiciones climáticas locales que afectaron la sobrevivencia y dispersión de los estadios infectivos (Bajer *et al.*, 2005). Por el contrario, el ambiente subterráneo proporciona condiciones físicas estables (temperatura, humedad, Ph, luz, etc.) a lo largo del año (Reig *et al.*, 1990) y es por ello que los índices parasitarios de los helmintos de *C. talarum* y *C. australis* no mostraron variaciones estacionales. La baja prevalencia registrada en la primavera para *P. uncinata* parásito de *C. talarum* con respecto a las otras estaciones del año, no se debería a que la especie presente estacionalidad si no a que en esta estación del

año hubo una mayor proporción de tuco-tucos de menor peso y edad, los que presentan menores cargas parasitarias.

Análisis de las comunidades parasitarias

En una población natural de hospedadores es esperable encontrar que cada hospedador individual posea una infracomunidad parasitaria única e irrepetible (Poulin & Morand, 2004). Así, algunos hospedadores son altamente parasitados y otros poseen pocos o ningún parásito de una determinada especie de helminto. La dinámica de transmisión y los patrones de distribución de las poblaciones parasitarias pueden estar influenciadas por factores simples tales como la edad y/o el sexo o más complejos como el comportamiento o el estatus inmunológico del hospedador (Wilson *et al.*, 2002), como también por factores ambientales o temporales (Montgomery & Montgomery, 2002; Behnke *et al.*, 2004; Bajer *et al.*, 2005). Por lo tanto, la factibilidad o no de colonizar un hospedador individual depende tanto del parásito como de las características particulares del hospedador (Poulin & Morandb, 2000; Pedersen & Fenton, 2007).

A nivel de comunidad componente, la densidad, el tamaño del cuerpo, el rango geográfico de distribución, el hábitat y la filogenia de la población hospedadora pueden estructurar dichas comunidades influenciando la riqueza y la distribución de las especies de parásitos en la población hospedadora (Poulin, 2007a).

En el presente trabajo se compararon las infracomunidades y comunidades componentes de dos hospedadores congénéricos que presentan diferentes características biológicas y que habitan en hábitats diferentes.

La diversidad del hábitat es un factor importante en la determinación de la riqueza de especies y el principal responsable de las diferencias observadas en la composición y densidad entre comunidades parasitarias en hospedadores provenientes de localidades diferentes. En general, la riqueza parasitaria aumenta proporcionalmente con la mayor diversidad del macroambiente (Pence, 1990). La

densidad poblacional del hospedador también ha sido señalada como un importante factor que influye en la riqueza y diversidad de las comunidades parasitarias de mamíferos (Morand & Poulin, 1998).

Así, tanto las infracomunidades como la comunidad componente de *C. talarum* fueron más numerosas, con mayor riqueza, y más diversas y equitativas que las infracomunidades y comunidad componente de *C. australis*. Esto podría deberse a que, a pesar de que ambas especies son subterráneas, *C. talarum* habita zonas medanosas costeras con abundante vegetación (80% de cobertura) y comparte el hábitat con otros roedores, la densidad poblacional es alta (65 individuos x ha) y el grado de poliginia también (Comparatore *et al.*, 1992; Malizia *et al.*, 1995). Por el contrario *C. australis* habita en médanos costeros con escasa vegetación (20% de cobertura), otros roedores son ocasionales o inexistente y una densidad poblacional baja (5.15 i/h) (Comparatore *et al.*, 1992; Malizia *et al.*, 1991).

Las especies dominantes también fueron diferentes para las comunidades albergadas por las dos especies de hospedadores, siendo *T. pampeana* dominante en *C. australis* y *P. uncinata* en *C. talarum*. Aunque *T. pampeana* estuvo presente en las dos especies de roedores, su dominancia en *C. australis* puede ser debida, también, a las características del ambiente. Según Robles & Navone, (2004) y Robles *et al.* (2006), estos nematodos se encuentran en hospedadores procedentes de diferentes hábitats y con características ecológicas particulares, pero se observa una preferencia por las especies hospedadoras que frecuentan ambientes xéricos, lo que sugiere que los huevos de *Trichuris* spp. serían más viables en ambientes secos como los médanos costeros en donde habita *C. australis*. Por otro lado, no debe dejarse de tener en cuenta la posibilidad de que se esté frente a dos especies diferentes de *Trichuris*, como se mencionó anteriormente. Además, *C. australis* podría ser un hospedador más apropiado que *C. talarum* para el ciclo de vida de *T. pampeana*.

Por otra parte, *P. uncinata* es un nematode habitual en poblaciones de roedores de superficie y su dominancia en poblaciones de *C. talarum* y ausencia en *C. australis* podría deberse a la presencia de un mayor número de poblaciones de roedores de superficie conviviendo con la población de *C. talarum* de Mar de Cobo dadas sus características ambientales. En estudios parasitológicos previos realizados en la población de *C. talarum* de Necochea, esta especie no fue hallada (Rossin 1999; Rossin & Malizia 2002) y esto podría deberse a que el macroambiente de Necochea está menos antropizado que el macroambiente de Mar de Cobo.

La comparación del índice de dominancia de *P. uncinata* entre los sexos, la condición reproductiva y la estacionalidad permanecieron constantes y solamente se encontró un aumento de este valor con la edad de *C. talarum* producto de un efecto acumulativo a lo largo de la vida de estos roedores.

Tanto a nivel infracomunitario como de comunidad componente, el sexo y la condición reproductiva del hospedador no constituyeron factores que influenciaron la estructura de las comunidades parasitarias de *C. talarum* y *C. australis*. En tal sentido, en estudios realizados en roedores de superficie de Europa, *Apodemus sylvaticus*, reportan que la riqueza de las comunidades parasitarias no estuvo influenciada por la condición reproductiva y sexo de los individuos (Montgomery & Montgomery, 1989; Behnke *et al.*, 1999).

En cuanto a la relación del peso y edad de los roedores con los índices comunitarios, estudios realizados en roedores silvestres demostraron que la riqueza media de helmintos aumenta con la edad de los hospedadores (Montgomery & Montgomery, 1989; Behnke *et al.*, 1999; 2001ab). Las infecciones se acumulan con el tiempo, siendo las cargas parasitarias mayores y más diversas (Behnke *et al.*, 1999).

Así, los individuos de mayor edad y peso de *C. talarum* presentarían un número mayor de parásitos, particularmente de *P. uncinata* y *T. talicej*, como consecuencia de la acumulación de helmintos a lo largo del tiempo. También, poseen

una diversidad parasitaria mayor producto de una mayor actividad de forrajeo que aumenta la posibilidad de ser infestado con un número mayor de especies de parásitos.

Resultados similares pudieron observarse para los individuos de *C. australis* en los que la diversidad parasitaria fue mayor en individuos con mayor peso corporal. La mayor riqueza que presentaron los individuos maduros de *C. australis* estaría en relación directa con la edad y/o el peso de los hospedadores y no con la condición reproductiva.

La mayor diversidad y equitatividad hallada en las hembras preñadas de *C. australis* podría deberse a efectos de muestreo. Si se analiza esta variable (condición de preñez) puede observarse que la prevalencia de *P. ctenomydis* (no preñadas= 7.69%; preñadas= 30.70%) la intensidad media (no preñada= 1,00; preñadas= 1,75) y la abundancia media (no preñada= 0,08; preñada= 0,54) son mayores en las hembras preñadas. Por el contrario, la intensidad y abundancia de *T. pampeana* (I no preñada= 30,38; I preñadas= 21,46; A no preñada= 30,38; A preñada= 21,46) y *T. talicei* (I no preñada= 15,00; I preñadas= 14,00; A no preñada= 1.15; A preñada= 1,08) disminuye haciendo que a nivel comunitario se compensen y la comunidad parasitaria en hembras preñadas sea más equitativa y por lo tanto más diversa.

Por último, los índices parasitarios comunitarios, como consecuencia de la estabilidad a nivel poblacional, no presentaron variaciones entre las estaciones del año tanto para las comunidades parasitarias de *C. talarum* como para las de *C. australis*. Así se corrobora que las particularidades del ambiente subterráneo proporcionan estabilidad tanto a las poblaciones como a las comunidades parasitarias.

En síntesis, la estabilidad de las comunidades parasitarias a lo largo del año podría ser una característica distintiva del ambiente subterráneo y, la edad y el peso de los hospedadores no serían los factores determinantes en la estructuración de las comunidades de helmintos de roedores del género *Ctenomys*.

Capítulo 3

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES PARASITARIAS: INTERACCIONES INTRA - E INTERESPECÍFICAS

INTRODUCCIÓN

En los sistemas naturales, los individuos a menudo están infectados por varias especies de parásitos, sin embargo, son pocos los estudios que analizan la significancia de las interacciones entre las especies de parásitos y si estos procesos estructuran sus comunidades (Pedersen & Fenton, 2006). Así, los estudios de comunidades parasitarias son en su mayoría descriptivos, focalizándose más en la descripción de la abundancia en una población de hospedadores, o sobre el efecto del macro y el microambiente sobre la estructura de las comunidades que en las interacciones que ocurren entre las especies de parásitos dentro de un hospedador individual. Estas interacciones son cruciales para determinar el fitness y transmisibilidad de las especies de parásitos que co-ocurren en un hospedador en la naturaleza (Pedersen & Fenton, 2006).

Las especies de parásitos pueden distribuirse entre las infracomunidades en un rango que va desde lo estrictamente azaroso hasta lo altamente estructurado (Poulin, 2005). En las infracomunidades parasitarias formadas por fenómenos azarosos, la probabilidad de la ocurrencia de una especie de parásito en un hospedador individual, es proporcional a la prevalencia de esta especie en la población hospedadora y es totalmente independiente de la presencia de otra especie (Poulin, 2007a). Por el contrario, aquellas infracomunidades que presentan una distribución no azarosa evidencian una posible interacción interespecífica (Poulin, 2007a). Holmes (1990), considera que en el caso de los endoparásitos la competencia es uno de los factores más importantes como estructuradores de comunidades.

Según Poulin (2001), un cambio en el tamaño infrapoblacional en una especie de parásito en respuesta a la presencia de otra especie de parásito es un indicio seguro de que estas dos especies están interactuando en algún punto y que sus abundancias no son una independiente de la otra (respuesta numérica).

Sin embargo hay otras explicaciones alternativas a la competencia en comunidades donde no se observe esta interacción.

Rhode (1979, 1984, 1994) propone que la selección ha favorecido a los microhábitat estrechos ya que esto aumenta la probabilidad de encuentro entre machos y hembras de una población parasitaria cuando ocurren en bajas densidades en la población hospedadora "Hipótesis de apareamiento". Además, propone que la competencia entre especies cercanas fue perdiendo importancia a lo largo de la evolución, especialmente en monogéneos congénicos, y fue reemplazada por el refuerzo de las barreras reproductivas "reproductive concentrations hypothesis". Esta hipótesis supone que especies congénicas presentan más a menudo segregación de nichos que las especies no congénicas (Rhode, 1986). Según esta hipótesis las especies congénicas que poseen nichos solapados han desarrollado aparatos reproductivos muy diferentes entre sí favoreciendo el aislamiento reproductivo.

Otra posible explicación a la segregación de nichos propuesta por Rhode (1994) es que los parásitos se segregan para evitar la predación y el hiperparasitismo, pero la evidencia existente sobre estos mecanismos es poca (Timi, 2003).

Por otra parte, los factores ambientales pueden generar también adaptaciones a la complejidad ambiental produciendo un incremento en la especificidad del micro hábitat por parte de los parásitos (Price, 1980; Timi, 2003). Esta teoría es discutida por Rhode (1993, 1994) quién aduce que, su significancia evolutiva no está clara y se desconoce por qué y en qué medida tal especificidad es necesaria desde una perspectiva evolutiva. También, Combes & Théron (2000) señalan que los ambientes vivos (hospedadores) son altamente heterogéneos y que los parásitos hacen frente a la complejidad ambiental continuamente al establecerse en un hospedador. En consecuencia, la especialización lleva a la agregación aumentando la probabilidad de intercambios genéticos al aumentar la probabilidad de encuentro y fertilización. Así, la diversidad genética que puede ser la principal ventaja de la especialización, lo que en última instancia apoya la "hipótesis de

apareamiento” como la principal explicación para la restricción de nichos en infrapoblaciones parasitarias (Rohde, 1979).

Si bien los procesos que ocurren en tiempos evolutivos no pueden ser testeados en tiempos ecológicos, la ocurrencia de interacciones intra e interespecíficas en el seno de las comunidades de *C. talarum* y *C. australis* podría explicar la homogeneidad actual observada para dichas comunidades en el Capítulo 2.

