

## Artículo

## El rol del sexo en la estructura de la población de nematodos en una especie de anfibio del Monte de Argentina

Gabriel N. Castillo<sup>1,2,3</sup> , Cynthia J. González-Rivas<sup>4</sup>  & Juan C. Acosta<sup>1,2</sup> 

1 Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, Av. Ignacio de la Roza 590, 5402 San Juan, Argentina. (nataliocastillo@gmail.com)

2 Gabinete de Investigación DIBIOVA (Diversidad y Biología de Vertebrados del Árido), Universidad Nacional de San Juan, Av. Ignacio de la Roza 590, 5402 San Juan, Argentina.

3 Becario de CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Av. Ignacio de la Roza 590, 5402 San Juan, Argentina.

4 Centro de Rehabilitación de Fauna Silvestre, Educación Ambiental y Recreación Responsable, San Juan, Argentina.

Recibido 30 diciembre 2020

Aceptado 10 septiembre 2021

Publicado 29 octubre 2021

DOI 10.1590/1678-4766e2021023

**ABSTRACT.** The role of sex in the structure of the nematode population in an amphibian species from Monte de Argentina. Several comparative studies demonstrated that male host could have more parasites than female, in a way that host sex could play a role in the structure of the nematode parasite populations. Here we discussed the role of sex of parasitism in an amphibian population in a sector of the Monte. We analyzed the gastrointestinal content for endoparasites of 43 *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861) specimens, 38 adults (26 males and 12 females) and 5 juveniles. Our results indicated that only males were parasitized associated with a curve corresponding to a type III model. *Aplectana nebulosa* Piñeiro-Gómez, González & Sanabria, 2017 (Nematoda: Cosmoceridae) presents an aggregate distribution pattern adjusted to a Poisson model. *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae) is opportunistic to reproduce in periods of rain, because of this we propose the hypothesis that the moment of infection by nematodes probably occurs during these short periods in temporary lagoons formed. Parasitism in males may be related to hormonal factors due to the reproductive period. Therefore, sex would be an important factor that structures parasitism in this species of amphibian.

**KEYWORDS.** Nematodes, *Aplectana nebulosa*, parasitism, protected area, San Juan.

**RESUMEN.** Diversos estudios comparativos han demostrado que los hospedadores machos no sólo podrían albergar más parásitos que las hembras, sino también tener un rol en la estructura de la población de nematodos. Debido a esto, debatimos la función que tiene el sexo en el parasitismo en una población de anfibios en un sector del monte. Analizamos el contenido gastrointestinal en busca de endoparásitos de 43 ejemplares de *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861), 38 adultos (26 machos y 12 hembras) y 5 juveniles. Nuestros resultados indicaron que únicamente machos se encontraban parasitados asociado con una curva correspondiente a un modelo parasitismo/ rango - edad tipo III. *Aplectana nebulosa* Piñeiro-Gómez, González & Sanabria, 2017 (Nematoda: Cosmoceridae) presenta un patrón de distribución agregado ajustado a un modelo Poisson. *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae) es oportunista para reproducirse en periodos de lluvia, debido a esto nosotros proponemos como hipótesis que el momento de infección por nematodos probablemente ocurra durante estos cortos periodos en lagunas temporales formadas. El parasitismo en machos podría estar relacionado a factores hormonales debido al periodo reproductivo. Por lo tanto el sexo sería un factor importante en la estructuración de las poblaciones parásitas de esta especie de anfibio.

**PALABRAS CLAVE.** Nematodes, *Aplectana nebulosa*, parasitismo, área protegida, San Juan.

Desde hace varias décadas existe un interés por entender patrones y procesos en ecología de parásitos (AHO, 1990). Hasta el momento, distintos autores han planteado posibles factores que influyen al parasitismo en los herpetozoos, tales como tamaño del cuerpo, tipo de ambiente, microhábitat, modo de forrajeo, dieta, aspectos filogenéticos y sexo (AHO, 1990; VAN SLUYS *et al.*, 1994; RIBAS *et al.*, 1995; VRCIBRADIC *et al.*, 1999; ANJOS *et al.*, 2005; O'GRADY & DEARING, 2006; PEREIRA *et al.*, 2012; PEREIRA *et al.*, 2013; BRITO *et al.*, 2014a; GALDINO *et al.*, 2014; MACEDO *et al.*, 2017; CASTILLO *et al.*, 2018). Estos factores que influyen en el parasitismo pueden interpretarse y reunirse mediante diferentes hipótesis asociadas a las variaciones sexuales (dimorfismo sexual), dieta, frecuencia

de movimiento y aspectos fisiológicos (AHO, 1990; POULIN, 1996; BRAUDE *et al.*, 1999; CASTILLO *et al.*, 2017).

Como se podrá observar, las relaciones parásito-hospedador son muy dinámicas e incluyen múltiples variables. Debido a estas evidencias, para su estudio hay que considerar una interacción de tres componentes; parásitos, hospedadores y ambiente alrededor (BELDOMENICO & BEGON, 2016).

En los últimos 20 años se han publicado diversas investigaciones, sobre la importancia de los parásitos en especies de herpetozoos con implicancia en conservación (JOHNSON *et al.*, 2002; JOHNSON & LUNDE, 2005; BOWER *et al.*, 2018; CARLSON *et al.*, 2020). Debido a esto, es interesante estudiar el parasitismo de anfibios en ambientes conservados o semi- conservados como áreas protegidas. La alteración

antrópica en estos tipos de ambientes genera modificaciones en ciertos aspectos relacionados con el parasitismo, como cambios de ruta en la transmisión de parásitos (MCKENZIE, 2007). Hasta el momento, existen antecedentes fehacientes, como los presentados por MCKENZIE (2007) quien encontró que las actividades de uso de tierra afectan la abundancia y riqueza de parásitos en anfibios. Por su parte LOOT *et al.* (2008) encontraron plasticidad fenotípica en la reproducción de un tremátodo al comparar diferentes ambientes con diferentes niveles de intervención humana.

Existen múltiples variables que influyen al parasitismo, siendo una de ellas las diferencias sexuales. En algunos estudios, se ha sugerido que en machos la testosterona puede incrementar el movimiento, lo que puede ocasionar una mayor exposición a los nematodos parásitos, aumentando la susceptibilidad a la infección. Además las hormonas sexuales tendrían un efecto inmunosupresor, favoreciendo al parasitismo (GARRIDO & PÉREZ-MELLADO, 2013).

Debido a lo anterior y a la evidencia bibliográfica, diversos estudios comparativos en diferentes organismos han demostrado que machos podrían albergar más parásitos que hembras (POULIN, 1996; COX *et al.*, 2007; CHERO *et al.*, 2014, 2015).

