

Libros de **Cátedra**

Macroparásitos

Diversidad y biología

Fabiana B. Drago (Coordinadora)

n
naturales

FACULTAD DE
CIENCIAS NATURALES Y MUSEO


Editorial
de la Universidad
de La Plata



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

MACROPARÁSITOS: DIVERSIDAD Y BIOLOGÍA

Fabiana B. Drago

(Coordinadora)

Facultad de Ciencias Naturales y Museo



*A los estudiantes del pasado, quienes con sus inquietudes,
nos han estimulado para aprender cómo enseñar Parasitología
de una manera más interesante, así como a los que
en el futuro nos plantearán nuevos desafíos.*

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de La Plata y a la Editorial EDULP por generar espacios para la publicación y difusión de obras de interés tanto para el alumnado como para el público en general.

A la Lic. A. Manasanch y a la Diseñadora Erica Medina (EDULP), por su pronta respuesta a todas nuestras inquietudes.

A la Dra. Cristina Damborenea, por sus invaluable aportes a lo largo del desarrollo de la presente obra.

A la Dra. Paula Marcotegui, por su invaluable colaboración con dibujos y fotografías de monogeneos.

A la Dra Lía I. Lunaschi por su colaboración con dibujos de cestodes.

A la Dra. Ana María Marino (FCNyM-UNLP) y al Dr. Santiago Nava (INTA, Rafaela) por el aporte de bibliografía de artrópodos ectoparásitos.

Al Lic. Luis Giambelluca (CEPAVE) por la toma fotográfica de artrópodos ectoparásitos.

Al Dr. José M. Venzal (Universidad de la República, Uruguay), al Méd. Vet. Jairo Mendoza y a la Dra. Darci Moraes Barros-Battesti (ambos del Instituto Butantan, SP, Brasil) por el aporte de fotografías de artrópodos ectoparásitos.

Esta obra contó con el apoyo financiero de varios proyectos de investigación correspondientes al Programa Incentivos Docentes de la Universidad Nacional de La Plata (11/N/728, 11/N751, 11/N752 y 11/N753).

Los parásitos, obviamente, han evolucionado a partir de ancestros de vida libre, primero debían existir animales a su alrededor a quienes explotar. El parasitismo se ha originado independientemente en varios taxa animales, y algunas veces ha surgido más de una vez en un determinado taxón. Los orígenes de los parásitos generalmente se remontan a varios millones de años, según lo indicado por la evidencia fósil disponible.

ADAPTADO DE ROBERT POULIN.
EVOLUTIONARY ECOLOGY OF PARASITES (1998)

Índice

Prefacio _____	6
Capítulo 1 Introducción <i>Graciela T. Navone</i> _____	8
Capítulo 2 <i>Phylum</i> Platyhelminthes <i>Lisandro Negrete y Cristina Damborenea</i> _____	21
Capítulo 3 "Turbellaria" simbioses <i>Cristina Damborenea y Francisco Brusa</i> _____	36
Capítulo 4 Clase Trematoda <i>Lía Inés Lunaschi</i> _____	42
Capítulo 5 Clase Monogenea <i>Fabiana B. Drago y Verónica Núñez</i> _____	68
Capítulo 6 Clase Cestoda <i>Fabiana B. Drago y Verónica Núñez</i> _____	83
Capítulo 7 <i>Phylum</i> Dicyemida <i>Francisco Brusa y Lisandro Negrete</i> _____	107
Capítulo 8 <i>Phylum</i> Acanthocephala <i>Verónica Núñez y Fabiana B. Drago</i> _____	112
Capítulo 9 <i>Phylum</i> Nematoda <i>Graciela T. Navone, M. Fernanda Achinelly, Juliana Notarnicola y M. Lorena Zonta</i> _____	128
Capítulo 10 <i>Phylum</i> Nematomorpha <i>M. Fernanda Achinelly y Juliana Notarnicola</i> _____	157
Capítulo 11 Artrópodos ectoparásitos <i>Marcela Lareschi</i> _____	167
Los autores _____	186

CAPÍTULO 10

Phylum Nematomorpha

M. Fernanda Achinelly y Juliana Notarnicola

Uno no puede enseñarle nada al hombre, solo puede permitirle aprender por sí mismo.