En este sentido, los modelos epidemiológicos sugieren que la abundancia parasitaria puede ser regulada de una manera densamente dependiente. Así, el número de coespecíficos que alberga un hospedador individual puede influir en la fecundidad promedio *per cápita* de los parásitos evidenciando la existencia de interacciones intraespecíficas (Anderson & May, 1978; Anderson 1993). Esto es apoyado por estudios experimentales en helmintos que sugieren que la intensidad de las infecciones tiene un efecto negativo en la producción de huevos *per cápita* (Krupp, 1961; Jones *et al.*, 1989) y la evidencia existente sobre la regulación densamente dependiente de las poblaciones parasitarias es generalmente convincente (Keymer, 1982; Quinnell *et al.*, 1990; Shostak & Scott, 1993).

En este capítulo se evaluarán diversos aspectos de las interacciones intra e interespecíficas que pudieran ocurrir en los roedores subterráneos del género *Ctenomys*, abordando el análisis desde diferentes perspectivas.

Objetivos particulares

Con el fin de estudiar si existen interacciones entre las especies de parásitos que albergan *C. talarum* y *C. australis* que pudieran influir en la estructuración de las comunidades parasitarias se plantearon los siguientes objetivos.

1. Determinar si la presencia de una especie de parásito que alberga tanto *Ctenomys talarum* como *C. australis*, influye positivamente o negativamente la presencia de otra especie.

2. Determinar si existe respuesta numérica entre pares de especies de parásitos que comparten un mismo recurso (espacio y alimento = órgano) evidenciando una posible interacción interespecífica entre *Paraspidodera uncinata* y *Trichuris pampeana* en el ciego intestinal y entre *Pudica ctenomydis*, *Strongyloides myopotami* y *Trichostrongylus duretteae* en el intestino delgado y si la co-ocurrencia de estas especies es azarosa o no.
3. Determinar si los patrones de distribución de *Pudica ctenomydis*, *Strongyloides myopotami* y *Trichostrongylus duretteae* a lo largo del intestino delgado de *C. talarum*, reflejan la existencia de interacciones inter e intraespecíficas.
4. Determinar si el número de parásitos coespecíficos afecta el éxito reproductivo de *Graphidiodes subterraneus*.

HIPÓTESIS

Las especies de parásitos que albergan tanto *Ctenomys talarum* como *C. australis* presentan interacciones intra e inter específicas que son las principales fuerzas que modelan y estructuran las comunidades parasitarias de roedores subterráneos.

MATERIALES Y MÉTODOS

A. Evaluación de los objetivos N° 1 y 2

Co-ocurrencias y respuesta numérica de especies de parásitos que co-habitan en *C. talarum* y *C. australis* y en un mismo órgano.

A.1. Obtención de las muestras

Se utilizaron los datos parasitológicos de 81 ejemplares de *Ctenomys talarum* de la población de Mar de Cobo y de 46 ejemplares de *C. australis* de la localidad de Necochea.

Además, para el estudio a nivel de microhábitat se capturaron seis ejemplares adicionales de *Ctenomys talarum* de la población de Mar de Cobo.

El estudio parasitológico fue realizado como se menciona en el capítulo N° 1 y 2 y las especies analizadas fueron los nematodos que habitan el tracto gastrointestinal de las dos especies de hospedadores: *T. pampeana*, *P. uncinata*, *G. subterraneus*, *P. ctenomydis*, *S. myopotami* y *T. duretteae*.

El cestode *T. talicei* solo fue incluido en el análisis cuando se tuvo en cuenta a la especie hospedadora como microhábitat.

A.2. Análisis cuantitativos

Con el fin de evaluar si la presencia de una especie de parásito en una especie hospedadora y/u órgano condiciona positiva o negativamente la presencia de otra especie se realizaron correlaciones por Rangos de Spearman de las abundancias calculándose el coeficiente de correlación por pares de especies (R_s) para cada especie de hospedador excluyendo los hospedadores no parasitados.

Como *Paraspidodera uncinata* fue hallado en el ciego intestinal e intestino grueso, cuando se considero como hábitat a las especies hospedadoras se utilizó el total de parásitos hallados (ciego intestinal + intestino grueso) y cuando se tuvo en

cuenta solo el órgano que co-habitan solo se utilizaron los datos de los individuos que se hallaron en el ciego intestinal.

Además, para determinar si la co-ocurrencia de las especies de parásitos en un mismo hospedador y/u órgano es más o menos frecuente que los esperado por el azar, se generaron modelos nulos de frecuencias esperadas, según Janovy *et al.* (1995), basado en las prevalencias reales de las especies analizadas.

B. Evaluación del objetivo N° 3

Patrones de distribución e interacciones ínter específicas de los nematodos que habitan el intestino delgado de *C. talarum*.

B.1. Obtención de las muestras

El intestino delgado de los seis ejemplares adicionales de *C. talarum* fue removido de la cavidad abdominal y dividido en 20 porciones de longitud equivalente.

Mediante el uso de lupa binocular, los nematodos de cada sección fueron colectados y estudiados con técnicas convencionales para su identificación bajo microscopio óptico.

C. australis no fue utilizado para este estudio ya que el intestino delgado de estos roedores solo albergó una especie de nematode, *Pudica ctenomydis*.

B.2. Análisis cuantitativos.

B.2.1. Se calcularon los siguientes índices

- **Índice de amplitud de nicho de Levins (B):** Este índice permite calcular la proporción del recurso espacial que es utilizada por una especie. La amplitud de nichos puede ser estimada midiendo la uniformidad de la distribución de los individuos entre los diferentes estados del recurso (Magurran, 1988).

$$B = \frac{1}{\sum (p_j^2)}$$

donde p_j es la proporción de individuos de una especie encontrada en un sector j .

B tiene un valor máximo cuando el mismo número de individuos ocurren en cada estado del recurso, las especies no discriminan entre las secciones y poseen el nicho más extenso posible.

B tiene un valor mínimo cuando todos los individuos ocurren únicamente en algún sector del micro hábitat, esto es una amplitud de nicho mínima y una máxima especialización del recurso espacio.

- **Porcentaje de similitud (Pielou, 1969) (PS):** este índice permite medir el porcentaje de solapamientos de nichos entre dos especies que co-habitan un mismo micro hábitats.:

$$PS_{AB} = 100 \sum_{i=1}^n \min (P_{iA}, P_{iB})$$

donde PS_{AB} = porcentaje de similitud de A y B, P_{iA} = proporción de la especie A en el micro hábitat i , P_{iB} proporción de la especie B en el micro hábitat i , n = número total de micro hábitats.

Una modificación de este índice según Rohde & Hobbs (1986) permite calcular un índice de similitud asimétrico (O).

- **Porcentaje de similitud asimétrico (O):** este índice permite saber qué porcentaje del nicho de la especie A esta ocupado por la especie B y que porcentaje del nicho de la especie B está ocupado por la especie A.

$$O_{A,B} = \frac{100A}{N_A} \sum_{i=1}^K \min (Q_{iA}, Q_{iB}),$$

$$O_{B,A} = \frac{100B}{N_B} \sum_{i=1}^K \min(Q_{iB}, Q_{iA})$$

donde $O_{A,B}$ = solapamiento de la especie a con B, A = número de individuos de la especie A en aquellos K micro hábitats en que la especie B también ocurre, N_A = número total de individuos de la especie A en todos los micro hábitats y Q_{iA} , Q_{iB} es el cociente entre el número de la especie A y B respectivamente en el microhábitat i y el total de número de individuos de cada especie en los k micro hábitats en que ellos co-ocurren.

B.2.2. Interacciones intra e inter específicas

- **Índice de agregación intraespecífica (J):**

Este índice permite estudiar la posible existencia de interacciones intraespecíficas entre los parásitos que co existen.

$$J = \frac{\sum_{i=1}^p \frac{n_{1i}(n_{1i}-1)}{m_1} - m_1}{m_1} = \frac{V_1 - 1}{m_1}$$

Donde J indica el incremento en el número de competidores coespecíficos registrado comparado con una distribución al azar. m_1 y V_1 son la media y la varianza de la especie 1 en el parche i, siendo p el número de parches.

Un valor de $J = 0$ indica que los individuos están distribuidos al azar, mientras que un valor de $J = 0.5$ indica un 50 % de incremento en el número de competidores con específicos esperados en un parche, comparado con una distribución al azar.

- **Índice de agregación interespecífica (C):** mide el incremento en el número de competidores heteroespecíficos comparado a una asociación aleatoria.

$$C_{12} = \frac{\sum_i^p n_{1i} n_{2i} - m_2}{m_2} = \frac{COV_{12}}{m_1 m_2}$$

donde Cov es la covarianza entre la especie 1 y la especie 2.

Cuando $C > 0$ las dos especies están positivamente asociadas, cuando $C < 0$ las dos especies están negativamente asociadas.

- **Índice de competencia íter específica (A):** Es posible cuantificar la reducción en la competencia entre dos especies causada por la agregación intraespecíficas:

$$A_{12} = \frac{(J_1 + 1)(J_2 + 1)}{(C_{12} + 1)^2}$$

Si $A_{ij} > 1$, la agregación intraespecíficas es más fuerte que la agregación íter específica y, de esta manera, se ve favorecida la coexistencia de las especies.

D. Evaluación del objetivo N° 4

Influencia del número de coespecíficos (competencia intraespecífica) en el éxito reproductivo de *Graphidiodes subterraneus*

D.1. Obtención de las muestras

Para cumplir con el objetivo N° 4 se utilizaron 12 hospedadores parasitados por *Graphidiodes subterraneus* de los 81 ejemplares de *Ctenomys talarum* muestreados de la población de Mar de Cobo.

De cada hospedador se colectaron todas las hembras adultas con huevos desarrollados en el útero. Cuando un hospedador albergó más de diez hembras adultas, se seleccionaron 10 especímenes al azar.

D.2. Análisis cuantitativo

Cada hembra fue aclarada con lactofenol y medida en ancho y largo. Para cada hembra se contó el número total de huevos presentes en el útero. Los cinco huevos más cercanos a la vagina fueron medidos en largo y ancho. Se estimó el volumen en mm^3 tanto de las hembras como de los huevos equiparando su forma a la de un cilindro.

Se obtuvieron datos de un total de 78 hembras de *G. subterraneus* de los 12 hospedadores individuales. Se asumió que el número de huevos encontrados en el útero fue proporcional a la tasa a la que los huevos fueron producidos y por ende a la fecundidad de cada nematode individual. Para cada verme, se calculó el producto entre el número total de huevos en el útero y el volumen medio de los huevos = masa de producción de huevos

Como las dos variables, número de coespecíficos por hospedador y el número de huevos por verme, no permitieron el análisis con test paramétricos, estas variables fueron transformadas logarítmicamente.

Se usaron regresiones múltiples para estimar los efectos de variables predictoras sobre tres variables: número de huevos, volumen medio de los huevos y la masa de producción de huevos total. Las variables predictoras fueron: el volumen de los nematodes y el número de coespecíficos por hospedador. En el análisis en donde el volumen medio de los huevos fue tomado como variable dependiente, el número de huevos fue adicionado como una cuarta variable predictora. Esto permitió testear el “trade-off” entre la fecundidad y el volumen de los huevos pudiéndose controlar las otras variables.

RESULTADOS

A. Co-ocurrencias y respuesta numérica de especies de parásitos que co-habitan en *C. talarum* y *C. australis*.

Todas las especies que alberga *C. talarum* (*T. pampeana*, *P. uncinata*, *T. talicei*, *P. ctenomydis*, *T. duretteae*, *S. myopotami*, *G. subterraneus*) y sus posibles combinaciones de co-ocurrencias presentaron frecuencias que no fueron significativamente diferentes a aquellas esperadas por el azar ($\chi^2 = 17,21$; $df = 13$; $p = 0,19$) (Gráfico 3). Así como tampoco se observaron correlaciones significativas de las abundancias entre la mayoría de los pares de especies, excepto para los pares: *T. pampeana* / *S. myopotami* y *T. duretteae* y entre los pares *P. ctenomydis* / *G. subterraneus* y *T. talicei* para los que las correlaciones fueron negativas (Tabla 31).