En el siguiente trabajo discutimos y analizamos un caso de parasitismo sesgado a favor de individuos machos en una población de anfibios en un área protegida en la provincia de San Juan, Argentina. Examinamos adultos de *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861); estas ranas poseen un tamaño aproximado de 45 mm (LHC) (GALLARDO, 1987) y se distribuye en distintas provincias de Argentina (VAIRA *et al.*, 2012) en las ecoregiones del Chaco seco y Monte. Presenta una distribución altitudinal amplia y los rangos de distribución se superponen en ambientes salinos y zonas semi- desérticas del centro de Argentina (FERRARO & CASAGRANDA, 2009). Esta especie se reproduce en lagunas temporarias desde octubre a marzo. Siendo en abril el periodo pos- reproductivo (SANABRIA *et al.*, 2006, 2013). Su dieta en adultos está constituida por coleópteros los cuales conforman el ítems principal, los infantiles en cambio se alimentan básicamente de hemípteros e himenópteros (SANABRIA *et al.*, 2007).

Los objetivos del siguiente trabajo son: 1) indagar cuatro de las principales propuestas asociadas a variables que actúan como candidatos para explicar las diferencias parasitarias entre sexos; 2) analizar qué tipo de patrón de distribución corresponde a *A. nebulosa*; 3) exponer y argumentamos el tipo de curva teórica que podría corresponder a la población de anfibio analizada (modelo tipo I, II o III); 4) ilustrar de forma sencilla un posible mecanismo de infección parasitaria en *P. nebulosum*.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio. Los muestreos fueron realizados en verano durante tres años (2017, 2018 y 2019) en un área protegida de la provincia de San Juan. El Parque Provincial Presidente Sarmiento (31°55'S; 68°70'W) se localiza al

centro de la ciudad de San Juan (Fig. 1). Fue creado en el año 2005 bajo la ley provincial N° 7586, posee 292 ha, las cuales se encuentran rodeadas de emprendimientos agrícolas (SANABRIA & QUIROGA, 2010). Presenta temperaturas máximas medias anuales de 24°C, mínimas medias anuales de 16°C y las precipitaciones, de tipo torrencial, están concentradas en verano, con un promedio anual de 84 mm (CABRERA, 1994). Es considerado el segundo humedal natural más grande de la provincia de San Juan (SANABRIA & QUIROGA, 2010). Este ambiente protegido presenta distintas unidades geomorfológicas que son macro hábitats para la fauna de herpetozoos y se consideran como ensambles herpetofaunísticos estables. Este sitio alberga el 15% de la fauna de herpetozoos de San Juan (SANABRIA & QUIROGA, 2010).

Se recolectaron un total de 43 ejemplares de *P. nebulosum* (Fig. 2), 38 adultos (26 machos y 12 hembras) y 5 juveniles. Las capturas fueron realizadas de manera manual mediante encuentro visual y guiados por el canto en horarios de 19 hs pm - 3 hs am. Los ejemplares fueron sacrificados mediante inyección intraperitoneal de solución para eutanasia, Euthanyle® (pentobarbital sódico), fijados en solución Bouin durante 24 hs, etiquetados y conservados en alcohol etílico al 70%. Los ejemplares de *Pleurodema* estudiados se encuentran depositados en la colección herpetológica del Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan (UNSJ 4076- 4096).

Análisis de laboratorio. A cada ejemplar se registró: longitud hocico-cloaca (LHC) con un calibre de precisión 0,01 mm. El tubo digestivo fue extraído y revisado mediante microscopio binocular estereoscópico. Se calcularon indicadores de infección parasitaria para helmintos; prevalencia, abundancia e intensidad media, según lo propuesto por BUSH *et al.* (1997). Prevalencia: número de hospedadores infectados con uno o más individuos de una especie particular de parásitos, divididos por el número de hospedadores examinados; Abundancia media: número total de individuos de una especie parásita en particular de una muestra de hospedadores, dividido por el número total de hospedadores examinados (incluye ambos, infectados y no infectados); Intensidad: número de individuos de una especie particular de parásito en un individuo hospedador; Intensidad media: número total de individuos de una especie parásita en particular de una muestra de hospedadores, dividido por el número total de hospedadores infectados.

El tubo digestivo fue extraído y revisado mediante microscopio binocular estereoscópico. Los nematodos hallados se conservaron en etanol 70°. Para su observación e identificación se utilizó la técnica de diafanización en lactofenol. Para la identificación del parásito se usó un microscopio óptico Arcano y bibliografía pertinente (RAMALLO & DÍAZ, 1998; ANDERSON *et al.*, 2009; PIÑEIRO- GÓMEZ *et al.*, 2017). Los nematodos estudiados se encuentran depositados en la Colección Parasitológica, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan, Argentina, (UNSJPar 265).

