Sección Especial



LOS MAMÍFEROS COMO HOSPEDADORES DE PARÁSITOS

Artículo

Editores de Sección: Cavia, R., Gómez Villafañe, I. E. y Sánchez, J. P.

NEMATODOS PARÁSITOS EN EPIDÍDIMOS DE DOS ESPECIES DEL GÉNERO *Sturnira* (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE): ¿TRANSMISIÓN SEXUAL DE NEMATODOS EN MURCIÉLAGOS?

M. Daniela Miotti¹, Ana S. Dip^{1,2}, Marcela B. Hernández³, Carlos A. Rivas⁴, Rosalba K. Bravo Saltos⁵, & Mirna C. Oviedo^{6,7}

RESUMEN. Los murciélagos juegan un importante rol en la salud pública. Su capacidad para volar, la diversidad de hábitats que ocupan, su comportamiento social de vivir en grandes colonias o en pequeños grupos, su diversidad trófica y las posibles interacciones con los humanos facilitan la transmisión y propagación de diferentes patógenos. A pesar de ello y de la amplia variedad de parásitos que albergan, existe muy poco conocimiento respecto de su fauna parasitaria, ciclos de vida, modos de transmisión y, menos aún, como influyen sobre la reproducción y la supervivencia del hospedador. El objetivo del presente estudio es informar por primera vez larvas de nematodos en el epidídimo de los murciélagos frugívoros *Sturnira erythromos* y *Sturnira lilium*, y analizar una posible transmisión sexual de macroparásitos. Se analizaron, a nivel histológico, los tractos reproductores y las gónadas de 272 murciélagos de diferentes localidades del noroeste de Argentina. En los epidídimos de siete machos de *S. erythromos* y uno de *S. lilium* observamos parásitos, que se identificaron como larvas por sus dimensiones y, por la presencia de una estructura interna similar a esticosomas, se cree que podrían ser de la Superfamilia Trichinelloidea. Si bien, esto no es prueba suficiente de una transmisión sexual, no descartamos esta posibilidad; creemos que aún faltan más estudios para probar que las larvas efectivamente pasan a través de la eyaculación al tracto reproductor femenino, desde donde luego migrarían para colonizar otros órganos.

¹Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina. [Correspondencia: M. Daniela Miotti <mdmiotti@gmail.com>]

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina (CONICET).

³Instituto de Fisiología Animal, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

⁴Departamento de Química, Facultad de Ciencias Básica, Universidad Técnica de Manabí, Manabí, Ecuador.

⁵Departamento de Matemática y Estadística, Facultad de Ciencias Básica, Universidad Técnica de Manabí, Manabí, Ecuador.

⁶Departamento de Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias de la Salud, Universidad Técnica de Manabí, Manabí, Ecuador.

⁷Instituto Superior de Entomología (INSUE), Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.

ABSTRACT. PARASITIC NEMATODES IN EPIDIDYMIMA OF TWO SPECIES OF THE GENUS Sturnira (CHIROPTERA: PHYLLOSTOMIDAE): SEXUAL TRANSMISSION OF NEMATODES IN

BATS?. Bats play an important role in public health. Their ability to fly, the diversity of habitats they occupy, their social behavior of living in large colonies or small groups, their trophic diversity, and possible interactions with humans facilitate the transmission and spread of different pathogens. Despite this and the wide variety of parasites they harbor, very little is known about their parasitic fauna, life cycles, modes of transmission, and even less about how they influence host reproduction and survival. The objective of this study is to report for the first time nematode larvae in the epididymis of the frugivorous bats *Sturnira erythromos* and *Sturnira lilium* and to analyze a possible sexual transmission of macroparasites. The reproductive tracts and gonads of 272 bats from different locations in northwestern Argentina were histologically analyzed. In the epididymis of seven males of S. erythromos and one of S. lilium, we observed parasites, which due to their dimensions, will be identified as larvae, and due to the presence of an internal structure similar to sticosomes, it is believed that they could be from the superfamily Trichinelloidea. Although this is not sufficient proof of sexual transmission, we do not rule out this possibility; we believe that more studies are still needed to prove that the larvae actually pass through ejaculation to the female reproductive tract, from where they would later migrate to colonize other organs.

Palabras clave: Argentina, hospedador, macroparásitos, mamíferos, Yungas.

Key words: Argentina, host, mammals, macroparasites, Yungas.

Citar como: Miotti M. D., A. S. Dip, M. B. Hernández, C. A. Rivas, R. K. Bravo Saltos, & M. C. Oviedo. 2024. Nematodos parásitos en epidídimos de dos especies del género *Sturnira* (Chiroptera: phyllostomidae): ¿transmisión sexual de nematodos en murciélagos?. Mastozoología Neotropical, 31(1):e0977. https://doi.org/10.31687/saremMN.24.31.01.06.e0977

INTRODUCCIÓN

Los murciélagos juegan un importante rol en la salud pública. Su capacidad para volar, la diversidad de hábitats que ocupan, su comportamiento de vivir en colonias individuales o mixtas, su dieta y sus interacciones con los seres humanos facilitan la transmisión y propagación de diferentes patógenos (Newman et al. 2011; Cañizales & Guerrero 2022). En los últimos años, el número de estudios realizados en patógenos transmitidos por murciélagos se ha incrementado, al registrarse que están directamente relacionados en la epidemiología de muchas enfermedades zoonóticas (Newman et al. 2011). A pesar de ello y de la alta diversidad de especies de murciélagos -1462 especies- (Simmons & Cirranello 2023), existe poco conocimiento respecto de su fauna parasitaria, ciclos de vida, modos de transmisión y, menos aún, sobre cómo influyen en la reproducción y la supervivencia del hospedador (Santos & Gibson 2015; Milano et al. 2016).