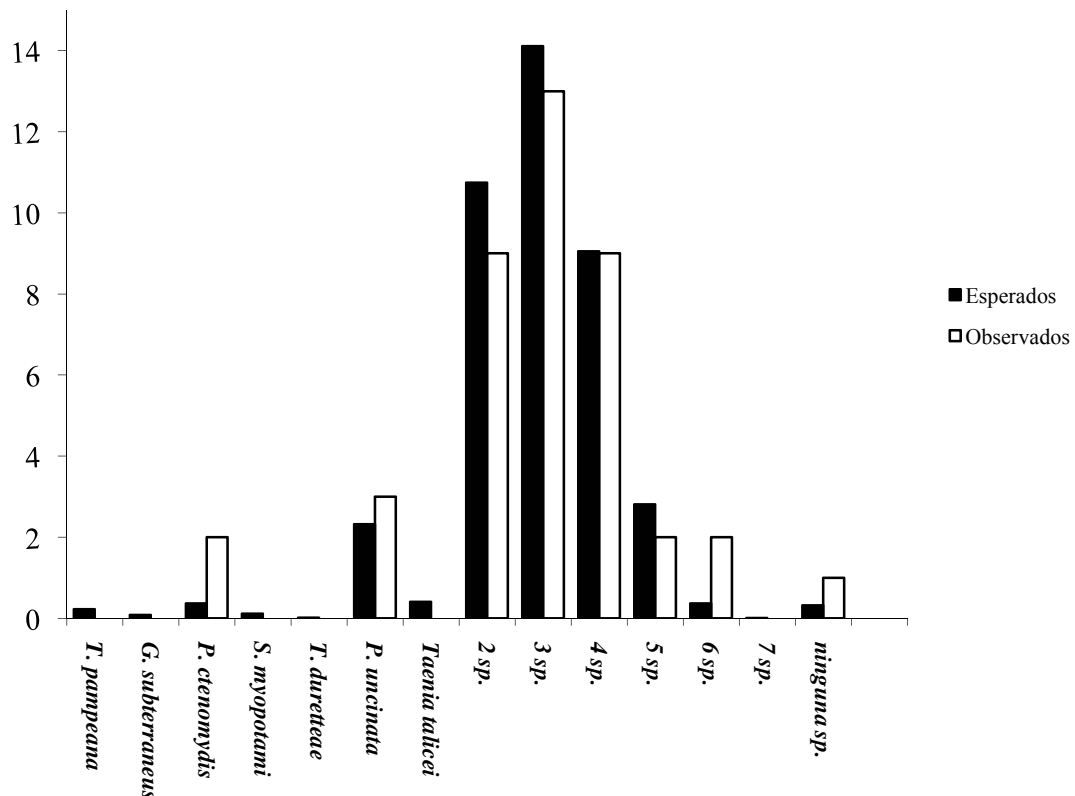


Gráfico 3: Frecuencias de co-ocurrencia observadas y esperadas de la fauna parasitaria de *C. talarum* de Mar de Cobo.

	N	R	t(N-2)	p
<i>T. pampeana</i> / <i>G. subterraneus</i>	49	-0,23	-1,63	0,10
<i>T. pampeana</i> / <i>P. ctenomydis</i>	31	-0,31	-1,76	0,08
<i>T. pampeana</i> / <i>S. myopotami</i>	25	-0,46	-2,54	0,02*
<i>T. pampeana</i> / <i>T. duretteae</i>	19	-0,45	-2,13	0,05*
<i>T. pampeana</i> / <i>P. uncinata</i>	77	-0,13	-1,19	0,23
<i>T. pampeana</i> / <i>T. talicei</i>	67	-0,11	-0,96	0,33
<i>G. subterraneus</i> / <i>P. ctenomydis</i>	30	-0,51	-3,19	0,03*
<i>G. subterraneus</i> / <i>S. myopotami</i>	17	-0,43	-1,89	0,07
<i>G. subterraneus</i> / <i>T. duretteae</i>	10	-0,07	0,82	0,83
<i>G. subterraneus</i> / <i>P. uncinata</i>	76	-0,02	-0,19	0,84
<i>P. ctenomydis</i> / <i>T. talicei</i>	33	-0,39	-2,41	0,02*
<i>P. ctenomydis</i> / <i>P. uncinata</i>	41	-0,12	-0,79	0,43
<i>S. myopotami</i> / <i>T. talicei</i>	29	-0,10	-0,55	0,58
<i>S. myopotami</i> / <i>P. uncinata</i>	28	0,33	1,80	0,07
<i>T. duretteae</i> / <i>T. talicei</i>	25	-0,13	-0,67	0,50
<i>T. duretteae</i> / <i>P. uncinata</i>	38	-0,17	-1,08	0,28
<i>T. talicei</i> / <i>P. uncinata</i>	76	-0,03	-0,27	0,78

Tabla 31: Correlación por rangos de Spearman entre las abundancias de las especies de parásitos que alberga *C. talarum* de la localidad de Mar de cobo. **N** = número de hospedadores muestreados, **R** = coeficiente de correlación, **p** = probabilidad, * $p < 0,05$.

Se observaron resultados similares para las especies de parásitos que alberga *C. australis* (*T. pampeana*, *T. talicei* y *P. ctenomydis*), donde las frecuencias de co-ocurrencia observadas no fueron significativamente diferentes a las frecuencias de co-ocurrencia esperadas por el azar. $X^2 = 1,55$; $df = 7$; $p = 0,98$ (Gráfico 4) y tampoco se hallaron correlaciones significativas de las abundancias entre la mayoría de los pares de especies excepto para la correlación negativa entre el par *P. ctenomydis* / *T. talicei* (Tabla 32).

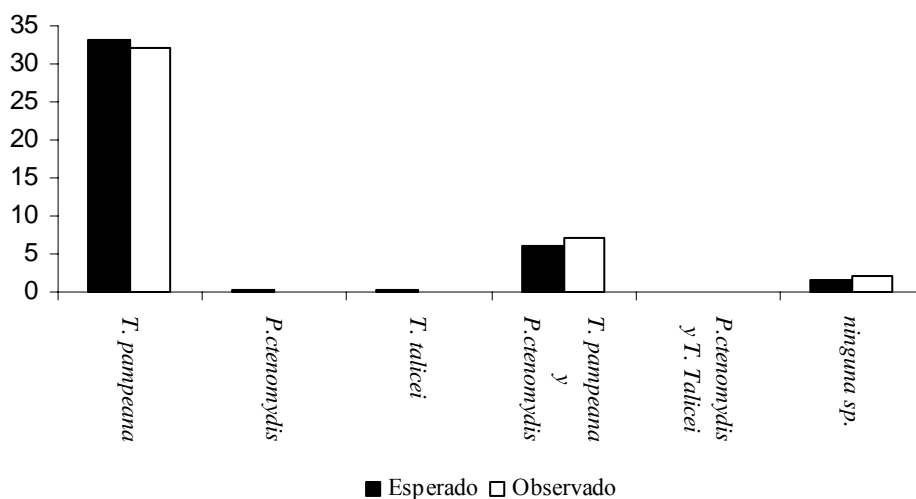


Gráfico 4: Frecuencias de co-ocurrencia observadas y esperadas de la fauna parasitaria de *C. australis* de Necochea.

	N	R	t(N-2)	P
<i>T. pampeana</i> / <i>P. ctenomydis</i>	43	-0,08	-0,51	0,60
<i>T. pampeana</i> / <i>T. talicei</i>	43	0,08	0,54	0,58
<i>P. ctenomydis</i> / <i>T. talicei</i>	13	-0,66	-2,94	0,01*

Tabla 32: Correlación por rangos de Spearman entre las abundancias de las especies de parásitos que alberga *C. australis* de la localidad de Necochea. **N** = número de hospedadores muestreados, **R** = coeficiente de correlación, **p** = probabilidad, * $p < 0,05$.

B. Interacciones íter específicas entre nematodos que co-habitan en un mismo órgano.

Los nematodos del ciego intestinal de *C. talarum*, *T. pampeana* y *P. uncinata*, no presentaron diferencias significativas entre las frecuencias de co-ocurrencia observadas y esperadas por azar. ($X^2 = 1,69$; $df = 3$; $p < 0,64$; gráfico 5). Así como tampoco fueron halladas diferencias significativas entre la co-ocurrencia observada y

esperada de *P. ctenomydis*, *S. myopotami* y *T. duretteae* que co-habitan el intestino delgado ($X^2 = 4,69$; $df = 7$; $p < 0,69$; gráfico 6).

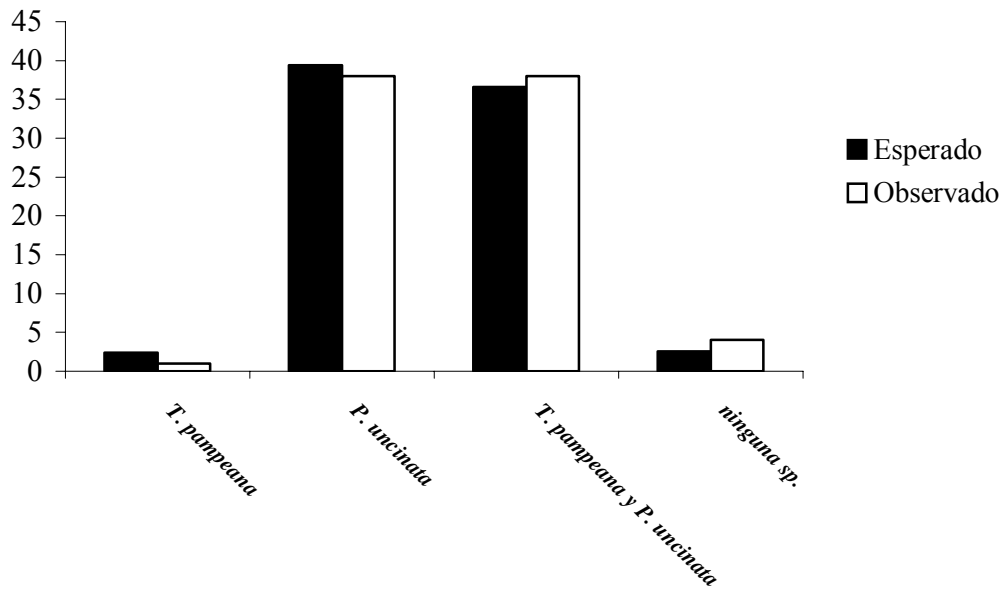


Gráfico 5: Frecuencias observadas y esperadas de *T. pampeana* y *P. uncinata* parásitos del ciego e intestino grueso de *C. talarum* de Mar de Cobo.

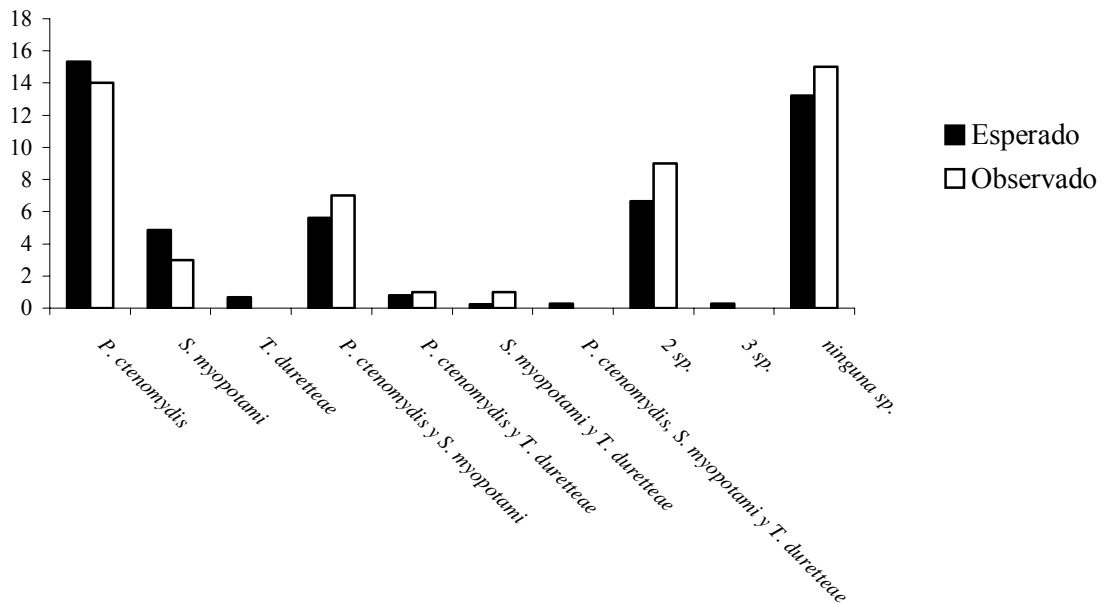


Gráfico 6: Frecuencias observadas y esperadas de *P. ctenomydis*, *S. myopotami* y *T. duretteae* parásitos del intestino delgado de *C. talarum* de Mar de Cobo.

No se observaron correlaciones significativas entre las abundancias de *T. pampeana* y *P. uncinata* (Tabla 33).

<i>T. pampeana</i> y <i>P. uncinata</i>	N	R	t(N-2)	p
Ciego	71	-0,20	-1,79	0,07

Tabla 33: Correlación por rangos de Spearman entre las abundancias de *T. pampeana* y *P. uncinata* parásitos del ciego de *C. talarum* de Mar de Cobo. **N** = número de hospedadores muestreados, **R** = coeficiente de correlación, **p** = probabilidad.

Se obtuvieron resultados similares cuando se realizaron correlaciones de las abundancias entre pares de especies que co-habitan en el intestino delgado de *C. talarum*, excepto para el par *P. ctenomydis* / *S. myopotami* (Tabla 34).