GALILEO GALILEI

Los nematomorfos son un grupo de parásitos de forma vermiforme con aspecto de crin, largos y delgados. Los adultos pueden medir de 10 a 70 cm, pudiendo llegar hasta varios metros. Son llamados vulgarmente pelos de agua. El *Phylum* incluye dos órdenes: los Nectonematida, parásitos de crustáceos marinos como cangrejos y camarones y los Gordiida, generalmente parásitos de artrópodos terrestres tales como grillos, saltamontes, escarabajos, mantis y cucarachas.

Se encuentran en ambientes marinos o de aguas continentales (manantiales, arroyos de montaña, mares, cursos de agua temporarios, aguas subterráneas). En primavera y verano se observan con mayor frecuencia machos y hembras que se agregan en bolas apretadas o nudos gordianos durante el apareamiento.

Características generales

Los nematomorfos son triblásticos, bilaterales, vermiformes y carecen de segmentación. Poseen una cutícula sin cilios. Internamente, solo poseen una capa de musculatura longitudinal y un intestino rudimentario no funcional. La cavidad del cuerpo está presente en los Nectonematida, en tanto que en los Gordiida se encuentra invadida por células mesenquimáticas. Carecen de sistema excretor, respiratorio y circulatorio. Son formas dioicas, con fertilización interna y las hembras depositan los huevos en cadenas gelatinosas. Los adultos presentan gónadas cilíndricas, que desembocan en ambos sexos en una cloaca. Suelen ser confundidos con nematodos, especialmente con aquellos de la familia Mermithidae.

Forma y Función

Externamente presentan colores que van desde el amarillo al marrón. Suele existir dimorfismo sexual. Los machos son más cortos que las hembras y el extremo posterior está enrollado ventralmente.

El extremo anterior o calota es cónico en ambos sexos (Fig.10.1), ligeramente adelgazado, falto de pigmentación, que se continúa con un anillo oscuro o banda pigmentada del que parten dos líneas longitudinales, dorsales y ventrales respectivamente hasta el extremo posterior.

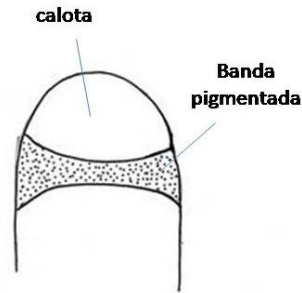


Figura. 10.1. Morfología del extremo anterior.

El extremo posterior en los machos termina en dos lóbulos (Fig. 10. 2), excepcionalmente puede ser entero. Existen formaciones cuticulares rodeando el orificio cloacal tales como cepillos peri-cloacales, tubérculos, pelos, saliencias espiniformes o pliegues cuticulares. El extremo posterior en las hembras generalmente es entero con el orificio cloacal terminal o trilobulado como en el género *Paragordius*.

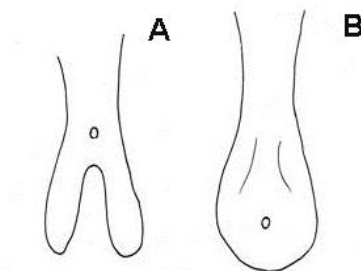


Figura. 10.2. Morfología del extremo posterior y localización de la cloaca. A. macho. B. hembra.

Pared del cuerpo, soporte y locomoción

La cutícula, secretada por la epidermis, es gruesa, está formada por dos capas y muda a medida que el animal crece (Fig. 10. 3).

La capa externa homogénea presenta salientes, verrugas o papilas denominadas areolas. Las areolas pueden proyectarse como papilas cónicas con cerdas, mientras que en otras presentan poros. Los espacios interareolares también pueden tener cerdas o poros según la especie. La disposición y morfología de estas estructuras son de importancia taxonómica. Las areolas coronadas son típicas del género *Chordodes*. Entre las formas subtropicales se destaca *Chordodes brasiliensis* por presentar hasta seis tipos diferentes de areolas.

La capa interna fibrosa está compuesta por un estrato de fibras de colágeno.

La epidermis consta de una única capa de células epiteliales cúbicas o columnares y cubre todo el cuerpo. En los Gordiida forma un cordón epidérmico ventral que contiene al cordón nervioso, en tanto que los Nectonematida aparece además un cordón epidérmico dorsal. La epidermis descansa sobre una lámina basal delgada. Por debajo de la misma se encuentra la capa muscular. Los músculos, al igual que en los Nematoda se disponen longitudinalmente.

