

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE VETERINARIA**

**LA FAMILIA DIAPHANOCEPHALIDAE (NEMATODA, STRONGYLIDA) EN
REPTILES DE URUGUAY.**

“por”

Federico GOLIN SALVERAGLIO

TESIS DE GRADO presentada como uno de
los requisitos para obtener el título de Doctor
en Ciencias Veterinarias

Orientación: Medicina Veterinaria

MODALIDAD: ensayo experimental

MONTEVIDEO

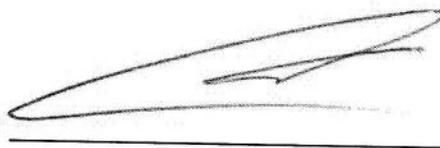
URUGUAY

2020

T6
978

PÁGINA DE APROBACIÓN
Tesis de grado aprobada por:

Presidente de mesa:



Dr. José M. Venzal

Segundo miembro (Tutor):



Lic. Oscar Castro

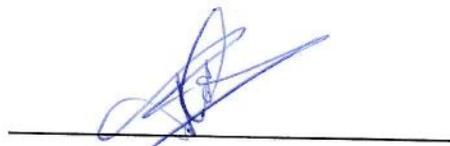
Tercer miembro:



Dr. Raúl Maneyro

Fecha: 11 de diciembre, 2020

Autor:



Bach. Federico Golin

AGRADECIMIENTOS

Al Departamento de Parasitología por permitirme desarrollar esta Tesis de grado.

Al Departamento de Anatomía Patológica por el procesamiento de las muestras.

Al personal de Biblioteca por el material brindado

A Alejandro Crampet (Co-tutor) Raúl Maneyro, Oscar Correa y José M. Venzal por sus aportes

A Oscar Castro (Tutor) por acompañarme en esta travesía.

A mi familia por su apoyo.

A mis amigos

A Sofía por estar ahí siempre

CONTENIDO:	
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	2
AGRADECIMIENTOS	3
LISTA DE FIGURAS	5
LISTA DE FIGURAS	5
RESUMEN.....	6
SUMMARY	7
INTRODUCCIÓN.....	8
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA	14
Género <i>Diaphanocephalus</i> Diesing, 1851.....	15
Género <i>Kalicephalus</i> Molin, 1861.....	17
Antecedentes de investigación de Diaphanocefálidos en Uruguay	20
Perjuicios causados por los Diaphanocefálidos en sus hospedadores	21
HIPÓTESIS	22
OBJETIVOS	22
MATERIALES Y MÉTODOS	23
RESULTADOS	26
Muestras obtenidas.....	26
Caracterización	27
DISCUSIÓN.....	33
CONCLUSIONES.....	38
BIBLIOGRAFÍA.....	39

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 <i>Philodryas patagoniensis</i> adulta.....	9
Figura 2 <i>Xenodon dorbignyi</i> adulta.....	10
Figura 3 <i>Salvator merianae</i> adulto	11
Figura 4 Detalle de extremidad anterior de <i>Diaphanocephalus</i>	27
Figura 5 Extremidad posterior de <i>D. galeatus</i> macho.....	27
Figura 6 Detalle de capsula bucal de <i>D. galeatus</i>	27
Figura 7 Detalle de la apertura vulvar en <i>D. galeatus</i>	28
Figura 8 Extremidad posterior de <i>D. galeatus</i> hembra	28
Figura 9 Huevo de <i>D. galeatus</i>	29
Figura 10 Capsula bucal de <i>K. costatus</i>	30
Figura 11 Detalle de las espículas en <i>K. costatus</i>	31
Figura 12 Bolsa caudal de <i>K. costatus</i>	31
Figura 13 Detalle de disposición anterior de las ramas uterinas en <i>K. costatus</i>	31
Figura 14 Extremidad posterior de <i>K. costatus</i> hembra.....	31
Figura 15 Corte histológico de intestino delgado de <i>S. merianae</i> conteniendo una estructura parasitaria de tipo larvario	32

Todas las imágenes de autoría propia.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1 Datos de los ejemplares de <i>S. merianae</i> estudiados.....	26
Tabla 2 Carga parasitaria por individuo de <i>S. merianae</i> estudiado	26
Tabla 3 Medidas obtenidas para <i>Diaphanocephalus</i>	29
Tabla 4 Medidas obtenidas para <i>Kalicephalus</i>	30
Tabla 5 Comparación de medidas de ejemplares de <i>Diaphanocephalus</i> <i>galeatus</i> tomadas por distintos autores y en el presente estudio	33
Tabla 6 Comparación de las determinaciones morfométricas de <i>Kalicephalus</i> <i>costatus costatus</i> registradas en este estudio con las suministradas por Schad (1962).....	36

RESUMEN

Los reptiles vivientes incluyen más de 11.000 especies englobadas en cuatro órdenes principales distribuidos a nivel mundial. En Uruguay se encuentran 71 especies ubicadas en los órdenes Squamata, Chelonia y Crocodylia. Dentro del phylum Nematoda, que comprende numerosas especies de helmintos de cuerpo redondeado en sección transversal, encontramos al orden Strongylida, que es bien conocido por presentar bolsa caudal en los machos y comprende una gran diversidad de especies parásitas de las distintas clases de vertebrados. A su vez, dentro de dicho orden hallamos a la superfamilia Diaphanocephaloidea con una sola familia, Diaphanocephalidae, especializada en utilizar reptiles como hospederos. Esta familia incluye dos géneros de helmintos que serán de interés en el presente trabajo: *Kalicephalus* (Molin, 1861) y *Diaphanocephalus* (Diesing, 1851). Nuestro objetivo fue identificar las especies de la superfamilia Diaphanocephaloidea, familia Diaphanocephalidae (Nematoda, Strongylida) que parasitan a algunos reptiles autóctonos de Uruguay. Para ello entre los meses de Junio de 2018 a Marzo de 2019 se obtuvieron 11 ejemplares adultos de *Salvator merianae* para necropsia parasitológica. Para la caracterización morfológica de los ejemplares de *Diaphanocephalus* se examinaron y midieron 20 hembras y 20 machos. Se utilizaron algunos de los obtenidos en las necropsias y otros pertenecientes a la colección de helmintos del Departamento de Parasitología. Para el estudio de *Kalicephalus* se utilizaron lotes ya existentes en el Departamento de Parasitología provenientes de *Xenodon dorbignyi* y *Philodryas patagoniensis*. Con base en la morfología y morfometría de los ejemplares estudiados, podemos concluir que las especies de la familia Diaphanocephalidae presentes en Uruguay corresponden a *Diaphanocephalus galeatus* (Rudolphi, 1819) parasitando *S. merianae* y *Kalicephalus costatus* (Rudolphi, 1819) utilizando como hospedadores a *P. patagoniensis* y *X. dorbignyi*. Para ambos casos es la primera vez que se cita para el país especies de la familia Diaphanocephalidae parasitando ejemplares de la herpetofauna autóctona. En ninguno de los ejemplares de *S. merianae* estudiados se demostraron lesiones macroscópicas a nivel gastrointestinal que puedan haber tenido vinculación con la muerte del animal o con una disminución del estado de los mismos. Se describen por primera vez estructuras parasitarias acordes a larvas en desarrollo entre la submucosa y la capa muscular interna del intestino delgado de *S. merianae*.

SUMMARY

Living reptiles include more than 11.000 species included into four main orders globally distributed. In Uruguay, 71 species are found, which belong to the orders Squamata, Chelonia and Crocodylia. Within the phylum Nematoda, covering numerous species of helminths with a rounded body in cross section, there is the order Strongylida, well known for the bursa caudal on males and which encompasses great diversity of parasite species from different kinds of vertebrates. Within such order there is the superfamily Diaphanocephaloidea, with only one family, Diaphanocephalidae, specialized in using reptiles as hosts. This family includes two genera of helminths that will be of interest in this work: *Kalicephalus* (Molin, 1861) and *Diaphanocephalus* (Diesing, 1851). Our aim was to identify the species of the superfamily Diaphanocephaloidea, family Diaphanocephalidae (Nematoda, Strongylida) parasitize some reptile species from Uruguay. In order to achieve that, between June 2018 and March 2019 we obtained 11 adults *Salvator merianae* for parasitological necropsy. For the morphological characterization of the *Diaphanocephalus* specimens we examined and measured 20 females and 20 males. We use some of the helminths found during necropsies as well as others belonging to the collection of the Parasitology Department. For the studies on *Kalicephalus* we used specimens already present in the Parasitology Department collection coming from *Xenodon dorbignyi* and *Philodryas patagoniensis*. Based on morphology and morphometry data, we can conclude that the species of Diaphanocephalidae present in Uruguay are *Diaphanocephalus galeatus* (Rudolphi, 1819) in *S. merianae* and *Kalicephalus costatus* (Rudolphi, 1819) parasitizing *P. patagoniensis* and *X. dorbignyi*. In both cases is the first time that species from Diaphanocephalidae family are found using reptiles from Uruguay as hosts. In none of the specimens of *S. merianae* studied we found macroscopic lesions of gastrointestinal tract, which could have been implicated on the death of the animal. For the first time parasite structures similar to developing larvae between the submucous and internal muscular layer of the small intestine of *S. merianae* are described.

INTRODUCCIÓN

Los amniotas son un clado de vertebrados tetrápodos caracterizados por tres envolturas que rodean al embrión durante el desarrollo; el corion, el alantoides y el amnios, siendo el saco vitelino una cuarta envoltura también presente en anamniotas. Esta adaptación evolutiva permitió la colonización del medio terrestre. Algunas de las características que los definen son la presencia de fecundación interna, y características externas como la presencia de uñas córneas y piel altamente queratinizada, con estrato córneo bien desarrollado que produce escamas, pelos y plumas como recubrimiento de la superficie del cuerpo (Montero y Autino, 2009).

Durante la evolución de los amniotas se desarrollan fenestraciones en la zona posterior del cráneo con el objetivo de disminuir el peso de la cabeza, las diferencias entre estas fenestraciones fueron definiendo las líneas evolutivas que tomaron los vertebrados terrestres. Los denominados Anapsidos no presentan ninguna fenestración, grupo en el cual, por las características morfológicas actuales siempre se relacionó a los Testudines (tortugas) pero evidencia más reciente, tanto molecular como morfológica, los vincula más estrechamente con los Diapsidos, más precisamente con los Arcosaurios (Field y col.2014; Bever y col. 2015). Aquellos que en el cráneo poseen un solo orificio superior son los Euriapsidos, que incluye grupos de reptiles extintos.

Los que presentan una sola fenestración inferior se conocen como Synapsidos y de éstos descienden los mamíferos actuales, mientras que los Diapsidos se caracterizan por la presencia de dos ventanas, una superior y otra inferior y dentro de ellos encontramos los Lepidosaurios (que incluye los Ordenes Rynchocephalia y Squamata) y los Arcosaurios (incluyendo los cocodrilos y las aves).

Los reptiles vivos incluyen más de 11.000 especies (Uetz y col., 2020) englobadas en cuatro órdenes principales; Squamata (Serpentes y Lacertilia), Chelonia, Crocodylia y Rynchocephalia, que habitan gran parte de las regiones biogeográficas faltando únicamente en las más frías cercanas a los círculos polares. Este grupo de tetrápodos amniotas presenta particularidades propias como lo son poseer el cuerpo cubierto de escamas, que son espesamientos y repliegues de la capa cornea de la epidermis, reproducción vivípara, ovípara u ovovivípara y metabolismo ectotermo. De esto último se desprende la dependencia que los reptiles tienen por la temperatura ambiental, que a diferencia de los vertebrados homeotermos, dependen de la temperatura externa para regular tanto su metabolismo como su respuesta inmune. El ciclo biológico de los mismos se rige según las zonas del mundo donde habitan, así es que en zonas tropicales los reptiles tienen un ciclo de actividad anual prácticamente ininterrumpida, mientras que aquellos que habitan ambientes más fríos limitan su actividad a los periodos más cálidos del año sumiéndose en una inactividad profunda con descenso de su metabolismo basal durante las estaciones más adversas (Huey, 1982).