<i>P. ctenomydis</i> , <i>S. myopotami</i> y <i>T. duretteae</i>	N	R	t(N-2)	p
<i>P. ctenomydis</i> / <i>S. myopotami</i>	27	-0,48	-2,77	0,01*
<i>P. ctenomydis</i> / <i>T. duretteae</i>	24	-0,08	-0,38	0,70
<i>S. myopotami</i> / <i>T. duretteae</i>	12	-0,06	-0,19	0,85

Tabla 34: Correlación por rangos de Spearman entre las abundancias de *P. ctenomydis*, *S. myopotami* y *T. duretteae* parásitos c intestino delgado de *C. talarum* de Mar de cobo. **N** = número de hospedadores muestreados, **R** = coeficiente de correlación, **p** = probabilidad.

C. Patrones de distribución e interacciones ínter específicas de los nematodos que habitan el intestino delgado de *C. talarum*.

De los seis roedores examinados, 1 no estuvo parasitado y en solo tres se registraron co-ocurrencias de *P. ctenomydis*, *T. duretteae* y *S. myopotami*. Los nematodos, *P. ctenomydis* y *S. myopotami*, presentaron un patrón de distribución similar en el intestino delgado de *C. talarum*. Si bien, la presencia de estas especies fue registrada en todo el largo del órgano, las mayores abundancias fueron registradas en las primeras porciones de este órgano. (Gráfico 7).

Debido a la baja prevalencia e intensidad parasitaria de *T. duretteae* en la población del hospedador solamente se halló un ejemplar de este nematode en la primera porción del intestino excluyéndose esta especie de los análisis subsiguientes (Gráfico 7).

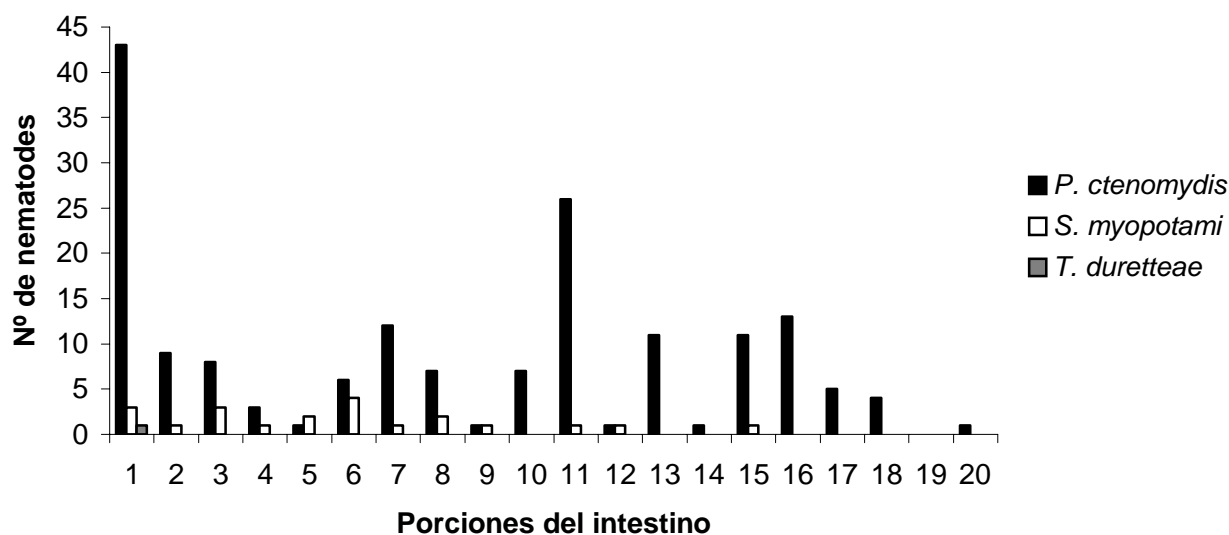


Gráfico 7: Distribución en el intestino delgado de *Ctenomys talarum* (5 ejemplares) de los nematodos *P. ctenomydis*, *S. myopotami* y *T. duretteae*

Pudica ctenomydis presentó una amplitud de nicho mayor que *S. myopotami* (Tabla 35).

<i>C. talarum</i>	1 (B)	2 (B)	3 (B)	4 (B)	5 (B)	Promedio (B) ± SD
<i>P. ctenomydis</i>	2,00	11,7	6,90	5,40	4,50	6,11 ± 3,62
<i>S. myopotami</i>	-----	1,00	7,14	6,25	----	4,79 ± 3,31

Tabla 35: Índices de amplitud de nicho de Levin (B) para *P. ctenomydis* y *S. myopotami* parásitos de *C. talarum*.

El índice de solapamiento asimétrico calculado para estas dos especies evidenció que *S. myopotami* posee mayor porcentaje de su nicho ocupado por *P. ctenomydis* (Tabla 36).

<i>C. talarum</i>	O _{P,S}	O _{S,P}
2	5,00	100,00
3	32,02	45,75
4	31,11	35,00
total	37,06	49,22

Tabla 36: Porcentaje de similitud asimétrico (O) entre *P. ctenomydis* (P) y *S. myopotami* (S) en *C. talarum*.

En cuanto a la agregación intraespecífica, *S. myopotami* presentó un índice de agregación mayor que *P. ctenomydis* tanto en cada hospedador individual como en el total de los hospedadores (Tabla 37).

<i>C. talarum</i>	1 (J)	2 (J)	3 (J)	4 (J)	5 (J)	Promedio (J) ± SD
<i>P. ctenomydis</i>	-0,52	-0,26	1,84	0,62	1,95	0,73 ± 1,15
<i>S. myopotami</i>	-----	----	2,13	4,05	----	3,09 ± 0

Tabla 37: Índice de agregación intraespecífica (J) para *P. ctenomydis* y *S. myopotami* parásitos de *C. talarum*.

Los valores del índice de agregación interespecífica (C) fueron menores que cero indicando que en promedio *P. ctenomydis* y *S. myopotami* están asociadas negativamente. Solamente pudieron tenerse en cuenta tres de los cinco roedores parasitados ya que los dos restantes albergaron solo una especie de parásito. Por otro lado, la agregación intraespecíficas fue más fuerte que la agregación interespecífica, $A > 1$ (Tabla 38).

<i>C. talarum</i>	(C)	(A)
2	- 0,00	50,3
3	0,42	4,16
45	0,33	4,36

Tabla 38: Índice de agregación interespecífico (C) y competencia interespecífica (A) entre *P. ctenomydis* y *S. myopotami* en *C. talarum*.

D. Influencia del número de coespecíficos (competencia intraespecífica) en el éxito reproductivo de *Graphidiodes subterraneus*

La intensidad de la infección entre los doce hospedadores analizados fue de 5 a 155 nematodos por hospedador. El rango del volumen de las 78 hembras de *G.*

subterraneus utilizadas para este análisis fue de 2,24 a 6,73 mm³. El rango de fecundidad fue de 4 a 202 huevos por hembra. El número de coespecíficos no tuvo ninguna influencia significativa en el número de huevos producidos por hembra. Sin embargo, se halló una fuerte correlación positiva entre el número de huevos y el volumen de las hembras de *G. subterraneus* (Tabla 39, Fig. 8). Por el contrario el volumen medio de los huevos y la masa de producción de huevos no presentaron una covarianza significativa con ninguna de las variables independientes (Tabla 39). Hubo una tendencia para la masa total de producción de huevos a correlacionarse positivamente con el número de coespecíficos, pero sin embargo esta tendencia fue débil ($P = 0,08$).

Tampoco se halló una relación entre el número de huevos y el volumen medio de huevos cuando las otras variables fueron tenidas en cuenta (Tabla 39). En otras palabras, para un tamaño del cuerpo dado, las hembras que producen muchos huevos no tienden a producir huevos relativamente más chicos, y viceversa (Gráfico 9).

Variable dependiente	Volumen de la hembra		Número de coespecíficos		Número de huevos	
	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>	<i>r</i>	<i>P</i>
Número de huevos	0,443	<0,001	0,113	0,330	-	-
Volumen medio de huevos	0,110	0,348	0,165	0,157	-0,075	0,520
Masa de producción de huevos	-0,022	0,852	0,202	0,080	-	-

Tabla 39: Influencia del volumen del cuerpo de las hembras de *G. subterraneus* y el número de coespecíficos en: la fecundidad, el volumen de los huevos y la masa de producción de huevos total. (*r* y *P*, son coeficientes de regresiones parciales para regresiones múltiples).

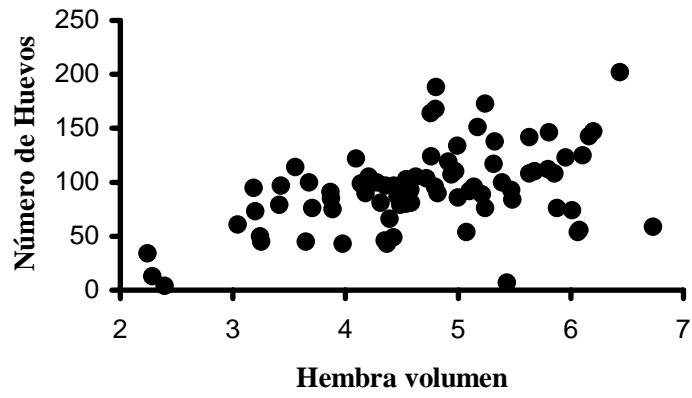


Gráfico 8: Relación entre el tamaño de las hembras de *G. subterraneus* y el número de huevos en el útero.

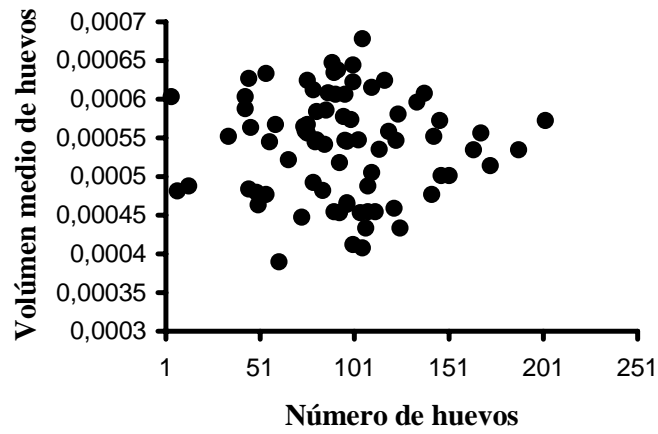


Gráfico 9: Relación entre el número de huevos producidos por hembra de *G. subterraneus* y el volumen medio de huevos por hembra.

DISCUSIÓN

A menudo, las poblaciones hospedadoras (especialmente los vertebrados) albergan más de una especie de parásito que pertenecen al mismo grupo taxonómico, como por ejemplo los helmintos gastrointestinales, que utilizan recursos similares como el alimento o el espacio (Poulin, 2001).

Varios tipos de interacciones interespecíficas entre parásitos son posibles en un hospedador individual. Cuando una especie de parásito genera una interferencia en los mecanismos de defensa de un hospedador, pudiendo facilitar el asentamiento o explotación de ese hospedador por otra especie, se genera un efecto numérico positivo en las abundancias de una especie sobre la otra. Sin embargo, más frecuentes son las interacciones de tipo antagónicas en donde la presencia de una especie de parásito tiene efectos negativos sobre el número y distribución de otra especie (Poulin, 2007a).

Los resultados obtenidos al evaluar las co-ocurrencias y abundancias entre pares de especies no evidenciaron ningún tipo de las interacciones antes mencionadas, aun cuando las especies analizadas pertenecieron a un mismo grupo y explotan recursos similares (tracto digestivo) en *C. talarum* y *C. australis*. Las correlaciones significativamente negativas halladas entre las abundancias de *T. pampeana* con *S. myopotami* y *T. duretteae* y entre las abundancias de *P. ctenomydis* / *G. subterraneus* y *T. talicei* no serían debidas interacciones que lleven a exclusión competitiva, sino que serían el resultado de las bajas prevalencias que estas especies presentaron en las poblaciones hospedadoras, las cuales determinan las bajas frecuencias observadas de co-ocurrencias para cada par de especies.

Además, cuando el análisis fue realizado a un nivel más específico teniendo en cuenta solamente los órganos en donde las especies de parásitos co-habitan (como es el caso del ciego intestinal que alberga dos especies de nematodos: *T. pampeana* y *P. uncinata*; y el intestino delgado que alberga tres especies de nematodos: *P. ctenomydis*, *T. duretteae* y *S. myopotami*, dos de las cuales pertenecen a la misma

Superfamilia (Trichostrongyloidea), tampoco hubo evidencia de interacciones interespecíficas significativas. En tal sentido, las correlaciones significativamente negativas halladas entre las abundancias de *P. ctenomydis* y *S. myopotami* tampoco serían debidas interacciones negativas sino, también, son el resultado de las bajas prevalencias que estas especies presentaron en las poblaciones hospedadoras.

Estos resultados, estarían indicando que las especies de parásitos que albergan estos roedores co-ocurren meramente por el azar y que la competencia interespecífica no existiría o sería poco significativa debido a la ausencia de respuesta numérica de una especie frente a la otra.