La cavidad del cuerpo está constituida por un blastocele remanente en los Nectonematida y en los Gordiida está invadido por células mesenquimáticas (Fig. 10. 3).

Las características hidrostáticas de la cavidad corporal, junto a la gruesa cutícula, constituyen los elementos de soporte el cuerpo.

Los nematomorfos semi-terrestres y de aguas continentales utilizan los músculos para desplazarse por movimientos de enrollamiento y desenrollamiento (movimiento ondulatorio como un látigo). Los marinos en tanto nadan y utilizan movimientos ondulatorios y sedas natatorias.

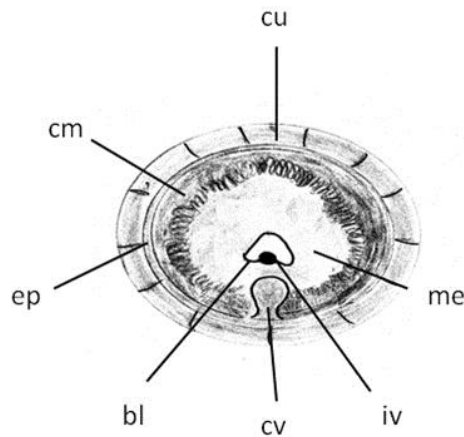


Figura 10.3. Esquema del corte transversal de un nematomorfo (Gordiida) a nivel medio del cuerpo. Abreviaturas: bl, blastocela; cu, cutícula; cm, capa muscular; cv, cordón ventral; ep, epidermis; iv, intestino vestigial; me, mesénquima.

Organización interna

Sistema digestivo

El sistema digestivo consiste en un tubo alargado que recorre toda la longitud del cuerpo. La boca se localiza en la calota, de posición apical o ventral y se continúa con el esófago celular (Fig. 10.4). La boca puede o no estar presente en los adultos, y dependiendo de las especies, el esófago puede estar cuticularizado o no, o bien estar ausente. A continuación se localiza el intestino, que corre dorsal al cordón nervioso ventral, es hueco y desemboca en la parte anterior de la cloaca en los machos y en la región dorsal en las hembras, por desplazamiento del receptáculo seminal. La cloaca está tapizada por cutícula. En la mayoría de los adultos el intestino no es funcional.

El intestino, en los juveniles, está implicado de forma activa en la absorción y en el almacenamiento de nutrientes que llegan hasta él a través de la pared del cuerpo. Además, puede tener un papel importante en la excreción.



Figura 10. 4. Esquema del sistema digestivo.

Sistema circulatorio, intercambio gaseoso, excreción y osmorregulación

El transporte interno se produce por difusión a través de la cavidad del cuerpo y el mesénquima, probablemente favorecido por movimientos del cuerpo.

La excreción y osmorregulación probablemente se producen a nivel celular y no existen protonefridios ni otra estructura para dichas funciones.

Sistema nervioso y órganos de los sentidos

El sistema nervioso consiste en una masa cerebral circumentérica y un cordón nervioso ventral no ganglionado que corre a lo largo del cuerpo ligado al cordón epidérmico ventral por la lámina neural. El cerebro es altamente derivado y carece de la estructura tri-anular típica de otros Cycloneuralia.

El ganglio cerebroide está situado en la calota y se diferencian dos tipos de células: las células nerviosas gigantes y las células nerviosas pequeñas. A lo largo de todo el nervio ventral se presentan fibras ramificadas que inervan la superficie del cuerpo.

En el extremo posterior, los machos pueden presentar un ganglio cloacal dividido en dos ramas que inervan la musculatura de los lóbulos caudales. Todos los nematomorfos son sensibles al tacto y aparentemente algunos lo son a sustancias químicas. Los machos adultos son capaces de detectar hembras desde una cierta distancia. Posiblemente algunas areolas son táctiles y otras quimiorreceptoras.

Reproducción

Los nematomorfos son dioicos. El aparato reproductor masculino está formado por uno o dos testículos cilíndricos. Cada testículo está unido a la cloaca por un corto espermiducto que en algunos casos está dilatado y actúa como vesícula seminal. El aparato genital femenino consta de dos ovarios tubulares.