Los nematodos se encuentran entre las más abundantes y diversas formas de vida, tanto en el número de especies como en sus modos de infección y ciclos de vida (Anderson 2000). Presentan también una gran diversidad en sus modos de transmisión (directa o indirecta), entre los cuales la transmisión sexual parece ser muy rara entre los macroparásitos de

vertebrados (helmintos, nematodos y artrópodos). Este modo de transmisión de metazoos se ha estudiado principalmente en los invertebrados, y se han registrado hasta el momento muy pocos casos en mamíferos, entre ellos en el hombre (Shibutani 1917; Sorvillo et al. 1983; Abdolrasouli et al. 2009) y en un roedor (Clarke et al. 2004). En el ser humano, la mayoría de las transmisiones por vía sexual que se registraron serían una particularidad y no la regla en el ciclo de vida de esos nematodos (Waugh 1972, 1974, 2009). Por otro lado, en el caso del roedor, Clarke et al. (2004) proponen cuatro rutas probables de infección y solo dos de ellas por transmisión sexual, lo que sugiere que la más probable sea la transmisión de las larvas en el momento de la eyaculación; también sugerida por Casiraghi & Ferraguti (2005).

En los murciélagos, los macroparásitos infectan principalmente el tracto digestivo, mientras que las infecciones en otros órganos son menos frecuentes o más difíciles de detectar (Read 1950; Ubelaker 1970; Cuartas Calle & Muñoz Arago 1999). En América se han descrito numerosas especies de digeneos y nematodos parasitando a murciélagos, y en menor medida cestodos y acantocéfalos; también se registraron numerosas asociaciones parásito-hospedador (Macy & Rausch 1946; Ubelaker 1970; Hilton & Best 2000; Guzmán Cornejo et al. 2003; Lunaschi & Drago

2007; Smales 2007; Oviedo et al. 2010, 2012, 2016; Milano et al. 2016; Falconaro et al. 2018), aunque se desconocen sus ciclos de vida. Al presente, no se ha informado ningún caso de macroparásitos en el tracto reproductor en quirópteros. Solo se conoce un caso en roedores, donde el nematode del orden *Strongylida* parasita el epidídimo de *Apodemus sylvaticus* (Clarke et al. 2004).

En Argentina se registraron ocho superfamilias de nematodos: Trichostrongyloidea, Metastrongyloidea, Seuratoidea, Filarioidea, Rictularioidea, Physalopteroidea, Spiruroidea y Trichinelloidea. Esta última se caracteriza por la forma de su esófago, que consta de una parte anterior, muscular y corta, y otra posterior glandular y larga o esticosoma (con una a tres hileras de células o esticocitos). Hasta el momento, en Argentina se citaron los géneros Aonchotheca López Neyra 1947 y Capillaria Zeder 1800, localizados en el intestino (Anderson 2000; Oviedo et al. 2010, 2012; Oviedo 2013; Fugassa 2015; Oviedo et al. 2016; Milano 2016; Milano et al. 2016; Falconaro et al. 2018).

Los murciélagos filostómidos Sturnira erythromos (Tschudi 1844) y Sturnira lilium (É. Geoffroy Saint-Hilaire 1810) son dos de las tres especies del género que se encuentran en Argentina. Son simpátricas en el noroeste del país, muy similares entre sí y a menudo se encuentran entre las especies más abundantes, aunque S. lilium es más común en tierras bajas y S. erythromos en localidades más altas (Giannini 1999). Son exclusivamente frugívoras de sotobosque, y raramente incluyen artrópodos, polen o néctar en su alimentación a estas latitudes (Iudica 1995; Giannini 1999; Olea-Wagner et al. 2007). Su dieta se compone principalmente de especies pioneras, como Solanum y Piper, y son legítimos dispersores de semillas y contribuyen al mantenimiento y regeneración de las selvas (Fleming & Sosa 1994; Loayza & Loiselle 2008). Se refugian solos o en pequeños grupos en cavidades de árboles, enredaderas y hojas de palmeras (Fenton & Simmons 2014; Evelyn 2003) tanto en sitios naturales como en áreas residenciales, como es el caso de Sturnira lilium que no parece verse muy afectada por las perturbaciones y fragmentaciones del hábitat (Fenton & Simmons 2014; Galindo-González et al. 2000; Morais et al. 2014). No hay registros que compartan sus refugios con otras especies, y el área de acción de forrajeo registrada para S. lilium comprende entre 1 y 3,2 km (Fenton & Simmons 2014).

El objetivo del presente estudio es informar por primera vez la presencia de larvas de nematodos en el epidídimo de dos especies de murciélagos frugívoros: *Sturnira erythromos y Sturnira lilium.*

MATERIALES Y MÉTODOS

En el marco de un estudio previo sobre patrones reproductivos de murciélagos frugívoros de las Yungas de Argentina (Miotti 2020), se analizaron a nivel histológico los tractos reproductores y las gónadas de tres especies de murciélagos frugívoros de la familia Phyllostomidae: *S. lilium, S. erythromos y Artibeus planirostris* (Spix 1823). Los murciélagos fueron capturados mediante el uso de redes de nieblas en diferentes localidades de las provincias de Jujuy, Salta y Tucumán entre los años 2003 a 2009. Las especies fueron identificadas siguiendo a Barquez et al. (2020) y los individuos, clasificados en adultos y subadultos de acuerdo al grado de osificación de la falange del cuarto dígito, coloración del pelaje, desgaste dental y por el desarrollo sexual de sus gónadas y glándulas anexas. (Dinerstein 1986; Miotti et al. 2018; Miotti 2020).