Si bien el intestino puede ser simplificado en un eje lineal para el estudio parasitológico (Bush & Holmes, 1986), el intestino de roedores herbívoros presenta diferencias morfológicas, histológica y químicas a lo largo de un continuo espacial (Derting & Bogue, 1993). Debido a que existe un gradiente de condiciones a lo largo del intestino de los hospedadores, las mismas no serían igualmente favorables para las diferentes especies de parásitos (Holmes, 1990). Así, los helmintos deben seleccionar y ocupar las zonas más favorables (Crompton, 1973; Holmes, 1990). Así, si bien los parásitos se distribuyen a lo largo del intestino delgado de *C. talarum* (*P. ctenomydis* y *S. myopotami*), se detectó un aumento de la abundancia en las primeras porciones que serían los de mayor calidad de recursos.

Particularmente, se hallaron individuos de *P. ctenomydis* a lo largo de todo el órgano presentando una amplitud de nicho mayor que la de *S. myopotami* y ocupando parte de su nicho. Además se halló un solapamiento mínimo de sus nichos y esto se debería a que la co-ocurrencia en el mismo microhábitat es producto del azar. Por consiguiente, las infracomunidades del intestino delgado, al igual que las del ciego intestinal no estarían influenciadas por interacciones intraespecíficas debido a la abundancia de recursos o a diferencias en la utilización del micro hábitat.

La presencia y los diferentes valores de abundancias de *T. pampeana* en las tres poblaciones de roedores subterráneos estudiadas hasta el momento (*C. talarum*

de Mar de Cobo A = 2 y Necochea A = 1.4 y *C. australis* de Necochea A = 21) (Rossin, 2002; Rossin & Malizia, 2005) y el hecho de que no se hallara ningún indicio de interacciones entre *T. pampeana* y *P. uncinata* en *C. talarum* de Mar de Cobo permite inferir que la alta densidad de esta especie en *C. australis* podría deberse a las características del macro ambiente y/o a las características biológicas y/o genéticas de la especie hospedadora y no a una disminución por competencia interespecífica en *C. talarum*. Esto, refuerza los resultados hallados y discutidos en el Capítulo 2.

Por otro lado, la presencia de *P. uncinata* en *C. talarum* de Mar de Cobo no afectaría ni el número ni el asentamiento de las infrapoblaciones de *T. pampeana* a pesar de su alta prevalencia e intensidad.

Por todo lo antes mencionado, la falta de respuesta numérica y funcional de una especie de parásito frente a la presencia de otra especie en los roedores subterráneos aquí estudiados, permite concluir que los recursos espacio y alimento son abundantes o que existen diferencias pequeñas pero consistentes en el uso del recurso que hacen que las especies no interactúen.

Cabe destacar que, aunque *Trichostrongylus duretteae* no pudo ser evaluado cuando el intestino delgado fue dividido en porciones, la presencia accidental y poco abundante de este nematodo en las infracomunidades parasitarias de *C. talarum* no generaría ningún tipo de respuesta, ni numérica ni funcional, de las otras especies.

Además de los efectos de la competencia interespecífica sobre las abundancias o los cambios en el uso de los recursos de especies que cohabitan una misma especie de hospedador y/u órgano evaluados hasta el momento, los efectos de la competencia intra e interespecífica pueden verse reflejados en uno o más parámetros del ciclo de vida de los parásitos (Bottomley *et al.*, 2007). En tal sentido, la tasa de producción de huevos de una determinada especie de parásito puede ser afectada cuando el número de coespecíficos aumenta y el recurso disponible es limitado. Esto ha sido observado en cestodos donde la baja tasa de producción de huevos fue correlacionada con altas cargas parasitarias (Read, 1951) y también ha

sido observado en nematodos (Fleming, 1988; Stear & Bishop, 1999) y ha sido atribuido a la competencia intra e interespecífica (Holmes, 1961, 1962).

Las características particulares del nematode *G. subterraneus*, única especie presente en el estomago de *C. talarum*, resultó ser un excelente modelo (número y tamaño de huevos en el útero de las hembras posible de cuantificar) para explorar el efecto de la competencia intraespecífica en el éxito reproductivo de esta especie.

En tal sentido, los resultados obtenidos permiten concluir que debido a que *G. subterraneus* vive en bajas densidades en la población de hospedadores (mas aun si se tiene en cuenta el volumen relativo de los parásitos en relación con el volumen del estómago del hospedador) el número de coespecíficos (por lo tanto la potencial competencia intra específica) no afectaría la disponibilidad de recursos utilizados por las hembras para la producción de huevos. Así, la abundancia del parásito no estaría regulada de una manera denso-dependiente. De hecho, aunque se observó una tendencia a correlacionar positivamente la masa de producción de huevos total de los nematodos con el número de coespecíficos por hospedador, la tendencia fue muy débil ($P = 0,08$).

Aunque la relación entre la cantidad (número de huevos) y la calidad (volumen del huevo) de la descendencia de los parásitos ha recibido poca atención, es esperable una compensación entre el número y el volumen de los huevos. Esto puede ser explicado por el hecho de que la energía asignada para proporcionar más recursos a cada huevo no puede ser utilizada simultáneamente en producir más huevos, dando como resultado una correlación negativa entre el número y el tamaño de los huevos y el tamaño. En un nivel interespecífico, se han hallado correlaciones negativas entre el tamaño del huevo y el número relativo de huevos por puesta en algunos taxa parasitarios, tales como los copépodos (Poulin, 1995b), pero no en otros taxa como por ejemplo en los nematodos (Skorping *et al.*, 1991). Timi *et al.* (2005) demostraron que, a pesar de la alta variabilidad en el tamaño de las hembras de copépodos, no hubo

asociación entre el número de huevos y el volumen una vez que los efectos del tamaño del cuerpo fueron corregidos.

En el presente trabajo se obtuvieron resultados similares, apoyando la idea de que la alta disponibilidad del recurso puede eliminar cualquier conflicto con respecto a la asignación de recursos entre el número y el tamaño de los huevos de parásitos. En contraste con otros taxa de animales, los parásitos (hasta el momento solo las hembras de nematodos y de copépodos que fueron estudiados) parecen capaces de invertir los recursos tanto en el tamaño como en el número de huevos simultáneamente. Es decir, los parásitos parecen no estar limitados por el recurso. Por lo tanto, *G. subterraneus* no estaría obligado a tener un uso diferencial del recurso ya que todos los individuos tienen una fuente prácticamente ilimitada del mismo y solamente el tamaño del gusano, pero no la intensidad de la infección ni la calidad del hospedador, tendrían influencia sobre la masa de producción de huevos (Rossin *et al.* 2005b).

Esto podía ser atribuido a las características particulares del hospedador pero sin embargo, el hecho de que estas tendencias también fueran encontradas entre los copépodos ectoparásitos (Timi *et al.*, 2005), estaría indicando que estos aspectos de la ecología reproductiva son comunes a los parásitos y no una consecuencia del estilo de vida subterráneo del hospedador.

Es necesario hallar evidencia adicional sobre la ecología reproductiva de parásitos de hospedadores que viven en hábitat imprevisibles (por ejemplo: roedores superficiales) o poblaciones de hospedadores en donde las comunidades parasitarias están estructuradas por la competencia para probar estas hipótesis.

Finalmente y por todo lo antes mencionado, las comunidades parasitarias de las especies de roedores subterráneos del género *Ctenomys* estudiadas hasta el momento pueden ser clasificadas como aislacionistas ya que presentan características típicas a las comunidades de este tipo definidas por Holmes & Price (1986), presentando baja riqueza parasitaria y recursos ilimitados (espacio y alimento) siendo

las infrapoblaciones generalmente pequeñas y raramente la co-ocurrencia de parásitos a altas densidades en un mismo hospedador podría generar interacciones significativas. Estas características de las comunidades parasitarias que albergaron los roedores subterráneos estudiados en este trabajo se deberían en parte a la homogeneidad y estabilidad del ambiente subterráneo.

CONCLUSIONES GENERALES

- La fauna parasitaria de los roedores del genero *Ctenomys* aquí estudiadas estuvo compuesta por 6 especies de nematodes y una especie de cestode: *Trichuris pampeana*, *Paraspidodera uncinata*, *Graphidiodes subterraneus*, *Pudica ctenomydis*, *Strongyloides myopotami*, *Trichostrongylus duretteae* y *Taenia talicei*.
- Se describieron tres nuevas especies, *Graphidiodes subterraneus*, *Pudica ctenomydis* y *Trichostrongylus duretteae*; y se aportaron nuevas características diagnósticas para las especies *Trichuris pampeana*, *Paraspidodera uncinata* y *Taenia talicei*.
- Se amplía el rango de distribución geográfica y el registro de hospedadores para las especies *Trichuris pampeana*, *Paraspidodera uncinata* y *Taenia talicei*.
- Se resalta la importancia zoonótica de los roedores subterráneos en la transmisión de especies pertenecientes a los géneros *Trichuris*, *Taenia* y *Strongyloides* de importancia sanitaria.
- El hallazgo de *S. myopotami*, parásito de coypos representa una potencial zoonosis para los habitantes de la zona y evidencia la plasticidad de esta especie de stroglyoideo para parasitar hospedadores de diferentes especies relacionadas filogenéticamente.

- La mayoría de las especies que albergaron *C. talarum* y *C. australis* poseen ciclos de vida directo y son transmitidos a través de la materia fecal. Estos roedores son hospedadores definitivos para todos los nematodos y solo fueron hospedadores intermediarios para las larvas de cestodes.
- El hallazgo de un estadio larval de cestode y su alta prevalencia e intensidad en la población hospedadora indica que la depredación sobre estos roedores por parte de carnívoros es más común de lo que se conocía hasta el momento.
- *Trichuris pampeana*, presente en varias especies de roedores del género *Ctenomys*, sería un parásito presente en estos hospedadores desde tiempos anteriores a su cladogénesis explosiva. Este nematode estaría en proceso de especiación ya que presenta diferencias morfométricas y atributos poblacionales específicos para cada especie hospedadora.
- Las infracomunidades y/o comunidades parasitarias de los roedores subterráneos no estarían modeladas o estructuradas por las características biológicas de las poblaciones hospedadoras.
- Las infracomunidades y comunidades parasitarias de los roedores subterráneos no presentan ninguna evidencia de interacciones intra e inter específicas de importancia relevante para la determinación de su estructura.
- Las comunidades parasitarias de los roedores subterráneos serían de tipo aislacionista, con infracomunidades insaturadas con bajas densidades poblacionales, alta disponibilidad de recursos pocas especies co-ocurriendo en un mismo hospedador/órgano.

- La estabilidad del ambiente subterráneo sería uno de los principales factores que influencia la estabilidad estacional de las poblacionales de las especies de parásitos que albergan los roedores del género *Ctenomys*

BIBLIOGRAFÍA

- Abu-Madi M. A., Behnke J. M., Lewis J. W. & Gilbert F. S., 1998.** Descriptive epidemiology of *Heligmosomoides polygyrus* in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. *Journal of Helminthology* **72**: 93-100.
- Abu-Madi M. A., Behnke J. M., Lewis J. W. & Gilbert F. S. 2000.** Seasonal and site specific variation in the component community structure of intestinal helminths in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. *Journal of Helminthology* **74**: 7-15.
- Aho J. M. & Bush A. O. 1993.** Community richness in parasites of some freshwater fishes from North America. En: *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and geographical Perspective* (Ricklefs R. E. & Schuluter D., Editors). University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson R. C. 2000.** Nematode parasites of Vertebrates. Their development and transmission. 2nd Ed. CABI Publishing, Wallingford Oxon and New York.
- Anderson R. M. 1993.** *Modern Parasitology*. Blackwell, Oxford.
- Anderson R. M. & May R. M. 1978.** Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* **47**:219-247.
- Anderson R. C., Chabaud A. G. & Willmott S. Eds. (1974-1983).** CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates. CAB. Farnham Royal, Bucks, England.
- Arneberg P., Skorping A. & A. F. Read. 1998.** Parasite abundance, body size, life histories and the energetic equivalence rule. *American Naturalist* **151**: 497-513.
- Artigas P. T. & Pacheco G. 1933.** *Strongyloides myopotami* n. sp. (Nematoda). *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie* **112**: 406-407.
- Asakawa, M. 2005.** Perspectives of host-parasite relationships between rodents and nematodes in Japan. *Mammal Study* **30**: S95-S99.