En el apareamiento la hembra se mantiene inactiva y los machos móviles. Cuando un macho localiza a una hembra receptiva, se enrolla rodeándola y le transfiere un espermátforo o una gota de esperma cerca del poro cloacal de la hembra. Los espermatozoides, aflagelados y con forma de varilla, se desplazan al receptáculo seminal donde se almacenan hasta que los óvulos maduran. La fertilización ocurre en el útero. El huevo es oval, hololecítico, con tres membranas y puede medir entre 40 y 50 micras.

Experimentalmente se observó que las hembras comienzan su puesta de ocho a quince días después de la fecundación y ésta dura de cuatro días a dos meses. El desove es en forma de cordones blanquecinos de contornos irregulares cuya longitud varía de 2 a 40 mm que se adhieren a las hojas de las plantas o piedras, o son llevados durante la formación de los nudos o también llamados pelotones sexuales, donde la mayoría de las hembras ya están fecundadas. Entre los comportamientos cabe destacarse la hembra de *Gordius aquaticus* que permanece enrollada, protegiendo los huevos del ataque de depredadores o del efecto de las corrientes de agua hasta que nacen las larvas, muriendo a menudo en esta posición. Los nematomorfos pueden llegar a oviponer hasta seis millones de huevos por hembra. Las larvas nacen al cabo de 15 a 80 días.

Desarrollo y ciclo de vida

Los nematomorfos pasan por tres estados: un estado larval con una larva equinoderiforme que puede ser libre o estar enquistada, un juvenil parásito y un adulto libre (Fig. 10. 5).

La segmentación es total. La primera segmentación se observa al tercer día, al sexto la gástrula y comienzo del desarrollo del mesénquima. A los 15 días el embrión se alarga antero-posteriormente y adquiere simetría bilateral. A los 20 días aparecen esbozados los principales órganos. El aparato perforante es lo último en diferenciarse, por este motivo, puede observarse un cambio de coloración en la masa de huevos de blanquecino a grisáceo.

Tanto la larva como el adulto son de vida libre y no se alimentan ni transforman, mientras que en la etapa parásita presentan mucha actividad metabólica por el desarrollo de los órganos, especialmente el sistema reproductor.

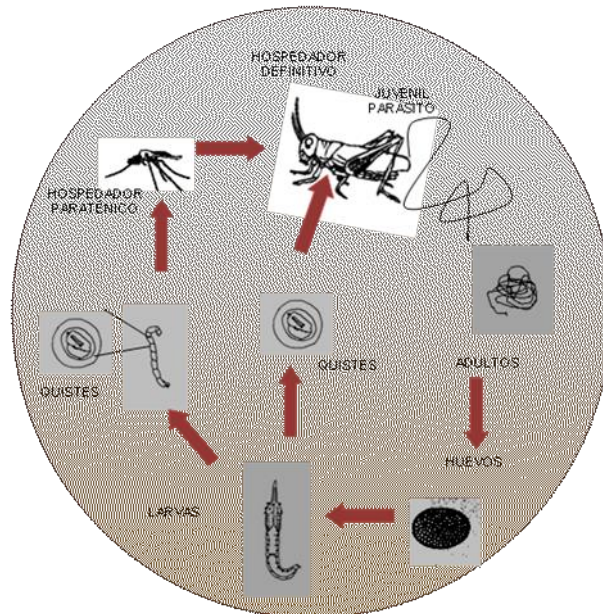


Figura 10. 5. Ciclo de vida.

Morfología de la larva

Para emerger del huevo, la larva hace presión con el aparato perforante, realiza un movimiento de vaivén y junto con la acción de sustancias fermentantes, rompe la cáscara del huevo.

La larva de los Gordiida, se asemeja a un pequeño verme cilíndrico y según las especies llega a medir entre 50 a 100 micras de longitud. Está dividida en dos regiones por un septo interno que separa la región preseptal de la región postseptal. La región preseptal presenta un introveto eversible armado con un estilete central y una probóscide espinosa protrusible (Fig. 10.5). La parte posterior de la región preseptal y la región postseptal presenta una cutícula con finas anulaciones. Algunos autores mencionan un número fijo de anillos (i.e.: 22 a 24 en la larva de *Chordodes morgani*).