El tracto reproductor completo de los ejemplares colectados fue fijado en formaldehído al 4 % y luego conservado en alcohol etílico al 70 % hasta su posterior procesamiento según las técnicas histológicas de rutina para microscopía óptica (Mcmanus & Mowry 1968; Vivoli 1969; Ham 1975; Ross & Pawlina 2007). Se realizaron cortes histológicos seriados y semiseriados de 6 $\mu \rm m$ de espesor en testículos y epidídimos, pene, próstata, útero, oviductos y ovarios. Los cortes fueron coloreados con hematoxilina-eosina y estudiados con el microscopio óptico Zeiss Axiolab. Las microfotografías fueron tomadas con la cámara AxioCam ERc5s y digitalizadas con el software Zen 2 Blue Edition (2014).

En los cortes histológicos se tomaron medidas del ancho, en los cortes longitudinales, y del diámetro, en los corte transversales, de los nematodos de cada uno de los hospedadores parasitados. Se calcularon la media y el desvío estándar. Para evaluar la infección parasitaria en los murciélagos se calculó la prevalencia siguiendo a Bush et al. (1997).

Todos los especímenes colectados fueron tratados y sacrificados siguiendo la Guía para el uso de animales en investigaciones de campo y en cautiverio establecida por la Comisión de Ética de la Sociedad Argentina para el Estudio de los Mamíferos (SAREM), taxidermizados según (Barquez et al. 2021) y depositados en la Colección Mamíferos Lillo (CML) de la Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

RESULTADOS

En total se estudiaron, a nivel histológico, los tractos reproductores y las gónadas de 272 murciélagos frugívoros de tres especies: *Artibeus planirostris* (n:45): 22 machos y 23 hembras; *Sturnira erythromos* (n:59): 29 machos y 30 hembras; y *Sturnira lilium* (n:168): 35 machos y 133 hembras.

En los estudios histológicos del epidídimo de siete machos de *S. erythromos* (dos subadultos y cinco adultos): CML 10 269, 10 299, 10 314, 10 330, 10 878, 10 881, 10 882 se observaron, en la luz del túbulo, cortes longitudinales y transversales correspondientes a nematodos (**Fig.** 1). Estos se observaron en

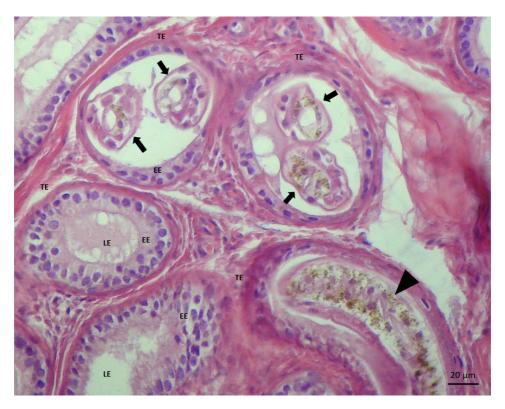


Fig. 1. Cortes longitudinales y transversales de parásitos en la luz del túbulo del epidídimo. Flechas: vista de los cortes transversales de los parásitos; punta de flecha: vista del corte longitudinal del parásito; EE: epitelio del epidídimo; LE: luz del túbulo del epidídimo; TE: túbulo del epidídimo. Hematoxilina-eosina 40X.

cortes histológicos semiseriados a diferentes alturas del túbulo del epidídimo. En un solo preparado se visualizaron nueve cortes transversales del parásito en siete secciones del túbulo (Fig. 2) que tenían un ancho promedio de 38,05 \pm 3,5 $\mu{\rm m}$ en los cortes longitudinales y un diámetro promedio de 33,9 \pm 3,3 $\mu{\rm m}$ en los cortes transversales. La prevalencia de ejemplares parasitados fue del 11,86 %. Los murciélagos provenían de cinco localidades diferentes de las provincias de Jujuy y Tucumán (Fig. 3, Tabla 1).

En el caso de *S. lilium*, se encontró un solo individuo adulto parasitado (CML 10 400), proveniente del norte de la provincia de Salta (**Fig. 3, Tabla 1**). Al igual que en *S. erythromos*, los parásitos hallados en los túbulos del epidídimo fueron medidos en cortes longitudinales y transversales, y presentaron un ancho y un diámetro promedio de 38,9 ± 0,28 μ m y 37,4 ± 1,2 μ m, respectivamente. La prevalencia de esta especie fue del 0,59 %.

En todos los casos, los parásitos estaban ubicados exclusivamente en la luz del epidídimo y, en los murciélagos adultos, se encontraban rodeados de espermatozoides (**Figs.** 4 y 5). En el caso del ejemplar de *S. erythromos* CML 10 882, se registraron espermatozoides en la luz del esófago del parásito. No se observaron alteraciones en el epitelio del epidídimo ni reacción inflamatoria o inmune en las inmediaciones de los nematodos. En ninguno de los murciélagos que presentaban nematodos en el epidídimo se hallaron parásitos en otros órganos o tejidos del tracto reproductor (testículos, próstata) ni en la cavidad abdominal ni el tracto digestivo. Por ello, en base a las dimensiones de los parásitos observados y a la presencia de una estructura interna similar al esticosoma, fueron identificados como nematodos juveniles (**Figs.** 4 y 5).