- Audebert F., Cassone J., Hoste H. & Durette-Desset M. C. 2000.** Morphogenesis and distribution of *Trichostrongylus retortaeformis* in the intestine of the rabbit. *Journal of Helminthology* **74**: 95-107.
- Audebert F., Hoste H. & Durette-Desset M. C. 2002.** Life cycle of *Trichostrongylus retortaeformis* in its natural host, the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Helminthology* **76**: 189-192.
- Audebert F., Cassone J., Kerboeuf D. & Durette-Desset M. C. 2003.** Development of *Trichostrongylus colubriformis* and *Trichostrongylus vitrinus*, parasites of ruminants in the rabbit and comparison with *Trichostrongylus retortaeformis*. *Parasitology Research* **90**: 57-63.
- Babero B. B. & Lee J. W. 1961.** Studies on the helminths of nutria, *Myocastor coypus* (Molina), in Louisiana with check-list of other worm parasites from this host. *Journal of Parasitology* **47**: 378-390.
- Babero, B. B. & 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. & Murua R. B. 1990.** A new species of whipworm from South American Hystricomorph rodent. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **85**: 211-213.
- Babero, B. B., P. E. Cattán & Cabello C. 1975.** *Trichuris bradleyi* sp. n., a whipworm from *Octodon degus* in Chile. *Journal of Parasitology* **61**: 1061-1063.
- Babero, B. B., P. E. Cattán & Cabello C. 1976.** A new species of whipworm from the rodent *Akodon longipilis* in Chile. *Transactions of the American Microscopical Society* **95**: 232-235.
- Bajer A., Behnke J. M., Paweczyk A., Kulis K., Sereda M. J. & Sinski E. 2005.** Medium-term temporal stability of the helminth component community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology* **130**: 1-16.
- Baylis, H. A. 1929.** *A Manual of Helminthology Medical and Veterinary*, London.

- Baylis H. A. 1945.** Helminths from the American cotton-rat (*Sigmodon hispidus*). *Annales Mag. Natural History* **12**:189-195.
- Behnke J. M., Lewis J. W., Mohd Zain S. N. & Gilbert F. S. 1999.** Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host age, sex and year on the prevalence and abundance of infections. *Journal of Helminthology* **73**: 31-44.
- Behnke J. M., Harris P.D., Bajer A., Barnard C. J., Sherif N., Cliffe L., Hurst J., Lamb M., Rhodes A., James M., Clifford S. & Gilbert F. S. 2001a** Variation in the helminth community structure in spiny mice (*Acomys dimidiatus*) from four montane wadis in the St Katherine region of the Sinai Peninsula in Egypt. *Parasitology* **129**: 1-20.
- Behnke J. M., Bernard C. J., Bajer A., Bray D., Dinmore J., Frake K., Osmond J., Race T. & Sinski E. 2001b.** Variation in the helminth community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from three comparable localities in the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology* **123**: 401-414.
- Behnke J. M., Harris P. D., Bajer A., Barnard C. J., Sherif N., Cliffe L., Hurst J., Lamb M., Rhodes A., James M., Clifford S., Gilbert F. S. & Zalat S. 2004.** Variation in the helminth community structure in spiny mice (*Acomys dimidiatus*) from four montane wadis in the St Katherine region of the Sinai Peninsula in Egypt. *Parasitology* **129**: 1–20
- Behnke J. M., Gilbert F. S., Abu-Madi M. A. & Lewis J. W. 2005.** Do the helminth parasites of wood mice interact? *Journal of Animal Ecology* **74**: 982–993.
- Bell G. & Burt A. 1991.** The comparative biology of parasite species diversity: internal helminths of freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* **60**:1047-1064.
- Berland B. 1984.** Basic techniques involved in helminth preservation. *Systematic Parasitology* **6**: 242-245.
- Boero J. J. & Boehringer I. K. 1967.** El parasitismo de nuestra fauna autóctona. *Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias. La Plata* **21**: 167-172.

- Bottomley C., Isham V. & Basáñez M. G., 2007.** Population biology of multispecies helminth infection: interspecific interactions and parasite distribution. *Parasitology* **131**: 417-433.
- Bretanha Ribeiro P. Müller G., Peixoto Costa P. R. & Mascarenhas W. M. 1985.** *Paraspidodera uncinata* (Rudolphi 1819) Travassos, 1914 em *Cavia porcellus* no Município do Capao do Leao, Rio Grande do Sul, Brasil. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinaria e Zootecnia* **37**: 377-379.
- Bundy, D.A.P. & Cooper E. S: 1989.** *Trichuris* and trichuriasis in humans. *Advances in Parasitology* **28**: 107-173.
- Burk J. W. & Junge R. C. 1960.** A new type of water dermatitis in Louisiana. *Southern Medical Journal* **53**:716-719.
- Busch C. 1989.** Metabolic rate and thermoregulation in two species of tuco-tuco, *Ctenomys talarum* and *Ctenomys australis* (Caviomorpha: Octodontidae). *Biochemistry and Physiology* **93**: 345-347.
- Busch C., Malizia A. I., Scaglia O. A. & Reig O. A. 1989.** Spatial distribution and attributes of population of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Mammalogy* **70**: 204-208.
- Bush A. O. & Holmes J. C. 1986.** Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology* **64**: 132-141.
- Bush A. O., Aho J. M. & Kennedy C. R. 1990.** Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evolutionary Ecology* **4**: 1-20.
- Bush A. O., Laffery K. D., Lost J. M. & Shostak A. W. 1997.** Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. *Journal of Parasitology* **83**: 575-583.
- Canepuccia A. D. 2005.** Efecto del incremento de las precipitaciones sobre la estructura comunitaria de un pastizal del sudeste de la región Pampeana, Argentina. Tesis de Doctorado en Ciencias, Universidad Nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

- Chandler, A.C. 1930.** Specific characters in the genus *Trichuris*, with a description of a new species *Trichuris tenuis*, from a camel. *Journal of Parasitology* **16**: 198-206.
- Combes C. 1996.** Parasite, biodiversity and ecosystem stability. *Biodiversity and Conservation* **5**: 953-962.
- Combes C. 1995.** *Interactions durables: Ecologie et Evolution du Parasitisme*. Masson, Paris.
- Combes C. & Théron A. 2000.** Metazoan parasites and resource heterogeneity: constraints and benefits. *International Journal for Parasitology* **30**: 299-304.
- Comparatore M. V., Agnudsdei M. & Busch C. 1992.** Habitat relations in sympatric populations of *Ctenomys australis* and *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae) in a natural grassland. *Zeitschrift fur Säugetierkunde* **57**: 47-55.
- Comparatore M. V., Cid M. S. & Busch C. 1995.** Dietary preferences of two sympatric subterranean rodent populations in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* **68**: 197-206.
- Contreras J. & Reig O. A. 1965.** Datos sobre la distribución del género *Ctenomys* en la zona costera de la Provincia de Buenos Aires, comprendida entre Necochea y Bahía Blanca. *Phycis* **25**: 169-186.
- Correa Gômes, D., R. M. Lanfredi, R. Magalhães Pinto & 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.
- Crofton H. D. 1971.** A quantitative approach to parasitism. *Parasitology* **62**: 179-193.
- Crompton D. W. T. 1973.** The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates. *Biological Review* **48**: 27-83.
- Cutrera A. P. & Antinuchi C. D. 2004.** Cambios en el pelaje del roedor subterráneo *Ctenomys talarum*: posible mecanismo térmico compensatorio. *Revista Chilena de Historia Natural* **77**: 235-242.

- Del Valle J. C., Lohfelt M. I., Comparatore V. M., Cid M. S. & Busch C. 2001.** Feeding selectivity and food preference of *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Mammalian Biology* **66**: 165-173.
- Derting T. L. & Bogue B. A. 1993.** Responses of the gut to moderate energy demands in a small herbivore (*Microtus pennsylvanicus*). *Journal of Mammalogy* **74**: 59-78.
- Dittmar K. 2002.** Arthropod and helminth parasites of the Wild Guinea pig, *Cavia aperea*, from the Andes and the Cordillera in Perú, South America. *Journal of Parasitology* **88**: 409-411.
- Dobson A. P. 1988.** The population biology of parasite-induced changes in host behaviour. *Quarterly Review of Biology* **63**: 139-165.
- Dobson A. P. & Hudson P. J. 1986.** Parasites, disease and the structure of ecological communities. *Trends in Ecology and Evolution* **1**: 11-15.
- Dobson A. P., Waller P. J. & Donald A. D. 1990.** Population dynamics of *Trichostrongylus colubriformis* in sheep: the effect of infection rate on the establishment of infective larvae and parasite fecundity. *International Journal for Parasitology* **20**: 347-352.
- Dollfus R. 1960.** Cystique d'un nouveau *Taenia*, de la cavité peritoneale d'un *Ctenomys* (Rodentia) de l'Uruguay. *Archivos de la Sociedad de Biología de Montevideo*, vol. xxv 47-51.
- Dorris M., Viney M. E. & Blaxter M. L. 2002.** Molecular phylogenetic analysis of the genus *Strongyloides* and related nematodes. *International Journal for Parasitology* **32**: 1507-1517.
- Durette-Desset M. C. 1985.** Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Advances in Parasitology* **24**: 239-306.
- Durette-Desset M. C. 1990.** *Pudica pujoli* n. sp. (Nematoda, Trichostrongyloidea), parasite d'un Rongeur Caviidae de Bolivie. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* **65**:141-144.

- Durette-Desset M. C. & Chabaud A. G. 1981.** Nouvel essai de classification des Nématodes Trichostrongyloidea. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* **56**: 297-312.
- Durette-Desset M. C. & Justine J. L. 1991.** A cladistic analysis of the genera in the subfamily Pudicinae (Nematoda, Trichostrongyloidea, Heligmonellidae). *International Journal for Parasitology* **5**: 579-587.
- Durette-Desset M. C., Deharo E., Santiváñez-Galarza J. L. & Chabaud A.G. 2001.** New Pudicinae (Trichostrongylina, Heligmosomoidea) coparasites of *Proechimys longicaudatus* (Caviomorpha) from Bolivia. I – Description of *Pudica ginsburgi* n. sp. and *Helimostromylus chiarae* n. sp. *Parasite* **8**: 223-230.
- Eberhardt A. G., Mayer W. E. & Eberhardt A. S. 2007.** The free-living generation of the nematode *Strongyloides papillosus* undergoes sexual reproduction. *International Journal for Parasitology* **37**: 989-1000.
- Esch G. W. & Fernández J. C. 1993.** *A functional Biology of Parasitism: Ecological and Evolutionary Implications*. Chapman & Hall, London.
- Esch G.W., Bush A.O. & Aho J.M. 1990.** *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman and Hall. London & New York.
- Ferrari N., Cattadori I. M., Nespereira J., Rizzoli A. & Hudson P. J. 2004.** The role of host sex in parasite dynamics: field experiments on the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Ecology Letters* **7**: 88-94.
- Fleming M. W. 1988.** Size of inoculum dose regulates in part worm burdens, fecundity and length in ovine *Haemonchus contortus* infection. *Journal of Parasitology* **74**: 975-978.
- Freitas J. F. T. 1956.** Notas Sobre “Heterakidae” Railliet & Henry, 1914 (Nematoda, Subuluroidea). *Revista Brasileira de Biologia* **16**: 461-482.
- Gardner S. L. 1991.** Phyletic coevolution between subterranean rodents of genus *Ctenomys* (Rodentia: Hystricognathi) and nematodes of the genus *Paraspidodera*

- (Heterakoidea: Aspidoderidae) in the Neotropics: temporal and evolutionary implications. *Zoological Journal of the Linnean Society* **102**: 169-201.
- Gotelli N. J. & Rohde K. 2002.** Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecology Letters* **5**: 86-94.
- Gregory R. D. 1990.** Parasite and host geographic range as illustrated by waterfowl. *Functional Ecology* **4**: 645-654.
- Gregory R. D. Keymer A. E. & Harvey P. H. 1996.** Helminth parasites richness among vertebrates. *Biodiversity and Conservation* **5**: 985-997.
- Grove D. I. 1989.** *Strongyloidiasis: A major roundworm infection of man.* Taylor and Francis, London.
- Guégan J. F., Lambert A., Lévêque C., Combes C. & Euzet L. 1992.** Can host body size explain the parasite species richness in tropical freshwater fishes? *Oecologia* **90**: 197-204.
- Hamilton W. D. & Suk M. 1982.** Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* **218**: 384-387.
- Haukisalmi V. & Henttonen H. 1993.** Coexistence in helminths of the bank vole, *Clethrionomys glareolus*. I. Patterns of co-occurrence. *Journal of Animal Ecology* **62**: 221-229.
- Haukisalmi, V., Henttonen, H. & Tenora, F. 1988.** Population dynamics of common and rare helminths in cyclic vole populations. *Journal of Animal Ecology* **57**: 807-825.
- Hoberg, E. P. 2002.** *Taenia* tapeworms: their biology, evolution and socioeconomic significance. *Microbes and Infection* **4**: 859-866.
- Holmes J. C. 1961.** Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding. *Journal of Parasitology* **47**: 206-209
- Holmes J. C. 1962.** Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) II. Effects if growth. *Journal of Parasitology* **48**: 87-96.