Nuestro país se sitúa en la zona templada comprendida entre los paralelos 30° y 35° de latitud Sur y los meridianos 53° y 58° de longitud Oeste, lo que se traduce en un descenso estacional de temperatura que obliga a la mayoría de las especies de reptiles autóctonos a buscar refugio durante los meses más fríos del año (entre junio y setiembre), con un marcado descenso de su metabolismo y por ende de actividad. Nuestra herpetofauna nativa se compone de 71 especies, incluyendo sesenta dentro del orden Squamata, diez dentro del orden Chelonia y una del orden Crocodylia (Carreira, y Maneyro, 2015). Dentro del orden Squamata nuestro interés recae en tres especies puntualmente, dos representantes de la familia Dipsadidae como lo son *Philodryas patagoniensis* (Girard, 1857), conocida localmente como parejera, y *Xenodon dorbignyi* (Duméril, Bibron y Duméril, 1854), o falsa yarará ñata, y una especie de la familia Teiidae, *Salvator merianae* (Duméril y Bibron, 1839), que en la zona se conoce como lagarto overo, iguana overa en Argentina o tegu en otros países.

La parejera (*P. patagoniensis*) (Fig. 1) es un colúbrido de talla mediana que alcanza hasta 150 cm de largo total, de complexión robusta y hábitos mayormente terrestres. Poseen una coloración de base en colores que van desde los tonos verdosos hasta grises o marrones salpicados por pintas negras. Su estrategia alimenticia es generalista, pudiendo preñar sobre artrópodos, aves, pequeños mamíferos, peces, lagartijas, anfibios e incluso otras serpientes. Se la encuentra distribuida en todo el territorio uruguayo y es una especie frecuentemente encontrada dada su abundancia y sus hábitos diurnos. (Achaval y Olmos, 2007). Es una especie encontrada con frecuencia atropellada en rutas y caminos, debido a sus hábitos de asolearse en la banquina o mismo en los caminos. Pese a su agresividad para el hombre no representa un riesgo de vida y aunque posee una dentición opistoglifa, las toxinas que produce limitan su acción en el hombre a edema local y en algunos casos necrosis en el sitio de mordedura, pudiendo presentarse cuadros sistémicos y también de vértigo y mareos que perduran hasta 48 horas luego del accidente; en casos de edema generalizado del miembro afectado con pérdida de función y dolor pueden perdurar hasta 15 días luego de la mordedura aun sin haber manifestaciones sistémicas (Araújo y Santos, 1997).



Fig. 1 *Philodryas patagoniensis* adulta

Xenodon dorbignyi (Fig. 2) es una serpiente de talla media con ejemplares que alcanzan hasta los 60 cm de longitud total, siendo las hembras mayores que los machos. Se caracteriza por poseer un cuerpo grueso, cola corta y una coloración dorsal de manchas circulares o alargadas de color negro sobre un fondo castaño o grisáceo, con una semejanza a los diseños dorsales de *Bothrops alternatus* Duméril, Bibron y Duméril, 1854 o de *Bothrops pubescens* (Cope, 1869), de ahí algunos de sus nombres vernáculos. La coloración ventral es roja con manchas negras intercaladas en los gastrostegos. La cabeza es ancha con un perfil característico dado por una escama rostral modificada que le da el nombre común de Falsa crucera de hocico respingado o serpiente nariz de cerdo como se la conoce en otros países (Achaval y col., 2005). También es una especie frecuente, que al verse amenazada realiza despliegues defensivos escondiendo la cabeza debajo del cuerpo y elevando la cola en forma de tirabuzón exponiendo la coloración ventral roja acompañada de movimientos espasmódicos laterales. Su alimentación comprende principalmente anfibios y lagartijas, incluyendo ocasionalmente artrópodos, peces y huevos de lagartijas (Achaval y Olmos, 2007)



Fig. 2 *Xenodon dorbignyi* adulta

El lagarto overo (*Salvator merianae*) (Fig. 3) es el saurio más grande que habita en nuestro territorio, pudiendo llegar a medir 150 cm de longitud del hocico a la cola. La coloración de los individuos adultos es de bandas transversales blancas y negras irregulares que se distribuyen a lo largo del cuerpo. En los ejemplares juveniles es similar, salvo por poseer la cabeza y la primera porción del tórax de color verde brillante, que se va difuminando a medida que madura. Al igual que *P. patagoniensis*, es un reptil abundante y diurno, distribuido por todo el territorio. Su alimentación es omnívora e incluye en su dieta pequeños vertebrados, insectos, huevos de aves, frutas y carroña. Su actividad es estacional, estando muy activos cuando las temperaturas son elevadas durante la primavera, verano

y parte del otoño, para entrar en una disminución de su metabolismo basal en refugios durante el invierno (Achaval y Olmos, 2007).



Fig. 3 *Salvator merianae* adulto.

Las tendencias mundiales, que también repercuten en Uruguay, sitúan a los reptiles como animales de compañía no tradicionales muy populares, habiendo inclusive en nuestro país establecimientos habilitados para la cría y comercialización de los mismos que incluso realizan exportaciones tanto de *S. merianae* como de *P. patagoniensis* entre otras especies de reptiles. Todo ello bajo el amparo del decreto 186-002 que regula los establecimientos que crían fauna autóctona. Por otro lado, también se cita el uso de reptiles autóctonos como un esporádico recurso alimenticio en el interior del país, involucrando a *S. merianae* o tortugas dulceacuícolas como *Phrynops hilari* (Dumeril y Bibron, 1835) o incluso las marinas, contraviniendo normas vigentes (decreto N°164/996 que prohíbe la caza de especies zoológicas silvestres). Estos animales también sufren la persecución tanto por creencias infundadas como por la predación que realizan sobre gallinas y sus huevos. En países como Argentina y Paraguay se practica desde hace décadas la explotación de las especies del género *Salvator* (ex *Tupinambis*), teniendo como principal empresa la exportación de cueros a mercados norteamericanos y europeos. Si bien la mayor parte de éstos son obtenidos por cuotas establecidas para la caza de ejemplares silvestres, actualmente se promueven proyectos de cría y repoblación así como de producción de los mismos. Su caza está prohibida en Uruguay y en el resto de los países de la región (Brasil y Bolivia) (Fitzgerald y col., 1994).

De las 71 especies de reptiles registradas para Uruguay (Carreira y Maneyro, 2012), según la lista roja de la Unión Internacional de la Conservación de la Naturaleza (UICN) ocho se encuentran en alguna categoría de amenaza a nivel nacional (Carreira y Maneyro, 2019). De ellas, la tortuga laúd (*Dermochelys coriácea* (Vandeli, 1761) es la única especie considerada “en peligro crítico”. La víbora de cascabel (*Crotalus durissus terrificus* (Laurenti, 1768), que ha visto disminuida su distribución, y la lagartija de la arena (*Liolaemus occipitalis* Boulenger, 1885), que posee una distribución limitada, se consideran especies “en peligro”. Dentro de la categoría “vulnerable” se encuentran dos especies de tortugas marinas (*Chelonia mydas* (Linnaeus, 1758) y *Caretta caretta* (Linnaeus, 1758)), dos saurios (*Homonota uruguayensis* (Vaz Ferreira y Sierra de Soriano, 1961) y *Liolaemus wiegmanii* (Dumeril y Bibron, 1837) y un ofidio (*Taeniophallus poecilopogon* (Cope, 1863) y se consideran como “casi amenazadas” la tortuga

de herradura (*Phrynops williamsi* Rhodin y Mittermeier, 1983) y los saurios *Stenocercus azureus* (Muller, 1882) y *Tropidurus catalanensis* Gudynas y Skuk, 1983. El resto de las especies, incluidas aquellas que se estudian en este trabajo, se incluyen en la categoría “preocupación menor”, lo que indica que dichos taxones no cumplen los requisitos para considerarse amenazados en su distribución (Carreira y Maneyro, 2015).

Actualmente vivimos en una época en la que hay un significativo aumento en el interés por los reptiles, tanto autóctonos como exóticos, ya sea como animal de compañía, de laboratorio o en criaderos. Teniendo en cuenta que las infecciones parasitarias en reptiles son una importante causa de enfermedad y muerte en cautiverio, es importante el correcto diagnóstico de éstas para realizar una adecuada terapéutica y establecer medidas de profilaxis (Mader, 2005).

El parasitismo es una forma de simbiosis, una relación que involucra un parásito y un hospedador, en donde el parásito habita sobre o dentro del hospedador del que obtiene todo lo que necesita, prolongándose dicha relación hasta la muerte de uno de los dos (Tolosa Palacios y col., 2006). Otros tipos de simbiosis incluyen el mutualismo, en donde ambos organismos se benefician de una asociación, y el comensalismo, en donde un organismo se beneficia de otro el cual no se ve afectado por la relación. Estas categorías no están tan bien delineadas en la naturaleza, pudiendo cambiar la categoría según situaciones específicas, por ejemplo patógenos oportunistas que habitan como comensales en un hospedador pero pueden volverse patógenos ante un cambio del ecosistema (Brown y col., 2012).

Los parásitos gastrointestinales comprenden un amplio grupo de helmintos y protozoarios que habitan en el tracto gastrointestinal de diversas especies. La evolución de estos a la par de sus hospedadores los ha diversificado en formas muy diferentes de aprovechamiento de esta relación parásito-hospedador. Esta evolución ha llevado, incluso, a que algunos hospedadores se vean beneficiados por bajas cargas parasitarias. Sin embargo, en situaciones de inmunodepresión la infección parasitaria puede tornarse perjudicial para la salud del hospedador causándole, según la especie de parásito, distintos tipos de patologías. En animales de vida libre estas situaciones de compromiso inmunitario se corresponden a cambios climáticos bruscos o incluso a actividad cíclica hormonal, lo que colaboraría con el control natural de las poblaciones, pereciendo aquellos ejemplares menos aptos o que por diversas circunstancias se encuentren con mayores cargas parasitarias. Por otro lado, cuando hablamos de cautiverio, las condiciones de manejo que les son brindadas a los animales cautivos van a tener una repercusión directa sobre su estado inmunitario. Entonces animales que normalmente están en equilibrio con sus parásitos podrían presentar sintomatología al estar sometidos a condiciones inadecuadas (Mader, 2005).

Los reptiles son hospedadores de un amplio espectro de endoparásitos, incluyendo diversas especies de protozoos, nematodos, cestodos, pentastómidos, acantocéfalos y trematodos (Telford Jr., 1971). En el caso de

reptiles en cautiverio (biotérios, criaderos, colecciones), los exámenes coproparasitarios son una importante parte de la rutina diaria del veterinario para asegurar la salud y el bienestar de los animales (Wolf y col., 2014).

Cuando consideramos a animales que sufren disminuciones estacionales de su metabolismo y actividad surgen interrogantes acerca de cómo éstos interactúan con sus poblaciones parasitarias. La posibilidad de mantener su metabolismo durante todo el año implica un gasto energético sobre un hospedador sujeto a condiciones climáticas cambiantes y que en ciertas estaciones se verá ampliamente perjudicado, pero también de esta premisa surge la interrogante de que, si dicho hospedador cesa su alimentación y la producción de heces disminuye, qué fin tendría para el parásito mantener niveles constantes en su ovoposición. Por lo tanto, se podría pensar que en hospedadores que sufren un enlentecimiento periódico estacional de su metabolismo, los parásitos disminuyan su propio metabolismo o posean estrategias de supervivencia que los mantengan a la par de sus hospedadores (Gibbs, 1986)

De dichas interrogantes surge también la importancia de caracterizar estas especies en nuestra fauna, tanto a nivel de los reptiles silvestres como aquellos de compañía, así también a la hora de estudiar la terapéutica de vida silvestre. Si se lograra evaluar el impacto de las especies parasitarias que influyen en la fisiología de nuestras especies de reptiles se podrían lograr mejores resultados a la hora de tener que rehabilitar ejemplares que, por la razón que sea, hayan tenido que ser intervenidos por la mano del hombre. (Brown y Sleeman, 2002)

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

El phylum Nematoda comprende numerosas especies de helmintos de cuerpo redondeado en sección transversal, con una gran cavidad corporal (seudoceloma), tracto digestivo completo y sexos separados. Abarca numerosas especies que parasitan todas las clases de vertebrados, habitando en variados sistemas, pero predominando en el tracto gastrointestinal. Sus ciclos pueden ser heteroxenos o monoxenos, pueden presentar o no fases de vida libre y muchos pueden tener carácter de zoonosis. (Quiroz Romero, 1984).