No se observaron parásitos en los tractos reproductores de las hembras de *S. erythromos, S. lilium* ni en los ejemplares de *A. planirostris*.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Los estudios en endoparásitos del orden Chiroptera son escasos a nivel mundial, lo que significa que la diversidad de parásitos probablemente está subesti-

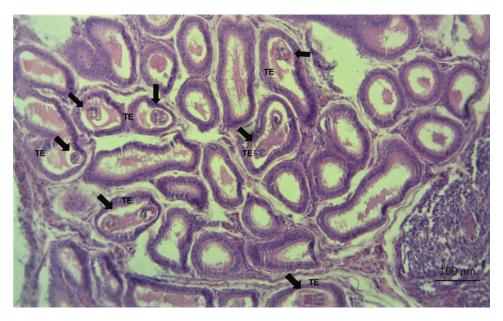


Fig. 2. Cortes transversales de los parásitos en diferentes secciones del epidídimo. Flechas: tubulos con uno o más cortes transversales de los parásitos; TE: túbulo del epidídimo Hematoxilina-eosina 10X.

mada (Falconaro et al. 2018). Si bien estos estudios tuvieron continuidad en algunos países de la región Neotropical, en Argentina su tratamiento ha sido esporádico (Boero & Led 1971; Lunaschi 2002a, 2004, Lunaschi 2005, Lunaschi et al. 2003; Lunaschi & Notarnicola 2010; Oviedo et al. 2010; Lunaschi & Drago 2011; Oviedo et al. 2012, 2016; Milano et al. 2016). Por lo tanto, el presente estudio constituye el primer registro de larvas de nematodos parásitos en el tracto reproductor de murciélagos en nuestro país.

Clarke et al. (2004) registraron larvas de nematodos en el epidídimo de un roedor (Apodemus sylvaticus), que fueron identificadas dentro del orden Strongylida utilizando técnicas moleculares (secuenciación 18S rDNA). La aparición de helmintos en el epidídimo plantea inmediatamente la cuestión de su historia de vida y la posibilidad de una potencial transmisión sexual de un nematodo a un hospedador mamífero. Los autores proponen cuatro posibles rutas de transmisión: a) un parásito adulto produce larvas que migran al tracto reproductor masculino y luego se transmiten a las hembras durante la cópula; b) transmisión sexual suplementaria: las larvas de nematodos de vida libre ingresan en un hospedador macho por vía oral o percutánea, y luego migran al tracto reproductor para la transmisión sexual; c) un ciclo paraténico en el que un depredador del ratón es el hospedador definitivo y en el que las larvas migran al epidídimo posiblemente para evadir la respuesta

inmune del hospedador; y d) un ciclo sin salida, en el que los ratones no son el hospedador natural del parásito y las larvas llegan al epidídimo por casualidad. Independientemente de la ruta, concluyen que las larvas alojadas en el epidídimo serán eyaculadas al tracto reproductor de la hembra durante la cópula. A diferencia del estudio de Clarke et al. (2004), donde solo estudiaron machos, en el nuestro también se analizaron los tractos reproductores de las hembras provenientes de las mismas colectas y en ningún caso se observaron parásitos.

Algunos de los nematodos registrados previamente parasitando a las especies de murciélagos frugívoros S. erythromos y S. lilum presentan ciclos de vida indirectos (superfamilia Filaroidea) e involucran a un artrópodo como hospedador intermediario. Mientras que otros grupos, como las superfamilias Strongyloidea y Trichinelloidea (solo los grupos que parasitan a mamíferos), por lo general presentan ciclos directos migratorios, en los cuales se cree que el murciélago se parasita por alguna característica de su comportamiento (p. ej., acicalamientos, regurgitación) o por vía oral; posteriormente, las larvas podrían migrar a través de los tejidos de sus hospedadores hasta que el adulto se desarrolla en la localización definitiva (Boero & Delpietro 1970; Esslinger 1973; Durette Desset & Vaucher 1999; Cuartas Calle & Muñoz Arago 1999; Vaucher &

 ${\bf Tabla~1}$ Localidades de colecta de los ejemplares parasitados de S. erythromos y S. lilium.

Especie	N° de colección (CML)	Localidad
S. erythromos	10 878, 10 881, 10 882	Finca El Piquete, 820 m (Santa Bárbara, Jujuy) 24° 10' S 64° 34' O
	10 299	Toma de Agua Los Reales, 8 km Complejo Pueblo Viejo, 1065 m (Monteros, Tucumán) 27° 06' S 65° 46' O
	10 269	Intersección entre ruta nacional N° 34 y el Arroyo Yuto, 410 m (Ledesma, Jujuy) 23° 38' S 64° 32' O
	10 314	Río Piedras, Parque Sierra de San Javier, Horco Molle, 750 m (Yerba Buena, Tucumán) 26° 46' S 65° 19,5' O
	10 330	Río Grande, aproximadamente 7,5 km al SW del Siambón, 967 m (Tafí Viejo, Tucumán,) 26° 46' S 65° 28' O
S. lilium	10 400	Finca El Carmen, 396 m (Orán, Salta) 23° 06' S 64° 15' O





Fig. 3. (A) Mapa de la ubicación de Argentina en Sudamérica. (B) Puntos de muestreo en cada provincia, con el número de Colección Mamíferos Lillo de cada ejemplar. Los puntos verdes corresponden a S. erythromos y el punto rojo, al espécimen de S. lilium.