- Holmes J. C. 1973.** Site segregation by parasitic helminthes; interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Canadian Journal of Zoology* **51**: 333-347.
- Holmes J. C. 1990.** Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* **65** (Suppl.): S69-S72.
- Holmes J. C. & Price P. W. 1986.** Communities of parasites. En: *Community Ecology: Pattern and Process* (Anderson, D. J. & Kikkawa J. Eds). Oxford Blackwell Scientific Publication.
- Janovy J. Jr., Clopton R. E., Clopton D. A., Snyder S. D., Efting A. & Krebs L. 1995.** Species density distributions as null models for ecologically significant interactions of parasite species in an essemblage. *Ecological Modelling* **77**: 189-196.
- Jimenez-Ruiz F. A. & Gardner S. L. 2003.** Aspidoderid nematodes from Bolivian armadillos, with the description of a new species of *Lauroia* (Heterakoidea: Aspidoderidae). *Journal of Parasitology*, **89**: 978-983.
- Jojola S. M., Witmer G. & Nolte D. 2005.** Nutria: and invasive rodent pest or valued resource? Proceedings of the 11th Wildlife Damage Management Conference (D.L. Nolte, K.A. Fagerstone, Eds).
- Jones J. T., Breeze P. & Kusel J. R. 1989.** Schistosome fecundity: influence of host genotype and intensity of infection. *International Journal for Parasitology* **19**: 769-777
- Kennedy C. R., Laffoley D. D., Bishop G., Jones P. & Taylor M. 1986.** Communities of parasites of freshwater fish of Jersey, Channel Islands. *Journal of Fish Biology* **29**: 215–226.
- Keymer A. E. 1982.** Density-dependent mechanisms in the regulation of intestinal helminth populations. *Parasitology* **84**: 573-587
- Khalil M. & Vogelsang E. G. 1931a.** *Paraspidodera americana* n. sp. parasitic in South American rodent. *Zeitschrift für Parasitenkunde* **3**: 142-144.

- Khalil M. & Vogelsang, E. G. 1931b.** On new species of *Paraspidodera*, *P. uruguayana* sp. n. *Zeitschrift für Parasitenkunde* **3**: 145-147.
- Kisielewska, K. 1970a.** Ecological organization of intestinal helminth groupings in *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) (Rodentia). 1. Structure and seasonal dynamics of helminth groupings in a host population in the Bialowieza National Park. *Acta Parasitologica Polonica* **18**: 121-147.
- Kisielewska, K. 1970b.** Ecological organization of intestinal helminth groupings in *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) (Rodentia). III. Structure of the helminth groupings in *C. glareolus* populations of various forest biocoenoses in Poland. *Acta Parasitologica Polonica* **18**: 163-176.
- Kisielewska, K. 1970c.** Ecological organization of intestinal helminth groupings in *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) (Rodentia). IV. Spatial Structure of a helminth grouping within the host population. *Acta Parasitologica Polonica* **18**: 177-196.
- Kisielewska K., Fraczak K., Krasowska I. & Zubczewska Z. 1973.** Structure of the intestinal helminthocoenosis in the population of *Microtus arvalis* Pallas, 1778, and the mechanisms of its variability. *Acta Parasitologica Polonica* **21**: 71-83.
- Knight, R. A. 1984.** Morphological differences in *Trichuris ovis* associated with different host species. *Journal of Parasitology* **70**: 842-843.
- Krupp I. M. 1961.** Effects of crowding and of superinfection on habitat selection and egg production in *Ancylostoma caninum*. *Journal of Parasitology* **47**:957-961
- Kuris A. M. & Warren J. 1980.** Echinostome cercarial penetration and metacercarial encystment as mortality factors for a second intermediate host, *Biomphalaria glabrata*. *Journal of Parasitology* **66**: 630-635
- Langley R. & Fairley J. S. 1982.** Seasonal variations in infestations of parasites in a wood mouse *Apodemus sylvaticus* populations in the west of Ireland. *Journal of Zoology* **198**: 249-261.
- LeBlanc D. J. 1994.** Nutria. En: *Prevention and control of wildlife damage*. University of Nebraska R. M., Cooperative Extension. Ed. Timm, Lincoln, NE, USA.

- Lee H-F. 1962.** Susceptibility of mammalian host to experimental infection with *Heterobilharzia americana*. *Journal of Parasitology* **48**:740-745.
- Leignel V., Cabaret J. & Humbert J. F. 2002.** New molecular evidence that *Teladorsagia circumcincta* (Nematoda: Trichostrongylidae) is a species complex. *Journal of Parasitology* **88**: 135-140.
- Lent H. & Freitas J. F. T. 1939a.** Some remarks on the genus *Paraspidodera* Travassos 1914 (Nematoda: Subuluroidea). Volumen Jubilar Pro Prof. S. Yoshida, Vol. II. Osaka, Japan.
- Lent H. & Freitas J. F. T. 1939b.** Contribuicao ao conhecimento da fauna helmintologica de Argentina *Graphidioides mazzai* n. sp., parasito de *Galea leucoblephara* (Burm.). *Revista Medico Sirurgica do Brasil* **53**: 225-227.
- Lent H. & Freitas J. F. T. 1948.** Uma coleção de Nematódeos, parasitos de vertebrados, do Museu de Historia Natural de Montevideo. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* **46**: 1-71.
- Lewis R. 1968.** *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, New Jersey.
- Little M. D. 1966.** Comparative morphology of six species of *Strongyloides* (Nematoda) and redefinition of the genus. *Journal of Parasitology* **52**: 69-84.
- Loos-Frank B. 2000.** An up-date of Verster's (1969) "A taxonomic revision of the genus *Taenia* Linnaeus" (Cestoda) in table format. *Systematic Parasitology* **45**: 155-183.
- Lowery G. H. Jr. 1974.** *The mammals of Louisiana and its adjacent waters*. Louisiana State University Press, Baton Rouge.
- Magurran A. E. 1988.** *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton.
- Malizia A. I. 1994.** Ecología poblacional de *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata.
- Malizia A. I. & Busch C. 1991.** Reproductive parameters and growth in the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Mammalia* **56**: 293-306.

- Malizia, A.I. & Busch C. 1997.** The breeding biology of the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Journal of Zoology* **242**: 463-471.
- Malizia A. I., Vassallo A. I. & Busch C. 1991.** Population and habitat characteristics of two sympatric species of *Ctenomys* (Rodentia: Octodontidae). *Acta Theriologica*. **36**: 87-94.
- Malizia A. I., Zenuto R. R. & Busch C. 1995.** Demographic and reproductive attributes of dispersers in two populations of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tuco). *Canadian Journal of Zoology* **73**: 732-738.
- Marcogliese D. J. 2001.** Pursuing parasites up the food chain: Implications of food web structure and function on parasite communities in aquatic systems. *Acta Parasitologica* **46**: 82-93.
- Marcogliese D. J. & Cone D. K. 1997.** Food webs: a plea for parasites. *Trends in Ecology and Evolution* **12**: 320-325.
- Marsili C. I. 1997.** Estudio de los sistemas parasitarios presentes en *Myocastor coypus* Molina, 1782 (Mammalia; Rodentia) en la localidad de La Salada Grande, Provincia de Buenos Aires. Tesis de Grado. Universidad nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- Martino N., Zenuto, R. & Busch C. 2007.** Nutritional responses to different diet quality in the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (tuco-tucos). *Comparative Biochemistry and Physiology* **174**: 974-982.
- Massoia E. & Fornes A. 1964.** Nuevos datos sistemáticos, biológicos y etoecológicos de *Oryzomys (Oligoryzomys) delticola* Thomas (Rodentia-Cricetidae). *Delta del Paraná* **4**: 35-47.
- Matsudate H., Miyoshi Y., Tamura N., Murata K., Maruyama S., Kimura J., Nogami S., Maeda K., Fukumoto Y., Akasako R. & Asakawa M. 2003.** A survey of the parasitic helminths of alien rodents (belly-banded squirrel *Callosciurus erythraeus* and nutria *Myocastor coypus*) in Japan. *Japanese Journal of Zoo and Wildlife Medicine* **8**: 63-67

- Mattiucci S. & Nascetti G. 2006.** Molecular systematics, phylogeny and ecology of anisakid nematodes of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845: an update. *Parasite* **13**: 99-113.
- Mattiucci S. A. & Nascetti G. B. 2007.** Genetic diversity and infection levels of anisakid nematodes parasitic in fish and marine mammals from Boreal and Austral hemispheres. *Veterinary Parasitology* **148**: 43-57.
- McClelland, G. 2002.** The trouble with sealworms (*Pseudoterranova decipiens* species complex, Nematoda): A review. *Parasitology* **124**: 183-203.
- Minchella D. J. & Scott M. E. 1991.** Parasitism: a cryptic determinant of animal communities structure. *Trends in Ecology and Evolution* **6**: 250-254.
- Miyazaki I. 1991.** *Helminth zoonoses*. International Medical Foundation of Japan. Tokyo,
- Montgomery S. S. J. & Montgomery W. I. 1989.** Spatial and temporal variation in the infracommunity structure of helminths of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae). *Parasitology* **98**: 145-150.
- Montgomery S. S. J. & Montgomery W. I. 1990.** Structure, stability and species interactions in helminth of wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *International Journal Parasitology* **20**: 225-242.
- Moore S. L. & Wilson K. 2002.** Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* **297**: 2015: 2018.
- Morales G. & Pino L. A. 1987.** *Parasitología cuantitativa*. Fundación Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, Venezuela.
- Morand S. & Arias-Gonzales E. 1997.** Is parasitism a missing ingredient in model ecosystems? *Ecological Modelling* **95**: 61-74.
- Morand S. & Poulin R. 1998.** Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology* **12**: 717-727.
- Morand S., Simková A., Matejusová I., Plaisance L., Verneau O. & Desdevises Y. 2002.** Investigating patterns may reveal processes: evolutionary ecology of ectoparasitic monogeneans. *International Journal of Parasitology* **32**: 111-119.

- Ortells M. O. 1990.** *Biología evolutiva del género Ctenomys*. Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- Ortells M. O. 1995.** Phylogenetic analysis of G-banded karyo-types among the South American subterranean rodents of genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae), with special reference to chromosomal evolution and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 54: 43-70.
- O'Sullivan H. M., Small C. M. & Fairley J. S. 1984.** A study of parasitic infestations in populations of small rodents (*Apodemus sylvaticus* and *Clethrionomys glareolus*) on Ross Island, Killarney. *Journal of Life Sciences, Royal Dublin Society* 5: 29-42.
- Parona C. 1900.** Di alcuni elminti del Museo Nacional di Buenos Aires. *Comunicaciones del Museo Nacional de Buenos Aires* 1: 190-197.
- Patrick M. J. 1991.** Distribution of enteric helminthes in *Glaucomys volans* L. (Sciuridae): a test for competition. *Ecology* 72: 755-758.
- Pearson O. P. 1959.** Biology of subterranean rodents, *Ctenomys*, in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"* 9: 1-56.
- Pearson O. P.; Binsztein N., Boiry L., Busch C., Di Pace M., Gallopin G., Penchaszadeh P. & Piantadina M.. 1968.** Estructura social, distribución espacial y composición por edades de una población de tuco tucos (*Ctenomys talarum*). *Investigaciones Zoológicas Chilenas*, 13:47-80.
- Pedersen A. B. & Fenton A. 2007.** Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 22: 133-139.
- Pence D. B. 1990.** Helminth community of mammalian host: concepts at the infracommunity, component and compound community levels. *In: Parasite Communities: Patterns and Processes*. G. W. Esch, A. O. Bush, and J. M. A Aho (eds.) Chapman and Hall, New York 233-260 .
- Pereira C. & Vaz Z. 1933.** Nota sobre a presença de *Paraspidodera uncinata*, em cobaias de São Paulo. *Revista de Biologia e Higiene* 4: 52-55.
- Pielou E. C. 1969.** *An introduction on mathematical ecology*. New York, London, Sydney,

Toronto: Wiley-Interscience .

- Pinto R. M., Gomes D. C., Muniz Pereira L. C. & Noronha D. 2002.** Helminths of guinea pig, *Cavia porcellus* (Linnaeus), in Brazil. *Revista Brasileira do Zoologia* **19**: 261-269.
- Poulin R. 1995a.** Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs* **65**: 283-302.
- Poulin R. 1995b.** Clutch size and egg size in free-living and parasitic copepods: a comparative analysis. *Evolution* **49**:325-336.
- Poulin R., 1996.** Patterns in the evenness of gastrointestinal helminth communities. *International Journal for Parasitology* **26**: 181-186.
- Poulin R. 1999.** The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? *International Journal for Parasitology* **29**: 903-914.
- Poulin R. 2000.** Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: biological and statistical causes. *Journal of Fish Biology* **56**: 123-137.
- Poulin R. 2001.** Interactions between species and the structure of helminth communities. *Parasitology* **122**: 3-11.
- Poulin R. 2004.** Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology* **5**: 423-434.
- Poulin R. 2007a.** *Evolutionary Ecology of Parasites*. Second Edition. Princeton University Press, New Jersey.
- Poulin R. 2007b.** Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology* **134**: 763-776
- Poulin R. & Guégan, J. F. 2000.** Nestedness, anti-nestedness, and the relationship between prevalence and intensity in ectoparasite assemblages of marine fish: a spatial model of species coexistence. *International Journal for Parasitology* **30**: 1147-1152.
- Poulin R. & Morand S. 2000.** Parasite body size and interspecific variation in levels of aggregation among nematodes. *Journal of Parasitology* **86**: 642-647.