La probóscide contiene estructuras cuticulares en forma de espinas y estiletos, los cuales quedan completamente retraídos en la región preseptal. Las espinas están dispuestas en tres círculos. El anillo externo presenta seis espinas y la espina ventral esta ahorquillada, dando el aspecto de poseer siete espinas, el anillo medio e interno presenta, respectivamente, seis espinas lanceoladas y seis aguzadas. El estilete puede estar formado por tres densas varillas cuticulares como en *Paragordius* spp. y *Gordius* spp. El extremo posterior de la región postseptal presenta un número variable de espinas terminales.

La morfología interna de la larva en la región preseptal consiste principalmente en musculatura atravesada por un canal cuticularizado que termina en una glándula. El aparato glandular está formado por ocho células granulosas cuyo conducto desemboca en la trompa y segrega mucus al exterior.

En el septo se insertan los músculos retractores de la trompa y los músculos de las coronas de espinas.

En la región postseptal aparecen dos estructuras: la glándula postseptal y el pseudointestino en forma de saco. Se desconoce la función de ambas estructuras. El sistema nervioso posee una doble cadena de núcleos epidérmicos ventrales, no separado aún del ectodermo.

Las larvas tienen un tiempo de vida libre donde pueden moverse por acción de los movimientos de la trompa, pudiendo quedar en estado de latencia por varios meses debido a la secreción de líquido mucoso por el saco intestinal que se endurece en contacto con el agua, formando un quiste ovoide que se adhiere al sustrato (Fig. 10.5). La larva sale de su estado de latencia al ser ingerida por un hospedador artrópodo, por acción de los jugos gástricos. Una vez dentro del hospedador, las larvas viven en el interior del hemocele absorbiendo nutrientes directamente a través de la pared del cuerpo.

Quistes

El enquistamiento de las larvas se produce rápidamente, posterior a la eclosión, ya que a 24 hs de su nacimiento son incapaces de enquistarse.

Los quistes presentan un cuerpo refringente central ocupado por la larva replegada y un borde claro producido por el mucus (Fig. 10.5). Los quistes de *Gordius aquaticus* pueden permanecer en agua corriente un mínimo de dos meses a temperaturas bajo cero sin perder su viabilidad.

Juveniles y Adultos

Los juveniles tienen forma de gusano, son blanquecinos y se los encuentra dentro del hospedador. Crecen en tamaño hasta alcanzar la forma de adulto. Esto puede tomar desde algunas semanas a varios meses. Los nematomorfos mudan a la forma adulta en el ambiente acuático al emerger del hospedador (Fig. 10.5). Los machos maduran sexualmente antes que las hembras, abandonando primero el hospedador, por lo que se encuentran al comienzo de la primavera en mayor abundancia.

Hospedadores y ciclos de vida

Los ciclos de vida para este *phylum* aún no están bien estudiados. Los nematomorfos parasitan artrópodos, principalmente terrestres.

Durante la fase principal los gusanos crin son parásitos. Después del desarrollo en el hospedador, emergen para copular en el medio acuático. Los huevos y larvas tienen lugar en la fase de vida libre, posteriormente estas ingresan a un hospedador. Pueden tener ciclos con desarrollo directo ya sea en un hospedador acuático, como es el caso de *Parachordodes* spp. en *Stenophylax* spp. (Tricoptera) o en un hospedador terrestre como *Gordius* spp. en *Glomeris* spp. (Diplopoda); o tener ciclos indirectos donde aparece un hospedador paraténico con larvas enquistadas (Fig. 10.5).

Las larvas enquistadas de Gordiida se pueden encontrar en casi cualquier animal acuático, que va desde trematodos parásitos de tritones hasta vertebrados, como peces o ranas. Sin embargo, el desarrollo completo se lleva a cabo en un limitado número de hospedadores. Entre los Gordiida estos son, con muy pocas excepciones, los artrópodos, siendo los escarabajos carábidos los hospedadores más comunes en Europa central, los saltamontes en América del Norte y las mantis en las regiones tropicales y subtropicales. En Sudamérica se los encuentra parasitando a Mántidos, Arácnidos y Blatarios.