Durette Desset 1999; Anderson 2000; Bain et al. 2002; Oviedo 2013; Oviedo et al. 2016).

Dado que no se pudo encontrar un adulto ni una larva completa, no se logró identificar fehacientemente a qué grupo pertenecen estos parásitos, pero debido a la presencia de un esófago con estructura similar a un esticosoma y no de un esófago con luz en forma de Y, como en el resto de los Chromadoria, consideramos que podría tratarse de ejemplares de la superfamilia Trichinelloidea (Adamson 1986; Anderson 2000; Hodda 2022). También se descarta que sean ejemplares del grupo Muspiceidae debido a que no se encontraron adultos ni larvas en las membranas alares, uropatagio, orejas o en la piel

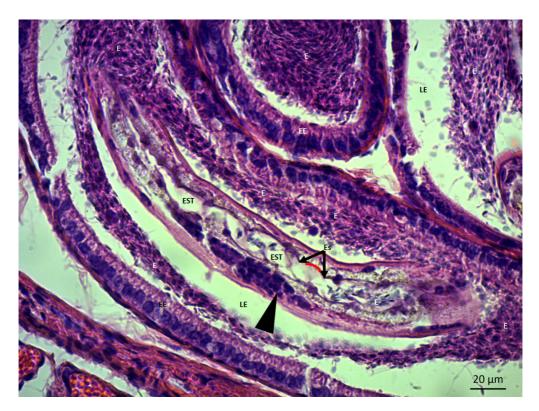


Fig. 4. Vista de un corte longitudinal del parásito en la luz del túbulo del epidídimo rodeado de espermatozoides (punta de flecha). En el interior del parásito puede observarse un corte longitudinal del esticosoma (EST). E: espermatozoides; EE: epitelio del epidídimo; Es: esticocito; EST: esticosoma; LE: luz del túbulo del epidídimo; TE: túbulo del epidídimo. Hematoxilina-eosina 40X.

de ninguno de los murciélagos analizados para este estudio ni en estudios anteriores realizados sobre murciélagos de Argentina (Chabaud & Bain 1974; Hasegawa et al. 2012; Oviedo 2013; Milano 2016).

La presencia de nematodos en diferentes secciones del túbulo del epidídimo a lo largo de sucesivos cortes histológicos permite inferir que no se trata de un solo parásito, lo que argumenta contra la penetración accidental y sugiere una estrategia extremadamente eficiente para colonizar esta región. Según Read & Sharping (1995), la migración de las larvas es una estrategia de historia de vida selectivamente ventajosa. En el caso de las larvas alojadas en el epidídimo, se suma la posible ventaja de evadir la respuesta inmune del hospedador mencionada anteriormente por Clarke et al. (2004).

En el caso del ejemplar de *S. erythromos*, CML 10 882, en el que se registraron espermatozoides en la luz del esófago del parásito, no se pudo determinar si estos habían sido realmente ingeridos (predados) por

el nematodo o si la ubicación se debe a un artefacto de la técnica histológica utilizada.

Los resultados de esta investigación demuestran que la presencia de larvas de nematodos localizadas en el epidídimo de dos especies de murciélagos no es casual. Si bien, las prevalencias parasitarias en ambas especies son bajas (11,86 y 0,59 %), estos porcentajes son coherentes con lo informado en la literatura científica para los valores de prevalencia en murciélagos (Notarnicola et al. 2010; Milano et al. 2016; Oviedo et al. 2016; Moguel-Chin et al 2023). Tanto S. erythromos como S. lilium se distribuyen de manera continua a lo largo de las Yungas de Argentina, y no hay registro de que migren o se desplacen grandes distancias, solo realizan desplazamientos altitudinales estacionalmente y diarios entre 1 y 3,2 km para forrajear (Giannini 1999; Fenton & Simmons 2014; Loayza & Loiselle 2008). Por lo tanto, la presencia de larvas de nematodos en el epidídimo de dos especies de murciélagos y las distancias entre

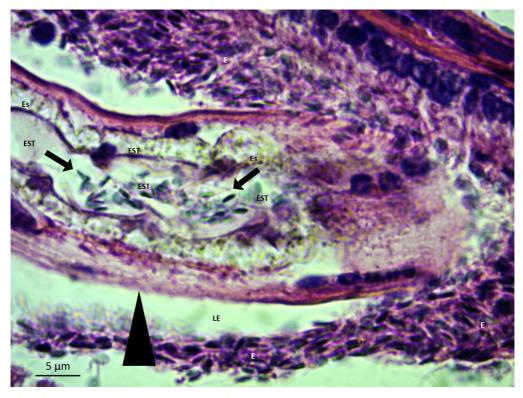


Fig. 5. Vista de un corte longitudinal del parásito (punta de flecha), donde se observa la estructura interna similar a esticosomas (EST) y espermatozoides en su interior (E). Flechas: espermatozoides dentro del parásito; E: espermatozoides; Es: esticicitos; EST: esticosomas; LE: luz del túbulo del epidídimo. Hematoxilina-eosina 100X.

las seis localidades de muestreo permite asumir que no se trata de infecciones casuales.

De acuerdo con las medidas obtenidas de los cortes transversales y longitudinales de los parásitos, se evidencia que son larvas, lo cual indica que el epidídimo está siendo utilizado como uno de los órganos en su ciclo migratorio. Si bien en la actualidad aún son pocos y circunstanciales los registros de transmisión sexual de macroparásitos en mamíferos, no se descarta esta posibilidad.