- Poulin, R. & Morand, S. 2000.** The diversity of parasites. *Quarterly Review of Biology* **75**: 277-293.
- Poulin R. & Morand S. 2004.** *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Books, Washington D. C.
- Poulin R. & Rohde K. 1997.** Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Oecologia* **110**: 278-283.
- Poulin R. & Valtonen E. T. 2001.** Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. *International Journal for Parasitology* **31**: 1194-1204.
- Poulin R., Morand S. & Skorping A. 1999.** Evolutionary biology of host-parasite relationships: reality meets models. *Trends in Ecology and Evolution* **14**: 423-425.
- Price P. W. 1980.** *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press.
- Pritchard M. H. & Kruse G. O. W. 1982.** *The collection and preservation of animal parasites*. University of Nebraska Press.
- Quinnell R. J., Medley G. F. & Keymer A. E. 1990.** The regulation of gastrointestinal helminth populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* **330**:191-201.
- Read C. P. 1951.** The "crowding effect" in the tapeworm infections. *Journal of Parasitology* **37**: 174-178.
- Redford K. H. & Essenberg J. F. 1992.** *Mammals of the Neotropics. The southern cone. 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois .
- Reig O. A. 1989.** Karyotypic repatterning as one triggering factor in cases of explosive speciation. In "Evolutionary Biology of Transient Unstable Populations". Springer Verlag, Berlin , pp 246-289.
- Reig O. A., Busch C., Ortells M. O. & Contrearras J. R. 1990.** An overview of evolution, systematics, population biology, cytogenetics, molecular biology and speciation in

- Ctenomys*. In " Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels" (E. Nevo and O. A. Reig, Eds) Wiley-Liss, NY pp 97-128.
- Renaud F., Clayton D. & DeMeeüs T. 1996.** Biodiversity and evolution in host-parasite associations. *Biodiversity & Conservation* **5**: 963-974.
- Robles M. R. & Navone G. T. 2004.** Estado actual del conocimiento de los nematodos parásitos de roedores sigmodontinos de Argentina. XIX Jornadas Argentinas de Mastozoología, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
- Robles M. R., Navone G. T. & Notarnicola J. 2006.** A new species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) from Phyllotini rodents in Argentina. *Journal of Parasitology* **92**: 100-104.
- Rohde K. 1979.** A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. *American Naturalist* **114**: 648-671.
- Rohde K. 1993.** *Ecology of Marine Parasites. An introduction to Marine Parasitology.* CAB International, Wallingford, U.K.
- Rohde K. 1994.** Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. *Parasitology* **109** (Suppl.), S69-S84.
- Rohde K. & Hobbs R. 1986.** Species segregation: competition or reinforcement of reproductive barriers? En: *Parasite Lives. Papers on Parasites, their Host and their associations to Honour J. F. A. Sprent* (ed. Cremin, M. Dobson, C Moorhouse, D. E.) pp. 189-199. University of Queensland Press, St Lucia, London and New York.
- Rohde K., Worthen W. B., Heap M., Hugueny B. & Guégan J. F. 1998.** Nestedness in assemblages of metazoan ecto- and endoparasites of marine fish. *International Journal for Parasitology* **28**: 543-549.
- Romero J. & Boero C. A. 2001.** Epidemiología de la gastroenteritis verminosa de los ovinos en las regiones templadas y cálidas de la Argentina. *Analecta Veterinaria*, **21**(1): 21-37.
- Rossin M. A. 1999:** Estudio de las interrelaciones existentes entre *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae) de la localidad de Necochea y sus parásitos. Tesis de

Grado. Universidad nacional de Mar del Plata, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.

Rossin A. & A. I. Malizia. 2002. Relationship between helminths parasites and demographic attributes of a population of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Parasitology* **88**: 1268-1270.

Rossin, M. A. & Malizia A. I. 2005. Redescription of *Trichuris pamapeana* Suriano and Navone, 1994 (Nematoda: Trichuridae) from the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). *Journal of Parasitology* **91**: 27-130

Rossin M. A. Timi, J. T. & Malizia A. I. 2004. Redescription and new host record of *Paraspidodera uncinata* (Rudolphi, 1819) (Nematoda, Aspidoderidae) from the South American subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *Acta Parasitologica* **49**: 325-331.

Rossin, M. A., Timi J. T. & Malizia A. I. 2005a. *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., Poulin R, Timi J. T. & Malizia A. I. 2005b. Causes of Inter.-individual variation in reproductive strategies of the parasitic nematode *Graphidioides subterraneus*. *Parasitology Research* **96**: 335-339

Rossin M. A., Timi J. T. & Malizia A. I. 2006a. New Pudicinae (Trichostrongylina, Heligmosomoidea), *Pudica ctenomydis* n. sp. parasite of *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae) from Argentina. *Parasitology International* **55**: 83-87

Rossin M. A., Timi J. T. & Malizia A. I. 2006b. A new species of *Trichostrongylus* (Nematoda, Trichostrongyloidea) parasitizing the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae) from Mar de Cobo, Argentina. *Acta Parasitologica* **51**: 286-289

Rousset F., Thomas F., De Meeus T. & Renaud F. 1996. Inference of parasite-induced host mortality from distributions of parasites loads. *Ecology* **77**: 2203-2211.

- Rudolphi C. A. 1819.** Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi. Berolini.
- Scheuring W. 1990.** Examination of the intestinal parasite fauna of nutria (*Myocastor coypus*, Molina 1782) from enclosed breeding units with particular reference to coccidia. Zeszyty Naukowe Akademii Rolniczej we Wrocawiu, Rozprawy **81**: 41 pp.
- Schneider A. 1866.** Monographie der Nematoden, XIII. Berlin
- Schwartz, B. 1926.** Specific identity of whipworms from swine. *Journal of Agriculture Research* **33**: 311-316.
- Scott M. E. 1987.** Regulation of mouse colony abundance by *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology* **95**: 11-124.
- Shostak A. W. & Scott M. E. 1993.** Detection of density-dependent growth and fecundity of helminths in natural infections. *Parasitology* **106**: 527-539
- Siegel S. 1990.** *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. 3^o Edición Ed. Trillas. España.
- Skorping A, Read A. F. & Keymer A. E. 1991.** Life history covariation in intestinal nematodes of mammals. *Oikos* **60**: 365-372
- Skrjabin K. I., Schikhobalowa N. P. & Schulz R. S. 1954.** Osnovi Nematodologii III. Trichostrongylids of animals and man.
- Skrjabin K. I., Shikhobalova N. P. & Lagodovskaya E. A. 1961.** *Osnovy Nematologii Tom X. Oksiuurati zhivotnikh i cheloveka. Chat 2. Izdatel'stvo Akademiya Nauk SSSR, Moskva, U.S.S.R. (In Russian).*
- Smith K. F. & Carpenter S. M. 2006.** Potential spread of introduced black rat (*Rattus rattus*) parasites to endemic deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on the California Channel Islands. *Diversity and Distributions* **12**: 742–748.
- Sousa, W. P. 1994.** Patterns and processes in communities of helminth parasites. *Trends in Ecology and Evolution* **9**: 52-57.
- Stear M. J. & Bishop S. C. 1999.** The curvilinear relationship between worm length and fecundity of *Teladorsagia circumcincta*. *International Journal for Parasitology* **29**:

777-780.

- Stock T. M. & Holmes J. C. 1988.** Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae): the evidence for interactive communities. *Journal of Parasitology* **74**: 214-227.
- Suarez V. H. & Buseti M. R. 1995.** The epidemiology of helminth infections of growing sheep in Argentina's western pampas. *International Journal for Parasitology*, **25**: 489-494.
- Subbotin S. A., Madani M., Krall E., Sturhan D., & Moens M. 2005.** Molecular diagnostics, taxonomy, and phylogeny of the stem nematode *Ditylenchus dipsaci* species complex based on the sequences of the internal transcribed spacer-rDNA. *Nematology* **95**: 1308-1315.
- Suriano D. M. & Navone G. T. 1994.** Three new species of the genus *Trichuris* Roederer, 1761 (Nematoda: Trichuridae) from Cricetidae and Octodontidae rodents in Argentina. *Research and Reviews in Parasitology* **1**: 39-46.
- Sutton C. A. 1974.** Helminths parásitos del quiyá *Myocastor Coypus bonaerensis* Camerson y del cuis *Cavia aparea pamparum* Thomas: Facultad de Ciencias Naturales y Museo. La Plata, Tesis Doctoral.
- Sutton C. A. 1976.** Contribución al conocimiento de la fauna parasitaria Argentina III. Endoparásitos de *Cavia aperea pamparum* Thomas. *Geotrópica* **22**: 33-40.
- Sutton C. A. & 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.
- Tenora F., Wiger R. & Barus V. 1979.** Seasonal and annual variations in the prevalence of helminths in a cyclic population of *Clethrionomys glareolus*. *Holarctic Ecology* **2**: 176: 181.
- Thienpont D., Rochette F. & Vanparijs, O. F. J. 1979.** Diagnóstico de las helmintiasis por medio del examen coprológico. Johnson y Johnson de Argentina S.A. Comercial e Industrial. Div. Veterinaria.

- Thomas F., Vernau V., DeMeeüs T. & Renaud F. 1996.** Parasites as host evolutionary prints: insights into host evolution from parasitological data. *International Journal for Parasitology* **26**: 677-686.
- Timi J. T. 2003.** Habitat selection by *Lernanthropus cynoscicola* (Copepoda: Lernanthropidae): host as physical environment, a major determinant of niche restriction. *Parasitology* **127**: 155-163.
- Timi J. T. & Poulin R. 2003.** Parasite community structure within and across host populations of a marine pelagic fish: how repeatable is it?. *International Journal for Parasitology* **33**: 1353-1362.
- Timi J. T., Lanfranchi A. L. & Poulin R. 2005.** Is there a trade-off between fecundity and egg volume in the parasitic copepod *Lernanthropus cynoscicola*?. *Parasitology Reserch* **95**:1-4.
- Travassos L. 1913.** Sobre as especies brasileiras da subfamilia Heterakinae Railliet and Henry. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* **5**: 271-318.
- Travassos L. 1914.** Contribuição para o conhecimento da fauna helmintologica brasileira. Novo genero da familia Heterakidae Railliet & Henry. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **6**: 137-142.
- Travassos L. 1939.** Sur un *Trichostrongylus* parasite de la *Cavia aperea*. Volumen Jubilare Pro Prof. Sadao Yoshida, Osaka, Japan, Vol. II: 269-270.
- Travassos L. & Darriba A. R. 1929.** Notas sobre Heligmosominae. *Ciencias Médicas* **7**: 432-438.
- Vassallo A. I. 1998.** Functional morphology, comparative behaviour, and adaptation in two sympatric subterranean rodents of the genus *Ctenomys* (Caviomorpha: Octodontidae). *Journal of Zoology* **244**: 415-427.
- Verster A. 1969.** A taxonomic revision of the genus *Taenia* Linnaeus 1758. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* **36**: 3-58

- Vicente J. J., Gomes D. C. & Araujo Filho N. A. 1982.** Alguns helmintos de marsupiais e roedores da Ilha Grande estado de Rio de Janeiro. *Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro* **23**: 3-4.
- Viney M. E. 1988.** Taxonomy and biology of *Strongyloides* Grassi, 1879 (Nematoda). PhD Thesis, University of Liverpool.
- Wilson K., Bjørnstad O. N., Dobson A. P., Merler S., Pogliayen G. Randolph S. E. Read E. F. & Skorping A. 2002.** Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. En *Ecology of Wildlife Disease*. Hudson P. J., Rizzoli A., Grenfell B. T., Heesterbeek H, & Dobson A. P. Eds. Chapter 2. Oxford University Press, Oxford.
- Yamaguti S. 1961.** *The nematodes of vertebrates*. Part 1. Systema helminthum III. Interscience Publishers Inc., New York-London.

AGRADECIMIENTOS

- A la Universidad Nacional de Mar del Plata.
- A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales.
- A los laboratorios de Fisiología y Parasitología.
- A mis Directores: Dra. Ana Malizia y Dr. Juan Timi.
- Al Dr. Guillermo Denegri por realizar las infestaciones experimentales en perros domésticos.
- A mis compañeros de laboratorio Ana Laura Lanfranchi, Ana Julia Alarcos, Paola Braicovich, Delfina Cantatore, Jorge Etchegoin, Juan Timi, Cristina Del Valle y Mónica Barg, por todo su apoyo personal y los lindos momentos compartidos.
- A Alejandra Echeverría, Matías Mora y Roxana Zenuto por cederme gentilmente fotos del ambiente y de los tuco-tucos.
- Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)
- Finalmente, a los tuco tucos y sus parásitos.