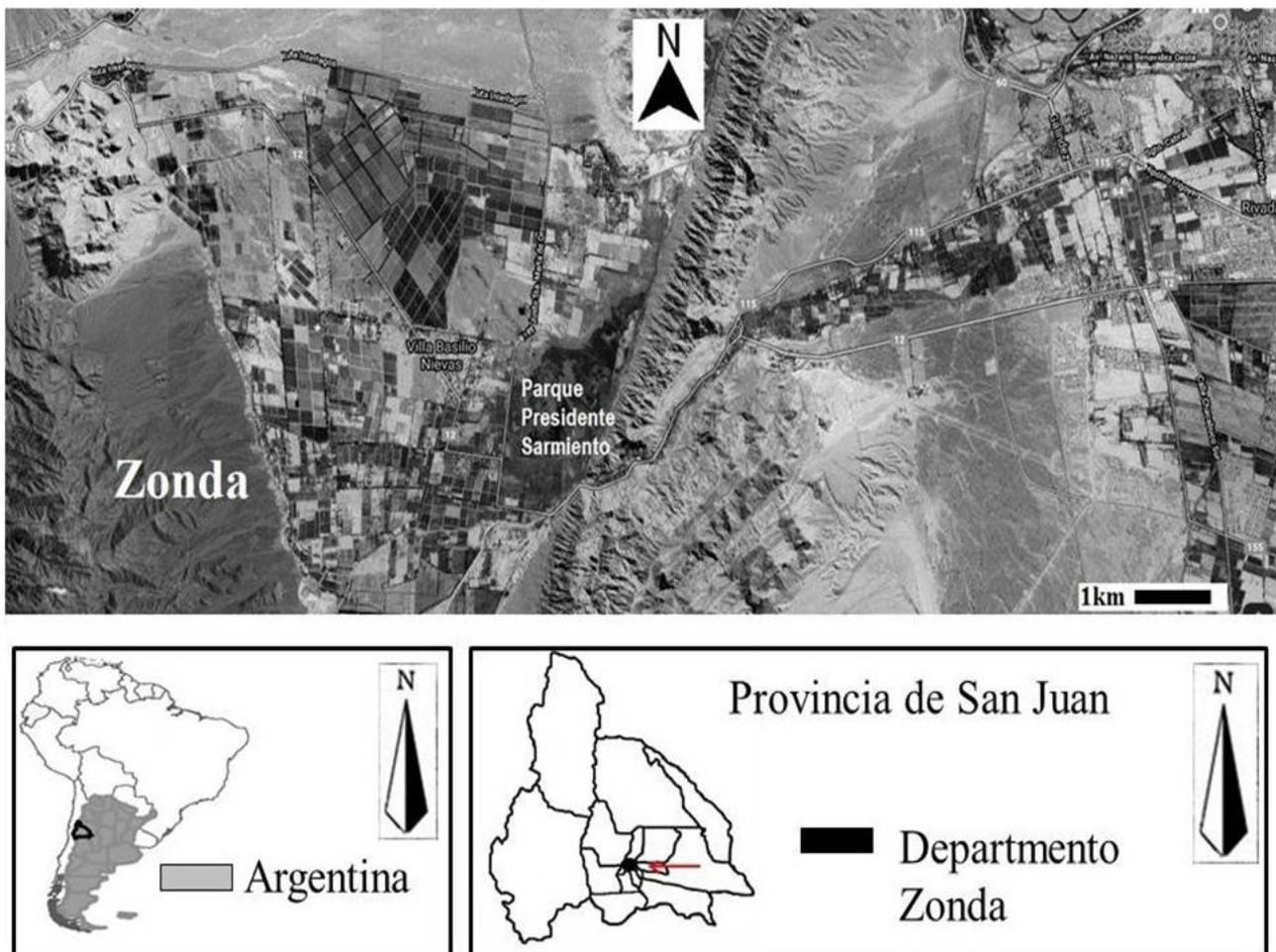


Fig. 1. Lugar de muestreo, Área Protegida Parque Presidente Sarmiento, Departamento de Zonda, Provincia de San Juan, Argentina.

Para determinar si existen diferencias en tamaños entre sexos de *P. nebulosum* se realizó un análisis no paramétrico de Mann-Whitney. Para determinar la distribución de datos se realizaron histogramas y se testearon mediante un análisis de  $X^2$  (Chi-cuadrado) de distribución de frecuencias. El nivel de significancia de los análisis fue de 0.05, utilizando el programa Statistica 10.0 y consultando a ZAR (1996) y SOKAL & ROHLF (1999).

Los tres modelos teóricos propuestos; tipo I (lineal), tipo II (asintóticas) y tipo III (convexas) describen la relación entre la edad del hospedador y la infección (WILSON *et al.*, 2002; MACINTOSH *et al.*, 2010) (Fig. 3). Para poder ajustar nuestros datos a los modelos teóricos edad - intensidad propuestos por WILSON *et al.* (2002), separamos en rangos de edad en función del tamaño longitud hocico - cloaca: individuos con tamaños menores a 3 cm los identificamos como juveniles, subadultos desde 3,1 hasta 3,9 cm. Con los adultos separamos en dos rangos de tamaños; adultos de 4 cm y mayores de 4 cm de longitud. De esta forma nos permitió trabajar con cuatro categorías de edades y observar con más detalles el tipo de curva que corresponde.

## RESULTADOS

Un total de 43 ejemplares de *P. nebulosum* fueron colectados, 26 machos (longitud hocico- cloaca (Lhc) 3,8 cm, min. 3 cm, max. 4,5 cm) y 12 hembras (Lhc 3,7 cm, min. 3 cm, max. 4,9 cm) y 5 juveniles (Lhc 3 cm). No encontramos diferencias estadísticas entre sexos en longitud hocico- cloaca (Mann-Whitney U-test,  $U = 111,5$ ,  $P = 0,1$ ).

*Aplectana nebulosa* Piñeiro-Gómez, González, Sanabria, 2017 se aisló en el intestino de individuos machos de *P. nebulosum*. En individuos hembras y juveniles no se registraron parásitos. Los índices ecológicos generales parasitarios corresponden a prevalencia 13.9%, intensidad media  $9.33 \pm DE 7.9$  (rango 1- 20) y abundancia media 1.3. Teniendo en cuenta solo machos sus valores fueron prevalencia 23%, intensidad media  $9.3, \pm DE 5.36$  (rango 1- 20) y abundancia media 2.1. La distribución parasitaria observada mostró un buen ajuste a la distribución Poisson, característico de una distribución agregada ( $\chi^2 = 82, 09$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0,0001$ ).



Fig. 2. Ejemplar adulto de *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861), provincia de San Juan, Argentina.

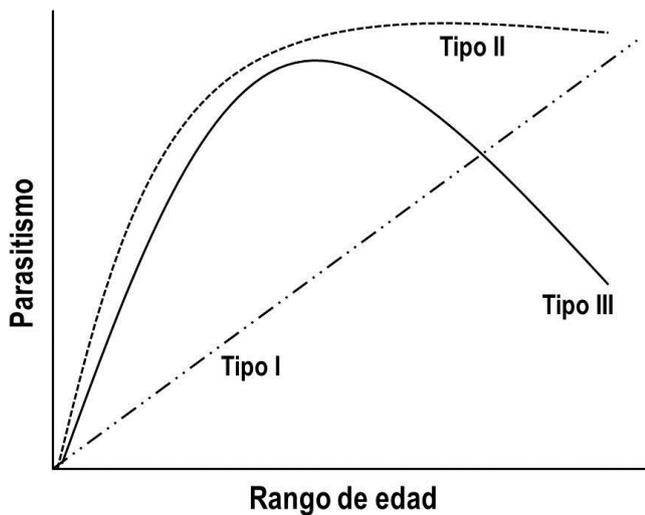


Fig. 3. Curva teórica relación infección- edad tipo I (lineal), tipo II (asintóticas) y tipo III (convexas) que describen la relación entre la edad del hospedador (tamaño) y la infección (intensidad media), redibujada de WILSON *et al.* (2002) y MACINTOSH *et al.* (2010).

En la fig. 4 se observa una representación visual descriptiva de un modelo hipotético de infección en *P. nebulosum* para un sector del desierto del Monte, San Juan, Argentina. *Aplectana* spp. presenta un ciclo de vida directo. En el intestino del anfibio hospedador se localizan machos y hembras. Las hembras producen huevos, con cáscaras delgadas, dando lugar a larvas libres en el útero. Tanto huevos/larvas son expulsados y depositadas al exterior con las heces del hospedador, en el agua, donde continúan su desarrollo hasta  $L_2$  y  $L_3$ . Una vez alcanzada la fase infectante, las  $L_3$  penetran en el hospedador definitivo. Estas larvas penetrarían por vía oral. Además, no se descartan que las larvas que se encuentran en el ambiente acuático también pudieran ser ingeridas por renacuajos y desarrollar el adulto (CHABAUD & BRYGOO, 1958; ANDERSON, 2000).