LITERATURA CITADA

ABDOLRASOULI, A., A. McMILLAN, & J. P. ACKERS. 2009. Sexual transmission of intestinal parasites in men who have sex with men. Sexual Health 6:185-194. https://doi.org/10.1071/SH08084

ADAMSON, M. L. 1986. Phylogenetic analysis of the higher classification of the Nematoda. Canadian Journal of Zoology 65:1478-1482. https://doi.org/10.1139/z87-230

ANDERSON, R. C. 2000. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. 2nd Edition. CABI Publishing, Ontario, Canada.

BAIN, O., S. BABAYAN, J. GOMES, G. ROJAS, & R. GUERRERO. 2002. First account on the larval biology of a *Litomosoides filaria*, from a bat. Parassitologia 44:89-92.

Barquez, R. M., M. M. Díaz, M. E. Montani, & M. J. Perez. 2020. Nueva Guía de los Murciélagos de Argentina. Publicación Especial N° 3, PCMA. Programa de Conservación de los Murciélagos de Argentina, Tucumán, Argentina.

Barquez, R. M., M. M. Díaz, M. F. López Berrizbeitia, $\dot{\sigma}$ M. I. Mollerach. 2021. Colección Mamíferos Lillo: un Manual de Procedimientos para la Preparación y Conservación de Mamíferos y Anexos. Publicaciones Especiales PIDBA Nº 6. Universidad Nacional de Tucumán. Tucumán, Argentina.

Boero, J. J., & H. Delpietro. 1970. El parasitismo de la fauna autóctona. VII. Los parásitos de los murciélagos argentinos. Jornadas Internas de la Facultad de Ciencias Veterinarias. La Plata, Buenos Aires, Argentina.

BOERO, J. J., & J. E. Led. 1971. El parasitismo de la fauna autóctona. Analecta Veterinaria 3:91-103.

Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz, & A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited. The Journal of Parasitology 83:575-583. https://doi.org/10.2307/3284227

Casiraghi, M., & M. Ferraguti. 2005. The occurrence of strongylid nematodes in the epididymides of wood mice. Trends in parasitology 21:305-307. https://doi.org/10.1016/j.pt.2005.05.014

Cañizales, I., & R. Guerrero. 2022. Parasitofauna en Murciélagos de los Llanos Orientales de Venezuela. Boletín del Centro de Investigaciones Biológicas 56:198-224. https://doi.org/10.5281/ zenodo.7469694

Chabaud, A. G., & O. Bain. 1974) Données nouvelles sur la biologie des Nématodes Muspiceides, fournies par l'étude d'un parasite

- de Chiropteres: Lukonema lukoschusi n. gen. n. sp. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée 48:819-834.
- CLARKE, J. R., T. J. C. Anderson, & C. Bandi. 2004. Sexual transmission of a nematode parasite of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus*)? Parasitology 128:561-568. https://doi.org/10.1017/S0031182004004962
- CUARTAS CALLE, C., & J. Muñoz Arago. 1999. Nemátodos en la cavidad abdominal y el tracto digestivo de algunos murciélagos colombianos. Caldasia 21:10-25.
- DINERSTEIN, E. 1986. Reproductive ecology of fruit bats and the seasonality of fruit production in a Costa Rican cloud forest. Biotropica 18:307-318. https://doi.org/10.2307/2388574
- Durette Desset, M. C., & C. Vaucher. 1999. Molostrongylus mbopi sp. n. (Nematoda, Trichostrongylina, Molineoidea) parasite of three Molossops species (Chiroptera, Molossidae) from Paraguay. Revue Suisse Zoologie 106:407-418.
- ESSLINGER, J. H. 1973. The genus *Litomosoides* Chandler, 1931 (Filarioidea: Onchocercidae) in Colombian bats and rats. Journal of Parasitology 59:225-246.
- EVELYN, M. J. 2003. Roosting requirements of two frugivorous bats (*Sturnira lilium* and *Arbiteus intermedius*) in fragmented Neotropical forest. Biotropica 35:405-418.
- Falconaro, A. C., R. M. Vega, & G. P. Viozzi. 2018. Helminth communities of two populations of Myotis chiloensis (Chiroptera: Vespertilionidae) from Argentinean Patagonia. Journal of Parasitology: Parasites and Wildlife 7:27-33. https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2017.12.004
- FUGASSA, M. H. 2015. Checklist of helminths found in Patagonian wild mammals. Zootaxa 4012:271-328. https://doi.org/10.11646/zootaxa.4012.2.3
- FENTON, M. B., & N. B. SIMMONS. 2014: Bats. A world of science and mystery. University of Chicago Press, Chicago, USA. https:// doi.org/10.7208/9780226065267
- FLEMING, T. H., & V. J. Sosa. 1994. Effects of nectarivorous and frugivorous mammals on the reproductive success of plants. Journal of Mammalogy 75:845-851. https://doi.org/10.2307/
- GALINDO-GONZÁLEZ, J., S. GUEVARA, & V. J. SOSA. 2000. Bat-and birdgenerated seed rains at isolated trees in pastures in a tropical rainforest. Conservation Biology 14:1693-1703. https://doi.org/ 10.1111/j.1523-1739.2000.99072.x
- GIANNINI, N. P. 1999. Selection of diet and elevation by sympatric species of Sturnira in an Andean rainforest. Journal of Mammalogy 80:1186-1195. https://doi.org/10.2307/1383169
- GUZMÁN CORNEJO, C., L. GARCÍA PRIETO, G. PÉREZ PONCE DE LEÓN, & J. B. MORALES MALACARA. 2003. Parasites of *Tadarida bra-siliensis mexicana* (Chiroptera: Molossidae) from Arid Regions of Mexico. Comparative Parasitology 70:11-25. https://doi.org/10.1654/1525-2647(2003)070[0011:POTBMC]2.0.CO;2
- HAM, A. W. 1975. Tratado de Histología. 7ª ed. Editorial Interamericana S. A., Madrid, España.
- HASEGAWA, H., M. SATÔ, K. MAEDA, & Y. MURAYAMA. 2012. Description of Riouxgolvania kapapkamui sp. n. (Nematoda: Muspiceoidea: Muspiceidae). A Peculiar Intradermal Parasite of Bats in Hokkaido, Japan. Journal of Parasitology 98:995-1000. https://doi.org/10.1645/GE-2710.1
- Hilton, C. D., & T. L. Best. 2000. Gastrointestinal helminth parasites of bats in Alabama. Occasional Papers of the North Carolina Museum of Natural Science and North Carolina Biological Survey 12:58-66.
- HODDA, M. 2022. Phylum Nematoda: a classification, catalogue and index of valid genera, with a census of valid species. Zootaxa 5114:001-289. https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.5114.1.1
- IUDICA, C. A. 1995. Frugivoría en murciélagos: el frutero común (Sturnira lilium) en las Yungas de Jujuy, Argentina. Investigación, Conservación y Desarrollo en Selvas Subtropicales de Montaña (A. D. Brown, & H. R. Grau, eds.). Laboratorio de Investigaciones Ecológicas de las Yungas, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina.