El orden Strongylida incluye a aquellos nematodos cuyos machos poseen bolsa copulatoria, se divide en cinco superfamilias bien diferenciadas: Diaphanocephaloidea, Ancylostomatoidea, Strongyloidea, Trichostrongyloidea y Metastrongyloidea. La superfamilia Diaphanocephaloidea se compone de una única familia, Diaphanocephalidae, con dos géneros presentes en saurios y en ofidios, que comparten con los ancilostomatoideos, strongiloideos y trichostrongiloideos ciclos de vida monoxenos. Poseen en la extremidad anterior una cápsula bucal formada por dos valvas laterales, característica que los asemeja a aquellos de las superfamilias Ancylostomatoidea y Strongyloidea que ostentan amplias cápsulas bucales que les permiten fijarse a la mucosa de la pared intestinal del hospedador. Dicha cápsula bucal está ausente en las otras dos superfamilias del Orden, Trichostrongyloidea y Metastrongyloidea (Anderson, 2000).

En ciclos de vida monoxenos o directos, los huevos salen al ambiente con las heces del hospedador, de los huevos eclosionan las primeras larvas que luego mudan para alcanzar un segundo estado larvario. Es en estas etapas que algunos nematodos como los ancilostomatoideos y strongiloideos se alimentan de bacterias ambientales, hasta su desarrollo a un tercer estadio larval (forma infectante), el cual no se alimenta, retiene la cutícula del segundo estado larvario e ingresa a un nuevo hospedador vía percutánea y/o por vía oral. Tras su ingreso al hospedador, factores propios del mismo llevan a que la larva realice una tercera muda de cutícula en alguna región determinada del sistema gastrointestinal dependiendo de la especie, tras la cual, parásitos de grandes cápsulas bucales en su forma adulta como son los diaphanocephaloideos, ancilostomatoideos y strongiloideos, pasan por una etapa con una cápsula bucal provisoria que es eliminada en la última muda (Anderson, 2000). Algunos estromgílicos, como los trichostrongiloideos atraviesan una etapa histotrópica en donde las larvas pasan una parte de su ciclo en la mucosa del tracto gastrointestinal antes de convertirse en adultos y vivir en el lumen del mismo. Este periodo puede comprender una o dos mudas y está fuertemente vinculado a cambios en el ambiente, cambios que actuarían como estímulos para desencadenar el proceso de muda (Rogers, 1962).

La cavidad bucal de los diaphanocephaloideos es grande y compleja, con una abertura oral expandida en dirección dorsoventral dándole una apariencia de dos valvas. Esta abertura oral puede estar cubierta de una membrana cuticular o no. El esófago es fuertemente muscular con un revestimiento quitinoso que forma

bandas longitudinales. En las hembras el aparato reproductor es doble con la vulva cerca de la extremidad posterior. Los machos poseen bursas copulatorias con rayos ventrales contiguos. Las espículas son largas y simples. En algunas especies el cono genital está bien desarrollado (Freitas y Lent, 1938).

Esta superfamilia consiste de una familia, Diaphanocephalidae, con dos géneros *Diaphanocephalus* y *Kalicephalus*. Según Schad (1962), *Kalicephalus* no posee gran especificidad de hospedador. Sus ciclos están poco estudiados, pero se sabe que los huevos al depositarse poseen una cáscara fina y lisa, con un embrión en avanzado estado de segmentación (mórula). El desarrollo larvario de *Kalicephalus* es similar al encontrado en Ancylostomatoideos, con una primera y segunda larva rabbitiforme, que posee un esófago del tipo rabbitiforme (con un istmo bien delimitado y un ensanchamiento en su base, en donde se encuentran tres válvulas que asisten en la disgregación del alimento) y una tercera etapa de larva strongiliforme, que ya no se alimenta, pues está cubierta por la cutícula de la L2 y posee un esófago fino y recto denominado filariforme. Esta última es la forma infectante. La infección oral en condiciones de laboratorio cursa con un periodo prepatente de dos a tres meses y las larvas tres se encapsulan en la mucosa gástrica donde se desarrollan y mudan al estado de larva cuatro. Aún se desconoce la modalidad de la infección en condiciones naturales, no hay evidencia de que ocurra penetración a través de la piel como sucede en los ancilostomátidos, pero se ha teorizado que pueden entrar en animales de piel fina como anfibios o moluscos y utilizarlos como hospedadores paraténicos (Anderson, 2000).

Género *Diaphanocephalus* Diesing, 1851

El género *Diaphanocephalus* fue creado por Diesing en 1851 para *Strongylus galeatus* (Rudolphi 1819) (Freitas y Lent, 1938).

Son nematodos con una extremidad anterior truncada, con una cápsula bucal compuesta por dos valvas con base gruesa que se dirigen hacia dorsal. En la superficie externa de cada valva existen tres espesamientos cuticulares en forma de pilares que se originan en el collar basal. Los machos poseen una bolsa caudal corta, con forma de campana, con radios ventrales contiguos, el externo lateral y los otros laterales se originan de un tronco común, medio lateral y pos lateral separados; el externo dorsal se origina en un punto común del tronco del radio dorsal. El radio dorsal es corto y grueso, que se divide e inmediatamente posee una subdivisión en dos ramas dando un aspecto bífido de la extremidad. Las espículas son simples, desiguales, y el Gubernáculo esta presente. Las hembras son didelfas, prodelfas, con cola corta, afilada y terminada en una punta aguda, con la vulva, en el cuarto posterior del cuerpo. Son parásitos intestinales de lagartos (Vicente y col., 1993).

En Brasil hay registradas tres especies del género *Diaphanocephalus*: *D. diesingi* Freitas y Lent 1938 parasitando intestino delgado de *Tupinambis teguixin* en el estado de Pará; *D. jacuruxi* Alho, 1965 que se registró por primera vez en *Dracaena guineaensis*; y *D. galeatus* en *T. teguixin* y *S. merianae* (Teixeira, y col., 2017). Pereira y col. (2018) indican que *D. galeatus* y *D. jacuruxi* podrían

ser sinónimos y citan la presencia de *D. galeatus* en *Dracaena paraguayensis* ampliando su lista de hospedadores.

***Diaphanocephalus galeatus* (Rudolphi, 1819)**

Según la descripción de Freitas y Lent (1938), es un helminto que presenta el cuerpo con una cutícula estriada transversal y longitudinalmente, con la extremidad anterior truncada. La extremidad posterior es bien afilada en las hembras y levemente en los machos. La cápsula bucal es bivalva con la abertura bucal levemente orientada hacia la región dorsal. Las valvas bucales están sustentadas por tres pilares cada una, habiendo uno lateral, uno latero ventral y uno latero dorsal. La cápsula bucal es amplia con la base muy fuerte, en el fondo de la misma se observan dos formaciones salientes que se unen en su porción basal. El esófago es fuerte, claviforme, con estrías transversales. Intestino largo presenta paredes fuertemente onduladas. Alrededor del esófago existen dos grupos de células glandulares esofágicas, uno dorsal y otro ventral, compuestas cada uno por tres células. Poseen un anillo nervioso situado en la constricción del esófago. El poro excretor se une a un conducto resultante de la unión de dos células grandes, alargadas, que se dirigen hacia caudal terminando cerca del origen del intestino.

Las hembras se caracterizan por ser didelfas, prodelfas, con labio anterior de la vulva muy saliente formando una proyección pre vulvar. EL ovoyector de vagina larga, posee ramas divergentes, una anterior que se dirige hacia adelante y una posterior hacia atrás para luego curvarse hacia el frente. Los úteros están dirigidos hacia adelante conteniendo huevos de cascara fina y lisa, ovalados. El ano posee un labio anterior saliente. El extremo posterior termina en una punta aguda.

Los machos poseen una bolsa copulatriz cerrada ventralmente sin una diferenciación nítida entre lóbulos. Las papilas pre bursales están presentes. Las espículas son desiguales y están bien quitinizadas. La espícula mayor es de forma más o menos filiforme con la base levemente más ensanchada y punta fina con un largo de 0,512 a 0,624 mm, espícula menor con base larga y punta fina midiendo de 0,336 a 0,432 mm. La relación entre las espículas es de 1:0,65 a 1:0,70. Gubernáculo presente, bien quitinado con base en bisel y punta afilada.

Teixeira y col. (2017) registran a *D. galeatus* en áreas de bioma costero del archipiélago de Fernando de Noronha, selva amazónica, Cerrado y el Pantanal. De 16 lagartos (*S. merianae*) analizados por dichos autores, 14 estaban parasitados correspondiendo a un 87% de prevalencia.

Dutra Vieira y col. (2016) identificaron para el estado de Rio Grande do Sul a *D. galeatus* parasitando estómago, intestino delgado e intestino grueso de *S. merianae*, con un 80% de prevalencia, y Tavares y col. (2017) indican su presencia en *S. merianae* y *T. teguixin* en Mato Grosso do Sul.

Por su parte, en Argentina *D. galeatus* se encuentra citada para *Salvator rufescens*, en donde Spinelli y col. (1992) indican el tipo de lesiones ocasionadas

al huésped, deduciendo así que se trata de una especie histiófaga y no hematófaga como se creía anteriormente.

***Diaphanocephalus diesingi* (Freitas y Lent 1938)**

De acuerdo a la descripción que brindan Freitas y Lent (1938), presenta muchas características morfológicas similares a *D. galeatus*, siendo también un helminto que presenta el cuerpo con una cutícula estriada transversal y longitudinalmente, con la extremidad anterior truncada y una extremidad posterior bien afilada en hembras y levemente en los machos. La capsula bucal junto a sus valvas, esófago e intestino son descritos de similar apariencia a los de *D. galeatus*. Así también como la ubicación del anillo nervioso y poro excretor.

Las hembras comparten las características de ser didelfas, prodelfas, con el labio anterior de la vulva muy saliente formando una proyección pre vulvar. El ovoyector de vagina larga, posee ramas divergentes, una anterior que se dirige hacia adelante y una posterior hacia atrás para luego curvarse hacia el frente. Los úteros están dirigidos hacia adelante conteniendo huevos ovalados de cáscara fina y lisa. El ano presenta un labio anterior saliente. La extremidad posterior termina en una punta aguda.

Los machos poseen una bolsa copulatriz cerrada ventralmente sin una diferenciación nítida entre lóbulos. Las papilas pre bursales están presentes. Las espículas son desiguales y están bien queratinizadas. La espícula mayor es más o menos filiforme con un largo de 0,336 a 0,408 mm, la espícula menor posee una base ancha y punta fina midiendo de 0,224 a 0,288 mm. La relación entre las espículas es de 1:0,60 a 1:0,70. El Gubernáculo está presente, bien quitinizado con base en bisel y punta afilada.

Freitas y Lent (1938) registran a *D. diesingi* parasitando el intestino delgado de *Tupinambis nigropunctatus* Spix, 1825 en el estado de Pará, Brasil. Se diferencia de *D. galeatus* principalmente por un menor tamaño de las espículas y del gubernáculo en los machos y por la región vulvar y el aspecto del ovoeyector en las hembras.

Género *Kalicephalus* Molin, 1861

Es un género de helmintos parásitos de la familia *Diaphanocephalidae* que poseen una amplia gama de hospedadores y una distribución cosmopolita. Este helminto posee un extremo anterior romo, con valvas bucales sostenidas por una única protuberancia interna transversal quitinosa en forma de v, dorsal o ventral. En la luz del esófago pueden encontrarse hasta tres dientes. Presenta bolsa copulatoria trilobulada, con un lóbulo dorsal que se proyecta por detrás de los lóbulos laterales. El cono genital generalmente es largo, con espículas iguales, aladas, con gubernáculo y telamón presentes. Las hembras poseen la extremidad posterior larga y cónica, vulva en la porción posterior del cuerpo, ramas uterinas opuestas o paralelas. Son ovíparas y parasitan el aparato digestivo de ofidios (Vicente y col., 1993).

Kalicephalus es uno de los géneros de nematodos más comunes parasitando serpientes a nivel mundial., con más de 50 especies que pueden encontrarse en Asia (Kavitha y col., 2014), África (Cooper, 1971; Junker y col., 2009), Norteamérica y Sudamérica (Gómez y Sánchez, 2007). Normalmente habitan en intestino delgado (Cooper, 1971), aunque también pueden hallarse en boca y esófago (Mader, 2005). Si bien su prevalencia es alta, por sí mismos no necesariamente son altamente patógenos, pero por su alimentación hematófaga son causantes de lesiones en la mucosa que predisponen a infecciones bacterianas secundarias (Kavitha y col., 2014). De otros nematodos que utilizan a las serpientes como hospedadores se diferencian por sus cápsulas bucales bien desarrolladas y una bolsa copulatoria prominente en machos.