Vías de transmisión

La infección se realiza por vía oral, por ingestión de larvas, quistes u hospedadores que contienen larvas enquistadas (hospedadores paraténicos) (Fig. 10.5). La larva equinoderoide de los Gordiida es bentónica y puede permanecer libre durante 2 semanas hasta infectar a su hospedador. Puede penetrar activamente la piel del hospedador y enquistarse en el tejido si no encuentra las condiciones favorables, o ingresar pasivamente al ser ingerida atravesando el epitelio del tracto digestivo.

Si el hospedador, usualmente un artrópodo, ingiere los quistes libres en el agua, estos se alojarán preferentemente en el cuerpo graso, sufriendo importantes transformaciones que podrían considerarse una metamorfosis. Estos quistes se diferencian de los de vida libre por presentar una gruesa pared, producto de la reacción del hospedador, que puede observarse a simple vista. Una vez en el interior del hospedador, el cuerpo se alarga, se espesa y pierde su segmentación superficial, además se retrae el aparato perforante. La larva se convierte en un verme de coloración blanquecina que se alimenta del hospedador hasta alcanzar el tamaño y desarrollo del adulto con una coloración oscura. Al abandonar el hospedador sus órganos genitales ya han madurado. La salida se realiza por perforación de la pared abdominal en cercanías del ano para alcanzar el agua, donde se realiza el acople y oviposición del hospedador.

La infección por nematomorfos afecta al cuerpo graso, ovarios y testículos del hospedador, provocando castración parasitaria, sin embargo el hospedador no muere. Una vez que emergen los nematomorfos, solo se observa el sistema digestivo del hospedador. Algunos estudios de campo indican que altas cargas parasitarias inducen cierta patología.

Spinichordodes tellinii y *Paragordius tricuspidatus* parasitan ortópteros y causan trastornos en el sistema nervioso del hospedador, provocando un cambio en el comportamiento, lo que ocasiona que busquen cuerpos de agua. Este comportamiento facilita el retorno de los nematomorfos al agua.

En ciclos terrestres, la infección puede realizarse a través de ingesta de quistes o larvas depositados en las hierbas, pudiendo infectarse los hospedadores a través del pastoreo. Inclusive, una misma especie de nematomorfo puede parasitar tanto un insecto de ciclo acuático como terrestre.

Inoue (1962) investigó la forma de infección de la mantis *Tenodera sinensis* por *Chordodes japonensis* (Gordiida) en Japón y observó que las larvas acuáticas de Diptera (*Culex* spp., *Chironomus* spp.) y Ephemeroptera sirven como hospedadores paraténicos de nematomorfos. Las larvas de éstos artrópodos están infectadas con larvas de *C. japonensis*, las cuales se enquistan y soportan la metamorfosis de su hospedador. El modo de infección en *Neochordodes occidentalis* y *Gordius aquaticus* ocurre pasivamente cuando las larvas de los mosquitos ingieren las larvas del nematomorfo y atraviesan activamente la pared intestinal y se enquistan en el tejido adyacente.

Existen registros accidentales de parasitismo en vertebrados, incluyendo el hombre.

Características ecológicas de los nematomorfos

Un factor importante para el desarrollo de los nematomorfos en especies de ambientes serranos es la temperatura del agua (constante y fría), la velocidad del agua y la oxigenación. Por ejemplo, especímenes de *Neochordodes uniareolatus* hallados en la orilla y remanso de arroyos de Sierra de la Ventana (Buenos Aires) no superaron los 12 cm. Las especies adaptadas a ambientes de alta montaña son dispersados por la corriente a otros lugares, observándose individuos delgados, largos y con un débil desarrollo de la musculatura (por ejemplo *Gordionus* spp; *Beatogordius* spp) para reducir la superficie de exposición a las corrientes y disminuir la resistencia. Sin embargo las especies de ambientes lénticos pueden presentar mayores dimensiones.

Filogenia y clasificación

Este grupo podría remontarse al Carbonífero. Ejemplares de Gordiida fósiles se han encontrado emergiendo de cucarachas atrapadas en ámbar fosilizado fechado en 15-45 millones de años.

Los nematomorfos comparten algunas apomorfías con los nematodos, tales como la cutícula, con capas de fibras de colágeno cruzadas, la pared del cuerpo solo con musculatura longitudinal y el cordón longitudinal ectodérmico, lo que hace incuestionable que los dos grupos constituyen un grupo monofilético. En cambio, los nematodos presentan células musculares que poseen un proceso apical hacia el cordón nervioso, y este está ausente en los nematomorfos. Otros caracteres como la ausencia de epicutícula, los espermatozoides en forma de varilla y la diferencia entre los estadios de larva y adulto, claramente distingue a los nematomorfos de los nematodos.