- LOAYZA, A. P., & B. A. LOISELLE. 2008. Preliminary information on the home range and movement patterns of *Sturnira lilium* (Phyllostomidae) in a naturally fragmented landscape in Bolivia. Biotropica 40:630-635. https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2008.00 422.x
- LUNASCHI, L. 2002. Tremátodos Lecithodendriidae y Anenterotrematidae de Argentina, México y Brasil. Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología 73:1-10. http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=45873101
- LUNASCHI, L. I. 2004. Redescripción de *Limatuloides limatulus* (Braum) dubpis, 1964 (Trematoda, Lecithodenfriidae), un parásito de *Tadarida brasilensis* (geof.) (Chiroptera, Molossidae) de Argentina. Gayana 68:102-107. http://dx.doi.org/10.4067/S0717-65382004000100011
- LUNASCHI, L. I., & F. B. DRAGO. 2007. Checklist of digenean parasites of wild mammals from *Anenterotrema* Argentina. Zootaxa 1580:35-50. https://doi.org/10.11646/zootaxa.1476.1.2
- LUNASCHI, L. I., & F. B. DRAGO. 2011. A revision of Stunkard, 1938 (Digenea: Anenterotrematidae) and a key to its species. Zootaxa 2775:50-64. https://doi.org/10.11646/zootaxa.2775.1.3
- LUNASCHI, L. I., M. URRIZA, & V. M. ALVAREZ. 2003. Limatulum oklahomense Macy, 1932 in Myotis nigricans [Chiroptera] from Argentina and a redescription of L. umbilicatum [Velez et Thatcher, 1990] comb. nov. [Digenea, Lecithodendriidae]. Acta Parasitologica 3:83-86.
- LUNASCHI, L. I., & J. NOTARNICOLA. 2010. New host records for Anenterotrematidae, Lecithodendriidae and Urotrematidae trematodes in bats from Argentina, with redescription of Anenterotrema liliputianum. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:281-287. http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_artte xt\piid=S1870-34532010000200005\particle{k}lng=es\particle{k}tlng=en
- Macy, R. W., & R. L. Rausch. 1946. Morphology of a new species of bat Cestode, *Hymenolepis roudabushi*, and a note on *Hymenolepis christensoni*. Transactions of the American Microscopical Society 65:173-175. https://doi.org/10.2307/3223178
- М
сманиs, J. F. A., & R. W. Mowry. 1968. Técnica Histológica. Atika S.A., Madrid, España.
- MILANO, A. M. F.2016. Helmintofauna de murciélagos (Chiroptera) del Nordeste argentino. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina. http://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/50692
- MILANO, A. M. F., C. A. GONZÁLEZ, M. A. GÓMEZ MUÑOZ, R. COLUNGA, & E. PORCEL. 2016. Comunidad de helmintos parásitos gastrointestinales de Eumops patagonicus (Chiroptera: Molossidae) del nordeste argentino. Neotropical Helminthology 10:5-12. http://repositorio.unne.edu.ar/handle/123456789/47991
- MIOTTI, M. D., M. I. MOLLERACH, & R. M. BARQUEZ. 2018. Anatomy and histology of the prostate and glands of Cowper in three species of neotropical bats. Journal of Morphology 279:294-301. https://doi.org/10.1002/jmor.20771
- MIOTTI, M. D. 2020. Variaciones latitudinales en los patrones reproductivos de cuatro especies de murciélagos frugívoros de las yungas argentinas. Publicaciones Especiales № 5, PIDBA (Programa de Investigaciones de Biodiversidad Argentina).
- MOGUEL-CHIN, W. I. ET AL. 2023. Survey on helminths of bats in the Yucatan Peninsula: infection levels, molecular information and host-parasite networks. Parasitology 152:172-183. https:// doi.org/10.1017/S0031182022001627
- Morais, D. B., M. S. Barros, M. B. D. Freitas, & S. R. L. P. Da Matta. 2014. Seasonal assessment of the reproductive cycle and energy reserves of male bats *Sturnira lilium* (Chiroptera: Phyllostomidae). Journal of Mammalogy 95:1018-1024. https://doi.org/10.1644/14-MAMM-A-080
- Newman, S. H., H. Field, C. E. De Jong, & J. Epstein (eds). 2011. Food and Agriculture Organisation of the United Nations. Investigating the role of bats in emerging zoonoses: Balancing ecology, conservation and public health interests. FAO Animal Production and Health Manual No. 12. Rome.