Hering-Hagenbeck y Boomker (2000) identificaron las especies y subespecies *K. colubri colubri* (Ortlepp, 1923), *K. paracolubri paracolubri* Ghadirian. 1968, *K. vipera obliquus* (Daubney, 1923), *K. costatus micrurus* (Daubney, 1923) y *K. simus simus* (Daubney, 1923) en diversas especies de ofidios de Sudáfrica. También para Sudáfrica, Junker y col. (2009) citan la presencia de *Kalicephalus* sp. en *Pseudaspis cana*. También se ha registrado este género para otras partes de África y Asia (Cooper, 1971, Kavitha y col., 2014), así como también para Norte América (González-Solís y col., 2014).

En Sudamérica han sido registradas cinco especies (Schad, 1962): *Kalicephalus costatus* (Rudolphi, 1819), *K. appendiculatus* Molin, 1861, *K. inermis* Molin, 1861, *K. subulatus* Molin, 1861 y *K. rectiphilus* Harwood, 1932.

En Perú, el género *Kalicephalus* ha sido registrado parasitando ofidios de los géneros *Boa*, *Corallus* y *Epicrates* (Sánchez y col., 2004, Gómez y Sánchez, 2007), y en Brasil colúbridos como *Xenodon* sp (Tavares y col., 2017). De Fabio y Rolas (1974) indican la presencia de *K. costatus costatus* en *Mastigodryas* (ex *Dryadophis*) *biffosatus* en Rio de Janeiro, Brasil, y Ramallo (2005) indica la presencia del género en un ejemplar de *Erythrolampus semiaureus* de Argentina.

***Kalicephalus costatus* (Rudolphi, 1819)**

Es una especie diferenciable de las demás por poseer una cápsula bucal simétrica y útero prodelfo en las hembras. La distribución es cosmopolita, se le conocen cuatro subespecies que difieren según la localización geográfica: *K. c. costatus* en América Central y del Sur, *K. c. parvus* en América del Norte, *K. c. micrurus*, en África tropical y del Sur, y *K. c. indicus* en Asia y Australasia. Se reconocen como hospedadores de *K. c. costatus* especies de ofidios sudamericanos como *Chironius carinatus*, *Liophis miliaris* (= *E. semiaureus*), *Phylodrias schotti*, *P. serra*, *Lystrophis semicinctus*, *Bothrops atrox*, *B. jararacá*, *Lachesis muta*, *Crotalus durissus*, entre otras.

Según la descripción de Schad (1962), posee un largo variable, con la apertura bucal orientada anteriormente, redondeada y con una cutícula inflada. El esófago es corto y ancho, con un poro excretor cuya abertura se sitúa entre el margen posterior del esófago a medio camino de las primeras células intestinales, con una papila cervical pequeña localizada justo debajo del nivel del poro. Las hembras presentan un adelgazamiento pronunciado justo detrás de la vulva, la

cual posee una saliencia prominente. Son prodelfas, es decir que ambas ramas del útero están dirigidas de manera antero-posterior (Lombardero, 1971). La cola es brevicónica, con una espina terminal.

Los machos poseen una bolsa copulatriz con rayos ventrales que ocupan la mayor parte del largo. Las espículas son iguales en largo con una punta elongada con forma de espátula. El gubernáculo presenta el extremo distal expandido. El cono genital es prominente, con una papila en la cara ventral.

***Kalicephalus appendiculatus*, Molin, 1861**

Esta especie se distribuye en América tropical y subtropical, y fue descrita en 18 colúbridos provenientes de Brasil entre ellas *Xenodon merremi*, *Clelia clelia*, *Leptophis ahetulla*, *Spilotes pullatus*, *Mastigodryas bifosatus*, *Liophis miliaris* (= *E. semiaureus*) y *Drymarchon sp.*

Es una especie con una capsula bucal asimétrica. Cutícula cervical no inflada y presente en colúbridos del Nuevo Mundo. De tamaño mediano a pequeño, las hembras se adelgazan abruptamente hacia posterior de la vulva. Presenta la abertura bucal marcadamente hacia dorsal, cápsula bucal asimétrica, más profunda hacia ventral que dorsal, con un esófago bulbar y corto. El poro excretor bien está bien marcado (Schad, 1962).

Las hembras poseen ovoeyector y útero convergente. Se caracterizan por ser prodelfas, con las estructuras reproductivas hacia anterior de la vulva.

Los machos tienen una bolsa caudal corta, truncada transversalmente. Las espículas son cortas, y generalmente están poco quitinizadas. Presentan forma de espátula hacia la región distal. El gubernáculo es pequeño y posee forma de cuchara.

Es una de las especies más distintivas de *Kalicephalus*, no conociéndose otras especies con la disposición de la capsula bucal de esta manera.

***Kalicephalus inermis*, Molin, 1861**

Encontrado en especies de *Crotalus* y *Bothrops* de Brasil, es un nematodo de cuerpo cilíndrico de grosor regularmente uniforme. Presenta en su región anterior una cápsula bucal con la estructura típica de los *Kalicephalus*, poseyendo en el fondo de la cavidad una "coronula radiata" fácilmente visible. Observada de frente la región cefálica se muestra simétrica y nítidamente dirigida hacia el frente (Maia Fernandes y de Toledo Artigas, 1976).

El esófago es relativamente largo, estrechándose en su porción media y expandiéndose posteriormente. Posee un anillo nervioso en la parte media del esófago, un poro excretor a la altura del bulbo esofágico.

Las hembras poseen una vulva prominente con una vagina corta y bifurcada que forma dos ovoeyectores opuestos, úteros opuestos del tipo anfidelfo.

Los machos tienen una bolsa copuladora amplia, y el cono genital bien desarrollado. Las espículas son iguales, finas, ligeramente espatuladas en su

extremidad distal. El gubernáculo está presente y presenta forma navicular (Schad, 1962).

***Kalicephalus subulatus*, Molin, 1861**

La especie fue hallada en *Boa constrictor*, *Epicrates cenchria* y *Corallus caninus* en América tropical, más concretamente en la región amazónica (Maia Fernandes y de Toledo Artigas, 1975), y se caracteriza por ser relativamente corta con un extremo anterior levemente inclinado hacia dorsal. El esófago es robusto, ancho en un principio para adelgazarse formando un pequeño istmo y luego ensanchándose nuevamente para formar el bulbo. El poro excretor y la papila cervical usualmente se encuentran en el área del bulbo esofágico (Schad, 1962).

Las hembras presentan vulva en el principio del tercio posterior del cuerpo, labios apenas salientes. Son anfidelfas y poseen un ovoeyector corto.

Los machos tienen espículas largas, aladas, con la punta en forma de espátula. El gubernáculo está presente, tiene forma de corazón y un telamón prominente.

***Kalicephalus rectiphilus*, Harwood, 1932**

Este taxón posee subespecies diferenciadas por la localización geográfica y hospedadores involucrados. *Kalicephalus rectiphilus rectiphilus* hallada en colúbridos norteamericanos, mientras que *K. rectiphilus neorectiphilus* tiene por localización geográfica Brasil y se ha hallado en *Mastigrodrias biffosatus* y *Chironius bicarinatus*. (Schad, 1962)

No poseen corona radiata, dientes bucales ni dilatación cervical. La cápsula bucal presenta una pieza ventral quitinosa triangular. El esófago no es tan desarrollado como en otras especies.

Las hembras se caracterizan por poseer la vulva situada de manera más anterior que en otras especies y ser anfidelfas. La cola es delgada con una extremidad posterior redondeada.

Los machos tienen una bolsa caudal pequeña, con rayos laterales divergentes y rayos dorsales cortos. Las espículas son iguales, simples y aladas. El gubernáculo está presente con tres saliencias longitudinales y una terminación en forma de "V".

Mientras que existen abundantes trabajos sobre diaphanocefálidos en el Viejo Mundo y en Brasil, a nivel de Argentina y Uruguay muy poco se ha investigado sobre esta familia de helmintos: Ramallo (2005) cita a *Kalicephalus costatus* en *Liophis miliaris* (Serpentes; Colubridae) como el primer registro para Argentina y el sexto a nivel de Sudamérica.

Antecedentes de investigación de Diaphanocefálidos en Uruguay.

Ya a mediados del siglo pasado, en una revisión de material perteneciente al Museo Nacional de Historia Natural, se identificaron seis especies de nematodos presentes en *S. merianae* (referida como *Tupinambis teguixin*) y una en *X. dorbignyi* (referida como *Lystrophis dorbignyi*), pero no se identificaron

ejemplares de los géneros *Diaphanocephalus* ni *Kalicephalus* (Freitas y Lent, 1948). Crampet y col. (2008) citan, entre otros géneros de helmintos, nematodos del género *Diaphanocephalus* en un estudio parasitológico realizado sobre 15 ejemplares de *S. merianae*.

Perjuicios causados por los Diaphanocefálicos en sus hospedadores.

Cooper (1971) describe para varias especies de ofidios del este de África lesiones a nivel del tracto gastrointestinal superior, que van desde áreas localizadas de hiperemia a grandes áreas de erosión y hemorragia. Varias especies de ofidios se vieron afectadas por al menos dos especies de *Kalicephalus*. Dicho autor indicó que el diagnóstico eficaz *ante mortem* no siempre fue posible, con sintomatología de letargia y anorexia. Los lavados cloacales según el autor no siempre fueron de utilidad, ya que al no estar alimentándose solo podían hallarse uratos pero muy poca materia fecal. Los huevos son fácilmente visualizables por métodos de flotación. La patogenicidad no está clara, supone que es por las lesiones que impiden la correcta alimentación del animal y con los consiguientes debilitamiento y colonización bacteriana secundaria. También describe atrofia renal y hepática, con hepatitis granulomatosa y congestión pulmonar con edema atribuida a infección bacteriana en una *Pseudaspis cana* de la cual se recuperaron numerosos *Kalicephalus* del esófago y estómago. Otros autores como Junker y col. (2009) señalan que las lesiones ocasionadas por *K. c. colubri* son insignificantes, pero indican igualmente la presencia de parásitos como contribuyentes a la pérdida de masa. La incidencia de helmintos es importante en ejemplares mantenidos en cautiverio, ya sea provenientes de la naturaleza o incluso los nacidos en cautiverio (Sánchez y col., 2004)

No se puede subestimar la importancia de los métodos coprológicos para evaluar la sanidad de los animales, incluso aquellos provenientes de criaderos, ya que se ha detectado hasta un 40% de animales clínicamente sanos con resultados positivos a presencia de huevos de nematodos (Villalobos y col., 2014). Chávez y col. (2014), en un estudio realizado en poblaciones de reptiles en cautiverio en el área metropolitana de Lima, Perú, encontraron parásitos gastrointestinales en un 76.3% de la población muestreada que incluía 17 especies estudiadas.

Los reptiles exóticos cuyo origen es la naturaleza pueden ser vectores de parásitos implicados en enfermedades zoonóticas, como los pentastómidos *Armilifer armillatus*, el cual provoca lesiones en parénquima pulmonar y hepático de seres humanos y es un parásito de serpientes de África del Oeste, *Porocephalus* sp., y el cestodo *Spirometra* spp., que ocasiona la condición conocida como esparganosis en humanos (Wolf y col., 2014; Aiyekomogbon y col., 2016).

HIPÓTESIS

Dada la identidad y distribución de los hospedadores de las especies de *Diaphanocephalus* y *Kalicephalus* en la región y el hecho de compartir varios taxa de la herpetofauna, sería esperable encontrar en Uruguay algunas de las especies de parásitos presentes en países limítrofes.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL: Identificar las especies de la familia Diaphanocephalidae (Nematoda, Strongylida) que parasitan a algunos reptiles autóctonos de Uruguay.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1) Realizar el estudio morfológico y morfométrico de las especies de la familia Diaphanocephalidae presentes en Uruguay.
- 2) Caracterizar morfológicamente los huevos de *Diaphanocephalus* sp. eliminados por ejemplares de *Salvator merianae* mantenidos en cautiverio.
- 3) Estudiar mediante análisis coprológicos si los ejemplares de *S. merianae* mantenidos en cautiverio mantienen la infección parasitaria durante el invierno o al menos si hay eliminación de huevos de *Diaphanocephalus* sp. en esta situación.
- 4) Estudiar la anatomía patológica e histopatología en infecciones de *S. merianae* con *Diaphanocephalus* sp.
- 5) Relacionar el estado de salud de los lagartos con el contaje de huevos de *Diaphanocephalus* sp., lo que sería de utilidad para evaluar cuándo hacer un tratamiento antihelmíntico.
- 6) Identificar la especie de nematodo de la familia Diaphanocephalidae encontrado en *Philodryas patagoniensis* (FVDP 702) y en *Xenodon dorbignyi* (FVDP 828)

MATERIALES Y MÉTODOS

Entre los meses de Junio de 2018 a Marzo de 2019 se obtuvieron 11 ejemplares adultos de *Salvator merianae* para necropsia parasitológica, los mismos provinieron de animales mantenidos en cautiverio así como animales de vida libre encontrados muertos en buen estado de conservación (no autolíticos). Los primeros diez ejemplares fueron encontrados muertos entre junio y agosto de 2018 mientras que el ejemplar once fue encontrado muerto en febrero de 2019.