Los nematomorfos han retenido el introvertido en la larva y redujeron considerablemente el sistema digestivo en la línea de especialización hacia el parasitismo. El introvertido retráctil con espinas y un cono no eversible en la larva de los nematomorfos recuerda al introvertido de los kinorinco y loricíferos por lo cual se han indicado como grupo hermano. Sin embargo, estudios moleculares entre nematomorfos y nematodos mostraron a los dos grupos como grupos hermanos.

El *phylum* Nematomorpha se compone de dos órdenes: **Nectonematida**, monogénico (*Nectonema*) que incluye cinco especies conocidas y **Gordiida**, que comprende 19 géneros vivientes con más de 300 especies descritas y dos géneros fósiles. Mientras que las especies de *Nectonema* son marinas, los Gordiida se encuentran en aguas continentales, con mayor frecuencia a lo largo de las orillas de los estanques y arroyos, y algunos son semi-acuáticos y viven en suelos húmedos.

Orden Nectonematida. Marinos y planctónicos, con dos filas de setas laterales natatorias. Poseen una amplia cavidad corporal, dos cordones nerviosos, uno dorsal y otro ventral. Un solo género, *Nectonema*.

Orden Gordiida. De aguas continentales o semi-terrestres. Sin setas laterales. Poseen un único cordón nervioso ventral, blastocelo invadido por células mesenquimáticas. Géneros representativos: *Gordius*, *Chordodes*, *Paragordius*.

Gordiida de Argentina

Entre los géneros reportados para la Argentina se pueden citar: *Gordius*, *Gordionus*, *Chordodes*, *Noteochordodes*, *Neochordodes*, *Pseudochordodes*, *Beatogordius* y *Paragordius*. En este sentido, de Villalobos, Zanca, y colaboradores, han contribuido al conocimiento de los Gordiida con una profunda revisión sistemática de la fauna Argentina basada en estudios morfológicos estructurales y ultraestructurales, como así también la ampliación de la distribución geográfica de ciertas especies. Por ejemplo, cabe mencionar los estudios realizados sobre el comportamiento y supervivencia de los adultos y larvas, y las estrategias reproductivas de *Paragordius varius*; revisión del género *Beatogordius* y descripción de nuevas especies.

Bibliografía

- Blair D. (1983) Larval horsehair worms (Nematomorpha) from the tissues of native freshwater fish in New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology* 10: 341-344.
- Bohall P.J., Wells M.R. y Chandler C.M. (1997). External morphology of larvae of *Chordodes morgani* (Nematomorpha). *Invertebrate Biology* 116: 26-29.
- Bolek M.G., Schmidt-Rhaesa A., De Villalobos L.C. y Hanelt B. (2015) *Phylum* Nematomorpha. En: Thorp J. y Rogers D.C. (Eds.). *Ecology and General Biology: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*. Academic Press. pp. 303-326.
- Carvalho J.C. y Feio J.L. (1950) Sobre alguns gordiáceos do Brasil e da Republica Argentina (Nematomorpha, Gordioidea). *Anais da Academia Brasileira de Ciencias* 22: 193-206.
- Cort W.W. (1915) *Gordius* larvae parasitic in trematode. *Journal of Parasitology* 1: 198-199.
- de Villalobos L.C. y Restelli M. (2001) Ultrastructural study of the cuticle and epidermis in *Pseudochordodes bedriagae*. *Cell y Tissue Research* 305: 129-134.
- y Zanca F. (2001) Scanning electron microscopy and intraspecific variation of *Chordodes festae* Camerano, 1897 and *C. peraccae* (Camerano, 1894) (Nematomorpha: Gordioidea). *Systematic Parasitology* 50: 117-125.
- , Schmidt-Rhaesa A. y Zanca F. (2003) Revision of the genus *Beatogordius* (Gordiida, Nematomorpha) II South American species with inclusion of two new species. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 115-128.
- , Rumi A., Núñez V., Schmidt-Rhaesa A. y Zanca F. (2003) Paratenic hosts: larval survival strategy in *Paragordius varius* (Leidy, 1851) (Gordiida, Nematomorpha). *Acta Parasitologica* 48: 98-102.
- Garey J.R. y Schmidt-Rhaesa A. (1998) The essential role of "minor" *phyla* in molecular studies of animal evolution. *American Zoology* 38: 907- 917.
- Hanelt B. y Janovy J.J. (1999) The life cycle of a horsehair worm, *Gordius robustus* (Gordioidea: Nematomorpha). *Journal of Parasitology* 85: 139- 141.
- (2002) Morphometric analysis of nonadult characters of common species of American gordiids (Nematomorpha: Gordioidea). *Journal of Parasitology* 88: 557-562.
- Inoue I. (1962) Studies on the life history of *Chordodes japonensis*, a species of Gordiacea III. The modes of infection. *Annotationes Zoologicae Japonenses* 35: 12-19.
- Meldal B.H., Debenham N.J., De Ley P., De Ley I.T., Vanfleteren J.R., Vierstraete A.R., Bert W., Borgonie G., Moens T., Tyler P.A., Austen M.C., Blaxter M.L., Rogers A.D. y Lamshead P.J. (2007). An improved molecular phylogeny of the Nematoda with special emphasis on marine taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 622-636.
- Miralles D. (1976) Notas sobre gordiáceos argentinos I. *Neotropica* 22: 77-80.