- NOTARNICOLA, J., F. A. JIMÉNEZ RUÍZ, & S. L. GARDNER. 2010. Litomosoides (Nemata: Filarioidea) of bats from Bolivia with records for three known species and the description of a new species. Journal of Parasitology 96:775-782. https://doi.org/10.1645/GE-2371.1
- OLEA-WAGNER, A., C. LORENZO, E. NARANJO, D. ORTIZ, & L. LEONPANIAGUA. 2007. Diversity of fruits consumed by three species of bats (Chiroptera: Phyllostomidae) in the Lacandona rainforest, Chiapas, Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 78:191-200.
- OVIEDO, M. C. 2013. Biología y Sistemática de parásitos de quirópteros de las Yungas de la Argentina. Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán, Argentina.
- OVIEDO, M. C., G. RAMALLO, & L. E. CLAPS. 2010. Una especie nueva de *Cheiropteronema* (Nematoda: Molineidae) en *Artibeus planirostris* (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Argentina. Iheringia, sér. Zool 100:242-246. https://doi.org/10.1590/S0073-47212010000
- OVIEDO, M. C., G. RAMALLO, L. E. CLAPS, & M. D. MIOTTI. 2012. A new species of *Biacantha* (Nematoda: Molineidae), a parasite of the common vampire from the Yungas, Argentina. Journal of Parasitology 98:1209-1215. https://doi.org/10.1645/GE-3155.1
- OVIEDO, M. C., J. NOTARNICOLA, M. D. MIOTTI, & L. E. CLAPS. 2016. Emended description of *Litomosoides molossi* (Nematoda: Onchocercidae) and first records of *Litomosoides* species parasitizing nouvelles in bats. Journal of Parasitology 102:440-450. https://doi.org/10.1645/15-776
- READ, C. P.1950. Vertebrate small intestine as an environment for parasitic helminths. Rice Institute Pamphlets 37:1-94.
- READ, A. F., & A. SHARPING.1995. The evolution of tissue migration by parasitic nematode larvae. Parasitology 111:359-371. https://doi.org/10.1017/S0031182000081919
- Ross, M. H., & W. Pawlina. 2007. Histología Texto y Atlas Color con Biología Celular y Molecular. 5ª Edición. Editorial Médica Panamericana S.A., Buenos Aires, Argentina.
- Santos, C. P., & D. I. Gibson. 2015. Checklist of the helminth parasites of South American bats. Zootaxa 3937:471-499. https://doi.org/10.11646/zootaxa.3937.3.3
- Shibutani, T. 1917. Filaria removed from the Epididymis. Case Report. Japan 68:81-85.

- Simmons, N. B., & A. L. Cirranello. 2023. Bat species of the world: A taxonomic and geographic database. Version 1.3. Accessed on 03/25/2023. https://batnames.org/
- SMALES, L. R. 2007. Oligacanthorhynchidae (Acanthocephala) from Mammals from Paraguay with the Description of a New Species of *Neoncicola*. Comparative Parasitology 74:237-243. https://doi.org/10.1654/4271.1
- SORVILLO, F., K. MORI, W. SEWAKE, & L. FISHMAN. 1983. Sexual transmission of *Strongyloides stercoralis* among homosexual men. British Journal of Venereal Diseases 59:342. https://doi.org/10.1136 %2Fsti.59.5.342
- UBELAKER, J. E. 1970. Some observations on ecto- and endoparasites of Chiroptera (pp. 247-261) En About bats. B.H. Slaughter y Walton D.W. (eds.). Southern Methodist Univ. Dallas, Texas Press, IISA
- VAUCHER, C., & M. C. DURETTE DESSET. 1999. Histiostrongylus spineus n. sp. (Nematoda: Trichostrongylina), parasite de Phyllostomus discolor (Chiroptera: Phyllostomidae) et ouvelles données sur les genres Histiostrongylus Molin, 1861 et Parahistiostrongylus Perez Vigueras, 1941. Revue Suisse Zoologie 106:611-620.
- VICENTE, J. J., E. OLIVEIRA RODRIGUES, D. CORREA GOMES, & R. MAGALHAES PINTO. 1997. Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de Mamíferos. Revista Brasileira de Zoologia 14:1-452. https://doi.org/10.1590/S0101-81751997000500001
- VIVOLI, F. A. 1969. Técnica Micrográfica. Ed. Rosalo, Buenos Aires, Argentina.
- WAUGH, M. A. 1972. Threadworm infestation in homosexuals. Transactions of the St. John's Hospital Dermatological Society 58:224.
- WAUGH, M. A. 1974. Sexual transmission of intestinal parasites. British Journal of Venereal Diseases 50:157.
- WAUGH, M. A. 2009. Threadworm: an infrequent clinical finding in a genitourinary medicine clinic attendee presenting with anogenital irritation. International Journal of STD & AIDS 20:669-669. https://doi.org/10.1258/ijsa.2009.009195