Todos los animales procesados fueron encontrados muertos, ya sea en condiciones de cautiverio o atropellados accidentalmente en rutas de Canelones y Montevideo, por lo que no fue necesario la aprobación de la comisión de bioética.

Para la necropsia, se posicionó el animal en decúbito dorsal y se realizó una incisión longitudinal desde la base de la mandíbula hasta la cloaca. Posteriormente se identificó el tracto gastrointestinal y se realizaron ligaduras a nivel del esófago y al final del recto para poder retirar el contenido completo.

Para el procesamiento se analizaron por separado esófago y estómago, intestino delgado e intestino grueso, a cada porción se le realizó un corte longitudinal y su contenido se obtuvo mediante el lavado con agua en una copa de sedimentación. Este lavado fue sometido a sucesivas sedimentaciones y el sedimento resultante se examinó en su totalidad en busca de parásitos mediante microscopio estereoscópico Olympus SZ51. Los helmintos se recolectaron con pinzas y se conservaron en alcohol 70° para luego almacenarse identificados por separado en lotes de cada ejemplar de *S. merianae*.

Se tomaron muestras de materia fecal de animales en cautiverio a fin de realizar la búsqueda de huevos mediante la técnica de flotación cualitativa de Willis (con solución saturada de NaCl, que alcanza una densidad de 1.20), identificando los huevos por su morfología. En dicha técnica se utiliza una muestra de materia fecal que se muele con un mortero y se mezcla con una solución saturada de NaCl. Posteriormente se la filtra y se coloca el filtrado en un recipiente hasta lograr un aforo convexo, poniéndose un portaobjetos sobre el mismo. Su fundamento se basa en que las formas parasitarias van a flotar hasta quedar contra el portaobjetos, debido a que poseen una densidad menor a la de la solución. Se deja flotar durante cinco minutos, se da vuelta rápidamente el portaobjeto de modo que conserve una capa de líquido que se adhirió al mismo por tensión superficial, se pone un cubreobjeto sobre la misma (Thiempont y col., 1986), y la muestra está pronta para poder ser evaluada mediante microscopía

Con las muestras de materia fecal se realizó también la técnica de McMaster, la cual es una técnica cuantitativa de flotación, en este caso para el estudio se utilizó una cámara de dos celdas, con una sensibilidad de 100 huevos por gramo de materia fecal.

A los análisis antes descritos se agregó el estudio de ejemplares de *Diaphanocephalus* sp. y *Kalicephalus* sp. presentes en la colección de helmintos de fauna silvestre del Departamento de Parasitología de Facultad de Veterinaria.

De *Diaphanocephalus* se estudiaron los lotes FVDP 160, proveniente de Parque del Plata, Canelones colectado el 28 de Julio de 2005 por A. Crampet y FVDP 413 proveniente de Tacuarembó colectado el 6 de Agosto de 2007 por A. Crampet (en ambos casos el hospedador fue *S. merianae*), mientras que de *Kalicephalus* se estudiaron los lotes FVDP 702 proveniente de *Phylodrias patagoniensis* colectado en Salto el 3 de setiembre de 2011 por A. Crampet y FVDP 828 proveniente de *X.dorbignyi* del mismo departamento colectada el 4 de setiembre de 2010 por J.M. Venzal.

Para el estudio de los parásitos se eligieron muestras significativas de machos y hembras de lotes diferentes, 20 machos y 20 hembras en el caso de *Diaphanocephalus* y 15 machos y 20 hembras en el caso de *Kalicephalus*. Los ejemplares se aclararon en lactofenol y se montaron de manera temporal para su examen y medición al microscopio, posteriormente se colocaron nuevamente en recipientes conteniendo alcohol 70° para su conservación (Rodríguez y col., 2012). Para las mediciones se utilizaron dos microscopios marca Olympus modelos BX40 y CX21 dotados de reglilla ocular. Las medidas están expresadas en milímetros (mm).

Para el estudio comparativo de la morfología y morfometría de los ejemplares se utilizó la descripción de Freitas y Lent (1938) en el caso de *Diaphanocephalus* y la de Schad (1962) para *Kalicephalus*.

Se tomaron imágenes de los parásitos mediante un captor de imágenes para microscopio marca Dino-eye modelo AM-423X.

Al finalizar el estudio los especímenes fueron depositados en la colección de helmintos de fauna silvestre del Departamento de Parasitología de Facultad de Veterinaria.

Los parámetros de infección fueron calculados siguiendo a Bush y col. (1997): como prevalencia se toma el porcentaje de animales parasitados dentro de los estudiados, como intensidad de infección, el número de parásitos sobre el número de hospedadores parasitados, y como abundancia de infección el número de parásitos sobre el número de hospedadores examinados.

Prevalencia: $\frac{\text{N}^\circ \text{ hospedadores parasitados}}{\text{N}^\circ \text{ hospedadores examinados}} \times 100$

Intensidad: $\frac{\text{N}^\circ \text{ parásitos}}{\text{N}^\circ \text{ hospedadores parasitados}}$

Abundancia: $\frac{\text{N}^\circ \text{ parásitos}}{\text{N}^\circ \text{ hospedadores examinados}}$

Para el estudio anátomo patológico se extrajeron secciones de 2 cm de pared intestinal en zonas de intestino delgado donde se visualizaban parásitos adultos fijados a la mucosa de los ejemplares de *S. merianae* numerados como 4 y 7. Las mismas fueron procesadas según técnicas estándares del Departamento de Anatomía Patológica de la Facultad de Veterinaria.

Debido al material presente en la colección de helmintos del Departamento de Parasitología de la Facultad de Veterinaria, UdelaR, y las muestras de *S. merianae* obtenidas, la presente tesis centra sus objetivos en el estudio y caracterización de *Diaphanocephalus sp.* También se considera de importancia su gran frecuencia en animales en cautiverio permitiendo una mayor cantidad de material para examen y acentuando el valor de su estudio.

RESULTADOS

Muestras obtenidas

Entre los meses de junio de 2018 y febrero de 2019 se realizó la necropsia de 11 lagartos overos encontrados muertos. De ellos seis fueron hembras y cinco machos cuyos datos están expresados en las Tablas 1 y 2.

Tabla 1 Datos de los ejemplares de *S. merianae* estudiados.

Lagarto	Diaphanocephalus ♂	Diaphanocephalus ♀	Presencia de otros parásitos
1	5	5	no
2	10	9	no
3	1	-	si
4	7	6	no
5	6	1	si
6	1	4	no
7	1	-	si
8	2	6	no
9	6	5	no
10	5	3	si
11	2	-	si

La prevalencia de infección de *Diaphanocephalus* en *S. merianae* fue de 100%, encontrándose los parásitos exclusivamente en intestino delgado. La intensidad media de infección fue de 7.73, con un rango de 1 a 19 ejemplares de *Diaphanocephalus* por lagarto (Tabla 2). Debido a que la prevalencia fue de 100% en los ejemplares examinados, la abundancia de la infección posee el mismo valor que la intensidad.

Tabla 2 Carga parasitaria por individuo de *S. merianae* estudiado

Lagarto	Sexo	Masa (gr)	Largo total (cm)	Origen	Cantidad parásitos (<i>Diaphanocephalus</i> sp.) hallados
1	♀	2800	88	Cautiverio	10
2	♀	2909	83	Cautiverio	19
3	♀	2052	93	Cautiverio	1
4	♀	2182	87	Muerto en ruta (Canelones)	13
5	♂	3150	106	Cautiverio	7
6	♂	2347	100	Cautiverio	5
7	♂	2679	99	Muerto en ruta (Canelones)	1
8	♀	2737	100	Cautiverio	8
9	♂	3424	106	Cautiverio	11
10	♂	2744	100	Muerto en ruta (Montevideo)	8
11	♀	2100	89	Muerto en ruta (Montevideo)	2

En las necropsias no se encontraron alteraciones a nivel macroscópico en el tracto gastrointestinal que pudieran asociarse a la infección, siendo los hospedadores todos ejemplares adultos que se encontraban en excelente estado corporal y sin signos de caquexia ni debilidad sistémica caracterizados por atrofia hepática o atrofia de las almohadillas de grasa presentes en la cavidad celómica (Mader y Divers, 2014). De aquellos provenientes de condiciones de cautiverio, en la necropsia también trató de discernirse la causa de muerte, las lesiones presentadas a nivel pulmonar indicarían que todos en mayor o menor medida tenían un compromiso a nivel respiratorio al momento de la muerte., lo cual constituye una patología frecuente en animales en cautiverio (Mader, 2005).

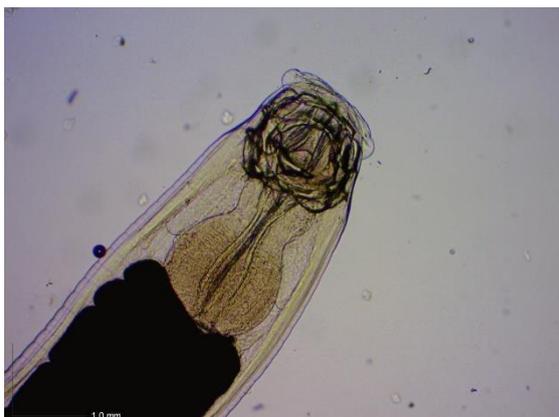


Fig. 4 Detalle de extremidad anterior *Diaphanocephalus*

Cabe mencionar que en los ejemplares estudiados de *S. merianae* números 3, 5, 7, 10 y 11 se encontraron también nematodos del género *Physaloptera* (Spirurida) parasitando estómago.

Caracterización

Para la caracterización morfológica de los ejemplares de *Diaphanocephalus* se examinaron y midieron 20 hembras y 20 machos. Se utilizaron algunos de los obtenidos en las necropsias y otros de los lotes FVDP 160 y FVDP 413 de la colección de helmintos del Departamento de Parasitología. El valor de la media para cada medida junto con sus respectivos rangos están expresados en la Tabla 3 para hembras y machos por separado.

Los ejemplares estudiados de *Diaphanocephalus* se caracterizaron por ser helmintos de pequeño tamaño, robustos, con una cápsula bucal muy



Fig. 6 Extremidad posterior de *D. galeatus* macho



Fig. 5 Detalle de capsula bucal de *D. galeatus*

desarrollada con forma simétrica (Fig. 6). Extremo anterior del mismo diámetro que el cuerpo.

Dicha cápsula presenta tres pilares fuertes que la sostienen. En el fondo de la cápsula bucal se pueden ver dos dientes de forma redondeada. Poseen una cutícula gruesa estriada transversalmente. El esófago es grueso con un adelgazamiento en la porción media.

Los machos poseen una bursa copuladora bien desarrollada (Fig. 5). El cono genital está presente, las espículas son desiguales en tamaño y convergen distalmente sobre un gubernáculo con un extremo anterior afilado y un engrosamiento en su parte media.

Las hembras generalmente son más largas, con su parte posterior terminada en forma puntiaguda (Fig. 8), con un labio vulvar prominente (Fig. 7) y estructura didelfa (dos úteros) ubicados de manera prodelpha (discurriendo en forma paralela hacia adelante). El ano posee un labio anterior saliente cerca del extremo posterior, el cual termina en forma de punta.



Fig. 8 Detalle de la apertura vulvar en *D. galeatus*

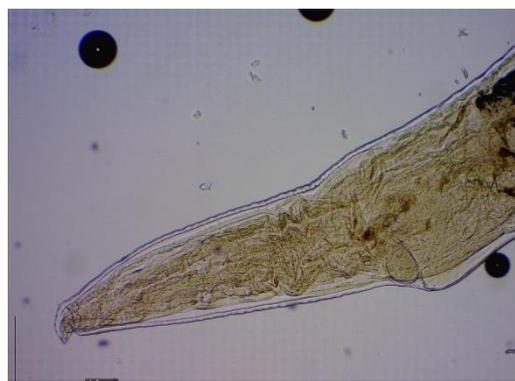


Fig. 7 Extremidad posterior de *D. galeatus* hembra

Coprología

Para cuatro de los ejemplares de *S. merianae* estudiados se realizó la técnica de Willis con el contenido recuperado de la última porción del intestino grueso. Los mismos fueron los identificados con los números 1, 2, 4 y 9, y se correspondieron con animales que solo presentaban infección por *Diaphanocephalus* en el tracto digestivo, encontrándose en dos de ellos huevos de morfología compatible con la de los huevos de nematodos del orden Strongylida (Fig. 9). En ambos casos, en los animales identificados como 2 y 4, sólo se observó un huevo con dicha morfología.



Fig. 9 Huevo de *D. galeatus*.

En diciembre de 2018 se obtuvieron dos muestras de materia fecal de ejemplares de *S. merianae* mantenidos en cautiverio. En ambas muestras se recuperaron huevos por medio de la técnica de Willis. Los mismos son ovaes de cascara fina y lisa, conteniendo una mórula (Fig. 9). Se midieron 26 huevos los cuales tuvieron una medida media de largo de 0.069 mm con un rango de 0.064 a 0.075 mm y una medida media de 0.047 mm de ancho con un rango de 0.040 a 0.050 mm.

Se realizó también mediante la técnica de McMaster el conteo de huevos de una de las muestras arrojando un resultado de 450 huevos/gramo de materia fecal. (para la otra muestra no alcanzó la cantidad de materia fecal colectada para realizar las dos técnicas.)

Tabla 3 Medidas obtenidas para *Diaphanocephalus* sp.

Medidas tomadas (en mm)	♂ Media	♂ Rango	♀ Media	♀ Rango
Largo total	3,82	2,92 - 4,55	5,32	3,25 - 6,40
Ancho (a la mitad del cuerpo)	0,40	0,27 - 0,47	0,52	0,40 - 0,62
Largo cápsula bucal	0,24	0,21 - 0,28	0,30	0,26 - 0,34
Ancho cápsula bucal	0,28	0,24 - 0,31	0,33	0,32 - 0,36
Largo del esófago	0,37	0,32 - 0,42	0,46	0,41 - 0,52
Ancho del esófago	0,21	0,14 - 0,26	0,28	0,24 - 0,35
Dist. poro excretor a ext. cefálico	0,39	0,36 - 0,47	0,54	0,44 - 0,63
Largo espícula mayor (♂)	0,63	0,52 - 0,75	--	--
Largo espícula menor (♂)	0,42	0,35 - 0,47	--	--
Largo gubernáculo (♂)	0,22	0,17 - 0,34	--	--
Dist. labio vulvar a ext. distal (♀)	--	--	1,14	0,62 - 1,40
Dist. ano – cola (♀)	--	--	0,12	0,08 - 0,15
N° ejemplares medidos	20		20	

Para el género *Kalicephalus* se analizaron y midieron ejemplares pertenecientes a los lotes FVDP 702 proveniente de *P. patagoniensis* y FVDP 828 proveniente de *X. dorbigny*. Las medidas de la Tabla 4 corresponden a la media de los valores junto con su respectivo rango y se muestran separadas por sexo

Los ejemplares de *Kalicephalus* analizados presentaron un largo variable, siendo en general las hembras bastante mayores que los machos. La parte anterior es redondeada, y posee una cápsula bucal ancha bien desarrollada y simétrica, con una prolongación cuticular a su alrededor (Fig. 10). La extremidad anterior es más angosta en relación al ancho del cuerpo. El esófago está bien desarrollado con un estrechamiento en su parte media. Presentan un poro excretor ubicado en la parte posterior de la sección más ancha del esófago.

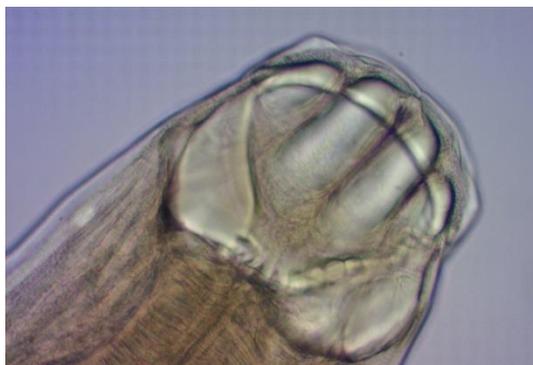


Fig. 10 Capsula bucal de *K. costatus*

Los machos tienen una bursa copuladora bien desarrollada (Fig. 12), con espículas iguales en tamaño (Fig. 11). El gubernáculo posee forma ahusada y el cono genital es bien visible.

Tabla 4 Medidas obtenidas para *Kalicephalus* sp.

Medidas tomadas (en mm)	♂ Media	♂ Rango	♀ Media	♀ Rango
Largo total	6,66	4,80 - 7,95	9,23	7,00 - 13,10
Ancho (a la mitad del cuerpo)	0,30	0,24 - 0,36	0,38	0,27 - 0,52
Largo capsula bucal	0,13	0,10 - 0,16	0,17	0,14 - 0,20
Ancho capsula bucal	0,15	0,11 - 0,20	0,19	0,14 - 0,24
Largo del esófago	0,31	0,29 - 0,35	0,35	0,31 - 0,40
Ancho del esófago	0,15	0,12 - 0,19	0,20	0,16 - 0,23
Dist. poro excretor a ext. cefálico	0,31	0,29 - 0,40	0,40	0,30 - 0,45
Largo espículas (♂)	0,52	0,41 - 0,60	--	--
Largo gubernáculo (♂)	0,12	0,10 - 0,15	--	--
Largo cono genital (♂)	0,12	0,07 - 0,15	--	--
Dist. labio vulvar a ext. distal (♀)	--	--	1,54	1,07 - 2,07
Dist. ano – cola (♀)	--	--	0,17	0,14 - 0,22
Nº ejemplares medidos	15		20	

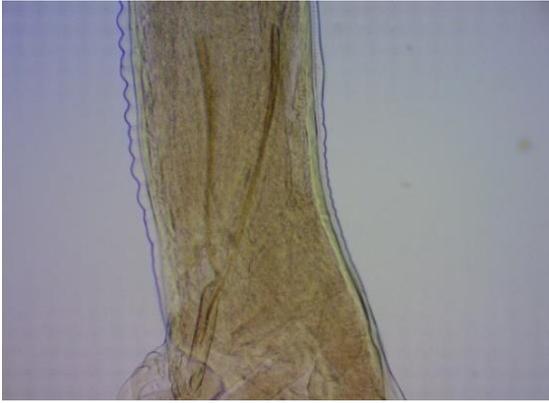


Fig. 13 Detalle de las espículas en *K. costatus*



Fig. 14 Bolsa caudal de *K. costatus*

Las hembras son prodélficas, con una disminución abrupta del diámetro del cuerpo posteriormente a la vulva (Fig. 14), la cual es prominente (Fig. 13). La cola es cónica terminando en una espina.



Fig. 12 Detalle de disposición anterior de las ramas uterinas en *K. costatus*



Fig. 11 Extremidad posterior de *K. costatus* hembra.

En base a las descripciones presentes en la literatura podemos establecer que los ejemplares estudiados provenientes de *S. merianae* corresponden a *D. galeatus*, ya que con la especie más cercana (*D. diesingi*) hay una notoria diferencia de tamaño, siendo esta última más pequeña.

Por otro lado los ejemplares de *Kalicephalus* encontrados en ofidios en Uruguay pertenecen a la especie *K. costatus*, diferenciándose de las otras especies presentes en la región por poseer una cápsula bucal simétrica (diferencia con *K. appendiculatus* y *K. inermis*), y otras diferencias como la localización geográfica y la disposición prodelfa de los órganos genitales en la hembra que la separan de las demás especies del género.

En los estudios histopatológicos realizados con porciones de intestino delgado provenientes del ejemplar de *S. merianae* identificado con el número 4, fueron encontradas en la interfase entre las capas submucosa y la muscular interna estructuras compatibles con larvas de nematodos gastrointestinales (Fig. 15). Alrededor de las mismas se observan extensas áreas de acúmulos linfocitarios. Respuesta que se repite en zonas próximas a la ubicación del parásito adulto en la luz intestinal. No se ven extravasaciones de capilares o vasos sanguíneos que revelen importancia clínica.

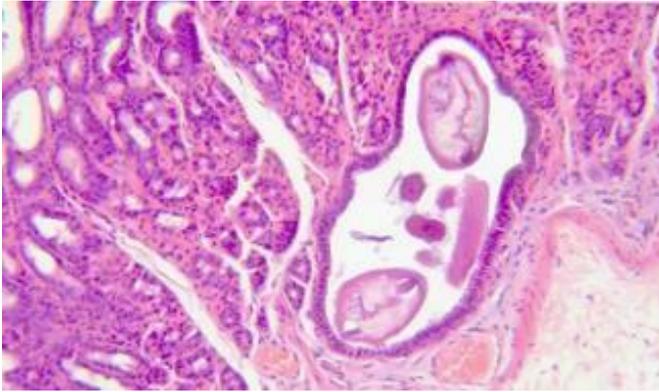


Fig. 15 Corte histológico de intestino delgado de S. merianae conteniendo una estructura parasitaria de tipo larvario.

DISCUSIÓN

Si bien para los ejemplares estudiados del género *Diaphanocephalus* la mayoría de las medidas fueron similares a aquellas descritas por Freitas & Lent (1948) para la especie *D. galeatus*, Dutra Vieira y col. (2016) registran algunas medidas mayores para esta especie en algunas de las características documentadas. En este trabajo las medidas registradas para aquellas características en que difieren ambos autores se encontraron más próximas a las tomadas por Dutra Vieira y col. (2016) (Tabla 5).

Sin embargo, hubo características en las que se registraron medidas algo mayores que las informadas por ambos trabajos.

Tabla 5 Comparación de los rangos de medidas de ejemplares de *Diaphanocephalus galeatus* tomadas por distintos autores y en el presente estudio.

Características medidas (expresadas en mm)	Freitas y Lent (1938)	Dutra Vieira y col. (2016)	Este trabajo
Largo total ♀	2,38 – 5,92	2,19 – 5,62	3,25 - 6,40
Largo total ♂	2,05 – 4,53	2,69 – 4,50	2,92 - 4,55
Ancho a la mitad del cuerpo ♀	0,31 – 0,51	0,31 – 0,51	0,40 - 0,62
Ancho a la mitad del cuerpo ♂	0,36 – 0,42	0,30 – 0,46	0,27 - 0,47
Largo cápsula bucal ♀	0,28 – 0,32	0,29 – 0,38	0,26 - 0,34
Largo cápsula bucal ♂	0,21 – 0,28	0,24 – 0,28	0,21 - 0,28
Ancho cápsula bucal ♀	0,32 – 0,33	0,30 – 0,39	0,32 - 0,36
Ancho cápsula bucal ♂	0,24 – 0,32	0,24 – 0,32	0,24 - 0,31
Largo del esófago ♀	0,36 – 0,40	0,42 – 0,57	0,41 - 0,52
Largo del esófago ♂	0,33 – 0,40	0,39 – 0,48	0,32 - 0,42
Ancho del esófago ♀	0,21 – 0,24	0,19 – 0,30	0,24 - 0,35
Ancho del esófago ♂	0,16 – 0,22	0,17 – 0,27	0,14 - 0,26
Dist. poro excretor al extr. anterior ♀	0,36 – 0,41	0,40 – 0,62	0,44 - 0,63
Dist. poro excretor al extr. anterior ♂	0,34 – 0,40	0,31 – 0,48	0,36 - 0,47
Largo espícula mayor	0,51 – 0,62	0,58 – 0,84	0,52 - 0,75
Largo espícula menor	0,33 – 0,43	0,40 – 0,49	0,35 - 0,47
Largo Gubernáculo	0,16 – 0,23	0,18 – 0,51	0,17 - 0,34
Dist. labio vulvar a ext. distal	0,52 – 0,87	0,50 – 1,20	0,62 - 1,40
Dist. ano al extremo de la cola ♀	0,08 – 0,12	0,08 – 0,18	0,08 - 0,15
N	34 ♀ 45 ♂	10 ♀ 10 ♂	20 ♀ 20 ♂

Pese a estos detalles, las características morfológicas y morfométricas descritas por ambos trabajos fueron acordes a aquellas evaluadas en este estudio, lo que sugiere que se trata de la misma especie que tal vez tenga un rango mayor de tamaño al descrito originalmente.

La prevalencia de este parásito observada en este estudio es similar a la de algunos estudios que la sitúan en torno al 80% (Dutra Vieira y col. 2016) y mayor a la descrita por Crampet y col. (2008) para nuestro país que la sitúa en 66%.

Aunque en ese trabajo, la intensidad de infección fue de 12.40 y 7.73 en el presente trabajo.

Las bajas cargas parasitarias y la poca presencia de huevos en los contenidos rectales de los saurios pueden atribuirse a la estación del año, ya que la mayoría de los animales sometidos a necropsia fueron encontrados muertos durante meses fríos del año, cuando los animales reducen su tasa metabólica. Esto limita la ingesta de alimento (y, con ello, la potencial adquisición de nuevas infecciones vía oral), así como el número y frecuencia de deyecciones.

Aquellos animales de los cuales se extrajeron muestras de materia fecal para realizar análisis coprológicos, no demostraron ninguna sintomatología clínica ni alteraciones evidentes en su estado sanitario con un conteo de HPG de 450 huevos/gramo de materia fecal. Por lo que se puede pensar que por sí mismos y en bajas cantidades, estos nematodos no son causantes de patologías gastrointestinales de riesgo para los hospedadores.

Poco se sabe de las estrategias que adoptan los parásitos que utilizan hospedadores vertebrados que tienen un descenso de su metabolismo basal durante una determinada época del año. Preston y col. (2009), en un estudio sobre mamíferos, encontraron que durante el sueño hay un aumento de la inmunidad medido a través de un mayor número de células inmunes en la sangre periférica, dejando sobre la mesa la teoría de que el sueño cumple un rol fundamental en la protección de los animales contra las infecciones parasitarias. De ello se desprendería que aquellas especies que evolucionaron para tener mayores duraciones de sueño estarían mejor protegidas frente a parásitos. Por otro lado, cuando hablamos de animales ectotermos como los reptiles, las fluctuaciones de temperatura ambiental van a influir directamente en la temperatura interna y, por tanto, en el ambiente parasitario. En este contexto es plausible suponer que los parásitos se hayan adaptado para disminuir su metabolismo a la par de sus hospedadores para poder sobrellevar las estaciones más inclementes del año.

El hospedador no se alimenta durante estos períodos, por lo que es de esperar que disminuya también la ingesta alimenticia por parte de los parásitos. Esto es, si los parásitos se alimentan de tejidos del hospedador (mucosa, sangre), sería razonable pensar que en momentos en que el hospedador no se está alimentando, sumado a una temperatura interna más baja, el parásito reduzca la ingesta de recursos que no se van a renovar tan rápidamente como cuando el hospedador está activo y alimentándose. Esta menor ingesta de alimentos por parte del parásito llevaría, a su vez, a una reducción de su fecundidad. (una evidencia del presente trabajo que apoya esta reducción invernal de la fecundidad es el escaso hallazgo de huevos en contenido rectal durante el invierno, en comparación con un HPG de 450 determinado en el mes de diciembre). Lo cual también actuaría de estrategia reproductiva ya que la disminución de ingesta por parte del hospedador implicaría menor cantidad de heces y, por ende, de liberación de huevos por parte de los parásitos, no pudiendo alcanzar hospederos susceptibles de infectarse (Gibbs, 1986).

De este estudio surgen otras interrogantes ya que en un escenario en que larvas ingresen inmediatamente previo al invierno podría suceder que si estas larvas

se desarrollaran normalmente, madurarían y pondrían huevos en invierno (una época en la que no sólo el ambiente tal vez sea desfavorable para las larvas, sino que también coincide con una época en que no hay hospedadores activos que puedan infectarse). Podría esperarse, entonces, que estas larvas retardaran su desarrollo enfundadas en la mucosa en un fenómeno de hipobiosis, tan difundido en nematodos gastrointestinales de mamíferos (Gibbs, 1986), y completen su madurez recién en la primavera siguiente, cuando su hospedador reinicie su actividad y las condiciones ambientales vuelvan a ser adecuadas para el desarrollo larval. Esto implicaría también un aumento en la oferta de hospedadores activos.

Como todo fenómeno de hipobiosis, tendría la función de sortear ciclos climáticos desfavorables para la supervivencia de formas libres de los helmintos y el reclutamiento de nuevos hospedadores (Muller, 1976). Por eso no se puede descartar que las larvas que se observaron en los cortes de mucosa intestinal correspondan a larvas hipobióticas de *Diaphanocephalus*. Las larvas de desarrollo "normal" y las larvas hipobióticas no se diferencian morfológicamente, por lo que sería necesario diseñar experimentos destinados a comprobar si tales larvas son o no hipobióticas.

No hemos encontrado en la literatura referencias a hipobiosis de nematodos gastrointestinales en hospedadores ectotérmicos. De confirmarse esta hipótesis, se podría pensar que los nematodos estrombiloideos desarrollaron la hipobiosis previo a su diversificación en las superfamilias actuales (Diaphanocephaloidea, Ancylostomatoidea, Strongyloidea, Trichostongyloidea y Metastrongyloidea), que colonizaron a los diversos grupos de amniotas. Una evidencia indirecta que sustenta la teoría que dichas larvas sean hipobióticas es su abundancia y uniformidad en tamaño, se encontraron en gran cantidad para las bajas cargas parasitarias presentes en los hospedadores. De ello se podría inferir que se trata de larvas que se fueron acumulando a lo largo de un cierto período de tiempo (Gibbs, 1986).

Según Dougherty (1951), la familia Diaphanocephalidae es, junto con Syngamidae, una de las familias más primitivas de estrombiloideos. Los otros géneros de estrombiloideos presentes en reptiles parecerían estar más emparentados con las formas que parasitan mamíferos, lo que sugiere que fueron adquiridos secundariamente por los reptiles. No obstante, Diaphanocephalidae puede ser la única superviviente de muchas familias de estrombiloideos que parasitaron a los ahora extintos grandes órdenes de reptiles del Mesozoico (Dougherty, 1951).

También Cameron (1964) asigna una gran antigüedad al género *Kalicephalus*, ya que, con base en su distribución cosmopolita en ofidios nativos de distintos continentes, sugiere que comenzó a diversificarse en el Mesozoico

De los lagartos estudiados, el 45% presentaba dos especies de helmintos parasitando simultáneamente, siendo la otra especie un nematodo de localización estomacal del género *Physaloptera* (Spiruroidea), el cual también

fue señalado parasitando al lagarto overo en nuestro país por Crampet y col. (2008).

Spinelli y col. (1992) en un estudio sobre *D. galeatus* utilizando de hospedador a *S. rufescens*, encontraron que es una especie histiófaga y no hematófaga como se creía hasta el momento. En este estudio, si bien los cortes realizados no abarcaron la cápsula bucal del parásito, la reacción tisular que lo rodea, caracterizada por una fuerte presencia de acúmulos de linfocitos, indica daños a nivel de la mucosa.

Los cortes realizados también demuestran estructuras que encierran componentes parasitarios entre las capas submucosa y muscular interna. Estas estructuras son afines a formas larvianas en su fase histotrópica, lo cual es la primera vez que se registra para esta especie y para este hospedador.

En cuanto a los helmintos del género *Kalicephalus*, siguiendo la clave propuesta por Schad (1962), según la descripción morfológica y distribución geográfica determinamos que nuestros ejemplares corresponden a *K. costatus*, por poseer una capsula bucal simétrica y en las hembras un útero con disposición prodelta (característica compartida con otras seis especies del género). También podemos establecer que los ejemplares aquí estudiados corresponden a la subespecie *Kalicephalus costatus costatus* (Rudolphi, 1819), definiendo la misma precisamente por la localización geográfica. Las medidas que se detallan en dicho trabajo perteneciente a esta subespecie y tomado en base a 34 hembras y 21 machos concuerdan en su mayoría a aquellas analizadas en este estudio, aunque para los machos Schad (1962) presenta algunas medidas en las que los rangos fueron algo superiores que los observados en este trabajo (Tabla 6).

Tabla 6 Comparación de las determinaciones morfométricas de *Kalicephalus costatus costatus* registradas en este estudio con las suministradas por Schad (1962).

Medidas tomadas (en mm)	Schad (1962)	Este trabajo
Largo total ♀	5,90 – 12,45	7,00 - 13,10
Largo total ♂	4,88 – 9,00	4,80 – 7,95
Ancho (a la mitad del cuerpo) ♀	0,29 – 0,61	0,27 - 0,52
Ancho (a la mitad del cuerpo) ♂	0,28 – 0,52	0,24 - 0,36
Largo capsula bucal ♀	0,13 – 0,23	0,14 - 0,20
Largo capsula bucal ♂	0,14 – 0,18	0,10 - 0,16
Largo del esófago ♀	0,32 – 0,48	0,31 - 0,40
Largo del esófago ♂	0,30 – 0,43	0,29 - 0,35
Ancho del esófago ♀	0,18 – 0,28	0,16 - 0,23
Ancho del esófago ♂	0,18 – 0,27	0,12 - 0,19
Dist. poro excretor a ext. cefálico ♀	0,34 – 0,68	0,30 - 0,45
Dist. poro excretor al ext. cefálico ♂	0,27 – 0,51	0,29 - 0,40
Largo espículas ♂	0,34 – 0,70	0,41 - 0,60
Dist. ano – cola ♀	0,08 – 0,22	0,14 - 0,22
N	34 ♀ 21 ♂	20 ♀ 15 ♂

De los datos anteriormente expuestos en la tabla 6 se desprende que es una especie con un tamaño muy variable, lo cual, acompañado de una amplia distribución en América del Sur, podría indicar cierto grado de diferenciación geográfica entre las distintas poblaciones.

También es importante destacar que si bien no es frecuente en la taxonomía de los parásitos, muchas de las especies del género *Kalicephalus* presentan subespecies que se diferencian únicamente por la localización geográfica. En este caso la clave que presenta Schad (1962) indica que la especie *K. costatus* puede separarse en cuatro subespecies según el continente en donde sea hallada, encontrando a *K. c. costatus* en América Central y del Sur, *K. c. parvus* en América del norte, *K. c. micrurus* en África tropical y del sur y *K. c. indicus* en el oriente y Australasia.

CONCLUSIONES

Con base en la morfología y morfometría de los ejemplares estudiados, podemos concluir que en Uruguay están presentes las siguientes especies de la familia Diaphanocephalidae:

- *Diaphanocephalus galeatus* (Rudolphi, 1819) parasitando *Salvator merianae* y
- *Kalicephalus costatus* (Rudolphi, 1819) utilizando como hospedadores a *Philodryas patagoniensis* y *Xenodon dorbignyi*.

Para ambos casos es la primera vez que se cita para el país especies de la familia Diaphanocephalidae parasitando ejemplares de la herpetofauna autóctona.

Las necropsias de *S. merianae* indicaron que la infección por *D. galeatus* se mantiene en los ejemplares durante el invierno.

El muy escaso hallazgo de huevos en los contenidos rectales sugeriría, sin embargo, que la oviposición pueda estar limitada en tal período.

Ninguno de los ejemplares necropsiados demostró lesiones macroscópicas a nivel gastrointestinal que puedan haber tenido vinculación con la muerte del animal o con una disminución del estado de los mismos.

Se describen por primera vez estructuras parasitarias acordes a larvas en desarrollo entre la submucosa intestinal y la capa muscular interna del intestino delgado de *S. merianae*.

BIBLIOGRAFÍA

1. Achaval, F. Carreira, S. y Meneghel, M. (2005) Reptiles del Uruguay, Montevideo.
2. Achaval, F. y A. Olmos. (2007) Anfibios y Reptiles del Uruguay. Tercera Edición corregida y aumentada. Zonalibro. Montevideo. 160 pp
3. Anderson, R.C. (2000) Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission, 2nd edition. CABI Publishing
4. Aiyekomogbon, J. O., Meseko, C. A., & Abiodun, O. (2016). *Armillifer armillatus* infestation in Human; Public health scenario of a snake parasite: A report of three cases. The Pan African Medical Journal, 25, 45.
5. Araújo, M.E. y dos Santos, A.C.; Cases of human envenoming caused by *Philodryas olfersii* and *Philodryas patagoniensis* (Serpentes: Colubridae), (1997) Rev. Soc. Bras. Med. Trop. 30 517–519.
6. Bever, G. S., Lyson, T. R., Field, D. J., y Bhullar, B. A. S. (2015). Evolutionary origin of the turtle skull. Nature 525, 239–242.
7. Brown, S.P., Cornforth, D.M. y Mideo, N. (2012) Evolution of virulence in opportunistic pathogens: generalism, plasticity, and control. Trends Microbiol. Jul;20(7):336-42. doi: 10.1016/j.tim.2012.04.005. Epub 2012 May 5.
8. Brown, J.D. y Sleeman, J.M. (2002) Morbidity and mortality of reptiles admitted to the wildlife center of Virginia, 1991 to 2000. Journal of Wildlife Diseases, 38(4), 2002, pp. 699–705 Wildlife Disease Association
9. Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. & Shostak, A. A. (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. J. Parasitol., 83 (4): 575 – 583.
10. Cameron, T. W. M. (1964). Host specificity and the evolution of helminth parasites. Advances in Parasitology, 2: 1 - 34.
11. Carreira, S. y Maneyro, R. (2012) Guía de reptiles del Uruguay. Ediciones de la Fuga.
12. Carreira, S. y Maneyro, R. (2015) Lista Roja de los Anfibios y Reptiles del Uruguay. Una evaluación del estado de conservación de la herpetofauna de Uruguay sobre la base de los criterios de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza. Dirección Nacional de Medio Ambiente, Montevideo.
13. Carreira, S. y Maneyro, R. (Eds). (2019) Libro Rojo de los Anfibios y Reptiles del Uruguay. Biología y conservación de los Anfibios y Reptiles en peligro de extinción a nivel nacional. Dirección Nacional de Medio Ambiente, Montevideo. 208 pp. ISBN: 978-9974-94-701-6.
14. Chávez, L., Serrano-Martínez, E., Tantaleán, M., Quispe, M. y Casas, G. (2014) Parásitos gastrointestinales en reptiles en cautiverio en Lima metropolitana. Rev Inv Vet Perú 2015; 26(1): 127-134.
15. Cooper, J. E. (1971) Disease in East African snakes associated with *Kalicephalus* worms (Nematoda: Diaphanocephalidae). Vet Rec 89(14):385–388.

16. Crampet, A., Castro, O. y Venzal, J.M. (2008) Contribución al conocimiento de los helmintos del “Lagarto overo” *Tupinambis merianae*, en Uruguay. IX Jornadas Zoológicas del Uruguay, 11-13 de diciembre de 2008, Sociedad Zoológica del Uruguay, Montevideo, pp.101.
17. De Fabio, S.P. y Rolas F.J.T. (1974) Sobre alguns helmintos parasitos de *Dryadophis bifosstaus*. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 72 (1/2): 49-53
18. Dougherty, E. (1951). Evolution of Zoöparasitic Groups in the Phylum Nematoda, with Special Reference to Host-Distribution. *The Journal of Parasitology*, 37(4), 353-378.
19. Dutra Vieira, T., Fedatto-Bernardon, F. y Müller, G. (2016) *Diaphanocephalus galeatus* (Nematoda: Diaphanocephalidae), parasite of *Salvator merianae* (Squamata: Teiidae) in southern Brazil. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87 512–515.
20. Field, D. J., Gauthier, J. A., King, B. L. ., Pisani, D., Lyson, T. R., y Peterson, K. J. (2014). Toward consilience in reptile phylog-eny: miRNAs support an archosaur, not lepidosaur, affinity for turtles. *Evolution and Development*, 16(4), 189–196
21. Fitzgerald, L.A., Porini, G. y Lichstein, V. (1994) El manejo de *Tupinambis* en Argentina: historia, estado actual y perspectivas futuras. *Interciencia*, Jul-Ago, Vol 19, N°4.
22. Freitas, J. F. T., y Lent, H. (1938). Pesquisas helmintológicas realizadas no Estado do Pará, V. Gênero *Diaphanocephalus* Diesing, 1851 (Nematoda:Strongyloidea). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 33, 423–432.
23. Freitas, J. F. T., y Lent, H. (1948). Una colección de nematodos, parasitos de vertebrados del Museo de Historia Natural de Montevideo. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 46 1-71
24. Gibbs, H.C. (1986) Hypobiosis in parasitic nematodes: an update. *Advances in Parasitology*, 25, 129-174.
25. Gómez, L y Sánchez, L. (2007) *Kalicephalus subulatus* Molin, 1861 (Nematoda, Diaphanocephalidae) en *Boa constrictor* Linnaeus, 1758 (Reptilia, Boidae) de Perú. *Neotropical Helminthology*, vol. 1, no 2, pp. 105-108.
26. González-Solís, D., Durán-Gorocica, F.J. y Cedeño-Vázquez, J.R. (2014) Parasitic helminths of *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) in southern Quintana Roo, Mexico *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 831-837.
27. Hering-Hagenbeck, S.F.B.N. y Boomker, J. (2000) A check-list on the nematode parasites of South African Serpentes (snakes) and Sauria (lizards). *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 67:1-13.
28. Huey, R.B. (1982) Temperature, physiology, and the ecology of reptiles. In: Gans, C., Pough, F.H. (Eds.), *Biology of the Reptilia*, Vol. 12. Academic Press, New York, pp. 25–74
29. Junker K, Lane E P, Dlamini B, Kotze A. y Boomker J. (2009) Post-mortem identification of *Kalicephalus colubri colubri* (Nematoda: Diaphanocephalidae) in a captive Mole snake (*Pseudaspis cana*) in South Africa. *Journal of the South African Veterinary Association* 80(1): 54–56

30. Kavitha, K.T., Latha, B. R., Bino Sundar, S. T., Jayathangaraj, M. G., Senthil Kumar, K., Sridhar, R. y Abdul Basith S. (2014) *Kalicephalus* sp. in a captive Russell's viper: a case report. *Parasit Dis (July-Sept)* 38(3):293–296.
31. Lombardero, O.J. (1971) *Glosario de términos parasitológicos*. Editorial Universitaria de Buenos Aires.
32. Mader, D. R. (2005) *Reptile Medicine and Surgery*. (2da. ed). Elsevier. Canada.
33. Mader, D.R. y Divers S.J. (2014). *Current therapy in reptile medicine and surgery*. St Louis (MO): Elsevier.
34. Maia Fernandes, M. y De Toledo Artigas, P. (1975) *Kalicephalus subulatus* (Molin, 1861) (Nematoda; Diaphanocephalidae) Confirmacao deste especie; informacoes sobre sua dispersao geografica e enumeracao de serpentes parasitadas. *Memorias del Instituto Butantan*. N°39; 103-121.
35. Maia Fernandes, M. y De Toledo Artigas, P. (1976) *Kalicephalus inermis* Molin, 1861 (Nematoda; Diaphanocephalidae) Redescricao e confirmacao desta especie; informacoes de natureza biologica e critica do grupo "inermis" proposto por Schad *Memorias del Instituto Butantan*. N°40; 281-297.
36. Montero R. y Autino A. (2009) *Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina*. Segunda Edición. Tucumán, Argentina. 414pp.
37. Muller, N.H.G., (1976) Hipobiosis: la inhibicion del desarrollo larvario en nematodos parasitos [Argentina]. *Gaceta-Veterinaria (Argentina)*. (Nov 1976). v. 38(315) p. 440-449.
38. Pereira, F.B., Ferreira, V.L., Tomas, W.M., Elisei, C., Paiva, F. y Tavares, L.E.R. (2018). *Diaphanocephalus galeatus* (Nematoda: Diaphanocephalidae), a poorly known parasite of lizards: redescription, first genetic characterization and a revision of its congeners from Brazil. *Journal of Helminthology* 1–7.
39. Preston, B.T., Capellini, I., McNamara, P., Barton, R.A. y Nunn, C.L. (2009) Parasite resistance and the adaptive significance of sleep. *BMC Evol Biol*. Jan 9;9:7. doi: 10.1186/1471-2148-9-7.
40. Quiroz Romero, H. (1984) *Parasitologia*. Ed. Limusa, Mexico.
41. Ramallo, G. (2005) Primer registro de *Kalicephalus costatus* (Nematoda; Diaphanocephalidae) parasito de *Liophis miliaris semiaureus* (Serpentes; colubridae) de la provincia de Entre Rios, Argentina. *Cuad. Herpetol.*, 19 (1): 5356.
42. Rodríguez, S. M., D'Elfa, G. y George-Nascimento, M. (2012) New host and geographical record for *Mooleptus rabuka* (Nematoda: Gnathostomatidae) in the largenose catshark *Apristurus nasutus* (Carchariniformes: Scyliorhinidae) off Juan Fernández Archipelago, Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 47 (1): 161-165.
43. Rogers, W. P. (1962) *The Nature of Parasitism. The Relationship of Some Metazoan Parasites to Their Hosts*. Academic Press, New York and London, 287 pp.

44. Sánchez P. N., Tantaleán V. M., Richards G. R. y Gálvez C. H. (2004) Parasitos helmintos en *Boa constrictor*, *Epicrates cenchria* y *Corallus caninus* (Ophidia; Boidae) criadas en cautiverio. Rev Inv Vet Perú 2004; 15 (2): 166-169.
45. Schad, G.A. (1962) Studies on the genus *Kalicephalus* (Nematoda: Diaphanocephalidae) A taxonomic revision of the genus *Kalicephalus*, Molin, 1861. Canadian Journal of Zoology. Vol. 40, issue: 6, pags: 1035-1165.
46. Spinelli, M., Fiorito, L. y Stiebel, C. (1992) Alteraciones histológicas en el intestino delgado de *Tupinambis rufescens* (Sauria, Teiidae) causadas por *Diaphanocephalus galeatus* (Nematoda, Diaphanocephalidae), Cuadernos de Herpetología, 7 (6): 38-40-
47. Tavares, L.E., Magalhães Campião, K., Costa-Pereira, R. y Paiva, F. (2017) Helmintos endoparasitos de vertebrados silvestres em Mato Grosso do Sul, Brasil. Iheringia, Série Zoologia, 107(supl.): e2017106
48. Teixeira, A. A. M, Brito S. V., Teles D. A., Ribeiro S. C., Araujo-Filho J. A., Lima V. F., Pereira A. M. A. y Almeida W. O. (2017) Helminths of the Lizard *Salvator merianae* (Squamata, Teiidae) in the Caatinga, Northeastern Brazil Braz. J. Biol., 2017, vol. 77, no. 2, pp. 312-317.
49. Telford, S. R. Jr. (1971) Parasitic diseases of reptiles. J. Am. Vet. Med. Assoc., 159 (11): 1644-1652.
50. Thienpont, D., Rochette, F. y Vanparijs, O. F. J. (1986) Diagnosing helminthiasis by coprological examination. 2da. ed., Beerse, Bélgica, Janssen Research Foundation.
51. Tolosa Palacios, J., Chiaretta, A. y Lovera, H. (2006), El parasitismo. Una asociación interespecífica. Universidad Nacional de Río Cuarto, Río Cuarto, Argentina p. 138
52. Uetz, P., Freed, P. y Hošek, J. (eds.) (2020) The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed december 2020
53. Vicente, J., de Olivera Rodrigues, H., Correa Gomes, D. y Magalhaes Pinto, R. (1993) Nematoides do Brasil, Parte 11: Nematoides de repteis. Revta bras. Zool. 10 (1): 19-168.
54. Villalobos Molina, F.; Troncoso Toro, I.; Loyola González, E., Robles Sepúlveda, A., Aguilar Valdés, J., Fernández Fonseca, Í. y Luzio Quiroga, A. (2014) Determinación coproscópica de formas parasitarias en heces de ofidios: *Boa constrictor* y *Python regius*. Revista Científica, vol. XXIV, núm. 5, septiembre-octubre, pp. 454-457 Universidad del Zulia Maracaibo, Venezuela.
55. Wolf, D. Vrhovec, M. G., Failing, K., Rossier, C., Hermosilla, C. y Pantchev, N. (2014) Diagnosis of gastrointestinal parasites in reptiles: comparison of two coprological methods. Acta Veterinaria Scandinavica 56:44.