En la fig. 5 se observa la relación teórica rango de edad - intensidad media para la población muestreada de *P. nebulosum* en individuos machos. La curva teórica correspondió a un tipo III. Valores de intensidad media (I.M) corresponden a juveniles (I.M) = 0, sub adultos (I.M) = 10,5, primer categoría de adultos (I.M) = 13,5, segunda categoría de adultos (I.M) = 4.

En la fig. 6 se propone e ilustra un modelo teórico en la que conviven las hipótesis de supresión del sistema inmune (FOLSTAD & KARTER, 1992) e inmuno- redistribución (BRAUDE *et al.*, 1999). El mismo podría explicar el aumento del número de parásitos durante la época reproductiva. En machos se produce un aumento en la intensidad de infección,

luego de la asíntota se genera una disminución. El aumento de la infección se relacionaría con una ausencia del sistema inmune y probablemente mayor movimiento de los machos, lo que implicaría un contacto con estadios infectivos. La disminución en este tipo de curva tipo III se encuentra asociada a una inmunidad adaptativa.



Fig. 4. Modelo descriptivo de infección de *Aplectana nebulosa* Piñeiro-Gómez, González & Sanabria, 2017 en *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861) en un sector del monte, centro oeste de Argentina. Foto del ambiente (Cristián Piedrahita).

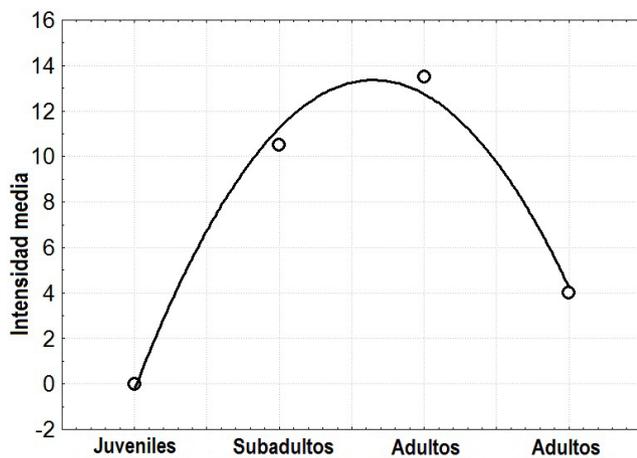


Fig. 5. Se observa la relación teórica rango de edad - intensidad media para la población muestreada de *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861) individuos machos, correspondiente a la curva teórica tipo III. Rango de edad; Juveniles < 3 cm, subadultos [3,1 a 3,9 cm], adultos = 4 cm, adultos > 4 cm. Se observa la caída de la curva, característico de una curva tipo III.

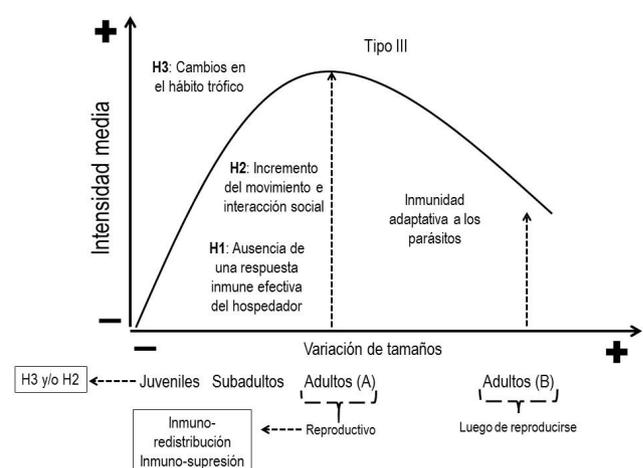


Fig. 6. Modelo teórico de la presencia y ausencia de una respuesta inmune parasitaria que explicaría un aumento parasitario debido al efecto del estrés llegando a su pico máximo. Posteriormente se produce una disminución parasitaria debido a una inmunidad adaptativa o inmuno-redistribución. H1, H2 y H3 corresponden a diferentes hipótesis del aumento parasitario.

## DISCUSIÓN

El primer registro documentado en el parasitismo de *P. nebulosum* fue realizado en la provincia de San Juan, mencionándose y describiéndose a un Cosmocercidae, *Aplectana nebulosa* (PIÑEIRO-GÓMEZ *et al.*, 2017) para la localidad de Matagusanos, provincia de San Juan. Esta especie de nematode, hasta el momento, solo ha sido encontrada en poblaciones de *P. nebulosum*, sin embargo podría distribuirse en regiones de coincidencia con otras especies de hospedadores *Pleurodema* spp.

Las especies de *Aplectana* en Argentina fueron mencionados en varias especies de anfibios; *Leptodactylus bufonius*, *Leptodactylus chaquensis*, *Leptodactylus diptyx*, *Leptodactylus luctator*, *Rhinella major*, *Physalaemus santafecinus*, *Rhinella arenarum*, *Trachycephalus typhonius* (GONZÁLEZ & HAMANN, 2006a,b, 2010; SCHAEFER *et al.*, 2006; HAMANN *et al.*, 2012; ZARACHO *et al.*, 2012; GONZÁLEZ *et al.*, 2013; DRAGHI *et al.*, 2015, 2020).

Existen diferencias biológicas intrínsecas entre los sexos de los hospedadores, diferencias que podrían llevar a que un sexo sea más propenso a las infecciones parasitarias que el otro (POULIN, 1996). En nuestros análisis parasitarios en el hospedador *P. nebulosum*, solo individuos machos se encontraban parasitados. Estas diferencias que son estadísticamente significativas entre los niveles de infección entre sexos no son muy comunes. Por lo tanto, se cree que su dirección depende de particularidades del sistema hospedador-parásito estudiado (POULIN, 1996).

DOS SANTOS *et al.* (2016) mencionan que usualmente el sexo del anuro no influye en la estructura de la comunidad de parásitos. A pesar de ello, se han encontrado diferencias parasitarias sexuales a favor de uno u otro sexo (COX & JOHN-ALDER, 2007; ZARACHO *et al.*, 2012), mientras que otros no encontraron diferencias estadísticas considerables (SCHAEFER *et al.*, 2006; DOS SANTOS *et al.*, 2016). Los resultados obtenidos difieren con lo expuesto por DOS SANTOS *et al.* (2016) y estamos de acuerdo con lo propuesto por POULIN (1996), donde es importante el momento en que se realiza el muestreo del hospedador, porque su estado reproductivo puede afectar la carga parasitaria (POULIN, 1996).

*Aplectana nebulosa* se encontraba parasitando a un 23% de la población de individuos machos de *P. nebulosum*, con una abundancia media de 2,1 parásito por ejemplar. Nuestro análisis parasitológico en hembras de *P. nebulosum* indicó que éstas no se encontraban parasitadas. Estos resultados son interesantes debido a que la evidencia del sesgo a favor de un sexo podría sugerir un costo relativo asociado con ese sexo y tener una variedad de implicaciones evolutivas (POULIN, 1996). Hasta el momento nuestra revisión de literatura nos ha indicado un constante sesgo en las infecciones parasitarias en machos en varios grupos de vertebrados como en aves, mamíferos, anfibios y reptiles (POULIN, 1996; COX & JOHN-ALDER, 2007; HAMANN *et al.*, 2012; CHERO *et al.*, 2014, 2015).

Existen muchos factores que pueden hacer que los machos o hembras tengan mayor exposición y/o una menor

resistencia a los parásitos (POULIN, 1996). Debido esto, presentaremos cuatro de las principales hipótesis que perciben los diferentes investigadores al momento de asociar las cargas parasitarias con los sexos en especies de herpetozoos (tamaño asociado al dimorfismo sexual, hábito trófico, frecuencia de movimiento y efecto hormonal).

El tamaño del hospedador se correlaciona con la carga de parásitos (POULIN, 1996; CASTILLO *et al.*, 2019a). Esto se basa en que el sexo más grande podría estar más infectado debido a su mayor tamaño corporal y no a otras variables asociadas al sexo (POULIN, 1996). Una de las hipótesis menciona que los hospedadores de mayor tamaño presentan mayor capacidad para proporcionar refugio y recursos. Además, los hospedadores de mayor tamaño tienen un mayor tiempo o período de exposición a la infección por parásitos (AHO, 1990; PEREIRA *et al.*, 2013; AMORIM & ÁVILA, 2019; CASTILLO *et al.*, 2019a). Nosotros no encontramos diferencias sexuales en tamaños, siendo machos y hembras similares. Inferimos que el sesgo parasitario en favor de machos no se encuentra asociado al tamaño corporal de *P. nebulosum*.

La segunda cuestión se refiere a los hábitos tróficos, en esta dirección hay que separar entre el tipo de presas ingeridas (categoría ítems - presa) y el modo de forrajeo (búsqueda activa y pasiva). En este sentido se sabe que los aspectos que refieren a la dieta, como la amplitud del nicho trófico (SCHAEFER *et al.*, 2006) y modo de forrajeo (AHO, 1990) estructuran la comunidad de parásitos. La información que apunta esta cuestión es muy escasa, por lo que hay pocos trabajos principalmente en Argentina que apunten a determinar una relación directa entre la dieta y el parasitismo. A pesar de ello, la información disponible nos indica que hospedadores de régimen herbívoro presentarán frecuentemente helmintos de ciclo directo (monoxenos) (CASTILLO *et al.*, 2018). Diferentes estudios parasitarios en *Phymaturus* spp., una lagartija de hábitos herbívoros, nos ha indicado únicamente la presencia de nematodes de ciclo directo, correspondiente al género *Parapharyngodon* spp. (RAMALLO *et al.*, 2016, 2017, 2020; CASTILLO *et al.*, 2018). En cambio, hospedadores de régimen carnívoro y omnívoro se hallarán helmintos de ciclo directo e indirecto (CASTILLO *et al.*, 2017; CASTILLO & ACOSTA, 2019; CASTILLO *et al.*, 2019a,b,c,d,e).

Siguiendo con lo anterior, especies con un modo de búsqueda activo (modo forrajeo) presentarían mayor intensidad de infección, que especies de herpetozoos con un modo de búsqueda al acecho (sit-and-wait) (AHO, 1990). Esto es debido a que un modo activo presenta mayor área de búsqueda de alimento. Favoreciendo un mayor número de encuentros con estadios infectivos, o con presas que podrían actuar como hospedadores intermedios y por lo tanto mayor fauna parasitaria (AHO, 1990; BRITO *et al.*, 2014a,b). Para nuestro caso de estudio, en el Parque Presidente Sarmiento, *P. nebulosum* muestra un modo de búsqueda de alimento activo y una dieta especialista en Formicidae, donde consume *Solenopsis* sp., *Camponotus* sp. y *Acromirmex* sp. (datos no publicados), sin diferencias entre sexos (datos no publicados). En este ámbito no habría diferencias en el modo de búsqueda

de alimento. En *P. nebulosum* los aspectos tróficos, no jugarían un rol en el parasitismo entre sexos.

El modelo teórico sistema hospedador- parásito establece que la probabilidad de que un hospedador no infectado se infecte dependería de la frecuencia del movimiento e interacción social. En machos la testosterona puede incrementar el movimiento, lo que puede ocasionar una mayor exposición a los nematodos parásitos, lo que aumentaría la susceptibilidad a la infección. Además las hormonas sexuales tendrían un efecto inmunosupresor, favoreciendo al parasitismo (GARRIDO & PÉREZ-MELLADO, 2013). Con referencia al efecto inmunosupresor, BRAUDE *et al.* (1999) mencionan tres hipótesis que ofrecen una explicación para las mayores cargas de parásitos en machos que hembras, las que son propuestas por FOLSTAD & KARTER (1992), WEDEKIND & FOLSTAD (1994) y HILLGARTH *et al.* (1997). Estas tres visiones o propuestas intentan resolver el dilema de la inmunosupresión de testosterona. En términos generales la inmunosupresión implica que la testosterona suprime el sistema inmunitario para asignar recursos y producir características sexuales secundarias. Aunque BRAUDE *et al.* (1999) ofrece una explicación alternativa, donde propone una redistribución de los leucocitos en respuesta a la testosterona. La “inmunoreistribución” es una reubicación rápidamente reversible de las células inmunes a los sitios donde es más probable que sean útiles. En *P. nebulosum*, es probable que este sea la propuesta que más se adecue.

*Aplectana nebulosa* presentó un patrón agregado de distribución, siendo esto característico en muchos sistemas hospedadores-parásitos (MACINTOSH *et al.*, 2010). Si bien, esta distribución es común, la dificultad está en discernir los mecanismos que llevan a este tipo de patrón de infección. MACINTOSH *et al.* (2010) mencionan que un factor importante que lleva este tipo de distribución es el sexo. En *P. nebulosum*, los casos negativos en el parasitismo de hembras conlleva a que la curva este sesgada hacia la izquierda, siendo estadísticamente significativo una distribución Poisson la que se encuentra asociada a un patrón agregado.

La infección parasitaria rara vez es constante en la vida de un hospedador (MACINTOSH *et al.*, 2010). Para poder cuantificar estas variaciones a lo largo de distintas edades en la fauna silvestre, se utilizan tres modelos teóricos para describir la relación entre la edad del hospedador y la infección (WILSON *et al.*, 2002; MACINTOSH *et al.*, 2010). Estas curvas teóricas infección- edad son relaciones de tipo I (lineal), tipo II (asintóticas) y tipo III (convexas). Donde se cree que las relaciones de tipo I y tipo II ocurren en ausencia de una respuesta inmune efectiva del hospedador. En cambio, las asociaciones de tipo III indican inmunidad adaptativa a los parásitos (MACINTOSH *et al.*, 2010). En nuestro trabajo la relación intensidad media parasitaria - edad hospedador de *P. nebulosum* indicó una curva teórica tipo III. En este caso, en vez de elevarse a una asíntota, la intensidad media disminuye luego de haber tenido un aumento inicial (ver Figs 5 y 6). Este patrón observado es muy específico y puede variar entre otras poblaciones (WILSON *et al.*, 2002). Hay una serie de mecanismos que podrían explicar las

curvas de intensidad – edad en *P. nebulosum*. WILSON *et al.* (2002) mencionan que estos mecanismos para curvas tipo III incluyen 1) mecanismos de resistencia relacionados con la edad, 2) cambios en el comportamiento dependientes de la edad en la exposición a parásitos. Individuos juveniles, subadultos y adultos (A) por alguna de las tres hipótesis expresadas en la figura 6 influyen en el aumento parasitario, luego adultos (B) ocurre una disminución parasitaria por inmunidad adaptativa a los parásitos.

Si bien es difícil determinar las causas en la disminución parasitaria con la edad, no obstante, estos modelos facilitan las predicciones de las infecciones en poblaciones de hospedadores estructuradas por edad (MACINTOSH *et al.*, 2010).

En conclusión, 1) *Pleurodema nebulosum* presenta un comportamiento reproductivo explosivo, oportunista en periodos de lluvia en charcos temporales. Debido a esto, probablemente el momento de infección por nematodos ocurra durante estos cortos periodos en las lagunas temporales formadas. Debido a esto, se requieren estudios de las elecciones de microhábitat por *P. nebulosum*, ya que puede ejercer un efecto importante en la dinámica parasitaria. 2) Los resultados de nuestro estudio en *P. nebulosum* sugieren que la condición del sexo del hospedador es importante para establecer un patrón de infección asociada estrechamente con la distribución agregada. 3) Probablemente el mecanismo por el cual solo machos se encontraban parasitados en el periodo muestreado, se encuentra asociado a un efecto fisiológico, como lo planteado por FOLSTAD & KARTER (1992) y BRAUDE *et al.* (1999), denominado inmunosupresión o inmunoreistribución. A pesar de ello, es necesario indagar y realizar un estudio detallado para probar esta hipótesis propuesta en *P. nebulosum*.

**Agradecimientos.** Agradecemos a la Subsecretaría de Ambiente por los permisos otorgados (N° 1300-3097-16). También agradecemos a Ezequiel Salomón (encargado del Parque Presidente Sarmiento) y a los guardaparques Dante Recabarren, Cristián Piedrahita y Javier Amatta.

## REFERENCIAS

- AHO, J. M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. *In*: ESCH, G. W.; BUSH, A. O. & AHO, J. M. eds. **Parasite communities: patterns and processes**. London, Chapman and Hall, p. 157-195.
- AMORIM, D. M. & ÁVILA, R. W. 2019. Infection patterns of helminths in *Norops brasiliensis* (Squamata, Dactyloidae) from a humid forest, Northeastern Brazil and their relation with body mass, sex, host size, and season. **Helminthologia** 56(2):168-174.
- ANDERSON, R. C.; CHABAUD, A. G. & WILLMOTT, S. 2009. **Keys to the nematode parasites of vertebrates**. Wallingford, CAB International. 463p.
- ANDERSON, R. M. 2000. **Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission**. New York, CABI Publishing. 672p.
- ANJOS, L. A.; ROCHA, C. F. D.; VRCIBRADIC, D. & VICENTE, J. J. 2005. Helminths of the exotic lizard *Hemidactylus mabouia* from a rock outcrop area in southeastern Brazil. **Journal of Helminthology** 79(4):307-313.
- BELDOMENICO, P. & BEGON, M. 2016. Interacciones Entre el estrés, el parásito y el hospedador: ¿UN triángulo vicioso? (versión en español). **FAVE Sección Ciencias Veterinarias** 14:41-55.
- BOWER, D. S.; BRANNELLY, L. A.; McDONALD, C. A.; WEBB, R. J.; GREENSPAN, S. E.; VICKERS, M. & GREENLEES, M. J. 2018. A review of

- the role of parasites in the ecology of reptiles and amphibians. **Austral Ecology** 44(3):433-448.
- BRAUDE, S.; TANG-MARTINEZ, Z. & TAYLOR, G. T. 1999. Stress, testosterone, and the immunoredistribution hypothesis. **Behavioral Ecology** 10(3):345-350.
- BRITO, S. V.; CORSO, G.; ALMEIDA, A. M.; FERREIRA, F. S.; ALMEIDA, W. O.; ANJOS, L. A. & VASCONCELLOS, A. 2014b. Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards determine the composition of their endoparasites in the semiarid Caatinga of Northeast Brazil. **Parasitology Research** 113:3963-3972.
- BRITO, S. V.; FERREIRA, F. S.; RIBEIRO, S. C.; ANJOS, L. A.; ALMEIDA, W. O.; MESQUITA, D. O. & VASCONCELLOS, A. 2014a. Spatial-temporal variation of parasites in *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) and *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus emitaeniatus* (Tropiduridae) from Caatinga areas in northeastern Brazil. **Parasitology Research** 113(3):1163-1169.
- BUSH, A. O.; LAFFERTY, K. D.; LOTZ, J. M. & SHOSTAK, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. **Journal of Parasitology** 83(4):575-583.
- CABRERA, A. L. 1994. **Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo II, Regiones Fitogeográficas Argentinas**. Buenos Aires, ACME S.A.C.I.
- CARLSON, C. J.; HOPKINS, S.; BELL, K. C.; DOÑA, J.; GODFREY, S. S.; KWAK, M. L. & TORCHIN, M. 2020. A global parasite conservation plan. **Biological Conservation** 250:108596.
- CASTILLO, G. N. & ACOSTA, J. C. 2019. Parasitism in two species of lizards of the genus *Liolaemus* (Wiegmann, 1834) from the puna Argentina. **Neotropical Helminthology** 13(1):89-95.
- CASTILLO, G. N.; ACOSTA, J. C. & ACOSTA, R. 2019e. *Liolaemus fitzgeraldi*. Endoparasites. **Herpetological Review** 50(3):578-579.
- CASTILLO, G. N.; ACOSTA, J. C. & BLANCO, G. M. 2019b. Trophic analysis and parasitological aspects of *Liolaemus parvus* (Iguania: Liolaemidae) in the Central Andes of Argentina. **Turkish Journal of Zoology** 43:277-286.
- CASTILLO, G. N.; ACOSTA, J. C.; RAMALLO, G. & PIZARRO, J. 2018. Pattern of infection by *Parapharyngodon riojensis* Ramallo, Bursey, Goldberg 2002 (Nematoda: Pharyngodonidae) in the lizard *Phymaturus extrilidus* from Puna region, Argentina. **Annals of Parasitology** 64(2):83-88.
- CASTILLO, G. N.; GONZÁLEZ-RIVAS, J. C. & ACOSTA, J. C. 2019d. *Liolaemus olongasta*. (Chelcol Lizard). Endoparasites. **Herpetological Review** 50(3):578-579.
- CASTILLO, G. N.; GONZÁLEZ-RIVAS, C. & ACOSTA, J. C. 2019a. Nematode parasites in the lizards *Salvator rufescens*, *Teius teyou* (Teiidae) and *Homonota underwoodi* (Phyllodactylidae) from the Monte Region in Central-Western Argentina. **North-Western Journal of Zoology** 15:192-195.
- CASTILLO, G. N.; RAMALLO, G. & ACOSTA, J. C. 2019c. *Pristidactylus scapulatus*. (Burmeister's Anole). Endoparasites. **Herpetological Review** 50(2):19.
- CASTILLO, G.; RAMALLO, G. & ACOSTA, J. C. 2017. *Liolaemus ruibali*. Endoparasites. **Herpetological Review** 48(3):651-652.
- CHERO, J.; CRUCES, C.; IANNAONE, J.; SÁEZ, G.; ALVARIÑO, L.; DA SILVA, R. J. & MORALES, V. R. 2014. Gastrointestinal parasites in three species of *Telmatobius* (Anura: Telmatobiidae) in the high Andes, Peru. **Neotropical Helminthology** 8(2):439-461.
- CHERO, J.; CRUCES, C.; IANNAONE, J.; SÁEZ, G.; ALVARIÑO, L.; DA SILVA, R. J.; MORALES, V. & MINAYA, D. 2015. Parasitofauna of the Neotropical amphibian *Rhinella limensis* Werner, 1901 (Anura: Bufonidae) from Peruvian central coast. **Neotropical Helminthology** 9(1):87-102.
- CHABAUD, A. G. & BRYGOO, E. R. 1958. Cycle évolutif dun nématode cosmocercide, parasite de grenouilles malgaches. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences** 246:1771-1773.
- COX, R. M. & JOHN-ALDER, H. B. 2007. Increased mite parasitism as a cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. **Functional Ecology** 21:327-334.
- DOS SANTOS, V. G. T.; BORGES-MARTINS, M. & AMATO, S. B. 2016. Estructura de la comunidad parasitaria de la rana arbórea *Scinax fuscovarius* (Anura, Hylidae) de campo Belo Do Sul, Santa Catarina, Brasil. **Neotropical Helminthology** 10(1):41-50.
- DRAGHI, R.; DRAGO, F. B. & LUNASCHI, L. I. 2020. A new species of *Cosmocercoides* (Nematoda: Cosmocercidae) and other helminths in *Leptodactylus latrans* (Anura: Leptodactylidae) from Argentina. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 92(2):e20180499.
- DRAGHI, R.; LUNASCHI, L. I. & DRAGO, F. B. 2015. First report of helminth parasitizing *Trachycephalus typhonius* (Anura: Hylidae) from northeastern Argentina. **Revista Mexicana de Biodiversidad** 86(1):255-261.
- FERRARO, D. P. & CASAGRANDA, M. D. 2009. Geographic distribution of the genus *Pleurodema* in Argentina (Anura: Leiuperidae). **Zootaxa** 2024:33-55.
- FOLSTAD I. & KARTER A. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. **The American Naturalist** 139:603-622.
- GALDINO, C. A.; ÁVILA, R. W.; BEZERRA, C. H.; PASSOS, D. C.; MELO, G. C. & ZANCHI-SILVA, D. 2014. Helminths infection patterns in a lizard (*Tropidurus hispidus*) population from a semiarid Neotropical area: associations between female reproductive allocation and parasite loads. **Journal of Parasitology** 100:864-867.
- GALLARDO, J. M. 1987. **Anfibios de Argentina, Guía para su Identificación**. Buenos Aires, Biblioteca Mosaico. 98p.
- GARRIDO, M. & PÉREZ-MELLADO, V. 2013. Patterns of parasitism in insular lizards: effects of body size, condition and resource availability. **Zoology** 116(2):106-112.
- GONZÁLEZ, C. E. & HAMANN, M. I. 2006a. Helminths parásitos de *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894 (Anura: Leptodactylidae) de Corrientes, Argentina. **Revista Española de Herpetología** 20:39-46.
- GONZÁLEZ, C. E. & HAMANN, M. I. 2006b. Nematodos parásitos de *Chaunus granulatus major* (Müller & Hellmich, 1936) (Anura: Bufonidae) en Corrientes, Argentina. **Cuadernos de Herpetología** 20(1):43-49.
- GONZÁLEZ, C. E. & HAMANN, M. I. 2010. Primer registro de nematodos parásitos de *Physalaemus santafecinus* (Anura: Leiuperidae) de Corrientes, Argentina. **Revista Mexicana de Biodiversidad** 81(3):677-687.
- GONZÁLEZ, C. E.; QUIROGA, L. B.; MORENO, D. & SANABRIA, E. A. 2013. Primer registro de *Aplectana hylambatis* (Nematoda, Cosmocercidae) para anfibios de la provincia de San Juan. **Cuadernos de Herpetología** 27:155-159.
- HAMANN, M. I.; KEHR, A. I. & GONZÁLEZ, C. E. 2012. Community structure of helminth parasites of *Leptodactylus bufonius* (Anura: Leptodactylidae) from northeastern Argentina. **Zoological Studies** 51(8):1454-1463.
- HILLGARTH, N.; RAMENOFKY, M. & WINGFIELD, J. 1997. Testosterone and sexual selection. **Behavioral Ecology** 8:108-109.
- JOHNSON, P. T. J. & LUNDE, K. B. 2005. Parasite infection and limb malformations: a growing problem in amphibian conservation. In: LANNOO, M. J. ed. **Amphibian Declines: The Conservation Status of United States Species**, California, University of California Press, p. 124-138.
- JOHNSON, P. T.; LUNDE, K. B.; THURMAN, E. M.; RITCHIE, E. G.; WRAY, S. N.; SUTHERLAND, D. R. & BLAUSTEIN, A. R. 2002. Parasite (*Ribeiroia ondatrae*) infection linked to amphibian malformations in the western United States. **Ecological Monographs** 72(2):151-168.
- LOOT, G.; BLANCHET, S.; ALDANA, M. & NAVARRETE, S. A. 2008. Evidence of plasticity in the reproduction of a trematode parasite: the effect of host removal. **Journal of Parasitology** 94(1):23-28.
- MACEDO, L. C.; GARDNER, S. L.; MELO, F. T.; GIES, E. G. & SANTOS, J. N. 2017. Nematodes Parasites of Teiid Lizards from the Brazilian Amazon Rainforest. **Journal of Parasitology** 103:176-182.
- MACINTOSH, A. J.; HERNANDEZ, A. D. & HUFFMAN, M. A. 2010. Host age, sex, and reproductive seasonality affect nematode parasitism in wild Japanese macaques. **Primates** 51(4):353-364.
- MCKENZIE, V. J. 2007. Human land use and patterns of parasitism in tropical amphibian hosts. **Biological Conservation** 137(1):102-116.
- O'GRADY, S. P. & DEARING, M. D. 2006. Isotopic insight into host-symbiont relationships in *Liolaemidae* lizards. **Oecologia** 150:355-361.
- PEREIRA, F. B.; GOMIDES, S. C.; SOUSA, B. M.; DE SOUZA LIMA, S. & LUQUE, J. L. 2013. The relationship between nematode infections and ontogeny and diet of the lizard *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) (Squamata: Tropiduridae) from the Atlantic Rainforest in south-eastern Brazil. **Journal of Helminthology** 87:364-370.
- PEREIRA, F. B.; SOUSA, B. M. & DE SOUZA LIMA, S. 2012. Helminth community structure of *Tropidurus torquatus* (Squamata: Tropiduridae) in a rocky

- outcrop area of Minas Gerais state, southeastern Brazil. **Journal of Parasitology** **98**:6–10.
- PIÑEIRO-GÓMEZ, M. D.; GONZÁLEZ, C. E. & SANABRIA, E. A. 2017. A new species of *Aplectana* (Nematoda: Cosmocercidae) parasite of *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae) from the Monte desert, Argentina, with a key to Neotropical species of the genus *Aplectana*. **Zootaxa** **4247** (2):121-130.
- POULIN, R. 1996. Helminth growth in vertebrate hosts: does host sex matter? **International Journal for Parasitology** **26**(11):1311-1315.
- RAMALLO, G. R. & DÍAZ, F. 1998. *Physaloptera lutzii* (Nematoda, Physalopteridae) parasite de *Liolaemus* (Iguania, Tropiduridae) del noroeste Argentino. **Boletín Chileno de Parasitología** **53**:19-22.
- RAMALLO, G.; BURSEY, C. H.; GOLDBERG, S.; CASTILLO, G. & ACOSTA, J. C. 2017. *Phymaturus extrilidus* (Argentine Lizard). Endoparasites. **Herpetological Review** **48**(1):198.
- RAMALLO, G.; BURSEY, C.; CASTILLO, G. & ACOSTA, J. C. 2016. A new species of the genus *Parapharyngodon* (Nematoda: Pharyngodonidae) in *Phymaturus* spp. (Iguania: Liolaemidae) from Argentina. **Acta Parasitológica** **61**(3):461-465.
- RAMALLO, G.; CASTILLO, G. N. & ACOSTA, J. C. 2020. *Parapharyngodon sanjuanensis* (Nematoda, Pharyngodonidae) in the lizard *Phymaturus extrilidus* (Iguania, Liolaemidae) from Puna region, Argentina. **Arxius de Miscel·lania Zoològica** **18**:85-88.
- RIBAS, S. C.; ROCHA, C. F. D.; TEIXEIRA-FILHO, P. F. & VICENTE, J. J. 1995. Helminths (Nematoda) of the lizard *Cnemidophoru socellifer* (Sauria: Teiidae): Assessing the effect of rainfall, body size and sex in the nematode infection rates. **Ciência e Cultura** **47**:88-91.
- SANABRIA, E. A. & QUIROGA, L. B. 2010. Herpetofauna del Parque Provincial Presidente Sarmiento, San Juan, Argentina. **Cuadernos de Herpetología** **24**(1):57-61.
- SANABRIA, E. A.; QUIROGA, L. B.; GONZALEZ, E.; MORENO, D. & CATALDO, A. 2013. Thermal parameters and locomotor performance in juvenile of *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae) from the Monte Desert. **Journal of Thermal Biology** **38**(7):390-395.
- SANABRIA, E.; QUIROGA, L. & ACOSTA, J. 2006. *Pleurodema nebulosa* Body temperature. **Herpetological Review** **37**:207.
- SANABRIA, E.; QUIROGA, L. & ACOSTA, J. C. 2007. Hábitos alimentarios de infantiles de *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae), en Matagusanos, San Juan, Argentina. **Revista Peruana de Biología** **14**(2):295-296.
- SCHAEFER, E. F.; HAMANN, M. I.; KEHR, A. I.; GONZÁLEZ, C. E. & DURÉ, M. I. 2006. Trophic, reproductive and parasitological aspects of the ecology of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) in Argentina. **The Herpetological Journal** **16**(4):387-394.
- SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J. 1999. Introducción a la bioestadística. México, Editorial Reverté. 380p.
- VAIRA, M.; AKMENTINS, M.; ATTADEMO, M.; BALDO, D.; BARRASSO, D.; BARRIONUEVO, S.; BASSO, N.; BLOTTO, B.; CAIRO, S. & CAJADE, R. 2012. Categorización del estado de conservación de los anfibios de la República Argentina. **Cuadernos de Herpetología** **26**(3):131-159.
- VAN SLUYS, M.; ROCHA, C. F. D. & RIBAS, S. C. 1994. Nematodes infecting the lizard *Tropidurus itambere* in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **15**:405-408.
- VRCIBRADIC, D.; ROCHA, C. F. D.; RIBAS, S. C. & VICENTE, J. J. 1999. Nematodes infecting the skink *Mabuya frenata* in Valinhos, São Paulo state, southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** **20**:333-339.
- WEDEKIND, C. & FOLSTAD, I. 1994. Adaptive and non-adaptive immunosuppression by sex hormones. **The American Naturalist** **143**:936-938.
- WILSON, K.; BJORNSTAD, O. N.; DOBSON, A. P.; MERLER, S.; POGLAYEN, G.; RANDOLPH, S. E.; READ, A. F. & SKORPING, A. 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: HUDSON, P.; RIZZOLI, A.; GRENFELL, B. T.; HEESTERBEEK, H. & DOBSON, A. P. eds. **The ecology of wildlife diseases**. New York, Oxford University Press, p. 6-44.
- ZAR, J. 1996. **Biostatistical analysis**. 3ed. Upper Saddle River, Prentice-Hall. 663p.
- ZARACHO, V. H.; ACOSTA, J. L. & LAMAS, M. F. 2012. Dieta y parasitismo de *Leptodactylus diptyx* (Anura: Leptodactylidae) del nordeste argentino. **Revista Mexicana de Biodiversidad** **83**(4):1180-1186.