- (1977) Notas sobre gordiáceos argentinos II. *Neotropica* 23: 7-10.
- (1980) Observaciones bioecológicas sobre gordiáceos de Ventania. *Neotropica* 26: 217-224.
- y de Villalobos C. (1993) Gordioidea: distribución en la Argentina y la región neotropical. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina* 13: 5-32.
- Schmidt-Rhaesa A. (2001) The life cycle of horsehair worms (Nematomorpha). *Acta Parasitologica* 46: 151-158. 686.
- (2012). Nematomorpha. En Schmidt-Rhaesa A. (Eds.). Handbook of Zoology. Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera. Volume 1 Nematomorpha, Priapulida, Kinorhyncha, Loricifera. de Gruyter, Berlin-Boston, pp. 29-146.
- Telford M.J., S.J. Bourtat, A. Economou, D. Papillon y Rota-Stabelli O. (2008) The evolution of the Ecdysozoa. *Philosophical Transaction of the Royal Society B* 363: 1529-1537.
- Winnepenninckx B., Backeljau T., Mackey L.Y., Brooks J.M., De Wachter R., Kumar S. y Garey J.R. (1995) 18S rRNA data indicate that Aschelminthes are polyphyletic in origin and consist of at least three distinct clades. *Molecular Biology and Evolution* 12: 1132-1137.
- Zanca F. (2003). *Gordiida (Nematomorpha) de la República Argentina*. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, La Plata, 143 pp.
- , Schmidt-Rhaesa A., De Villalobos C. y Achiorno C. (2006). Revision of the genus *Chordodes* (Gordiida, Nematomorpha) from Africa. II Ultrastructural redescription of *C. africanus* Sciacchitano, 1933, *C. hawk-eri* Camerano 1902; *C. sandoensis*, Sciacchitano 1937; *C. schoutedeni*, Sciacchitano 1933 and reinterpretation of *Chordodes butensis* Sciacchitano, 1937. *Zootaxa* 1191: 49-59.

Macroparásitos : diversidad y biología / Graciela Navone ... [et al.] ;
coordinación general de Fabiana Drago. - 1a ed . - La Plata : Universidad
Nacional de La Plata, 2017.
Libro digital, PDF

Archivo Digital: descarga y online
ISBN 978-950-34-1521-4

1. Parasitología. I. Navone, Graciela II. Drago, Fabiana , coord.
CDD 571.999

Diseño de tapa: Dirección de Comunicación Visual de la UNLP

Universidad Nacional de La Plata – Editorial de la Universidad de La Plata
47 N.º 380 / La Plata B1900AJP / Buenos Aires, Argentina
+54 221 427 3992 / 427 4898
edulp.editorial@gmail.com
www.editorial.unlp.edu.ar

Edulp integra la Red de Editoriales Universitarias Nacionales (REUN)

Primera edición, 2017
ISBN 978-950-34-1521-4
© 2017 - Edulp

n
naturales



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA