Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

La comunidad de helmintos en roedores sinantrópicos de la Ciudad de Buenos Aires: su relación con los ensambles de especies hospedadoras y su importancia zoonótica

Hancke, Diego

2016-03-11

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:
Hancke, Diego. (2016-03-11). La comunidad de helmintos en roedores sinantrópicos de la Ciudad de Buenos Aires: su relación con los ensambles de especies hospedadoras y su importancia zoonótica. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Hancke, Diego. "La comunidad de helmintos en roedores sinantrópicos de la Ciudad de Buenos Aires: su relación con los ensambles de especies hospedadoras y su importancia zoonótica". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016-03-11.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

La comunidad de helmintos en roedores sinantrópicos de la Ciudad de Buenos Aires: su relación con los ensambles de especies hospedadoras y su importancia zoonótica.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área **CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Diego Hancke

Director de tesis: Dra. Olga V. Suárez
Director de tesis: Dra. Graciela T. Navone
Consejero de Estudios: Dra. María Busch

Lugar de trabajo: Laboratorio de Ecología de Roedores Urbanos,
Dpto. de Ecología, Genética y Evolución,
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA

Fecha de defensa: 11 de marzo de 2016

Índice

AGRADECIMIENTOS 3

RESUMEN 4

ABSTRACT 5

CAPÍTULO 1 "INTRODUCCIÓN" 7
Especies invasoras 9
Roedores comensales 12
Parásitos comensales 13
Especificidad parásito-hospedador 14
Comunidad de roedores en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) 16
Parásitos en roedores urbanos 16
Objetivos 18

CAPÍTULO 2 "MATERIALES Y MÉTODOS" 20
Área de estudio 21
Caracterización de los sitios de capturas de roedores 25
Metodología 30
Selección de muestras 33
Prospección de parásitos 33
Muestras complementarias incluidas en el estudio 34
Análisis exploratorio de las muestras de roedores analizadas 35

CAPÍTULO 3 "RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE PARÁSITOS EN EL ENSAMBLE DE ROEDORES DE LA CIUDAD DE BUENOS AIRES" 37
Resumen 38
Introducción 39
Materiales y Métodos 46
Resultados 51
Discusión 70

CAPÍTULO 4 "COMUNIDADES COMPONENTES DENTRO DEL ENSAMBLE DE ROEDORES DE LA CIUDAD DE BUENOS AIRES" 76
Resumen 77
Introducción 78
Materiales y Métodos 81
Resultados 84
Discusión 92

CAPÍTULO 5 "VARIACIONES EN LOS NIVELES DE INFECCIÓN DE HELMINTOS EN RATAS CAPTURADAS EN LA CIUDAD DE BUENOS AIRES" 98
Resumen 99
Introducción 100
Materiales y Métodos 103
Resultados 105
Discusión 110

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN FINAL 115

BIBLIOGRAFÍA 123

Agradecimientos…

Muchas fueron las personas que directa e indirectamente me han estado acompañando en este proyecto tanto laboral, como humana y/o emocionalmente. Aunque para este tipo de expresiones soy sumamente parco, a todos ellos les estoy infinitamente agradecido y beneplácito por haber coincidido, aunque sea por un instante, nuestros caminos. A continuación hago mención de algunas de ellas:

A la FCEN-UBA y al CONICET por haberme brindado el lugar de estudio y una beca para llevar a cabo esta tesis.

Olga, mi directora. No solamente fundamental para la gestión, desarrollo y pensar cada palabra de esta tesis, sino por mostrarme que otro tipo de ciencia vale la pena intentar. Una ciencia comprometida con la realidad, que responda ante las urgencias sociales más diversas y que nosotros, como ecólogos, podemos ser una pieza importante en la construcción de una sociedad.

Graciela, mi codirectora. Siempre dispuesta a responder ante mis inquietudes pero lo que más recuerdo después de cada charla con ella es que volvía desbordante de entusiasmo de haberme metido en este pequeño mundo de la parasitología. Su gran pasión por su profesión la transmite, lo cuál es el mejor estímulo cuando las cosas no salen como uno quiere.

A toda la familia del 104. Fueron muchos los compañeros y compañeras que han pasado y por diversas causas han seguido otro rumbo, ahora recuerdo a Cari, Pablo, Lulú, Álvaro, Manu, Juancito, Laura que han estado presente en algún momento de esta tesis. Junto a los actuales Emi, Ale y Leo me ayudaron muchísimo, aún sin pedírselo!! También debo mencionar a Gerardo y Caro, dos grandes compañeros y enormes personas. Y Mariel, a la cuál le agradezco la oportunidad de haber sido su director asistente de su tesis de licenciatura, gestada durante la presente tesis de doctorado, y por su siempre necesario contagioso buen humor!!

Tampoco quiero olvidarme de cada uno de los integrantes actuales y pasados del 63, que siempre están!

Y a los colegas del Cepave (La Plata), que cada vez que fui me han tratado fantásticamente. Especialmente Rosario Robles, que ha dedicado horas a mis consultas y de la cuál he aprendido una enormidad.

Familia y amigos que brindan soporte, contención y alegría en los momentos buenos y no tanto y, sin darse cuenta dan constantes empujoncitos para que uno lleve a cabo proyectos como este

Por último (en realidad debería haber empezado por aquí)… Patricia, mi compañera de vida. Y nuestros pequeños (y no tanto!!) Lihuel y Anelei, nacidos durante el desarrollo de esta tesis.

La comunidad de helmintos en roedores sinantrópicos de la Ciudad de Buenos Aires: su relación con los ensambles de especies hospedadoras y su importancia zoonótica.

Resumen: El objetivo general de esta tesis fue conocer el efecto del ensamble de roedores sobre la estructura de las comunidades de parásitos en diferentes ambientes de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA). Para esto se identificaron las especies de helmintos presentes en muestras de roedores capturados en tres ambientes representativos de la CABA: barrios residenciales donde la especie de roedor dominante es *Rattus rattus,* villas de emergencia donde las especies dominantes son *R*. *norvegicus* y *Mus musculus* y espacios verdes donde existe una dominancia de *R*. *norvegicus* y *M*. *musculus*, acompañados por la especie nativa *Oligoryzomys flavescens*. Los resultados mostraron que el 75.4% del total de roedores prospectados (n=203) estuvieron parasitados con al menos una de las 12 especies de helmintos identificadas (1 acantocéfalo, 3 cestodes y 8 nematodes). Las infracomunidades se agruparon a partir de las características de su composición y abundancias relativas y lo hacen en relación a la comunidad componente a la cual pertenecen. Las comunidades componentes de mayor diversidad de helmintos correspondieron a *R. norvegicus* que estuvieron caracterizadas por la presencia de dos especies centrales, *Nippostrongylus brasiliensis* y *Heterakis spumosa*. La comunidad componente de *O*. *flavescens* presentó una única especies central, *Stilestrongylus brasiliensis*, y se detectó además la presencia de especies de helmintos típicos de hospedadores múridos, producto de la coexistencia entre roedores invasores y nativos. En cambio, el reducido valor de diversidad que mostraron *R. rattus y M. musculus* puede interpretarse a partir de que solamente presentaron especies satélites de helmintos. Las unidades de paisaje fueron los predictores más fuertes de los niveles de infección de las especies de helmintos más abundantes del ensamble. Entre los parásitos identificados, encontramos *Hymenolepis nana* e *H*. *diminuta*, cuya reconocida importancia sanitaria confirma a los roedores urbanos como potenciales reservorios de enfermedades zoonóticas.

Palabras clave: roedores, helmintos, ecología, infracomunidades, comunidades componentes, ambientes urbanos, importancia sanitaria

Helminth community of synanthropic rodents of Buenos Aires (Argentina): their relationship with host assemblages and zoonotic importance

Abstract: The overall goal of this thesis was to study the effect of rodents assembly on the structure of parasite communities in different environments of the city of Buenos Aires (CBA) (Argentina). To this end, we identified the helminth species present in samples of rodents captured in three representative CBA environments: residential neighborhoods where *Rattus rattus* the dominant rodent species is, slums where *R*. *norvegicus* and *Mus musculus* the dominant species are and open green spaces where also *R*. *norvegicus* and *M*. *musculus* there dominants are but accompanied by the native species *Oligoryzomys flavescens*. The results showed that 75.4% of the prospected rodents (n = 203) were parasitized with at least one of 12 identified helminth species (1 acanthocephalan, 3 cestodes and nematodes 8). The infracommunities were grouped according the characteristics of their composition and relative abundance and they did it in relation to the component community to which they belonged. The most diverse helminth componente communities corresponded to *R*. *norvegicus* wich were characterized by the presence of two main species, *Nippostrongylus brasiliensis* and *Heterakis spumosa*. The component community of *O*. *flavescens* presented a single central species, *Stilestrongylus brasiliensis*, but typical murine helminths species were also detected due to the coexistence between invaders and native rodents. Instead, the reduced diversity showed by *R*. *rattus* and *M*. *musculus* could be interpreted by the fact that they harbourded only satellites helminth species. The landscape units were the strongest predictors of helminth infection levels. Among the parasites identified, *Hymenolepis nana* and *H*.*diminuta*, whose recognized health importance confirmed urban rodents as potential reservoirs of zoonotic diseases.

Key words: rodents, helminths, ecology, infracommunities, componente communities, urban environments, health importance

La comunidad de helmintos en roedores sinantrópicos de la Ciudad de Buenos Aires: su relación con los ensambles de especies hospedadoras y su importancia zoonótica.

Diego Hancke

CAPÍTULO I

Introducción

Una de las principales características demográficas de la población humana mundial de los últimos 150 años es su incremento exponencial y creciente concentración en áreas urbanas en detrimento de la población rural. De acuerdo con informes de la Organización de Naciones Unidas (ONU), más de la mitad de la población mundial vive en áreas urbanas, registrándose las tasas de urbanización más altas en las regiones menos desarrolladas (United Nations, 2012). Esta tendencia se observa particularmente en América latina donde, además, el desarrollo urbano se caracteriza por una fuerte fragmentación social y económica (Rodgers *et al.*, 2011).

Los progresos realizados en el siglo XX en relación al desarrollo de nuevas tecnologías disponibles para la humanidad no siempre implicaron un avance en la calidad de vida. Los cambios en los hábitos de la civilización moderna, el crecimiento masivo y desmedido de la cantidad de edificios, la densidad de casas y el aumento en la industrialización, han dejado su huella en el delicado equilibrio de los sistemas ecológicos y han dado lugar a los conocidos problemas de contaminación del aire, contaminación del suelo y la contaminación del agua (Tarsitano, 2006). Sin embargo, una de las consecuencias más evidentes desde el punto de vista ecológico que produce la concentración y expansión de los ambientes urbanos y de las actividades humanas es provocar en muchos casos una cadena de factores que puede alterar la composición de las especies animales pudiendo causar, entre otras consecuencias, la irrupción de enfermedades infecciosas emergentes (Patz *et al.*, 2004). Entre la cadena de factores se mencionan la fragmentación de bosques, introducción de patógenos, contaminación, pobreza, migración humana, etc.

Las ciudades representan ecosistemas artificiales que están en constante transformación (Tarsitano, 2006). Particularmente en los países en desarrollo, el crecimiento urbano es desordenado, con altas inequidades en salud e inadecuado saneamiento ambiental (Alirol *et al.*, 2011). Las ciudades están compuestas por un número variable de microambientes con una amplia gama de condiciones ambientales (viviendas, comercios, depósitos de comida, fábricas, jardines, estaciones de tren, avenidas, etc.) vulnerables a la colonización de animales sinantrópicos (Tarsitano 2006; McFarlane *et al.*, 2012). Muchas especies adaptadas a ambientes urbanos muestran densidades más altas en este tipo de ambientes que en áreas no disturbadas, mientras

que muchas especies locales desaparecen, tienen abundancias bajas o sus distribuciones están acotadas a parques, espacios verdes u otras zonas con poca actividad antrópica (Bradley & Altizer, 2006). Los factores económicos que acompañan el desarrollo urbano son mencionados como determinantes en la ocurrencia de procesos de invasiones biológicas, tanto animales como vegetales (Lin *et al.*, 2007). Las especies introducidas pueden modificar la estructura y funcionamiento de las comunidades por lo que las invasiones biológicas son un componente importante del llamado cambio biótico global (Sala *et al.*, 2000).

Especies invasoras

Una invasión biológica puede ser definida como la propagación de especies no-nativas desde su punto de introducción hasta un nivel sustancial de abundancia (Elton, 1958). Las invasiones biológicas ocurren cuando organismos son transportados hacia una nueva área geográfica, a menudo distante de la original, donde sus descendientes proliferan, se propagan y persisten. En un sentido estricto, las invasiones no son eventos novedosos ni fenómenos producidos exclusivamente por intervención humana. Pero el alcance geográfico, su frecuencia y el número de especies involucradas han crecido enormemente en los últimos doscientos años como una consecuencia directa de la expansión del transporte y comercio, por lo que pocos hábitats de la Tierra permanecen libres de especies introducidas por el ser humano (Mack *et al.*, 2000).

Las consecuencias adversas producidas por las invasiones biológicas varían enormemente. Por ejemplo, la presencia de una especie no nativa en un área destinada a la conservación puede resultar perjudicial para tal fin ya que ciertas propiedades ecológicas como dominancia de especies, características físicas del ambiente, ciclo de nutrientes, productividad, etc., pueden verse alteradas (Vitousek, 1990). Por otro lado, cuando la especie invasora es un parásito o un hospedador para un patógeno dado, las interacciones parásito-hospedadoras que pueden generarse en el área invadida pueden resultar en algunas ocasiones en la aparición de enfermedades emergentes o re-emergentes.

La ocurrencia y persistencia de una invasión biótica constituye el resultado final de una serie de procesos que comienza cuando un organismo es transportado desde su

hábitat nativo a nuevos sitios (Mack *et al.*, 2000). De las especies que son introducidas, solamente unas pocas logran establecerse de manera exitosa. De hecho, la probabilidad de éxito es muy baja debido a la alta tasa de extinción de los inmigrantes durante el traslado y durante el período post arribo (Mack *et al.*, 2000). El establecimiento de un invasor depende de una serie de factores y son muchas las hipótesis propuestas para explicar el éxito o fracaso que pueden llevar a la naturalización de una especie invasora en una nueva área geográfica. En este sentido, Inderjit *et al.* (2005) resumen quince hipótesis que afectan distintas etapas de una invasión biológica, las cuales no son mutuamente excluyentes.

Por un lado, se menciona que distintos ambientes tienen distintos grados de resistencia a ser invadidos por nuevas especies. La susceptibilidad a la invasión de un determinado ambiente se relaciona negativamente con la riqueza comunitaria, por lo que a medida que aumenta la riqueza en una comunidad se reduciría el número o proporción de especies exóticas establecidas en ellas (Castro *et al.*, 2007). El mecanismo implícito en esta relación estaría dado por competencia interespecífica. A medida que la comunidad se satura, los recursos disponibles para los nuevos colonizadores se verían reducidos y con ello la probabilidad de establecerse. En los últimos años esta hipótesis se amplió al considerarse que una mayor disponibilidad de enemigos residentes (predadores, parásitos o patógenos) pueden ofrecer una mayor resistencia a la invasión (Inderjit *et al.*, 2005).

Por otro lado, en contraposición a la resistencia de la diversidad a la invasión, otras hipótesis sostienen que la fluctuación en los recursos promueve la colonización creando oportunidades de recursos para nuevas especies o reduciendo momentáneamente la competencia potencial con especies residentes (Davies *et al.*, 2000). Este proceso se ha observado fundamentalmente a escalas regionales, donde la heterogeneidad de condiciones ambientales (clima, perturbaciones), geográficas y de recursos conforma hábitats propicios para albergar un número creciente especies exóticas. En cambio, la situación dentro de ambientes urbanos es particular. El crecimiento de las ciudades genera una serie de disturbios masivos que no solo destruyen el hábitat de las especies nativas, sino que crean un ambiente propicio para un número relativamente reducido de especies que se adaptan a las condiciones urbanas y suburbanas, promoviendo una homogenización biótica a nivel mundial (McKinney, 2006). Esto se debe al hecho de que las ciudades se construyen casi exclusivamente para

satisfacer las demandas relativamente estrechas de una sola especie: *Homo sapiens*, lo que trae como resultado ciudades físicamente muy similares entre sí alrededor de todo el mundo.

La idea que las especies invasoras de mayor éxito son comensales con el humano, beneficiándose de las perturbaciones antrópicas y otras actividades asociadas, es quizás uno de los conceptos más citados en la ecología de las invasiones biológicas (Inderjit *et al.*, 2005). Muchas de las especies invasoras más exitosas, como las ratas, palomas, malezas, poblaciones salvajes de animales domésticos, están estrechamente asociados con los humanos y han evolucionado para beneficiarse de la actividad humana. Particularmente, los asentamientos humanos facilitan el establecimiento de muchas especies de mamíferos exóticos (McKinney, 2006). Esto ocurre debido a que diversos procesos biológicos, como por ejemplo la productividad de hábitat, la competencia entre especies y las dinámicas tróficas, están alterados y la variabilidad temporal de recursos se encuentra amortiguada (Shochat *et al.*, 2006). Esto conduce a cambios en el comportamiento, en la morfología, en las dinámicas poblacionales y en la estructura comunitaria de los animales (Shochat *et al.*, 2006). Estas características son aprovechadas por ciertas especies que, junto a la ausencia de predadores y una disposición de alimento y refugio constante, les permite ser competitivamente exitosos en ambientes urbanos. Los mamíferos (sub)urbanos pueden ser categorizados como especies comensales (ej. ratas y ratones) que se benefician activamente a partir de un suministro de alimentos de origen humano, y especies sinantrópicas que comparten y se benefician del ecotopo humano pero no dependen del suministro de alimentos humano (Baker & Harris, 2007).

Las especies comensales y sinantrópicas habitan generalmente el núcleo urbano y son homogeneizadores globales, ya que muchas de ellas ocurren en ciudades de todo el mundo. Dichas poblaciones se ven favorecidas debido a que los recursos (refugio y alimento) en ambientes urbanos no se encuentran sujetos a fluctuaciones naturales o climáticas promoviendo la alta disponibilidad de recursos altas densidades relativamente estables de hospedadores sinantrópicos y potenciales reservorios de patógenos causales de enfermedades (Bradley & Altizer, 2006). Un ejemplo de ello son la laucha domestica, *Mus musculus* y especies comensales del género *Rattus*., en particular *Rattus rattus* y *R. norvegicus*.

Roedores comensales

Mus musculus, Rattus rattus y R. norvegicus se encuentran entre las especies de mamíferos mejores adaptados a ambientes urbanos en todo el mundo. La capacidad de adaptación y el comportamiento oportunista que presentan las hacen una de las principales pestes urbanas y su presencia está fundamentalmente correlacionada con la inapropiada disposición de residuos (Traweger *et al.*, 2006). Su distribución original comprende el este asiático, pero existen registros de su sinantropía desde hace más de 2400 años, logrando dispersarse alrededor de todo el mundo siguiendo rutas comerciales, mediante campañas de conquista, ejércitos, barcos, etc. (Coto, 1997). Las dos especies de ratas comensales son la rata parda (*R. norvegicus*) y la rata negra (*R. rattus*). Ambas especies de ratas son morfológicamente similares, con pequeñas diferencias en algunas medidas como relación largo cola / largo cuerpo, largo de orejas, apariencia general del cuerpo (Marsh, 1994). Viven dentro y alrededor de viviendas, bodegas, almacenes, comercios, depósitos, alcantarillas, etc, aunque *R. rattus* es más aérea que *R. norvegicus* respecto a su selección de hábitat, desplazándose con habilidad por árboles y medianeras (Marsh, 1994; Timm, 1994b). Las ratas pardas normalmente construyen madrigueras en el suelo cavando una serie de túneles y compartimentos (Timm, 1994b).

Mus musculus también vive en estrecha asociación con el humano y es más frecuente dentro de viviendas y estructuras comerciales que las ratas pero también es frecuente encontrarla lejos de asentamientos urbanos (Timm, 1994a). Construye sus nidos normalmente a nivel del suelo y aprovecha para ello recursos disponibles como papel, material fibroso, telas, etc. (Timm, 1994a).

La presencia de roedores comensales en asentamientos humanos, además de producir pérdidas económicas debido a sus roeduras en materiales como cables y alimentos, tiene un papel significativo en la salud y bienestar del humano (Stojcevic et al; 2004). Históricamente han sido una de las de las principales pestes urbanas de la historia humana. Esto se debe a que conforman poblaciones de numerosos individuos en áreas habitadas por el hombre. Su éxito como animales invasores radica en sus capacidades adaptativas y comportamientos oportunistas, presentando una alta tasa reproductiva en los ambientes urbanos (Berdoy y MacDonald. 1991; Traweger et al, 2006). Una de las consecuencias más trágicas de ello fue la muerte de un tercio de la población de Europa en el siglo XIV a causa de la bacteria *Yersinia pestis*, transmitida por las pulgas de las

ratas (Coto, 1997). Actualmente se reconoce a los roedores urbanos como reservorios de agentes causales de patologías de importancia para la salud pública, entre ellos patógenos virales, bacterianos y numerosos ecto y endoparásitos.

Parásitos invasores

La liberación por las especies invasoras de alguno de sus parásitos en sus sitios de origen es considerado uno de los factores que también influye en el éxito de las invasiones biológicas (Torchin *et al.*, 2001; Torchin *et al.*, 2003). La pérdida de parásitos durante un evento de invasión es un proceso que puede producirse a partir de diferentes situaciones, entre las que se mencionan la ausencia en la población fundadora de todas las especies de parásitos presentes en el ambiente de origen; la ausencia de hospedadores adecuados para parásitos con ciclos de vida complejos o una densidad de hospedadores por debajo del umbral necesario para que un parásito pueda persistir (Torchin *et al.*, 2003; Torchin & Mitchell, 2004). Sin embargo, hay parásitos que sobreviven al proceso de invasión y logran establecerse en el ambiente colonizado por sus hospedadores. Este es un aspecto clave en la conservación de especies amenazadas debido a que las mismas pueden estar afectadas por parásitos introducidos (Altizer *et al.*, 2003). Cabe destacar que la translocación de especies invasoras se menciona como una causa clave en más de la mitad de las enfermedades infecciosas emergentes registradas (Daszak *et al.*, 2000).

Durante el proceso de una invasión biológica las relaciones parásito-hospedador pueden alterarse por:

- ✓ Introducción de un nuevo parásito en los hospedadores nativos.
- ✓ El hospedador invasor actúa como hospedador intermediario de parásitos de ciclos de vida indirecto, ampliando el rango geográfico de los mismos.
- ✓ El hospedador invasor adquiere parásitos nativos del área invadida.

Por lo tanto, los parásitos introducidos podrían permanecer dentro del hospedador original de manera específica o ser introducidos en hospedadores nativos y de manera similar, parásitos nativos pueden ser adquiridos por las especies invasoras (Hatcher & Dunn, 2011). Una serie de trabajos acerca de comunidades de parásitos mostraron una

mayor diversidad para hospedadores nativos en comparación con hospedadores emparentados pero invasores en el ambiente de estudio (Dunn & Dick, 1998; MacNeil *et al.*, 2003; Georgiev *et al.*, 2007). Sin embargo, los patrones de la prevalencia de distintas especies de parásitos que comparten ambos hospedadores varían, en algunos casos siendo mayores en los hospedadores nativos y en otros casos mayores en los invasores. Comparaciones realizadas mediante un meta-análisis por Torchin *et al.* (2003) entre poblaciones de hospedadores invasores en su ambiente original y en el colonizado, mostraron una reducción en la diversidad de sus parásitos, pero aquellos que sobrevivieron al proceso de invasión mostraron valores similares en cuanto a sus prevalencias. Esto sugiere que las poblaciones de hospedadores invasores no difieren en su susceptibilidad a la infección, y la pérdida de parásitos es un resultado del proceso de invasión. En estudios más recientes, se ha observado que la pérdida de parásitos se debe fundamentalmente a un efecto asociado al fracaso por parte de los mismos parásitos de lograr establecerse (MacLeod *et al.*, 2010). Una vez ocurrida la colonización de los hospedadores, el establecimiento de sus parásitos mostró una asociación positiva con la masa corporal del hospedador (su tamaño) y con el número de hospedadores introducidos, dos factores asociados con la transmisión.

Por otro lado se menciona que la invasión y posterior naturalización de parásitos en ambientes nuevos es posible cuando los mismos tienen la capacidad de establecerse en hospedadores alternativos nativos. Según Tompkins & Poulin (2006) esta situación podría solamente ocurrir si potenciales hospedadores nativos emparentados a los invasores están presentes en el nuevo ambiente, lo cual favorecería el salto de parásitos de un hospedador a otro. Los parásitos que tienen mayor probabilidad de “saltar de un hospedador invasor a otro nativo”, son los parásitos generalistas respecto al hospedador y los que no tienen ciclos de vida complejos (Smith & Carpenter, 2006). Esto aumenta la probabilidad de encontrar hospedadores alternativos en el nuevo ambiente. Incluso, si el hospedador invasor se extingue o es erradicado (en el caso de ser considerado especie plaga o peste), el parásito puede permanecer en el ambiente.

Especificidad parásito-hospedador

El estudio de las interacciones parásito-hospedador y de los factores que influyen y mantienen estas asociaciones son de interés biológico debido a sus implicancias en una

amplia gama de problemáticas ecológicas aplicadas, entre las que se incluyen la dinámica de enfermedades infecciosas, el control biológico, las invasiones biológicas y la respuesta biótica al cambio climático (Brooks & Hoberg, 2007). Uno de los puntos centrales en los estudios parasitológicos es, en general, el rango de potenciales hospedadores que pueden utilizar los parásitos en una determinada área geográfica. Muchos parásitos difieren marcadamente en la cantidad de posibles hospedadores que pueden utilizar, así como en el número de hospedadores que utilizan a lo largo de su ciclo de vida. Los parásitos tienen diferencias en su grado de especificidad y esto se refleja en las relaciones con sus hospedadores (Holmes & Price, 1980). La filogenia del hospedador y la adaptación evolutiva entre el parásito y hospedador influyen en el reclutamiento y establecimiento de un parásito en el hospedador (Lile, 1998). Además, hay otros factores tanto bióticos, como abióticos que pueden influir en las dinámicas de transmisión como por ejemplo la alimentación, las preferencias de hábitat, la edad, tamaño y sexo del hospedador, factores fisiológicos y climáticos (por ejemplo, Behnke et al 2004 ; Krasnov *et al.*, 2005; Klimpel *et al.*, 2007). Especies de hospedador con grado de parentesco mayor tienen características biológicas y ecológicas con un grado de similitud mayor respecto a especies menos emparentadas. Los hospedadores que tienen similitudes en cuanto a su uso de hábitat, su dieta, etc., pueden albergar comunidades de parásitos similares, o incluso idénticas (Klimpel *et al.*, 2007).

Por lo tanto, los parásitos se pueden dividir en especialistas y generalistas en relación a sus preferencias de hospedador y sus grados de especificidad (Holmes & Precio, 1980). Para los especialistas, hospedador y parásitos han evolucionado por caminos paralelos, y por lo tanto hospedadores filogenéticamente relacionados puede albergar las mismas especies de parásitos especialistas, mientras que los parásitos generalistas tienen la capacidad de ampliar el número de especies hospedadoras adecuadas para completar su ciclo de vida (Lile, 1998). Como se mencionó anteriormente, esto es importante para el éxito de los parásitos de hospedadores invasores, como por ejemplo de las especies comensales.

Comunidad de roedores en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA)

La CABA es la principal ciudad del país en cuanto a su cantidad de habitantes y densidad, y una de las mayores metrópolis del mundo (la doceava en el 2011 (United Nations, 2012)). La CABA se compone de una matriz formada por edificios, viviendas y calles pavimentadas, dentro de la cual se encuentran parches formados por parques, espacios verdes y villas de emergencia. Estas características condicionan el establecimiento y proliferación de poblaciones animales. El ensamble de roedores de la CABA varía a escala de paisaje siguiendo un gradiente de urbanización (Cavia *et al.*, 2009). En ambientes altamente urbanizados, como áreas residenciales o industriales, la especie dominante es *Rattus rattus*. En ambientes con un grado de urbanización media, como es el caso de las villas de emergencia, las especies dominantes son *R. norvegicus* y *Mus musculus* (Fernández *et al.* 2007). En parques y espacios verdes dentro de la ciudad las especies más abundantes son *R. norvegicus* y *M. musculus*, acompañados por la especie nativa *Oligoryzomys flavescens* (Cavia *et al.* 2009).

Parásitos en roedores urbanos

Posiblemente, el éxito de los roedores múridos en la invasión a ambientes antropizados y su estrecha interacción con el hombre hayan sido los factores causales de los numerosos estudios parasitológicos que se han hecho en todo el mundo en estas especies. En general, los estudios han sido enfocados fundamentalmente en descripciones de las especies de parásitos presentes, incluyendo en algunos casos el análisis de los factores bióticos y/o abióticos que influyen sobre composición y carga parasitaria (Webster & McDonald, 1995; Battersby el al., 2002; Oliver & Flores, 2002; Wilamowski *et al.*, 2002; Milazzo *et al.*, 2003 y 2010; Pulido-Flores *et al.*, 2005; Easterbrook *et al.*, 2007; Kataranovski *et al.*, 2008 y 2010). La mayoría de los autores coinciden en que las especies de roedores invasores de ambientes urbanos más comunes alrededor de todo el mundo como *R. rattus*, *R. norvegicus* y *M. musculus* presentan altas tasas de infección de helmintos (más del 60% de los animales examinados infectados con parásitos) y riquezas de hasta 11 especies diferentes. Entre las especies más comunes se han citado los cestodes *Hymenolepis diminuta* y *Taenia taeniaeformis*, y a los nematodes *Heterakis spumosa*, *Nippostrongylus brasiliensis*,

Syphacia muris, *S. obvelata*, *Trichuris muris* y *Capillaria hepatica* siendo algunas de estas especies de importancia en la salud pública ya que pueden infectar al hombre y/o a sus animales domésticos (Hancke *et al.*, 2011; Malsawmtluangi & Tandon, 2009; Rafique *et al.*, 2009; Pakdel *et al.*, 2013). Estudios más recientes han comparado la composición de la comunidad de helmintos entre especies del género *Rattus* no simpátricas a fin de comprender el papel de estas especies en la transmisión de helmintos en un mismo centro urbano (Zain *et al.*, 2012).

A pesar que el principal objetivo que conduce al desarrollo de estudios de la comunidad de helmintos en ambientes urbanos está relacionado con el rol de las ratas como reservorios de parásitos de importancia zoonótica, hasta el presente la mayoría de los estudios se han concentrado en el hospedador exclusivamente a nivel poblacional. No se dispone hasta la fecha de estudios que hayan integrado las características ecológicas del ensamble de hospedadores con las variaciones de atributos de las comunidades de parásitos, como riqueza, diversidad o composición, dentro de un paisaje urbano.

Como se mencionó previamente, las especies invasoras del género *Rattus* y *Mus* son, por su abundancia, las más representativas de los ambientes urbanos. Sin embargo, otras especies de roedores nativos también pueden estar formando parte de la comunidad. En la CABA, *Oligoryzomys flavescens* es, entre las especies nativas presentes, la más abundante y habita en los grandes espacios verdes de la ciudad (Cavia *et al.*, 2009). Su fauna parasitaria ha sido estudiada en nuestro país en ambientes silvestres y rurales, ya que es un roedor muy común en los agro-ecosistemas pampeanos, donde prefiere establecerse en ambientes poco perturbados como bordes de caminos y terraplenes ferroviarios (Gómez Villafañe *et al.*, 2005). En estudios realizados en la comunidad de roedores de humedales del Río de la Plata las especies de parásitos identificados en *O. flavescens* son especialistas en cuanto a su hospedador y no hay registros de su presencia en roedores múridos (Lareschi *et al.*,2007; Navone *et al.*, 2009; Robles & Navone, 2014). Por otro lado, la bibliografía muestra que muchos parásitos de las ratas son compartidos entre ambas especies (*R*. *norvegicus* y *R*. *rattus*), incluso algunos con *M*. *musculus*, mostrando un carácter más generalista de los mismos.

En las últimas décadas se ha incrementado la detección de enfermedades que asocian a los roedores como reservorios (ver Meerburg *et al.*, 2009), lo cual les confiere un papel significativo en la transmisión de enfermedades al humano. En la Ciudad de Buenos Aires la importancia zoonótica de los parásitos de roedores ha sido reconocida en

diversos estudios previos. Cueto *et al.* (2008) encontraron una seroprevalencia de 11,6% de anticuerpos para hantavirus variedad Seoul en *R. norvegicus* capturados en ambientes muy distantes entre sí indicando que la infección es enzoótica de esta especie. Esta variedad de hantavirus es responsable del síndrome renal en humanos sin embargo aún se desconoce las razones por las cuales no se han detectado casos en la ciudad de Buenos Aires. Otra variedad de hantavirus presente pertenece a la cepa Andes cuyo principal reservorio es *Oligoryzomys flavescens* responsable del síndrome pulmonar por hantavirus. Suárez *et al.* (2003) reportaron una seroprevalencia del 8% en *O. flavescens* capturados en espacios verdes de nuestra ciudad. Los barrios de emergencia caracterizados por déficit de infraestructura básica, precariedad en sus viviendas, prácticas sanitarias inadecuadas y situaciones de hacinamiento exponen a sus ciudadanos a mayores riesgos sanitarios, entre ellos transmisiones de enfermedades zoonóticas de roedores comensales. Fernández et al (2007) reportaron una seroprevalencia del 40% para *Leptospira interrogans* en *R.norvegicus* capturadas en una villa de emergencia y Hancke *et al.* (2011) registraron una alta proporción de ratas infectadas con parásitos helmintos entre ellos *H. diminuta, H. nana, Capillaria hepática, Giardia sp*. de importancia zoonótica para el hombre y/o sus animales domésticos.

Estos antecedentes, junto a la escasa información existente acerca del efecto de la composición del ensamble de hospedadores sobre la comunidad de parásitos en animales invasores, muestran que es importante y necesario profundizar en los estudios ecológicos de las enfermedades zoonóticas urbanas en las que los roedores están involucrados, fundamentalmente debido a sus implicancias en la salud pública. Para ello resulta indispensable un estudio detallado de la comunidad de parásitos e integrado a las características ecológicas del ensamble de hospedadores. Dicha información podría resultar una valiosa contribución al desarrollo de planes estratégicos de control de plagas comensales.

Objetivos

En concordancia con los antecedentes planteados la presente tesis tiene como objetivo general conocer el efecto del ensamble de roedores en la estructura de las comunidades de parásitos en diferentes ambientes de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA) y plantea como objetivos específicos los siguientes:

Objetivos particulares:

- ✓ Conocer las especies de endoparásitos presentes en las diferentes especies de roedores sinantrópicos de la Ciudad de Buenos Aires.
- ✓ Identificar las especies parásitas de importancia sanitaria con implicancias en la salud pública.
- ✓ Estudiar la estructura de la comunidad de parásitos para cada una de las poblaciones de las distintas especies de roedores.
- ✓ Estudiar el grado de especificidad que muestran las distintas especies parásitas a nivel de especie hospedadora en cada ensamble de roedores y determinar la existencia de intercambio de especies parásitas entre diferentes especies hospedadoras.

La tesis se estructura en 6 capítulos de la siguiente manera: en el capítulo 2 se presenta el área de estudio, sus características y los sitios donde fueron realizados los muestreos de roedores. Además se explica el protocolo llevado a cabo para la prospección de endoparásitos. En los capítulos 3 al 5 se abordarán diferentes aspectos del objetivo general, cada uno con sus propios objetivos específicos y sus propias hipótesis y predicciones asociadas. En el capítulo son presentadas las especies de parásitos identificadas y se analizan las variaciones de atributos tales como la riqueza y diversidad de helmintos dentro del ensamble de roedores de la Ciudad de Buenos Aires. En el capítulo 4 se estudia si la composición de las infracomunidades de helmintos en los roedores de la Ciudad de Buenos Aires responde a la estructura de las comunidades de sus hospedadores o si los parásitos presentes en cada hospedador son producto de eventos aleatorios y/o propios de cada hospedador en particular. Luego, en el capítulo 5 se analiza a las unidades de paisaje como predictores de la abundancia de las principales especies de helmintos de ratas en la Ciudad de Buenos Aires., para finalmente, en el capítulo 6 desarrollar una discusión general de los aspectos tratados en tesis, las conclusiones y las implicancias de este tipo de estudios.

CAPÍTULO II

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo a partir de muestras de roedores capturados en la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (CABA). La CABA es la capital de la República Argentina y se encuentra ubicada en los 34º37' S; 58º24' O. Según el último censo nacional llevado a cabo en 2010, tiene una población total de 2.891.082 habitantes, representando el 7,21% de la población total del país (Dirección General de Estadísticas y Censos, 2010). Posee un clima templado con temperaturas medias anuales de 17,4ºC, una amplitud estacional de 13,2ºC y precipitaciones medias anuales de 1014mm.

La ciudad se encuentra ubicada en la pampa ondulada sobre la costa del Río de la Plata (Soriano et al., 1992). La vegetación original estaba representada por pastizales de aproximadamente 1 metro de altura los cuales se fueron reduciendo a pequeños relictos a lo largo de los bordes de campos de cultivo y caminos en agro-ecosistemas debido a la intensificación de las actividades agronómicas (Soriano et al., 1992). Los árboles están ausentes en la región a excepción de las zonas ribereñas donde coexisten bosques, matorrales ribereños y praderas inundadas (Cabrera y Zardini, 1993). Los pastizales originales fueron reemplazados por agro-ecosistemas, que a su vez en la actualidad están siendo reemplazados cada vez más por ambientes urbanos consecuencia del intenso y rápido crecimiento que presenta la Ciudad de Buenos Aires.

Los cambios experimentados en el tiempo en la estructura urbana dieron origen a las unidades de paisaje que actualmente integran el paisaje de la ciudad. A escala de paisaje, como se mencionó en el capítulo anterior, la CABA presenta una matriz formada por edificios, viviendas y calles pavimentadas, dentro de la cual se encuentran parches formados por parques, espacios verdes y villas de emergencia. Diversos autores (Pirez 2004; Echeverria 2006; Di Virgilio y Vio 2009) reconocen en la historia de la urbanización de la ciudad 3 momentos claves que surgen como consecuencia de la combinación en el país de diferentes factores políticos, sociales y económicos.

Hasta 1930 el modelo agroexportador que caracterizó a la Argentina estuvo acompañado por un significativo crecimiento económico del país otorgando centralidad a la ciudad y al puerto de Buenos Aires. La inmigración masiva de europeos desde 1871 hasta la primera década del siglo XX fue causal de un primer pulso de crecimiento acelerado de la población y consecuente expansión de la ciudad, conformándose la CABA como núcleo de la aglomeración urbana. El tendido en forma radial de las redes de

transporte desde el centro de la ciudad hacia la periferia evidencia el tipo de crecimiento mencionado. Gradualmente se fue consolidando el eje norte de la ciudad y del Gran Buenos Aires como zonas habitadas por la población de clase social más alta mientras que la zona sur de la ciudad se convirtió en zona de asiento de la población inmigrante de escasos recursos debido al fácil acceso a las fuentes de trabajo de la ciudad (puerto, curtiembres, pequeños centros de manufactura, etc.).

Un segundo período abarca desde 1940 hasta fines de 1990. Hacia 1960 la actividad industrial en el país superó por primera vez a la actividad agrícola consolidándose la CABA como centro político- administrativo y financiero del país. Se acrecentó la migración interna campo-ciudad y mientras que el tamaño de la población de la ciudad permanecía sin cambios, los municipios del primer anillo del conurbano crecieron en forma exponencial. Este proceso denominado “suburbanización” estuvo acompañado por un significativo desarrollo del transporte desde el centro de la ciudad al conurbano.

A mediados de la década del 60 el modelo urbano se caracterizó por presentar en la periferia un tejido urbano discontinuo y desarticulado, con lotes vacantes y ausencia de espacios abiertos públicos mientras que la zona central se asentaba una alta densidad de la población. Las condiciones urbanas deficitarias de los barrios periféricos dieron origen a las llamadas “villas de emergencia” inicialmente instaladas en la zona portuaria y en el sector sud del Riachuelo. Entre 1960 y 1980 hubo un marcado proceso de desaceleración de la suburbanización en la región metropolitana de Buenos Aires. La relocalización de las industrias, la creación del cordón ecológico, la construcción de autopistas y la erradicación de las villas miserias de la Ciudad de Buenos Aires y su posterior traslado se mencionan como las principales causas (Oszlak, 1991). La Ciudad de Buenos Aires pierde peso relativo respecto a la población nacional, mientras que el Gran Buenos Aires se mantuvo estable. En la década de 1980 se registraron fuertes cambios en los patrones de urbanización, la población del Gran Buenos Aires presentó una tasa de crecimiento inferior al resto urbano y el crecimiento se concentró en los partidos de la segunda corona metropolitana. La población de las villas creció exponencialmente a una tasa del 15% anual.

A partir de los años 90 se produjo un cambio significativo en los patrones de urbanización de la región. El proceso de metropolización pasó a incluir como parte de la región a las áreas urbanizadas de los partidos del tercer cordón facilitado por un nuevo

impulso en el desarrollo de red de autopistas metropolitanas. La CABA permaneció con la misma tendencia poblacional en el cual a pesar de mantener su tamaño se polarizó aún más las clases sociales. En el norte y centro de la ciudad aumentó la concentración de las clases sociales más altas aportando al crecimiento de la matriz residencial mientras que en el sur las villas duplicaron su población comparado con los registros de la década anterior.

En este contexto histórico quedaron integradas las villas de emergencia como parches dentro de la matriz urbana. Por otro lado, los espacios verdes surgieron sin ninguna premeditación (excepto Plaza de Mayo) a partir de terrenos baldíos, terrenos del propio municipio o propiedades cedidas por grandes terratenientes y dispersos como parches en la matriz urbana transformándose paulatinamente desde la época de la colonia hasta el presente (Gobierno de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, 2001).

La ecología del paisaje enfatiza la influencia de la heterogeneidad espacial en los sistemas ecológicos y considera al paisaje como un nivel de organización supracomunitario (Lidicker, 1995). De acuerdo a este punto de vista, los paisajes pueden considerarse mosaicos de parches interactuantes compuestos por distintos tipos de comunidades. En la CABA la composición de la comunidad de roedores presentes en cada una de las 3 unidades de paisaje descriptas por Cavia et al. (2009) son: en las villas de emergencia *Rattus norvegicus* y *Mus musculus*, en los barrios residenciales *R. rattus* mientras que en los espacios verdes coexisten en simpatría poblaciones de *R. norvegicus*, *M. musculus* y la especie nativa *Oligoryzomis flavescens*.

Para el desarrollo de la presente tesis se trabajó con muestras pertenecientes a la comunidad de roedores de 10 sitios diferentes de la CABA, seleccionándose 4 villas de emergencia, 3 espacios verdes abiertos y 3 barrios residenciales. Los sitios seleccionados se encuentran separados al menos por 1 kilómetro y delimitados por barreras físicas como ser vías del ferrocarril, avenidas, autopistas, etc. (Fig. 2.1)

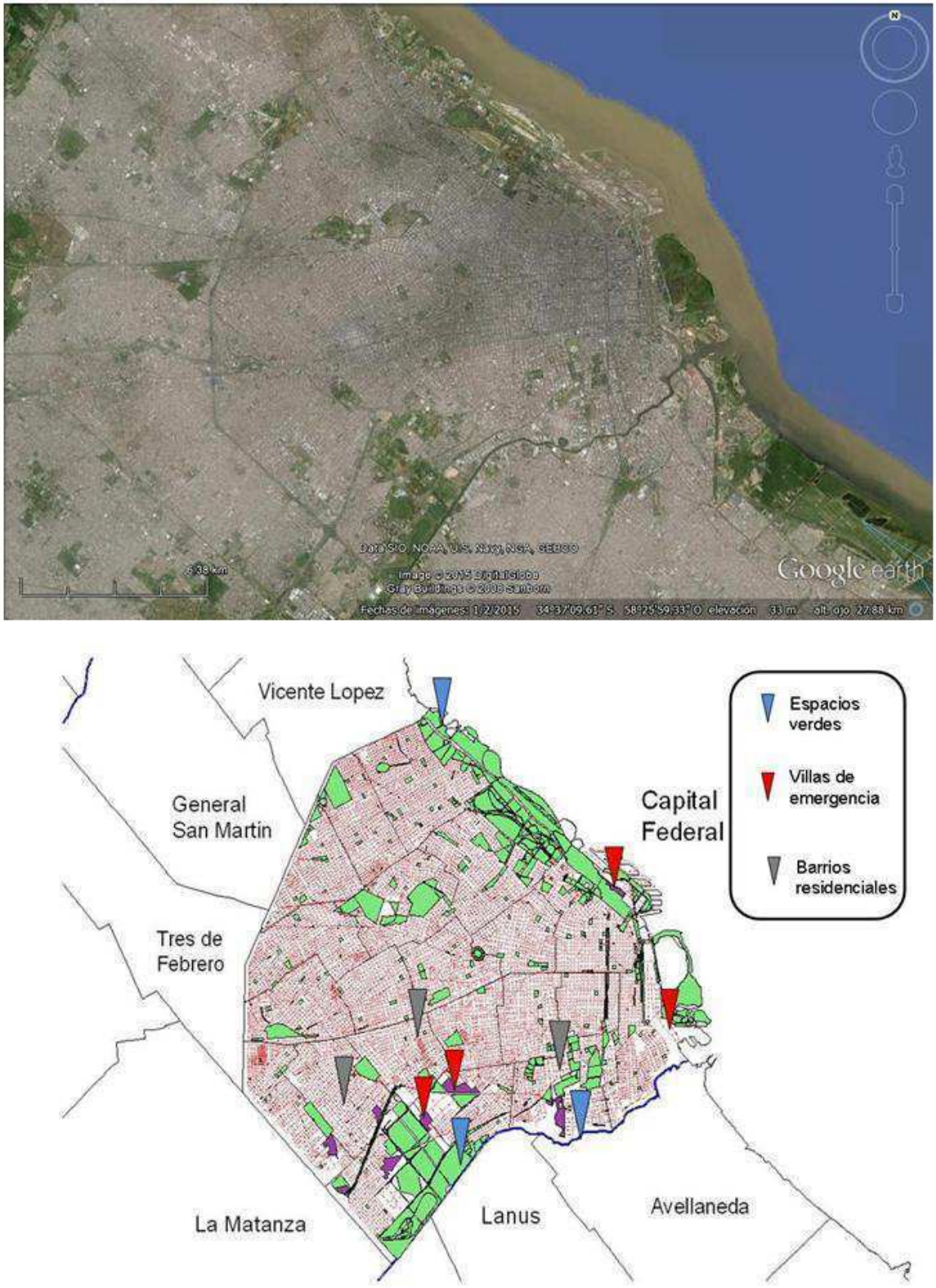

Figura 2.1: Imagen satelital y mapa de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires, indicando la ubicación de los sitios de captura de roedores.

Caracterización de los sitios de capturas de roedores

1) Villas de emergencia: son barrios habitados por un sector de la población de bajos ingresos y donde el suministro de servicios urbanos básicos, como recolección de residuos, cloacas, agua, gas, electricidad, es inadecuado (Fernández et al., 2007). Este tipo de ambientes se caracterizan por la falta de ordenamiento ambiental, por presentar extensas superficies permeables, presencia de zonas bajas e inundables, acumulación de materia orgánica y viviendas construidas en muchos casos de manera precaria (Fig. 2.2). Estas características generan las condiciones apropiadas para la proliferación de especies como *Rattus norvegicus* y *Mus musculus* (Fernández *et al*. 2007, Cavia *et al*., 2009). Dentro de esta unidad de paisaje se muestrearon los siguientes ambientes:

   a) Villa 31: ubicada en el barrio de Retiro con una superficie de 0,32 km^2. Según el último censo nacional realizado en 2010, cuenta con 26.492 habitantes.

   b) Villa 3: ubicada en el barrio de Villa Soldati, delimitada por la Av. Acosta y la calles Somalleras, Lacarra y Janner. De acuerdo al último censo, viven 10.144 personas.

   c) Villa 1.11.14: ubicada en el barrio de Flores, delimitada por la Av. Perito Moreno, la calle Varela, el club Daom (club de rugby) y las calles Riestra y Vedia. Presenta 25.973 habitantes según el último censo.

   d) Villa Rodrigo Bueno: es uno de los asentamientos más nuevos de la CABA y se encuentra ubicado en la zona de Puerto Madero, entre la reserva ecológica Costanera Sur, la ex ciudad deportiva de Boca Juniors y la Av. España. El Censo de 2010 contabilizó 1.795 habitantes, siendo el asentamiento que más rápido creció en la última década.

Figura 2.2: Fotografías de villas de emergencias de la CABA.

2) Espacios verdes: se caracterizan por presentar áreas con extensa cobertura vegetal comparadas con el resto de las zonas de la Ciudad de Buenos Aires. Son áreas utilizadas para la recreación, con acceso limitado de visitantes, en general cercados pero de libre tránsito. Se encuentran ubicados en las márgenes del Río de la Plata y Riachuelo y parte de su superficie se encuentran ocupadas por áreas de por lo menos 5 hectáreas de superficie destinadas para la práctica de deportes o de descanso, pero presentan parches con vegetación espontánea, generalmente en las márgenes de ríos o arroyos (Fig. 2.3). Esto les permite actuar como corredores facilitando el ingreso de

especies de roedores nativas (*Oligoryzomys flavescens*) a la ciudad junto con las especies comensales (*R. norvegicus* y *M. musculus*). Los espacios verdes muestreados fueron:

a) Parque Roca: parque recreativo ubicado sobre el margen de Riachuelo en el barrio de Villa Soldati. Se trata de una amplia zona de recreación con césped en la mayor parte de su superficie, árboles de especies exóticas, lagos artificiales y parches de vegetación espontánea. Es atravesado por el arroyo Cildañez cuyas márgenes están dominados por árboles y arbustos (Cavia et al., 2009).

b) Centro Naval Argentino: se ubica en el barrio de Nuñez, en el extremo norte de la CABA sobre el margen del Río de la Plata. Es un predio perteneciente a la Armada Argentina en el cual (al igual que en el Parque Roca) se practican diversas actividades deportivas y recreativas. Está ubicado en la intersección de la avenida Cantilo y el arroyo Medrano y se caracteriza por la presencia de abundante vegetación espontánea.

c) Club Victorino Arenas: Club deportivo ubicado en el margen derecha del río Riachuelo, en un meandro que se forma en el curso superior del recorrido de este curso fluvial. La superficie se haya parcialmente parquizada (e. g., sector de canchas, parrilla, viviendas), pero el sector correspondiente a la margen del Riachuelo presenta una fisonomía heterogénea, alternándose herbazales, pastizales de gramíneas y arbustales con arbustos y árboles ornamentales, como el paraíso (*Melia azedarach*) y el ricino (*Ricinus communis*). En distintos sectores se acumulan residuos, tanto orgánicos como inorgánicos.

Figura 2.3: Fotografías de espacios verdes de la CABA.

3) Barrios residenciales: son áreas residenciales y/o industriales donde los edificios y el pavimento son los elementos dominantes del paisaje. Las construcciones típicas de estos ambientes son casas, edificios tipo departamentos, industrias y comercios (Fig. 2.4). Los barrios residenciales muestreados fueron:

   a) Barrio de Mataderos: es un barrio de la CABA ubicado en su límite oeste, entre la Av. Gral. Paz, la Av. Eva Perón, la Av. Escalada y Av. Emilio Castro. La mayor superficie del barrio tiene características residenciales pero con un gran número de frigoríficos y fábricas vinculadas al procesamiento y comercialización de derivados de la carne. Un rasgo notable de Mataderos es su entramado urbano. Mientras que se distinguen zonas puramente residenciales, otras son altamente

heterogéneas donde las fábricas, frigoríficos y casas se alternan en una misma cuadra.

b) Colonia Solá: se encuentra ubicada en el barrio de Barracas, al sur de la CABA. Está conformada por cuatro edificios o “blocks”, cuya construcción data de 1890, en donde habitan aproximadamente 70 familias en total. Es un predio comunitario con zonas de estacionamiento y parque. La superficie total ocupada por la colonia es de aproximadamente 8.000 m^2.

c) Barrio de Flores: está ubicado en el centro geográfico de la CABA. Es principalmente un barrio con características residenciales, presentando además distintos centros de intensa actividad comercial lo que lo convierte en un importante núcleo social y comercial del oeste porteño.

Figura 2.4: Fotografías de barrios residenciales de la CABA.

Metodología

Los muestreos de roedores se realizaron usando trampas de captura viva (trampas jaulas y Sherman) desde el año 2009 hasta 2011 inclusive. En cada campaña las trampas permanecieron activas durante al menos tres noches consecutivas y fueron revisadas diariamente (durante la mañana). Las trampas jaula fueron cebadas con carne vacuna y zanahoria, mientras que las trampas tipo Sherman fueron cebadas con una mezcla de pasta de maní, cacao y grasa vacuna. En los sitios poblados, como villas de emergencia o barrios residenciales, las trampas se colocaron en el interior de las viviendas o en el peridomicilio (patio, entrada, techo, etc.), dependiendo del caso. Las viviendas fueron elegidas al azar dentro de una zona previamente definida. En los espacios abiertos como los espacios verdes, las trampas fueron colocadas sobre transectas ubicadas en el perímetro del lugar o a lo largo de cuerpos de agua como lagos o arroyos (arroyo Cildañez en el caso del Parque Roca o arroyo Medrano en el Centro Naval). Las trampas tipo jaula y tipo Sherman se colocaron intercaladas cada 5 metros a lo largo de cada transecta (Fig. 2.5 y 2.6).

Figura 2.5: Transporte y colocación de trampas para roedores en los sitios de captura.

Figura 2.6: Fotografías de ambos tipos de trampas utlizadas (trampas tipo jaula y tipo Sherman) para la captura de roedores.

A cada animal capturado se les tomó medidas morfométricas (largo cabeza-cuerpo; largo de cola; tarso y oreja) y se determinó especie, sexo y estado reproductivo y el peso corporal. El estado reproductivo se definió en función de las características reproductivas externas siendo la posición de los testículos para los machos (activos para machos con testículos en posición escrotal y no activos para machos con testículos en posición abdominal) y las características de la vagina para las hembras (hembras activas con vagina abierta o cerrada perforada e inactivas con presencia de vagina cerrada). También se registró en las hembras la presencia o ausencia de signos de lactancia.

Los roedores grandes (*R. norvegicus* y *R. rattus*) fueron anestesiados inyectando Ketamina y Xilacina en forma intramuscular (dosis de 40 mg/kg y 5 mg/kg respectivamente), mientras que los roedores pequeños (*M. musculus* y *O. flavescens*) fueron anestesiados mediante la inhalación de éter sulfúrico. La extracción del sistema

digestivo se realizó *in situ*, anudando con hilo los extremos para evitar el desplazamiento de endoparásitos. Los mismos fueron fijados junto a las carcasas de los animales en formol al 10% y luego de una semana pasados a alcohol 70% para su conservación. Las muestras fueron depositadas en la colección del laboratorio de Ecología de Roedores Urbanos (FCEN-UBA).

Todos los trabajos realizados a campo se llevaron a cabo siguiendo estrictamente las normas de bioseguridad para este tipo de actividades, las cuales comprenden la utilización de máscaras con filtro, trajes descartables y el uso de doble par de guantes de látex, y las leyes de cuidado animal de la Argentina para su manipulación Ley nacional 14346 (ver http://sarem.org.ar)). Todos los elementos utilizados durante las campañas de captura fueron desinfectados con detergente industrial después de su uso (Fig 2.7).

Figura 2.7: Fotografías del procesado de roedores a campo y de la prospección de parásitos en laboratorio.

Selección de muestras

Se seleccionaron para estudiar su fauna parasitaria solo los ejemplares adultos y sexualmente activos a fin de evitar un posible efecto de la condición etaria sobre su fauna parasitaria. Los roedores seleccionados fueron clasificados según la estación del año de su captura en dos grandes grupos:

- Ejemplares capturados entre octubre y marzo, cuando la temperatura y precipitaciones medias mensuales superan los 17ºC y los 100 ml respectivamente, fueron clasificadas dentro de época calurosa
- Ejemplares capturados entre los meses de abril y septiembre, con temperaturas y precipitaciones medias mensuales menores a 17ºC y 100 ml respectivamente fueron ubicadas dentro de la época fría.

Dentro de cada grupo de muestras de roedor seleccionadas de acuerdo a la especie / unidad de paisaje / estado reproductivo / época de captura, se buscó mantener una proporción de sexos entre las muestras de 1:1. Esta selección se hizo para tener una población muestral lo más homogénea posible entre las distintas especies de roedor de los diferentes ambientes de la CABA.

Prospección de parásitos

Se realizó a partir de la remoción de todos los órganos de la cavidad abdominal de los animales obtenidos en las campañas de captura. En todos los casos se revisó la cavidad general para observar la presencia de parásitos tanto en la cavidad abdominal como toráxica.

La prospección de los órganos extraídos se llevó a cabo bajo lupa en el Bioterio Central de la Ciudad Universitaria. Primero se revisó minuciosamente el hígado para la obtención de quistes de acantocéfalos, cestodes o nematodes allí localizados. Los quistes fueron removidos del órgano cortando un trozo del órgano parasitado, para luego abrirlo con cuidado y obtener el parásito interno. El estómago, el intestino (que fue dividido en 5 secciones), el ciego y el colon se prospectaron en forma independiente en cápsulas de Petri o bandejas plásticas. En cada víscera se realizó una escisión longitudinal con tijera de punta fina tratando de no dañar los parásitos internos. Se revisó el contenido intestinal con pinzas de punta fina y raspando además las paredes de las vísceras para detectar parásitos localizados en la mucosa intestinal. En los casos que hizo falta, se diluyó el

contenido intestinal con agua. Los helmintos hallados en cada localización fueron identificados, contados y colocados en tubos Eppendorf por separado con alcohol 70º. Cada tubo fue rotulado con el número de ejemplar de roedor analizado y la localización dentro del hospedador. Todos los datos de la extracción de parásitos se volcaron en una planilla. Luego, para confirmar las especies del parásito se llevaron a cabo observaciones utilizando microscopio óptico.

Muestras complementarias incluidas en el estudio

1) Roedores coleccionados: Dado el reducido número de ejemplares capturados entre 2009 y el 2011 que cumplían con las características prefijadas para este estudio (ver punto anterior) se decidió incorporar muestras obtenidas de roedores capturados años previos (2003 al 2008) en los mismos sitios y depositados en la colección del laboratorio de Ecología de Roedores Urbanos (FCEN-UBA). Los mismos fueron capturados y manipulados de la misma manera descripta anteriormente por el mismo grupo de investigación, salvo que no se les extrajo el sistema digestivo en el momento de su captura.

A fin de la obtención de muestras a cada animal se le removió el contenido de la cavidad corporal general y se separó el sistema digestivo para la posterior búsqueda de parásitos conservándose en alcohol 70%.

2) Helmintos coleccionados: parásitos de la especie *Hymenolepis diminuta* previamente aislados de ejemplares del género *Rattus* y conservados en alcohol 70% durante el desarrollo de la tesis de licenciatura de la Lic. Mariel Trípodi fueron incorporados para analizar la abundancia de este parásito (capítulo 5). En dicha tesis participé como director asistente y el objetivo general de dicha tesis fue analizar el uso de *H. diminuta* en *R. norvegicus* como potencial bioindicador de contaminación ambiental por plomo en ratas capturadas en distintos sitios de la CABA.

Las muestras de *H. diminuta* fueron obtenidas mediante el mismo protocolo de prospección anteriormente mencionado y provienen de ratas capturadas en los siguientes sitios de la CABA:

- ✓ Asentamientos ubicados sobre el margen izquierdo del Riachuelo: son una serie de asentamientos pequeños ubicados sobre el margen del río Riachuelo, en el límite

de la CABA. Los asentamientos son la Villa 26 (636 habitantes) y Villa Magaldi del barrio de Barracas y Villa El Pueblito en el barrio de Pompeya.

- ✓ Villa Bermejo: villa de emergencia ubicada en el barrio de Lugano en un franja sobre la calle Dr. Bermejo y delimitada por las avenidas General Paz y Castañares y una fábrica textil actualmente en desuso. Tiene aproximadamente 60 viviendas.

- ✓ Desembocadura del río Maldonado: es un espacio verde ubicado en la intersección de la Av. Costanera y la calle Salguero sobre el margen del Río de la Plata en el barrio de Palermo. Presenta zonas con césped y parches de vegetación espontánea.

- ✓ Dirección Nacional de Vías Navegables (DNVN): Ubicado en el barrio de Puerto Madero, sobre el margen izquierdo del Riachuelo en la desembocadura del Río de la Plata. Las muestras se obtuvieron de un sector destinado como depósito de barcos viejo y en desuso.

- ✓ Depósito judicial de autos Comandante Espora: ubicado entre la Av. San Pedrito y las calles Ferré y Castañón en el barrio de Villa Soldati. Funciona como depósito de vehículos afectados a causas judiciales o abandonados en la vía pública

Análisis exploratorio de las muestras de roedores analizadas

En total fueron analizados 203 hospedadores. En la tabla 2.1 se resume la información acerca la unidad de paisaje de la cual procede cada muestra, especie y la época en la que fue capturada.

Unidad de paisaje	Especie	Época del año		Total por unidad de paisaje	
		Época calurosa	Época fría		
Barrios residenciales	*Rattus rattus*	14	14		28
Villas de emergencia	*Rattus norvegicus*	31	34	65	
	Mus musculus	34	6	40	
	Combinado	65	40		105
Espacios verdes	*Rattus norvegicus*	10	17	27	
	Mus musculus	8	17	25	
	Oligorizomys flavescens	5	13	18	
	Combinado	23	47		70
Total general					203

Tabla 2.1: listado de muestras de roedores prospectados por ambiente, especie y época de captura.

Como a pesar de los esfuerzos de tener una muestra total de roedores balanceada en cuanto a especie, sexo y estación de captura, esto no fue posible, se estudió previo al análisis parasitológico si estas 3 variables estuvieron homogéneamente representadas. Para ello se realizaron prueba estadísticas de χ^2 (Zar, 1996). Los resultaron mostraron que la relación entre la época de captura fue homogénea para toda las combinaciones de especie de hospedador*unidad de paisaje salvo para *M. musculus*, donde la época calurosa estuvo más representada (***R**attus **n**orvegicus*-**V**illas de emergencia: χ^2 = 0,71; gl = 1, p>0,05; Rn-**E**spacios verdes: χ^2 = 1,81; gl = 1, p >0,05; ***R**attus **r**attus*: $\chi^2 = 2.10^{-18}$; gl = 1, p >0,05; ***M**us **m**usculus*-V: χ^2 = 19,60; gl = 1, p <0,05; Mm-E: χ^2 = 3,24; gl = 1, p >0,05; Of: χ^2 = 3,56; gl = 1, p >0,05). Con respecto al sexo del hospedador, la relación macho : hembra fue homogénea para cada una de las especies de roedor en cada unidad de paisaje (Rn-V: χ^2 = 0,38; gl = 1, p>0,05; Rn-E: χ^2 = 0,56; gl = 1, p >0,05; Rr: χ^2 = 0.14; gl = 1, p >0,05; Mm-V: χ^2 = 0,90; gl = 1, p >0,05; Mm-E: χ^2 = 1,96; gl = 1, p >0,05; Of: χ^2 = 3,56; gl = 1, p >0,05). Asimismo, la época de captura y el sexo del hospedador resultaron homogéneos para cada combinación (Rn-V: χ^2 = 0,71; gl = 1, p>0,05; Rn-E: χ^2 = 1,81; gl = 1, p >0,05; Rr: $\chi^2 = 2.10^{-18}$; gl = 1, p >0,05; Mm-V: χ^2 = 1,69; gl = 1, p >0,05; Mm-E: χ^2 = 1,00; gl = 1, p >0,05; Of: χ^2 = 3,58; gl = 1, p >0,05). (**En negrita se señala la primera letra que posteriormente se utilizó en la nomenclatura abreviada**)

Por otro lado, las muestras de cada especie de roedor en las diferentes unidades experimentales provienen de campañas llevadas a cabo en diferentes sitios y diferentes años. Estas dos variables fueron consideradas (siempre y cuándo estadísticamente fuera posible) como fuentes de variación en los análisis posteriores.

CAPÍTULO III

Riqueza y diversidad de parásitos en el ensamble de roedores de la Ciudad de Buenos Aires

Resumen: El efecto de la estructura y composición del paisaje sobre la diversidad, estructura y composición de las comunidades ha sido estudiado en diversos grupos de organismos. En el ensamble de roedores de la CABA, la riqueza y diversidad de especies de roedores varía en relación a las características de la unidad de paisaje siendo mayor en los ambientes menos urbanizados, como grandes espacios verdes, que en ambientes residenciales o villas de emergencias. A partir de estos antecedentes y con el objetivo general de aportar al conocimiento de la ecología de parásitos en ambientes urbanos se propuso estudiar las comunidades parasitarias de helmintos del ensamble de roedores. Bajo la hipótesis general que la riqueza y diversidad de parásitos depende de un conjunto de factores interrelacionados relativos al hospedador, al ambiente y al propio parásito se analizó las variaciones en riqueza y diversidad entre especies de hospedadores y unidades de paisaje. Los resultados mostraron que el 75.4% del total de roedores prospectados (n=203) estuvieron parasitados con al menos una especie de helminto. Se identificaron un total de 12 especies correspondientes a 3 filums diferentes: 1 acantocéfalo, 3 especies de cestodes y 8 especies de nematodes. Cada especie de roedor presentó características propias en cuanto a riqueza, diversidad, composición y presencia de especies de parásitos helmintos centrales, conservando dichas características aún ocupando más de una unidad de paisaje. Las comunidades compuestas de mayor diversidad de helmintos correspondieron a *R. norvegicus* debido a los altos valores registrados de riqueza parasitaria, porcentaje de infestación y prevalencia, como así también por las características propias de sus infracomunidades. En cambio, el reducido valor de diversidad que mostraron *R. rattus, M. musculus y O. flavescens* puede interpretarse a partir de la reducida riqueza de sus infracomunidades dado que el mayor porcentaje de ejemplares parasitados presentó una única especie de helminto. *Heterakis spumosa, Nippostrongylus brasiliensis y Taenia taeniaeformis* fueron las especies de parásitos más generalistas del ensamble de roedores. Fueron registradas en las diferentes unidades de paisaje de la CABA en roedores comensales y por primera vez descriptas como parásitos invasores *en O.flavescens*, la única especie de roedor nativa. *Stilestrogilus flavescens y Syphacia carlitosi* en cambio fueron las especies de parásitos más especialistas ya que solo estuvieron presente en una única especie de hospedador y fue en la especie de roedor nativa.

Palabras clave: Roedores urbanos, helmintos, comunidad, diversidad, riqueza, especies centrales, especies satélites

Introducción

Según Begon et al. (1999), una de las diferencias más importantes entre la ecología de los parásitos y la de los organismos libres radica en que los hábitats de los parásitos son a su vez organismos vivos. Por lo tanto, además de los factores bióticos y abióticos que tienen un efecto directo sobre el propio parásito, tanto las características físicas y fisiológicas del hospedador como los factores bióticos y abióticos que influyen sobre su biología y ecología pueden ser determinantes en algún punto del ciclo de vida de un parásito.

Los parásitos, como todos los seres vivos, necesitan asegurar su existencia en un hábitat adecuado. Un hospedador, si bien lo representa, es un medio ambiente limitado. Además de las limitaciones espaciales y energéticas que la población parasitaria enfrenta y que puede llevarla a interacciones competitivas tanto interespecífica como intraespecífica, el hospedador es capaz de producir una respuesta inmune que lleve a la eliminación total o parcial de los parásitos que alberga. Por lo tanto, el pasaje de los parásitos desde un hospedador infectado a uno nuevo es un proceso que implica por un lado una serie de mecanismos estratégicos del parásito para asegurar la transmisión y, por otro lado, mecanismos del hospedador para defenderse de la infección. La transmisión es el proceso por el cual una especie parásita pasa desde una fuente de infección a otro hospedador y de esta manera asegurar la reproducción y dispersión de la especie (Wisnivesky, 2003a).

A los parásitos se los clasifica en dos grandes grupos de acuerdo sus ciclos de transmisión:

I. Parásitos de ciclo de vida directo: el parásito requiere un solo hospedero para completar su ciclo de vida.

II. Parásitos de ciclo de vida indirecto: el parásito requiere procesos de multiplicación y/o diferenciación en varios tipos de hospedadores. Se denominan hospedadores intermediarios aquellos en los cuales el parásito se puede reproducir en forma agamética o asexual y habitualmente sufre cambios fisiológicos y morfológicos, y hospedadores definitivos en los que el parásito se reproduce sexualmente (Wisnivesky, 2003a). Los hospedadores intermediarios y los hospedadores definitivos son usualmente especies diferentes.

La infección con un parásito puede ocurrir por distintos mecanismos, dependiendo de la especie (Wisnivesky, 2003a):

- Por contacto directo con tejido contaminado
- Inhalación de gotitas de aire contaminadas
- Ingestión de comida o bebida contaminada
- Penetración a través del tegumento
- Por medio de vector (por ejemplo mosquitos, vinchucas, etc.)
- Por ingestión de presas parasitadas

Los distintos modos de infección dependen por un lado del ciclo de vida del parásito y, en el caso de los parásitos con ciclos de vida indirectos, también del estadío (tipo de larva, adulto, huevo) en el cuál se encuentra el parásito. Por ejemplo, parásitos intestinales de ciclo directo, como es el caso de *Ascaris lumbricoides* causantes de enfermedades intestinales en humanos (especialmente niños), sus estadíos infectivos son los huevos que son ingeridos accidentalmente por el hospedador. En cambio, parásitos también intestinales como *Ancylostoma duodenale* o *Necator americanus* se diferencian de los anteriores, debido a que el estadío infectante son larvas que maduran en el suelo e infectan al hospedador penetrando su piel en contacto con el suelo. Además, los adultos no viven de manera libre en el intestino, sino adheridos a las vellosidades de la mucosa del intestino, produciendo en el hombre una enfermedad denominada anquilostomiasis. Por otro lado, en *Echinococcus granulosum,* un cestode de ciclo de vida indirecto, los adultos viven en el intestino del hospedador definitivo (cánidos u otros carnívoros) y liberan huevos que serán ingeridos por el hospedador intermediario (herbívoros) donde las larvas se enquistan y necesitan la predación o muerte del hospedador para completar el ciclo en el definitivo. Se observa entonces, que las estrategias de infección varían de acuerdo al tipo de ciclo de vida del parásito y del estadío y su localización dentro del hospedador. Además, las distintas especies de parásitos pueden presentar distintos grados de especificidad por alguna especie de hospedador en particular, estando incluso algunas restringidas a una única especie de hospedador mientras que otras tienen un amplio rango de hospedadores posibles. En el caso particular de los endoparásitos, el cuerpo del hospedador representa un ambiente heterogéneo. Se ha observado que la mayoría de los parásitos se especializan en vivir en un órgano en particular (intestino, hígado, pulmón, etc.) e incluso sectorizándose dentro del mismo órgano (intestino distal, medio o proximal). La existencia de parásitos en un hospedador es el resultado de una

interacción de eventos, evolutivos, ecológicos, fisiológicos, ambientales, entre otros, que confluyen para posibilitar este tipo de interacción biológica.

Establecimiento de parásitos

La presencia de una especie de parásito es producto de una serie de procesos que ocurrieron en el pasado y condujeron a la colonización dentro de una población de hospedadores, a su especiación y/o a la extinción de otros parásitos. Según Poulin (2004), desde una perspectiva evolutiva hay tres hipótesis generales que buscan explicar el origen de las especies de parásitos presentes en un hospedador. En primer lugar, las especies de parásitos de una especie de hospedador pueden ser heredadas de su antecesor, es decir se transmiten durante el proceso de especiación. Por lo tanto, hospedadores filogenéticamente relacionados pueden compartir la misma especie de parásito o especies de parásitos con un ancestro en común en caso de ocurrir eventos de especiación dentro de la especie parásita ancestral (Poulin, 2004). En segundo lugar, una especie de parásito puede colonizar un hospedador desde otro hospedador que vive en simpatría y es inmunológica y fisiológicamente similar al nuevo. Por último, una especie de parásito puede ser el resultado de eventos de especiación intra-hospedador.

La probabilidad de adquirir o perder especies de parásitos está principalmente relacionada con las características ecológicas del hospedador (Poulin, 2004). Hay diversas teorías que explican el número de especies de parásitos en un hospedador, es decir la *riqueza parasitaria*. Muchas de ellas derivan de teorías aplicadas para especies de vida libre (tanto animales o vegetales) que comparan la riqueza entre sitios, pero en parasitología se aplican entre hospedadores. Un ejemplo de ello es la teoría de biogeografía de islas propuesta por MacArthur & Wilson (1967).

La teoría de biogeografía de islas postula que el número de especies en equilibrio de una isla es un balance entre las tasas de colonización de especies nuevas y las tasas de extinción. Las tasas están influenciadas por características particulares de las islas, como su tamaño o distancia geográfica al continente. Aunque la analogía muestre debilidades, los hospedadores pueden ser considerados como islas desde el punto de vista de los parásitos (Kuris et al., 1980). Una diferencia no despreciable es que mientras las islas nuevas están completamente libres de especies de animales o plantas, una especie nueva de hospedador puede heredar parásitos de sus antepasados (Poulin, 2004). Pero tal como en el caso de las islas, rasgos del hospedador como historia de vida,

tamaño corporal y longevidad, pueden modular las tasas de adquisición o pérdida de parásitos. Por ejemplo, un mayor rango geográfico del hospedador aumenta la probabilidad de superponerse con el rango de distribución de otros hospedadores y con ello adquirir nuevas especies de parásitos. Otra característica importante es el tamaño de la isla o tamaño corporal del hospedador. A mayor tamaño, el espacio disponible y la diversidad de recursos pueden sostener una mayor cantidad de especies de parásitos.

Diversidad de parásitos

La diversidad en un determinado sitio u hospedador tiene dos componentes. Por una lado la riqueza (número de especies) y por otro lado la abundancia relativa de las especies (o equitatividad). Sin embargo, la connotación más usual que se le da al término es el de número de especies, considerándose a la diversidad como número de especies (Jaksic & Marone, 2007).

La mayoría de los animales de vida libre en sus ambientes naturales son hospedadores de una amplia diversidad de parásitos, tanto individualmente como a nivel poblacional o a nivel de especie (Bordes & Morand, 2009). Existen evidencias que a escala mundial los cambios ambientales que han ocurrido en las últimas décadas han afectado de manera directa la estructura de la diversidad de parásitos (riqueza, abundancia, equitatividad) que enfrenta un hospedador, principalmente debido a la alteración geográfica de los parásitos en relación con cambios climáticos, con la fragmentación del hábitat o invasiones biológicas (Daszak et al., 2000). En ambientes con alta intensidad de perturbaciones como son las ciudades, los parásitos de las poblaciones de animales naturalizados a dichos ambientes estarían expuestos a una combinación de factores diferentes a la de ambientes menos disturbados. La variación de hábitat que existe entre ambientes semi-naturales a completamente antropizados es uno de los mayores contribuyentes a la diversidad de especies (Pysek, 1998). Además, las diferencias en la estructura del hábitat realzan las variaciones en un gradiente ambiental (por ejemplo, grado de urbanización) lo que influye en la distribución de diferentes organismos a escalas geográficas (Cueto & López de Casenave, 1999; Mazerolle & Villard, 1999). Esto fue ya propuesto por Mac Arthur (1972) en su Hipótesis de la Heterogeneidad Ambiental. La misma es una hipótesis de equilibrio y propone que ambientes estructuralmente más complejos permiten la existencia de un mayor número de especies. Esto se produce debido a, en primer lugar, una variabilidad en cuanto a la

cantidad de nichos ofrecidos por distintos ambientes, y en segundo lugar debido a modificaciones en el microclima a escala local (Young & Jarvis, 2001). Sin embargo, diferentes especies y formas de vida percibirán y responderán ante la heterogeneidad ambiental según la escala espacial en función de parámetros tales como tamaño corporal, características de su ciclo de vida, estadío, estación del año, etc. (Goddard et al., 2010).

Las especies comensales de roedores capturados en la Ciudad de Buenos Aires (*Rattus rattus*, *R. norvegicus* y *Mus musculus*) están presentes en numerosas ciudades de todo el mundo. Sin embargo en cada unidad de paisaje que compone la matriz urbana de la CABA Cavia et al. (2009) registraron una combinación particular de especies de roedores. Entonces, si la diversidad de parásitos es producto de la interacción de diferentes factores, entre ellos ambientales, evolutivos, biológicos es de esperar que la comunidad de parásitos sea afectada tanto por las características propias de los hospedadores como por las características ambientales de los sitios donde fueron capturados.

El efecto de las características del hospedador sobre la diversidad de parásitos, ya sea físicas, fisiológicas, de comportamiento, poblacionales, etc., es difícil y complejo de demostrar debido a que muchas especies de parásitos tienen en sus ciclos de vida uno o más hospedadores intermediarios. Según Dobson (1990), variaciones en determinados parámetros biológicos o ecológicos de los hospedadores intermediarios, como por ejemplo en la abundancia, pueden introducir variaciones en los valores de riqueza parasitaria en la población de hospedadores finales independientemente de los cambios en sus propias características. Sin embargo se han podido identificar la existencia de asociaciones entre la riqueza parasitaria y factores tales como la densidad poblacional del hospedador y el tamaño corporal del mismo pero considerando únicamente nematodes de ciclos de vida directo. Arneberg (2002), en una revisión hecha para un amplio grupo de mamíferos terrestres, observó una relación positiva entre la densidad poblacional del hospedador y la riqueza parasitaria, sugiriendo que parásitos que requieren altas tasas de transmisión para mantener poblaciones viables podrían ser favorecidas por hospedadores con abundancias altas. Además, Arneberg (2002) mostró que el tamaño corporal de los hospedadores podría tener un efecto positivo sobre la riqueza de especies debido a que su valor correlaciona positivamente con otros factores que influyen sobre las tasas de transmisión de parásitos, como por ejemplo los patrones de movimientos o la ingesta de alimentos. Por otro lado, se ha encontrado que en primates la probabilidad de encuentro e

infección con un mayor número de especies de helmintos (tanto directos como indirectos) aumenta en relación con el tamaño de su área de acción (Vitone et al, 2004). El contacto con un mayor número de animales y elementos del paisaje expondrían a los hospedadores a un mayor número de posibles focos de infección respecto a los hospedadores más estáticos. Por lo tanto, las características de cada individuo es un factor importante en la composición y número de especies de parásitos que determinarán la diversidad de parásitos en una especie de hospedador.

Según Nunn et al., (2004) la riqueza de especies de parásitos está relacionada con la diversificación evolutiva de las especies de hospedadores. Los parásitos comparten una historia co-evolutiva con sus hospedadores y existen evidencias que en roedores, un incremento en su riqueza parásitos estaría correlacionada positivamente con un aumento en su diversidad genética (Goüy de Bellocq et al., 2008). Además, si bien existen variaciones geográficas en la riqueza de parásitos para un mismo hospedador, estudios de parásitos de poblaciones de mamíferos de 3 continentes mostraron la fuerte influencia de la identidad de hospedador sobre el número de especies de helmintos (Bordes & Morand, 2008). La riqueza de especies de parásitos es altamente repetible en mamíferos a escalas regionales. Por lo tanto, es esperable que la especie de hospedador sea una de las principales variables que permitan explicar la riqueza de parásitos en roedores de la CABA. Sin embargo, la influencia ambiental no debe ser desatendida en estudios parasitológicos. Por un lado, afecta la distribución y dinámica poblacional de los hospedadores y por otro lado, a los estadios del parásito por fuera de hospedador (supervivencia de larvas de vida libre, huevos, hospedadores intermediarios).

Los roedores de las 4 especies descriptas previamente para la Ciudad de Buenos Aires (Cavia et al. 2009) podrían representar hábitats bien definidos para los parásitos considerando caracteres tales como el tamaño corporal del hospedador, su dieta, su movilidad, el uso del espacio e incluso del tipo de ambiente. Además, en ambientes muy heterogéneos dentro del área de acción de un hospedador, la explotación de los recursos disponibles tiende a ser más diversificada incrementando la infección con una mayor cantidad de especies de parásitos (Wells et al., 2007; Bordes et al., 2009). Las villas de emergencia podrían presentar una mayor variedad de micro-hábitats que otras unidades de paisaje debido a que se constituyen de manera no planificada, donde pueden observarse viviendas construidas de diversos tipos de material, cuerpos de agua estanca, terrenos baldíos, basurales y presencia de pequeños parches de vegetación espontánea

(Cavia et al., 2009). En cambio, los espacios verdes y barrios residenciales, a pesar de ser ambientalmente contrastantes, podrían resultar más homogéneos dentro del área de acción del hospedador.

En el ensamble de roedores de la CABA, la riqueza y diversidad de especies de roedores varía en relación a las características de la unidad de paisaje siendo mayor en los ambientes menos urbanizados, como grandes espacios verdes, que en ambientes residenciales o villas de emergencias (Cavia et al. 2009). A partir de los antecedentes planteados y con el objetivo general de aportar al conocimiento de la ecología de parásitos en ambientes urbanos se propuso estudiar las comunidades parasitarias de helmintos del ensamble de roedores. Bajo la hipótesis general que la riqueza y diversidad de parásitos depende de un conjunto de factores interrelacionados relativos al hospedador (especie, tamaño corporal, comportamiento, dieta, etc.), al ambiente (bióticos y abióticos) y al propio parásito (en que órganos del hospedador se aloja, sus modos de infección, tipo de ciclo de vida, etc.) se analizó las variaciones en riqueza y diversidad entre especies de hospedador y unidad de paisaje.

Por lo tanto, para cumplir con el objetivo general propuesto en este capítulo se plantearon los siguientes objetivos particulares:

1) Identificar taxonómicamente y describir las especies de helmintos presentes en roedores de la CABA.
2) Estudiar los parámetros de infección de las especies de helmintos y su distribución dentro del ensamble de roedores de la CABA.
3) Determinar y analizar las variaciones de la riqueza de helmintos por especie de hospedador dentro del ensamble de roedores de CABA y los factores que expliquen dichas variaciones.
4) Estimar la diversidad de la comunidad de helmintos por especie de hospedador y analizar los factores que permitan explicar dichos valores.

Materiales y métodos: análisis de datos

Los parásitos fueron extraídos, identificados taxonómicamente y cuantificados según se detalló previamente (ver capítulo 2). En este tipo de estudios parasitológicos, cuando se abordan aspectos ecológicos como la riqueza y diversidad de especies, es necesario definir a diferentes escalas los límites de las poblaciones y/o de las comunidades de parásitos. De acuerdo a Busch et al. (1997) se las clasifica en:

Infracomunidades: es una comunidad de infrapoblaciones de parásitos, las cuales incluyen a todos los individuos de una especie en un hospedador individual en un tiempo particular.

Comunidad componente: se refiere a todas las infrapoblaciones de parásitos asociados con un subconjunto de hospedadores en un tiempo y lugar particular (o en un ecosistema dado).

Comunidad compuesta: hace referencia a todas las formas parasitarias dentro de un ensamble de hospedadores.

En el presente estudio, las infracomunidades están representadas por el conjunto de poblaciones de parásitos que habitan en cada roedor. Mientras que las comunidades componentes estarían definidas como el conjunto de parásitos hallados en roedores pertenecientes a una misma especie y capturados en una misma unidad de paisaje. Por lo tanto pudimos definir 6 grupos diferentes de hospedadores dentro del ensamble de roedores de la Ciudad de Buenos Aires para estudiar sus comunidades componentes:

Rattus rattus de barrios residenciales (Rr)

R. norvegicus de villas de emergencia (Rn/VE)

M. musculus de villas de emergencia (Mm/VE)

R. norvegicus de espacios verdes (Rn/EV)

M. musculus de espacios verdes (Mm/EV)

Oligoryzomys flavescens de espacios verdes (Of)

Estimación de la riqueza parasitaria dentro del ensamble de roedores de la CABA

La riqueza de parásitos fue determinada por infracomunidad (S= número de taxas de helmintos presentes en cada hospedador) y por comunidad componente (número total de especies de parásitos en todos los hospedadores que integran a los respectivos subconjuntos). Dado que la riqueza de la comunidad componente depende del esfuerzo de captura se aplicaron dos métodos complementarios para su estimación y prueba sobre la representatividad del tamaño muestral. Se utilizó el estimador no paramétrico Jacknife de 1° orden (Walther & Morand, 1998; Palmeirim 2014) mediante el programa EstimateS (v. 8.20, disponible de Colwell en www.viceroy.eeb.uconn.edu/estimates) y las llamadas curvas de acumulación de especies. Los gráficos se generaron a partir de la aleatorización del orden de aparición de las distintas unidades muestrales (en este caso los roedores, incrementando su número gradualmente y graficando la riqueza acumulada para cada punto). Se observó el punto de inflexión de la curva, interpretándose, según Magurran (2013), que dicho punto indica el tamaño muestral mínimo viable. Las curvas se construyeron utilizando la función specaccum (Species accumulation Curves) del paquete Vegan del programa R (v. 3.1.1, R Core Team 2012).

Descripción de las especies de parásitos y cálculo de sus parámetros de infección poblacionales.

Para cada una de las especies identificadas se describió su ubicación dentro del hospedador y su ciclo de vida. Se calcularon diferentes parámetros de infección de los parásitos tanto dentro del total de la muestra como para cada hospedador y unidad de paisaje. Se utilizaron los siguientes parámetros de infección siguiendo las recomendaciones de Bush et al. (1997):

Prevalencia: (número de hospedadores infectados con 1 o más individuos de una especie parásita particular/ número de hospedadores examinados)* 100.

Intensidad media: Número promedio de individuos de una especie parásita en todos los hospedadores parasitados con esa especie.

Abundancia: Número promedio de individuos de una especie parásita en todos los hospedadores analizados tanto infectados como no infectados.

Se estimó el grado de agregación de los parásitos mediante el índice de discrepancia descripto por Poulin (1993). Dicho índice cuantifica la diferencia entre la distribución observada del parásito y la distribución hipotética correspondiente al caso ideal en el que todos los hospedadores alberguen un mismo número de parásitos. Un valor 0 del índice de discrepancia indica una distribución uniforme de parásitos en la población de hospedadores, mientras que un valor 1 indica que todos los parásitos presentes están agregados en un solo hospedador. Todos los parámetros (prevalencia, intensidad, abundancia, y los índices de discrepancia) se estimaron utilizando el software Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al., 2000), con un intervalo de confianza asociado del 95%. Por último, se calculó el índice de importancia específica (I) de Bursey et al. (2001) como una medida de la influencia de las especies parásitas en el ensamblaje ecológico. El mismo es un índice integrado de infección ya que considera tanto la prevalencia como la abundancia media y fue calculado para cada especie de parásito dentro de cada comunidad componente de la siguiente manera:

I = Prevalencia + (abundancia media x 100) (Bursey et al., 2001).

Las distintas especies de parásitos fueron clasificadas según su distribución y abundancia en centrales, satélites o secundarias. De acuerdo a Hanski (1982) las comunidades se componen de diferentes tipos de especies: algunas están ampliamente distribuidas mientras que otras ocurren de manera irregular; es decir que existen especies localmente abundantes y localmente raras. Este autor empleó el término “core” (= centrales) para referirse a las especies localmente abundantes y regionalmente comunes, y denominó “satélites” a las especies local y regionalmente raras. Bush y Holmes (1986) aplicaron los conceptos desarrollados por Hanski (1982) al estudio de las comunidades parasitarias. Así, las especies centrales son aquellas comunes localmente (presentes en la mayoría de las infracomunidades) y numerosas (abundantes en las infracomunidades), mientras que las especies “satélite” se encuentran en pocas infracomunidades y con bajas abundancias. Bush & Holmes (1986) llamaron “especies secundarias” a aquellas especies con características intermedias en la comunidad. Para identificar a las especies centrales de aquellas que no lo son, se realizaron para cada grupo de hospedadores gráficos de dispersión de puntos para cada una de las especies de parásitos con la prevalencia en el eje X y su intensidad media en el eje Y.

Estudio de la riqueza y diversidad de parásitos de las infracomunidades en las 6 comunidades componentes de roedores de la CABA.

Para cada uno de los hospedadores infectados se estimó la diversidad de su comunidad de parásitos mediante el índice de Brillouin (HB):

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

siendo N el número de individuos parásitos totales en cada hospedador y n_i el número de individuos de cada especie de parásito presente

Este índice es recomendado cuando se tiene un censo completo de los individuos presentes en una comunidad (Magurran, 2013). Es frecuentemente utilizado en estudios parasitológicos para estimar la diversidad de parásitos en cada hospedador (infracomunidad). El índice de Brillouin, al igual que el índice de Shannon-Wiener, es una medida del grado de incertidumbre asociada a la selección aleatoria de un individuo de la comunidad. La principal diferencia entre ambos índices es que el índice de Brillouin depende no solamente de las proporciones relativas de cada especie, sino además de la abundancia total de individuos (Magurran, 2013), Para cada infracomunidad también se estimó el grado de equitatividad, definido como el cociente entre el índice de Brillouin y el índice máximo posible para una infracomunidad de acuerdo a la riqueza y abundancia de parásitos (Magurran, 2013):

$$E = HB / HB_{max} \qquad \text{(equitatividad)}$$

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

siendo, S el número de especies de parásitos presentes en la infracomunidad, [N/S] el entero de N/S y r = N – S*[N/S]

Para analizar el efecto de diferentes factores sobre la riqueza y diversidad de las infracomunidades del ensamble de roedores se realizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM). Se consideró a cada individuo hospedador como unidad experimental; como factores fijos a la comunidad componente en la cual está incluida cada infracomunidad, la época de captura, el sexo del hospedador y el año de captura y como factor aleatorio el sitio donde fue capturado cada hospedador. Se realizaron tres GLMM. En el primer modelo se incluyó como variable respuesta la riqueza de la infracomunidad considerando a todos los roedores de ensamble, mientras que en el segundo modelo en la variable respuesta solo se consideró a los roedores parasitados (es decir, solamente a las infracomunidades de las comunidades componentes excluyendo a los animales no infectados con helmintos). Por último, en el tercer modelo se consideró como variable respuesta a la diversidad estimada mediante el índice de Brillouin. En los primeros dos casos al tratarse la variable de un número entero derivado del conteo de las especies de parásitos (riqueza) se consideró una distribución de errores del tipo Poisson con función de enlace log (Zuur et al., 2009). Para comprobar la validez del modelo se graficaron los valores de los residuos y los valores predichos por el modelo. Se calculó la sobre-dispersión a partir de los residuos de Pearson para estimar la existencia de una variación extra en la variable respuesta que no pueda ser explicada por el mismo. Mientras que para el caso de la diversidad (3er modelo GLMM) la variable respuesta consistía en un número real se asumió una distribución de errores del tipo normal (tratándose por lo tanto de un modelo lineal general mixto). Los supuestos de homogeneidad de varianzas y normalidad se controlaron mediante la heteroscedasticidad residual aplicando la función varident.

Los modelos fueron luego progresivamente simplificados, eliminando los términos no significativos, probando nuevamente el modelo y conservando solo los términos significativos ($p<0,05$). La selección de modelos se realizó mediante pruebas de Chi-Cuadrado y utilizando los Criterios de Información de Akaike (AIC). Finalmente se realizaron comparaciones múltiples de Fisher entre los niveles del factor significativo. Los modelos lineales generalizados fueron realizados utilizando el programa estadístico InfoStat en interfaz con R.

Resultados

Estimación de la riqueza parasitaria dentro del ensamble de roedores de la CABA

El 75,4 % de los roedores prospectados (n=203) estuvieron parasitados con al menos una especie de parásito helminto al momento de la captura. El rango de infección en general varío entre 0 y 2 especies de parásitos, con excepción de las ratas pardas que presentaron hasta 6 especies de parásitos diferentes (tabla 3.1).

La riqueza obtenida mediante el estimador de riqueza Jackknife de orden 1 para cada combinación de especie de hospedador y unidad de paisaje (grupo) mostraron ser similares a la riqueza observada para cada una de ellas, siendo más precisas en el caso de *R. norvegicus* de villas de emergencias y *M. musculus* de espacios verdes (tabla 3.1).

Unidad de paisaje	Especie	N	% infectados	riqueza total de helmintos	Jackknife 1 ± error estándar	Rango de infección
Barrios residenciales	*Rattus rattus*	28	64,3	6	6,96 ± 0,96	[0 - 2]
Villas de emergencia	*R. norvegicus*	65	98,5	5	5,00 ± 0,00	[0 - 5]
	Mus musculus	40	32,5	4	4,98 ± 0,98	[0 - 2]
Espacios verdes	*R. norvegicus*	27	96,3	8	8,96 ± 0,96	[0 - 6]
	M. musculus	25	56	4	4,00 ± 0,00	[0 - 2]
	Oligoryzomys flavescens	18	100	4	4,94 ± 0,94	[1 - 2]
Total general		203	75,4	12		

Tabla 3.1: porcentaje de hospedadores infectados con parásitos en cada unidad de paisaje, la riqueza de especies grupo de hospedadores, estimación de riqueza total y valores máximos y mínimos.

Las curvas de acumulación de especies también muestran que la riqueza descripta fue representativa del total de la riqueza parasitaria debido a que se alcanzó el plateau en la curva o en algunos casos está próximo a ese punto (Fig. 3.1)

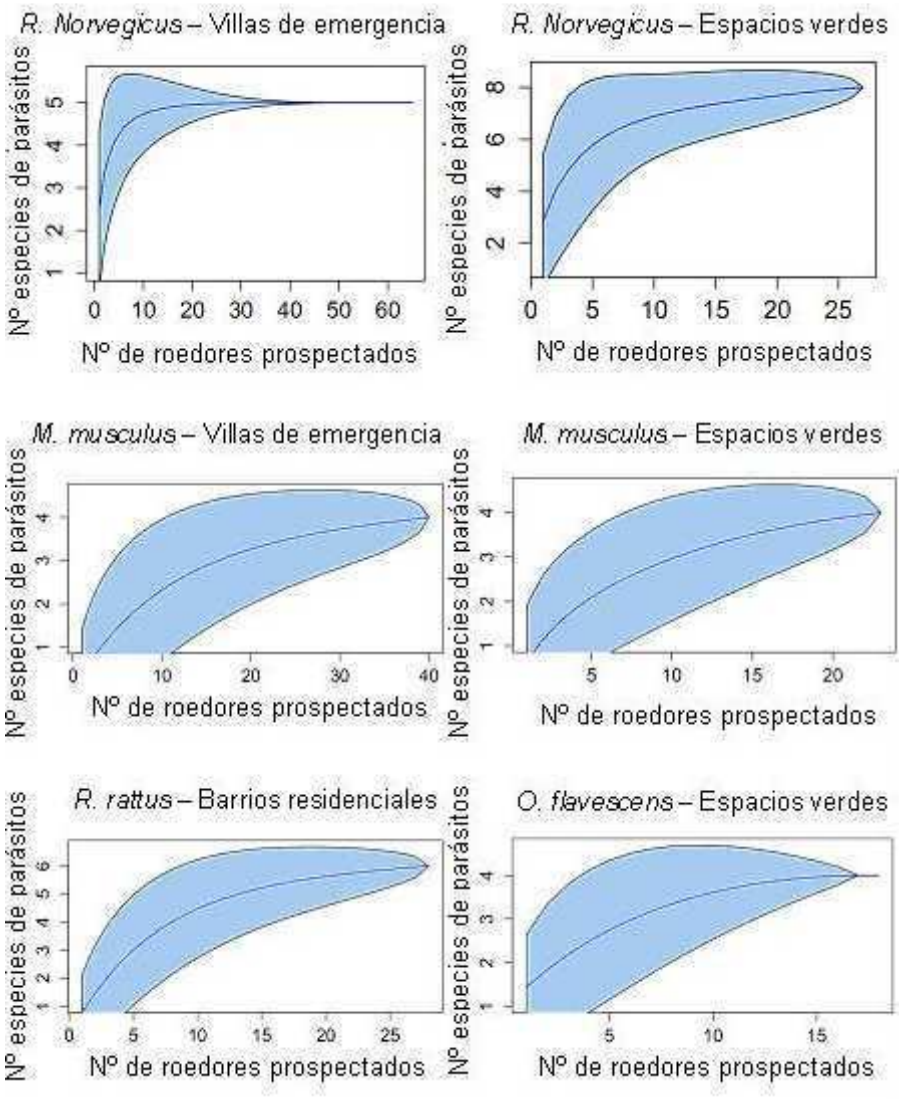

Figura 3.1: Curvas de acumulación de especies de parásitos para cada grupo de roedores de la CABA. El eje X de los gráficos representa al número de los hospedadores y el eje Y al número de especies de parásitos.

En la figura 3.2 se observa que la riqueza de parásitos por roedor en la muestra total de hospedadores fue relativamente baja, siendo lo más frecuente entre los roedores parasitados la presencia de 1 o 2 especies de helmintos. En los histogramas de la figura 3.3 se representa la distribución de la riqueza por especie de hospedador para cada unidad de paisaje. *R. rattus*, *M. musculus* y *O. flavescens* albergaron como máximo 2 especies de helmintos, mientras que las ratas pardas alcanzaron valores de 5 y 6

especies de helmintos diferentes en las villas de emergencia y espacios verdes respectivamente. Asimismo, *M. musculus* y *R. rattus* fueron las especies que presentaron un mayor porcentaje de sus ejemplares sin parásitos mientras que *R. norvegicus* y *O. flavescens*, por lo contrario, presentaron prácticamente todos los ejemplares parasitados.

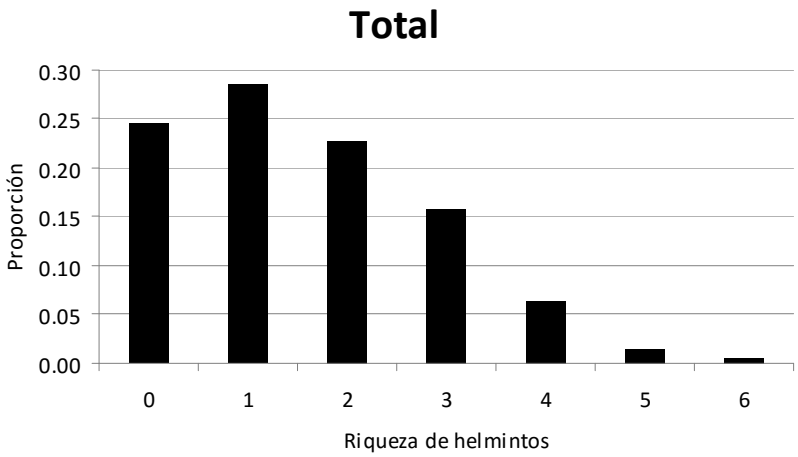

Figura 3.2: histograma que representa la distribución de la riqueza específica de parásitos en la totalidad de la muestra.

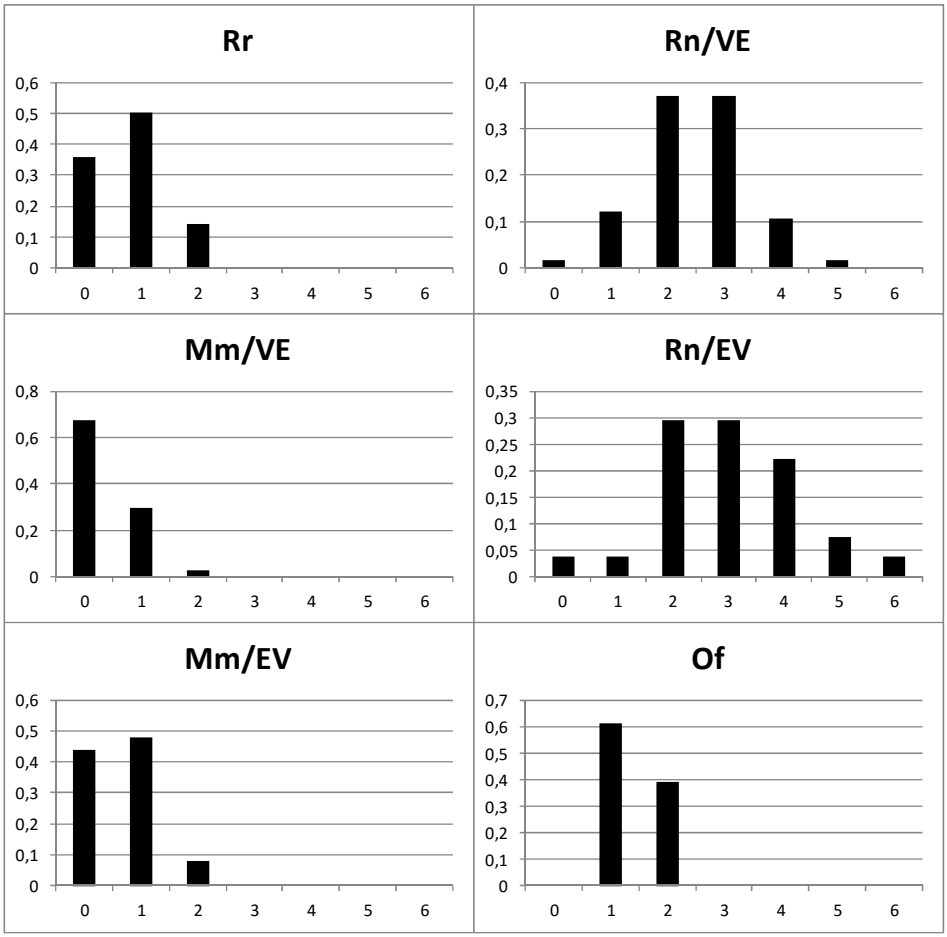

Figura 3.3: histogramas que representan la distribución de la riqueza específica de parásitos en cada uno de los grupos de roedores de la CABA (eje X: especies de parásitos; eje Y: proporción) (**Rr**: *R. rattus*; **Rn/VE**: *R. norvegicus* de villas de emergencia; **Mm/VE**: *M. musculus* de villas de emergencias; **Rn/EV**: *R. norvegicus* de espacios verdes; **Mm/EV**: *M.musculus* de espacios verdes; **Of**: *O. flavescens*)

Variación de la riqueza de helmintos en los ejemplares del ensamble de roedores de la CABA

Los resultados del modelo lineal generalizado mostraron diferencias significativas en el número de especies de helmintos por hospedador entre los diferentes grupos de roedores del ensamble de la CABA (tabla 3.2). El modelo que mejor explicó al conjunto de datos retuvo a la época del año, aunque no tuvo efecto significativo sobre la variable respuesta. Tanto el sexo del hospedador como el año de captura no mostraron un efecto significativo en ninguno de los casos ($p>0,05$) y fueron excluidos del modelo final ya que

el valor de AIC decreció en un valor de, por los menos, 2 órdenes de magnitud en cada paso. La riqueza de parásitos helmintos de ambos grupos de *R. norvegicus* (capturados en villas de emergencia y espacios verdes) fue significativamente mayor que en el resto y no mostraron diferencias entre ellos (Fig. 3.4). En un segundo orden de riqueza se ubicó *O. flavescens*. Los restantes grupos (*R. rattus* y *M. musculus* de villas de emergencia y espacios verdes) fueron los de menor riqueza y no se diferenciaron entre ellos respecto a esta variable. (Fig. 3.4).

Variable	Nivel	Coeficiente	Error estándar	p-valor
Intercepto		-0,36	0,26	0,16
Comunidad	Mm/VE	-0,67	0,37	0,07
componente	Of	0,78	0,32	0,01
	Rn/EV	1,54	0,27	<0,01
	Rn/VE	1,33	0,26	<0,01
	Rr	0,18	0,33	0,56
Época	Fría	-0,12	0,11	0,29

Tabla 3.2 resumen del modelo lineal generalizado mixto con distribución de errores Poisson realizado para estudiar la riqueza específica de parásitos en el ensamble de roedores de la CABA (**Rr**: *R. rattus*; **Rn/VE**: *R. norvegicus* de villas de emergencia; **Mm/VE**: *M. musculus* de villas de emergencias; **Rn/EV**: *R. norvegicus* de espacios verdes; **Mm/EV**: *M.musculus* de espacios verdes (*intercepto*); **Of**: *O. flavescens*).

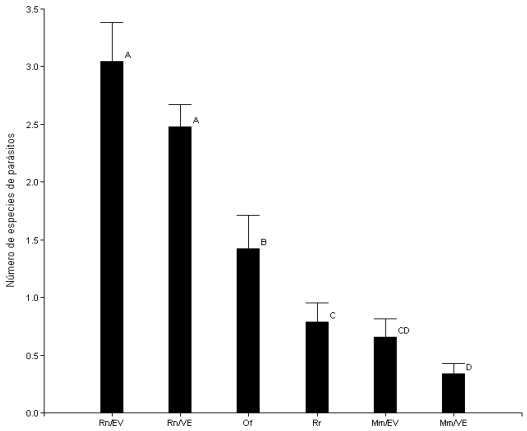

Figura 3.4: valores medios y error estándar para la riqueza de helmintos para las 6 combinaciones de especie de roedor y unidad de paisaje de la CABA. Medias con una letra común no son significativamente diferentes de acuerdo al GLMM mostrado en la tabla 3.3 (p > 0,05)

Las especies de parásitos identificados y sus parámetros de infección poblacionales

En los 153 de los 203 roedores que estuvieron parasitados se identificaron 12 especies de parásitos helmintos pertenecientes a 3 filum diferentes:

Acantocéfalos: Se identificó una única especie de acantocéfalo, *Moniliformis moniliformis*. La característica más distintiva del filum es la presencia de una probóscide cilíndrica invaginable que lleva hileras de espinas curvas, con la que se sujetan al intestino del hospedador. Todos sus miembros son parásitos y de adulto viven en el intestino de vertebrados. *Moniliformis moniliformis* es un parásito de distribución mundial y tiene un ciclo de vida indirecto, siendo hospedadores intermediarios comunes las cucarachas, escarabajos, entre otros artrópodos (Ershler, 2003) (Fig. 3.5). Los hospedadores definitivos más comunes son ratas del género *Rattus*, aunque también se menciona a ratones, hamsters, perros, gatos y al hombre. En nuestro estudio fue detectado en *R. rattus* y *R. norvegicus* capturados en espacios verdes. En ambas especies de hospedadores presentó distribución agregada y valores bajos de prevalencia y abundancia por lo cual se la clasificó como especie satélite dentro de las poblaciones mencionadas de hospedadores (tabla 3.4).

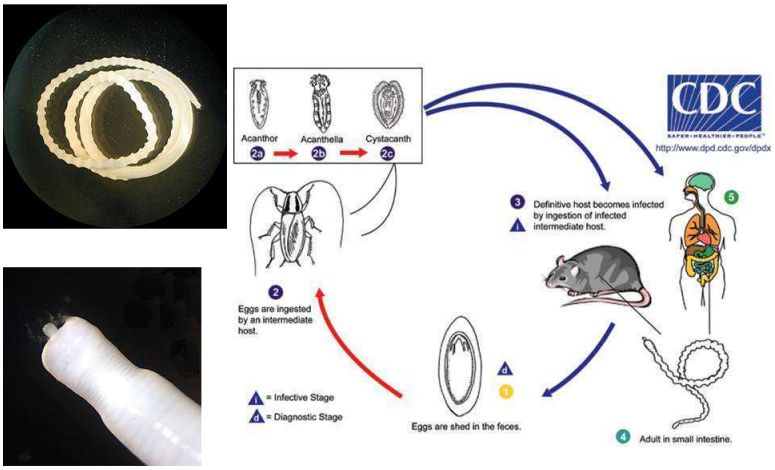

Figura 3.5: Esquema del ciclo de vida de *M. moniliformis* obtenida del Centro de Control de Enfermedades, EEUU (Center of Disease Control) y dos fotografías del parásito adulto.

Cestodes: Los miembros de este filum son todos parásitos y requieren, con raras excepciones, al menos dos hospedadores para completar su ciclo de vida. Los adultos son parásitos del tubo digestivo de vertebrados y generalmente tienen cuerpos largos y aplanados en los que hay serie lineal de juegos de órganos reproductores, denominados proglótides. Una de sus estructuras más especializadas es el escólex, que es el órgano de fijación, generalmente provisto de ventosas u órganos parecidos y frecuentemente con ganchos o tentáculos espinosos. En el presente trabajo se pudieron identificar dos géneros pertenecientes a la clase cestode. Por un lado, una especie de Taenia, *T. taeniaeformis*, y dos especies de Hymenolepis, *H. nana* e *H. diminuta*.

Taenia taeniaeformis utiliza a los roedores como hospedadores intermediarios, mientras que los vermes adultos habitan el intestino delgado de predadores, siendo el más común el gato doméstico. Es interesante notar que todos los ejemplares de esta especie fueron detectados en quistes localizados en el hígado de los roedores, en forma de larvas, en todos los grupos de hospedadores, salvo en *R. rattus*. En todos ellos fue una especie secundaria con prevalencias no mayores a 33.8% y sus abundancias fueron bajas, menores a 1 quiste de *T. taeniaeformis* en promedio por hospedador (tabla 3.4).

Las dos especies de *Hymenolepis* tienen distribución cosmopolita, siendo *H. nana* frecuentemente encontrado en humanos, especialmente niños (Roberts & Janovy, 2009). Este parásito si bien presenta comúnmente ciclo de vida directo, puede incluir de manera opcional un artrópodo en su ciclo de vida. Es uno de los cestodes adultos más pequeños (4 mm de largo como máximo). En cambio, *H. diminuta*, es un parásito de mayor tamaño, llegando a medir 40 cm de largo y su ciclo de vida incluye obligatoriamente un artrópodo como hospedador intermedio (Fig. 3.6). En la tabla 3.4 se puede observar que ambas especies compartieron las mismas comunidades componentes y fueron exclusivos de ambas especies de ratas. Si bien el rango del porcentaje de hospedadores infectados con estas especies varió entre el 3.6 y 33.8%, fueron consideradas especies satélites en todos los casos dado su baja abundancia y sus distribuciones agregadas (tabla 3.4).

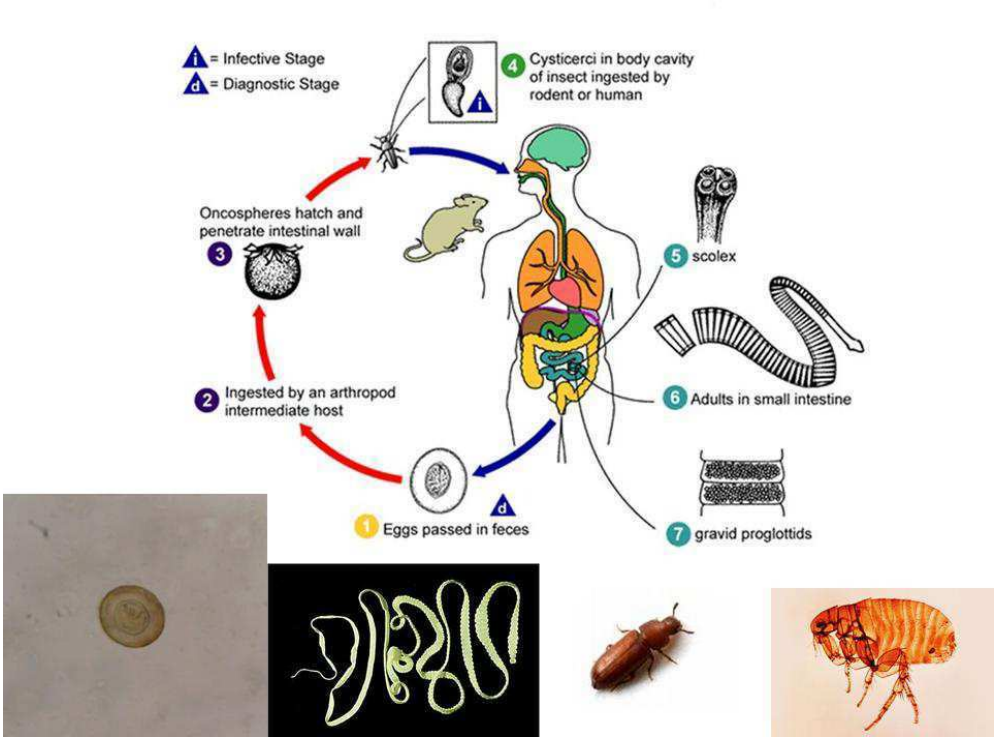

Figura 3.6: Esquema del ciclo de vida de *H. diminuta* obtenida del Centro de Control de Enfermedades, EEUU (Center of Disease Control) y una fotografía del huevo (x400), otra del parásito adulto y dos de sus posibles hospedadores intermediarios, el gorgojo de la harina y la pulga de la rata.

Nematodes: los miembros de este filum se encuentran entre los animales más abundantes de la tierra (Roberts & Janovy, 2009). Pueden ser tanto parásito o de vida libre, vivir en el mar, agua dulce o en el suelo, y virtualmente todas las especies de vertebrados y muchos invertebrados sirven como hospedadores de nematodes parásitos. Típicamente, los nematodes tienen forma cilíndrica, una cutícula inerte y flexible, carecen de cilios móviles o flagelos y el uso del pseudocele está muy extendido entre estos animales. En el presente trabajo se detectaron 8 especies de nematodes. Las mismas estuvieron localizadas en el estómago, en el intestino (fundamentalmente en la porción cercana al extremo anterior) y en el sector del ciego y el colon, próximo al extremo posterior.

En el estómago fue localizado una sola especie de nematode, *Gongylonema neoplasticum*. Este es un parásito típico de ratas, aunque en el presente trabajo fue hallado en un solo individuo de *R. norvegicus* capturado en espacios verdes. Tiene ciclo de vida indirecto, con cucarachas y escarabajos como hospedados intermediarios.

En el intestino fueron encontradas 3 especies diferentes de nematodes. *Nippostrongylus brasiliensis* fue la especie más abundante, especialmente en *R. norvegicus*, donde fue una especie central tanto en villas de emergencia como en espacios verdes (tabla 3.4 y Fig. 3.7). En ambos casos fueron las especies de mayor importancia específica y su distribución fue aleatoria, especialmente en las ratas capturadas en villas de emergencia (tabla 3.4). Además estuvo presente en las 2 especies restantes de roedores múridos (*R*. *rattus* y *M*. *musculus*) pero como especie satélite. *N. brasiliensis* es un parásito monoxeno (tiene un solo hospedador en su ciclo de vida) pero los huevos, una vez expulsados al ambiente, desarrollan y eclosionan y la larva L3 penetra en el hospedador a través de la piel (Anderson, 2000) (Fig. 3.7).

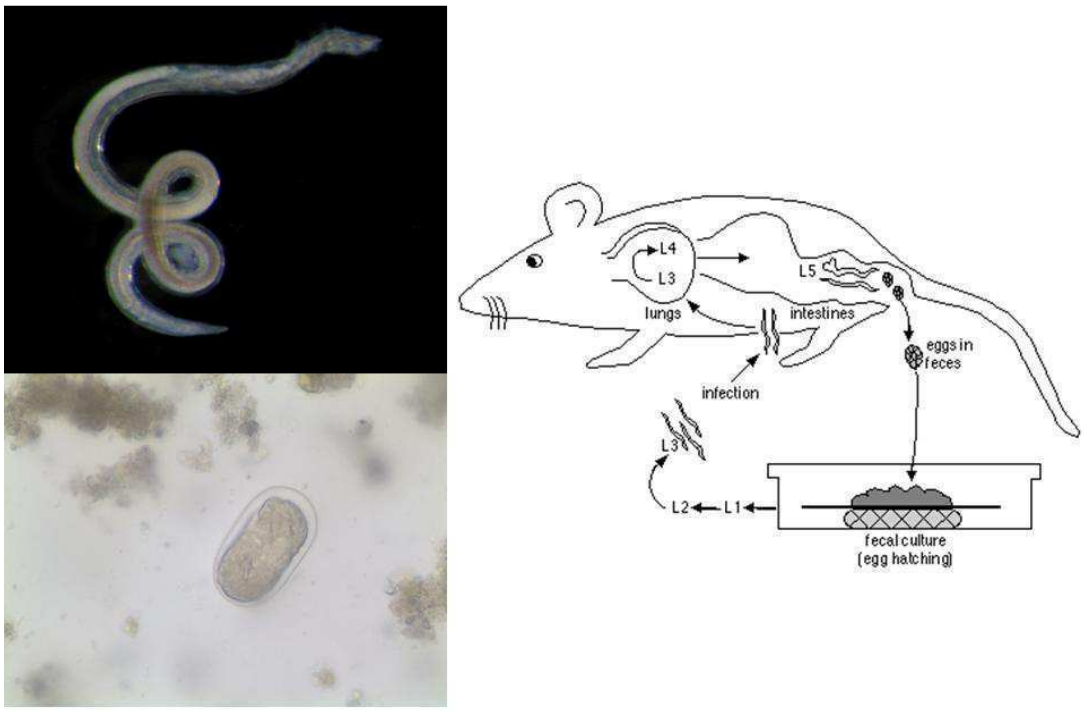

Figura 3.7: Esquema del ciclo de vida de *N. brasiliensis* y dos fotografías de un ejemplar adulto (x6) y un huevo del parásito (x400).

Stilestrongylus flavescens es un parásito con un ciclo de vida similar a *N. brasiliensis* pero parasita exclusivamente a *O. flavescens* y en el presente trabajo no fue encontrado en ninguna de las especies múridas estudiadas. En *O. flavescens* se

consideró una especie de parásito central por presentar alta importancia específica y una distribución aleatoria dentro de la población del hospedador (tabla 3.4).

El restante nematode intestinal observado en la muestra no fue posible identificar su género. Individuos de este grupo fueron detectados en el 25.9% de los ejemplares de *R. norvegicus* provenientes de espacios verdes y de acuerdo a sus características se pudo determinar que pertenecen a la familia Capillaridae (tabla 3.4). Las hembras presentaron una vulva no evertida y los machos un ala caudal latero-ventral muy larga. Dichas características podrían ubicarlos dentro de los géneros *Gesseylla* o *Pterothominx,* sin embargo los primeros son descriptos como parásitos de peces y los segundos como parásitos de aves. Además no todas las características descriptas de estos géneros coinciden en su totalidad con las observaciones realizadas sobre los ejemplares obtenidos. Por lo tanto, concluimos en este aspecto son nematodes capilláridos, pero cuyo género necesita ser redefinido. Los miembros de Capillaridae son generalmente parásitos con ciclos de vida indirectos.

En el sector del ciego y colon fueron identificados en el total de la muestra 4 especies de nematodes. Particularmente en el ciego, se hallaron dos especies del género *Syphacia*; *S. obvelata* y *S. carlitosi*. Las especies de *Syphacia* (Oxyuridae: Syphaciinae) se encuentran frecuentemente en el ciego de roedores cricétidos, entre ellos los sigmodontinos y múridos. Son parásitos de ciclo directo, con un ciclo de transmisión boca-anal, sin necesitar de períodos de maduración en el ambiente. Presentan un gran dimorfismo sexual, siendo los machos muy pequeños en relación a las hembras, casi imperceptibles bajo lupa, por lo que solamente se consideraron a las hembras en el cálculo de los índices cualitativos de infección de ambas especies.

Syphacia obvelata fue hallado en *M. musculus* tanto de villas de emergencia como de espacios verdes, siendo en ambos casos una especie secundaria con prevalencias menores al 10% (tabla 3.4). Esta especie es un nematode frecuentemente observado en el ciego de lauchas, tanto de laboratorio como salvajes (Fig. 3.8).

Por otro lado, *S. carlitosi* fue hallado en el 22.2% de los ejemplares de *O. flavescens* analizados (Tabla 3.4). *S. carlitosi* es una especie identificada por Robles y Navone (2007) en *Akodon azarae*, roedor sigmodontino conocido vulgarmente como ratón del pastizal pampeano, debido a su presencia en pastizales y áreas dedicadas a la agricultura de la provincia de Buenos Aires. A diferencia de otras especies del género

Syphacia, *S. carlitosi* se caracteriza por la presencia y forma de un par de alas cervicales en las hembras.

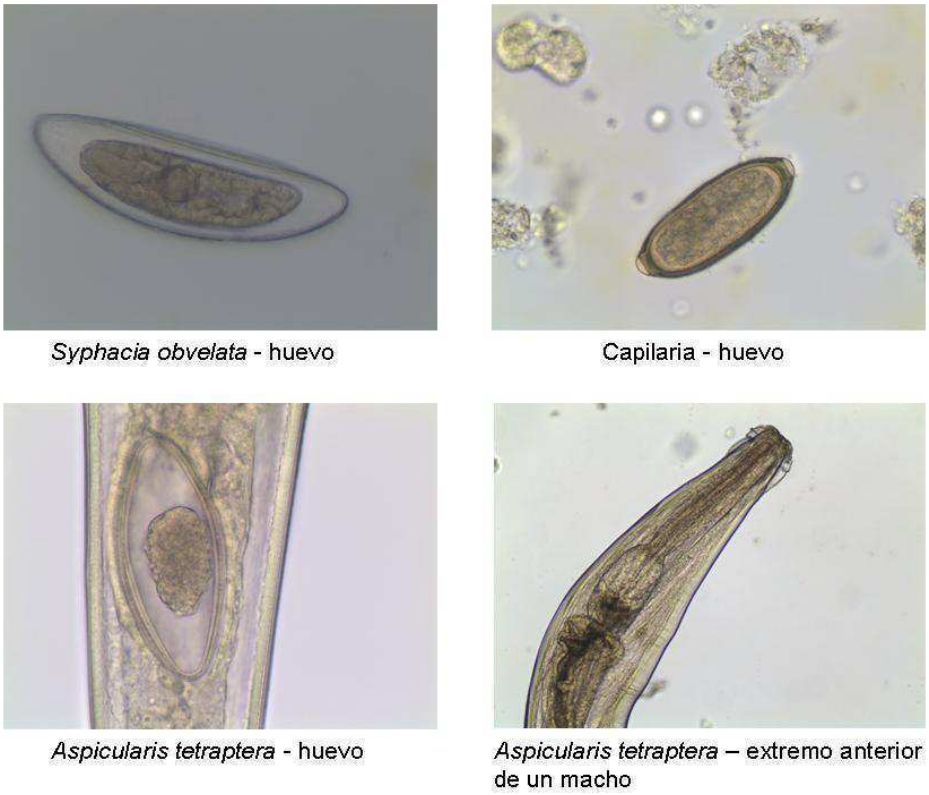

Figura 3.8: Fotografías de huevos de *S. obvelata*, Capilaria y *A. tetraptera* (x400) y detalle del extremo anterior de un macho de *A. tetraptera* (x100) observados en la muestra.

La última porción del sistema digestivo, más precisamente la zona del colon, estuvo frecuentemente parasitada por *Heterakis spumosa*, el único parásito que estuvo presente en todas las especies de hospedador y unidades de paisaje (tabla 3.4) (Fig. 3.8). *Heterakis spumosa* fue una especie central en las ratas pardas capturadas en espacios verdes y villas de emergencia donde presentaron altos valores de importancia específica y bajos valores de discrepancia (Fig. 3.9). En las restantes comunidades componentes este parásito fue una especie satélite. *Heterakis spumosa*, al igual que *Syphacia spp*, presenta una vía de transmisión anal-oral y un ciclo de vida directo.

Por último, otro nematode identificado en el colon fue *Aspiculuris tetraptera* (Fig. 3.8). Esta especie presenta un ciclo de vida directo similar a *H. spumosa* y es descripto como parásito frecuente de ratas y lauchas. En nuestro estudio fue hallado solo en *R. rattus* donde a pesar de ser la especie de mayor importancia específica fue una especie secundaria dado que su prevalencia fue del 25% (Tabla 3.4).

Figura 3.9: Fotografías de *H. spumosa:* un ejemplar macho y otro hembra (el más grande) observados bajo lupa (x6), un huevo visto bajo microscopio (x400) y extremo anterior y posterior de un macho adulto (x40).

Unidad de paisaje	Hospedador	Especie de parásito	Prevalencia (%)	Intensidad media	Abundancia media	Importancia específica	Índice de discrepancia
Barrios residenciales	*Rattus rattus (N= 28)*	*Aspicularis tetraptera*	25.0 (10,7 - 44,9)	53.9 (11,5 - 108,3)	13.32 (2,57 - 34,57)	1357.0	0.87
		Nippostrongylus brasiliensis	14.3 (4,0 - 32,7)	79.0 (56,0 - 88,5)	11.29 (2,79 - 25,71)	1143.3	0.84
		Hetereakis spumosa	14.3 (4,0 - 32,7)	15.3 (1,0 - 26,5)	2.18 (0,07 - 6,79)	232.3	0.90
		Hymenolepis diminuta	14.3 (4,0 - 32,7)	4.3 (2,5 - 5,3)	0.61 (0,14 - 1.39)	75.3	0.91
		Moniliformis moniliformis	7.1 (0,9 - 21,3)	3.5 (1,0 - 6,0)	0.25 (0 - 1,14)	32.1	0.92
		Hymenolepis nana	3.6 (0,1 - 18,6)	1.0 *	0.04 (0,00 - 0,11)	7.6	0.93
Villas de emergencia	*R. norvegicus (N= 65)*	*N. brasiliensis*	83.1 (71,7 - 91,2)	127.9 (87,6 - 183,7)	106.22 (73,66 - 159,66)	10705.1	0.68
		H. spumosa	84.6 (73,5 - 92,4)	28.6 (22,9 - 36,6)	23.91 (17,77 - 31,26)	2475.6	**0.58**
		H. diminuta	33.8 (22,6 - 46,7)	11.2 (7,1 - 20,2)	3.80 (2,08 - 7,45)	413.8	0.83
		Taenia taeniaeformis	33.8 (22,6 - 46,7)	1.8 (1,2 - 3,5)	0.62 (0,37 - 1,22)	95.8	0.78
		H. nana	12.3 (5,5 - 22,8)	3.8 (2,0 - 7,0)	0.46 (0,17 - 1,12)	58.3	0.92
	Mus musculus (N= 40)	*Syphacia obvelata*	7.5 (1,5 - 20,4)	22.3 (18,0 - 25,0)	1.67 (0,45 - 4,20)	174.5	0.91
		H. spumosa	7.5 (1,5 - 20,4)	6.7 (1,0 - 10,4)	0.50 (0,03 - 1,50)	57.5	0.93
		T. taeniaeformis	17.5 (7,3 - 32,8)	1.1 (1,0 - 1,4)	0.20 (0,08 - 0,35)	37.5	0.82
		N. brasiliensis	2.5 (0,1 - 13,2)	4.0 *	0.10 (0,00 - 0,30)	12.5	0.95
Espacios verdes	*R. norvegicus (N= 27)*	*N. brasiliensis*	81.5 (61,9 - 93,7)	75.8 (51,6 - 111,6)	61.78 (41,52 - 94,78)	6256.5	**0.54**
		H. spumosa	88.9 (70,8 - 97,7)	24.7 (17,1 - 32,4)	21.93 (15,00 - 29,33)	2281.9	**0.48**
		Capillaria	25.9 (11,1 - 46,3)	6.3 (3,5 - 8,5)	1.63 (0,70 - 3,07)	188.9	0.79
		M. moniliformis	25.9 (11,1 - 46,3)	6.1 (3,3 - 9,3)	1.59 (0,59 - 3,30)	184.9	0.81
		H. nana	33.3 (16,5 - 54,0)	4.2 (2,1 - 8,3)	1.41 (0,52 - 3,22)	174.3	0.81
		T. taeniaeformis	22.2 (8,6 - 42,3)	1.3 (1,0 - 1,7)	0.30 (0,11 - 0,56)	52.2	0.79
		H. diminuta	7.4 (0,9 - 24,3)	4.0 *	0.30 (0,00 - 1,04)	37.4	0.91
		Gongylonema neoplasticum	3.7 (0,1 - 20,0)	3.0 *	0.11 (0,00 - 0,33)	14.7	0.93
	M. musculus (N= 25)	*S. obvelata*	8.0 (1,0 - 26,1)	84.5 (31,0 - 84,5)	6.76 (0,00 - 23,32)	684.0	0.91
		N. brasiliensis	36.0 (18,0 - 57,5)	3.1 (1,6 - 7,0)	1.12 (0,48 - 2,80)	148.0	0.78
		T. taeniaeformis	12.0 (2,5 - 31,2)	2.3 (1,0 - 3,7)	0.28 (0,04 - 0,92)	40.0	0.89
		H. spumosa	8.0 (0,9 - 26,1)	2.5 *	0.20 (0,00 - 0,72)	28.0	0.91
	Oligoryzomys flavescens (N= 18)	*Stilestrongylus flavescens*	100 (81,4 - 100)	50.2 (34,0 - 71,6)	idem	5120.0	**0.41**
		Syphacia carlitosi	22.2 (6,4 - 47,6)	47.0 (17,7 - 67,5)	10.44 (2,89 - 25,50)	1066.2	0.80
		T. taeniaeformis	11.1 1,4 - 34,7	2.0 1,0 - 3,0	0.22 (0,00 - 0,72)	33.1	0.87
		H. spumosa	5.6 (0,1 - 27,4)	1.0 *	0.06 (0,00 - 0,17)	11.6	0.90

Tabla 3.4: listado de especies de parásitos según hospedador y unidad de paisaje ordenados de acuerdo a su importancia específica decreciente, con sus respectivos valores de prevalencia (en porcentaje), intensidad media, abundancia (todos ellos con sus intervalos de confianza al 95%) e índice de discrepancia. Valores en negrita indican una distribución de la población de parásitos aleatoria (índice de discrepancia entre 0.40 y 0.60), el resto agregada. * no pudo ser calculado.

En la figura 3.10 se observa en forma comparativa que solo en ambos grupos de *R. norvegicus* (villas de mergencia y espacios verdes) y en *O*. *flavescens* se pudo registrar la presencia de especies de parásitos con alta prevalencia y altas intensidades medias, condiciones necesarias para considerar central a un parásito. Estas especies corresponden a *N*. *brasiliensis* y *H*. *spumosa* en el caso de *R*. *norvegicus*, y *S*. *flavescens* en el caso de *O. flavescens*, todos ellos nematodes con una alta importancia específica dentro del grupo y bajos grados de agregación.

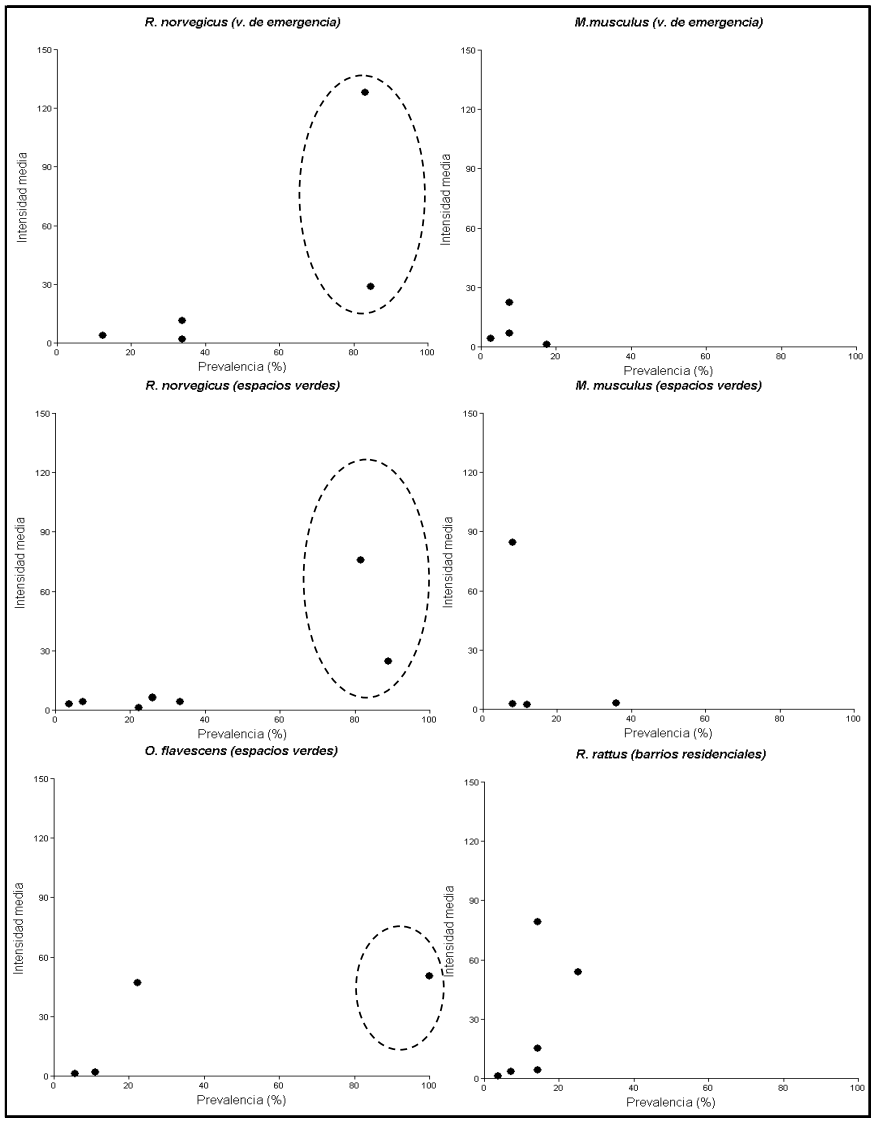

Figura 3.10: Intensidad media de infección vs. prevalencia para las distintas especies de helmintos de *R. norvegicus; R.rattus; O.flavescens y M.musculus* en distintas unidades de paisaje de la CABA. Cada punto corresponde a una especie de parásito y en elipses se indican las que cumplen las condiciones de especies centrales.

Estudio de la riqueza y diversidad de parásitos de las infracomunidades en las 6 comunidades componentes de roedores de la CABA.

Los resultados del modelo considerando solo a los animales parasitados mostró un patrón parcialmente diferente al modelo anterior en el cual se incluyó la totalidad de los individuos (parasitados y no parasitados). También se obtuvo un efecto significativo de la comunidad componente sobre la riqueza de helmintos de las infracomunidades y, al igual que el modelo anterior, *R. norvegicus* de villas de emergencia y espacios verdes presentaron riquezas significativamente más altas y sin diferencias entre ellas. Sin embargo, el resto de las comunidades componentes no presentaron en sus riquezas diferencias entre sí (tabla 3.5 y Fig. 3.11).

Variable	Nivel	Coeficiente	Error estándar	p-valor
Intercepto		0,22	0,26	0,39
Comunidad	Mm/VE	-0,12	0,37	0,75
componente	Of	0,21	0,32	0,52
	Rn/EV	1,00	0,27	<0,01
	Rn/VE	0,77	0,26	<0,01
	Rr	0,05	0,33	0,87
Época	Fría	-0,15	0,11	0,2

Tabla 3.5: resumen del modelo lineal generalizado mixto con distribución de errores Poisson realizado para estudiar la riqueza específica de parásitos en el ensamble de roedores de la CABA acotado a los hospedadores infectados (**Rr**: *R. rattus*; **Rn/VE**: *R. norvegicus* de villas de emergencia; **Mm/VE**: *M. musculus* de villas de emergencias; **Rn/EV**: *R. norvegicus* de espacios verdes; **Mm/EV**: *M.musculus* de espacios verdes (*intercepto*); **Of**: *O. flavescens*).

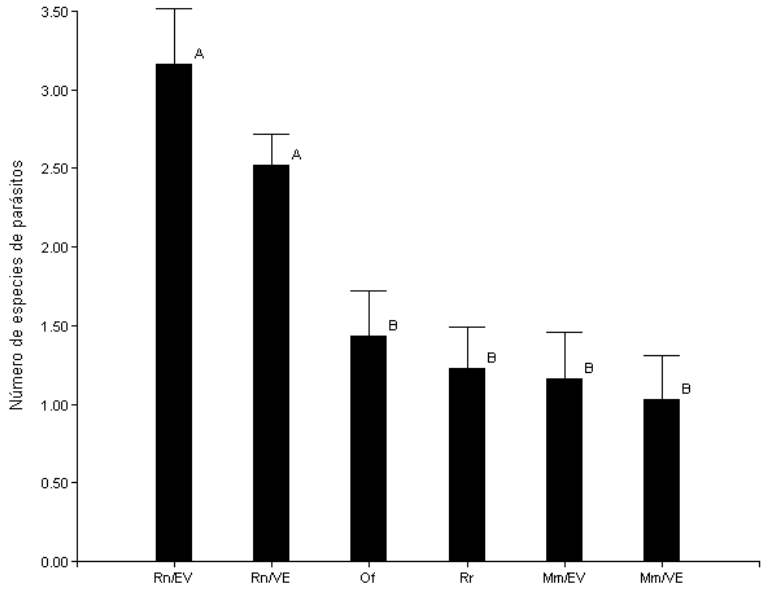

Figura 3.11: valores medios y error estándar para la riqueza de las infracomunidades de parásitos para las 6 comunidades componentes de roedores de la CABA excluyendo a los animales no parasitados. Medias con una letra común no son significativamente diferentes de acuerdo al GLMM mostrado en la tabla 3.4 ($p > 0,05$)

La tendencia previamente descripta también fue observada en los modelos lineales generalizados realizados para estudiar la diversidad estimada a partir del índice de Brillouin (tabla 3.6). También la comunidad componente de roedor fue el único factor con un efecto significativo sobre este índice de diversidad. Ambas comunidades de ratas pardas (de villas de emergencia y espacios verdes) presentaron hospedadores con comunidades de parásitos más diversas que los hospedadores del resto del ensamble de roedores de la CABA (Fig. 3.12). Asimismo, la diversidad de helmintos entre *O.flavescens*, *R. rattus* y *M.musculus* de villas de emergencia y espacios verdes no presentó diferencias significativas (Fig. 3.12). El resto de los efectos fijos fueron eliminados progresivamente del modelo de acuerdo a las pruebas de Chi Cuadrado y los valores de AIC.

Variable	Nivel	Coeficiente	Error estándar	p-valor
Intercepto		0,01	0,06	0,12
Grupo	Mm/VE	-0,05	0,08	0,59
	Of	0,05	0,10	0,62
	Rn/EV	0,47	0,09	<0,01
	Mm/EV	-0,07	0,08	0,38
	Rn/VE	0,39	0,09	<0,01

Tabla 3.6: Resumen del modelo lineal general para estudiar el índice de Brillouin en el ensamble de roedores de la CABA (**Rr**: *R. rattus*; **Rn/VE**: *R. norvegicus* de villas de emergencia; **Mm/VE**: *M. musculus* de villas de emergencias; **Rn/EV**: *R. norvegicus* de espacios verdes; **Mm/EV**: *M.musculus* de espacios verdes (*intercepto*); **Of**: *O. flavescens*).

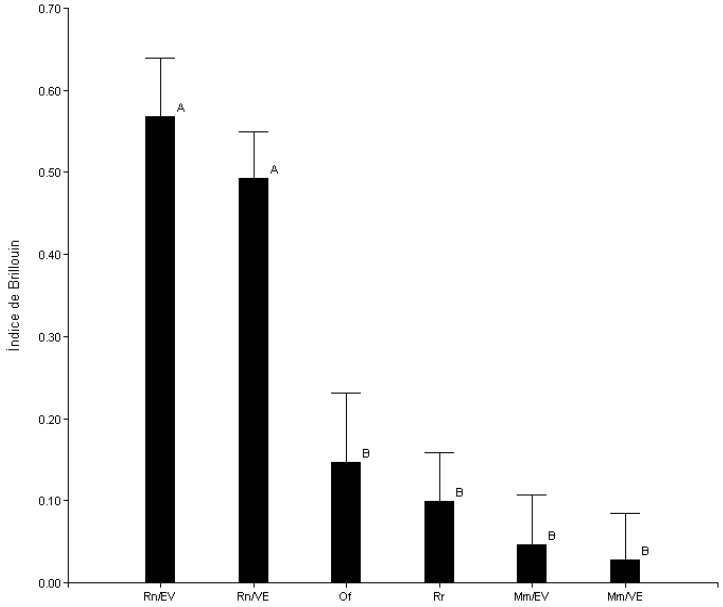

Figura 3.12: valores medios (con su error estándar) del índice de diversidad de Brillouin para cada comunidad componente de roedores de la CABA. Medias con una letra común no son significativamente diferentes (p > 0,05)

La figura 3.13 muestra la distribución del índice de diversidad de Brillouin para cada una de las infracomunidades dentro de sus respectivas comunidades componentes. Las infracomunidades con valores de diversidad más altos se observaron dentro de las comunidades compuestas de *R. norvegicus*. En cambio, *M. musculus*, *R. rattus* y *O. flavescens* presentaron una mayor proporción de infracomunidades con diversidad igual a cero, debido a que fueron mayores los porcentajes de hospedadores infectados con una sola especie de parásito (ver Fig. 3.3).

Por otro lado, las infracomunidades con una única especie de parásito mostraron equitatividad igual a cero, evidenciando un patrón similar al observado para los índices de Brillouin. Sin embargo, se observaron en todas las comunidades componentes la presencia de infracomunidades con valores de equitatividad máximos en función de su número de especies e intensidad parasitaria (Fig. 3.14).

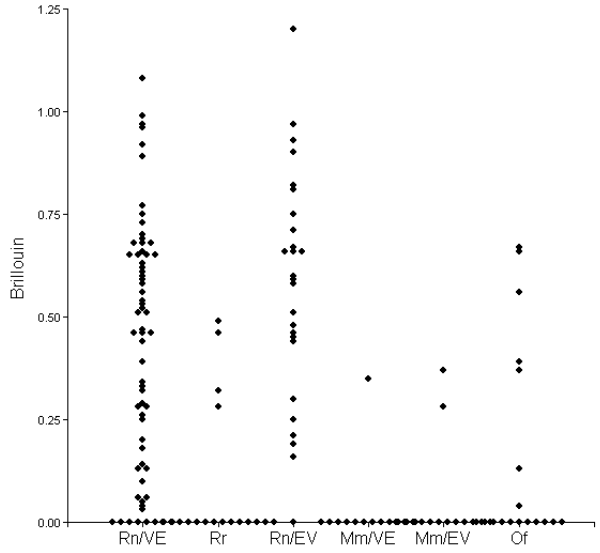

Figura 3.13: distribución del índice de diversidad de Brillouin para cada infracomunidad dentro de cada comunidad componente.

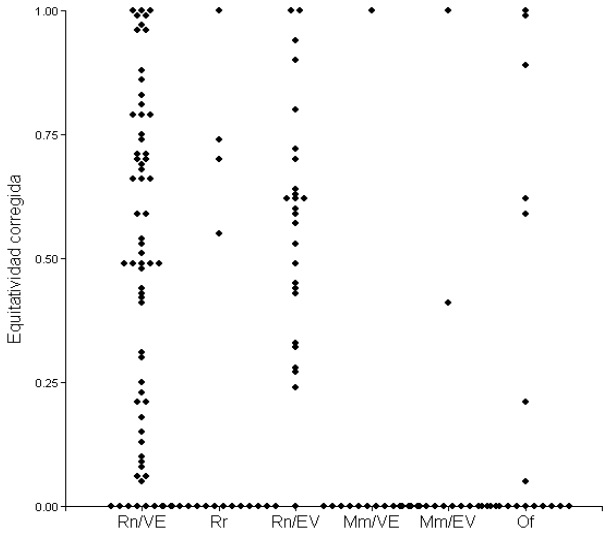

Figura 3.14: distribución del índice de equitatividad de Brillouin para cada infracomunidad dentro de cada comunidad componente.

Discusión

El objetivo principal de este capítulo fue estudiar la diversidad de helmintos en el ensamble de roedores de la CABA y las variaciones en la riqueza y diversidad entre especies de hospedador y la unidad de paisaje donde fueron capturados. Al respecto se discutirán los resultados obtenidos en función de los objetivos específicos planteados.

Las especies de helmintos del ensamble de roedores de la CABA

En relación a las características de la fauna helmíntica del ensamble de roedores de la CABA se observó que el 75.4 % del total de roedores prospectados (n=203) estuvieron parasitados con al menos una especie de helminto. Se identificaron un total de 12 especies de endoparásitos correspondientes a 3 filums diferentes: 1 acantocéfalo, 3 especies de cestodes y 8 especies de nematodes. Entre los parásitos descriptos se observaron parásitos de ciclo directo (*H. nana*, *H*. *spumosa*, *S*. *obvelata* y *A. tetraptera*), geohelmintos (*N. brasiliensis*, *S*. *flavescens*), helmintos de ciclo indirecto con los roedores como hospedadores definitivos (*M*. *moniliformis*, *H*. *diminuta*, *G*. *neoplasticum*) y helmintos de ciclo indirecto con los roedores como hospedadores intermediarios (*T. taeniaeformis* donde los hospedadores definitivos son generalmente félidos). Algunas de las especies de helmintos presentan importancia veterinaria ya que incluyen en su ciclo de vida a animales domésticos, como es el caso de *T*. *taeniaeformis* (Miño et al., 2013), mientras que otras son de importancia a médico-sanitaria, dado que pueden infectar al ser humano, como *M. moniliformis*, *H*. *nana* e *H*. *diminuta* (Chaisiri et al., 2015; Thompson, 2015).

Heterakis spumosa, Nippostrongylus brasiliensis y Taenia taeniaeformis fueron las especies de parásitos más generalistas del ensamble de roedores de la CABA. Estas especies ya han sido descriptas para roedores comensales en distintas regiones del mundo (Kataranovski et al., 2008 y 2010 Milazzo et al., 2010; Zain et al., 2012) y consideradas por diversos autores como especies de parásitos introducidas (Landaeta et al. 2014). En el presente estudio los valores más altos de prevalencias de *H. spumosa y N. brasilienses (<80%) se encontraron pa*ra *R. norvegicus* en las villas de emergencias y en los espacios verdes lo cual permitió definir a estos parásitos como especies centrales

en dichas unidades de paisaje*. Taenia taeniaeformis* presentó amplia distribución dentro de la CABA pero, a diferencia de las otras dos especies, estuvo ausente en *R*. *rattus* y cuando estuvo presente lo hizo con bajas abundancias no llegando a ser especie central en ninguno de los casos.

En este estudio también se presenta por primera vez las asociaciones entre *O. flavescens - H.spumosa y O. flavescens - T. taeniaeformis*. Dado que este sigmodontino vive en los espacios verdes de la ciudad en simpatría con *R. norvegicus y M. musculus* se podría interpretar que la transmisión fue desde las especies de hospedadores introducidos a la especie nativa. Antecedentes de la asociación entre *T. taeniaeformis* y especies de roedores sigmodontinos fueron reportados por Miño et al. (2013) quienes sugirieron que *Akodon azarae* podría actuar como un hospedador intermediario del parásito cuando incursiona en ambientes domésticos o peridomésticos. Según Torchin et al., (2001; 2003) una de las estrategias que caracteriza a los parásitos invasores es su potencialidad de poder infectar a un amplio rango de especies de hospedadores (incluidas especies nativas) a fin de incrementar su supervivencia aún en casos de extinción o erradicación de la especie de hospedador original.

La especie de parásito con mayor prevalencia en el ensamble de roedores fue *Stilestrogilus flavescens* que parasitó al 100% de los ejemplares de su única especie hospedadora *O. flavescens*. Del total de 12 especies de helmintos descriptos para el ensamble de roedores en la CABA solo dos especies de parásitos fueron localizados en forma exclusiva en el sigmodontino *O. flavescens*. *Stilestrogilus flavescens,* mencionada previamente como especie central, y *Syphacia carlitosi* con una prevalencia inferior al 25%. Esta última especie también fue descripta en el ratón del pastizal pampeano, *Akodon azarae* (Robles y Navone ,2007). Según Robles (2010) algunos parásitos con comportamiento especialista pueden comportarse como marcadores de hospedadores. En esta categoría se incluye en este estudio también a *Syphacia obvelata* dado que presentó en *Mus musculus* su único hospedador. Los resultados obtenidos concuerdan con la bibliografía general ya que el gro. Syphacia (Oxyuridae: Syphaciinae) ha sido descripto como un parásito frecuente en el ciego de roedores cricétidos sigmodontinos y en roedores múridos (Robles, 2008).

La riqueza específica de helmintos a nivel de las poblaciones de roedores y a nivel de sus individuos.

La riqueza de parásitos helmintos a nivel del ensamble varió entre un mínimo de 4 y un máximo de 8 parásitos diferentes dependiendo de la especie hospedadora. Los roedores de menor tamaño corporal en el ensamble, *M*. *musculus* y *O*. *flavescens*, (LC-C de adultos: 65-95 mm), presentaron una riqueza parasitaria de 4 especies de helmintos, pero se diferenciaron en que el 100% de los colilargos estuvieron parasitados mientras que menos del 40% de las lauchas domésticas tuvieron helmintos. En cambio, las ratas, roedores de mayor tamaño corporal (LCC: 155-205 mm) albergaron una mayor cantidad de helmintos. *R*attus *rattus* presentó 6 especies diferentes, mientras que *R. norvegicus* tuvo 8 especies diferentes de parásitos dentro de la CABA.

El tamaño corporal, además del rango geográfico y la densidad poblacional, ha sido mencionado como buen predictor del número de especies de parásitos en una especie de hospedador (Feliu et al., 1997; Arneberg, 2002; Stanko et al., 2002; Nunn et al., 2003; Ezenwa et al., 2006; Lindenfors et al., 2007; Morand 2015). Sin embargo, a pesar que los adultos de ambas especies de ratas no presentan marcadas diferencias en su tamaño corporal (LCC: 166-205 mm y 155-225 mm para *R*. rattus y *R. norvegicus* respectivamente) (Villafañe et al. 2003) en este estudio se registró en las ratas pardas una diferencia en el porcentaje de infección con respecto a las ratas negras superior al 35% (60% *R. rattus* y más del 95% *R. norvegicus*) y una mayor variación en la riqueza de especies de helmintos en cada ejemplar (0-2 *R. rattus* y 0-6 *R. norvegicus*).

La analogía de la teoría de biogeografía de islas de Mac Arthur, adaptada concretamente a la parasitología por Kuris et al (1980), postula que el tamaño de las islas (u hospedadores) podría afectar de manera directa al número de especies de parásitos presentes, no solamente por ofrecer mayor espacio disponible sino porque el tamaño de los hospedadores se relaciona con otros factores determinantes en la transmisión de parásitos como lo son la longevidad, dieta, área de acción, entre otros (Arneberg, 2002). *Rattus rattus* y *R. norvegicus,* como se mencionó previamente no presentan marcadas diferencias en el tamaño corporal de sus ejemplares adultos sin embargo, se diferencian en aspectos comportamentales lo que las hace ser dominantes en unidades de paisaje diferentes.

En este sentido, Zain et al. (2012) en la ciudad Kuala Lumpur (Malasia) no observaron diferencias en la riqueza de helmintos entre *R*. *rattus* (11) y *R*. *norvegicus* (8),

sin embargo la prevalencia de las especies fue inferior al 25% lo cual denota la ausencia de especies centrales. Las dos especies centrales de *R. norvegicus* del presente estudio, *H. spumosa* y *N. brasiliensis*, tienen distribución mundial y son frecuentemente detectadas en las ratas de todo el mundo sin embargo no siempre con valores de prevalencia superiores al 80% como los que se registraron para la CABA. Por ejemplo en Belgrado, Serbia, la prevalencia estimada para *N. brasiliensis* en áreas urbanos y sub-urbanas varía entre el 15 y 20% mientras que para *H. spumosa* entre 35 y 40% respectivamente (Kataranovski et al., 2011). En cambio, *H. spumosa* fue una especie central en *R. norvegicus* en relevamientos parasitológicos realizados en granjas avícolas de Argentina como así también en ambientes urbanos de Palermo, Italia, en donde también se registró la presencia de *N. brasiliensis* pero como especie satélite (Gómez Villafañe et al., 2008; Milazzo et al., 2010).

Las condiciones ambientales juegan un papel clave en la interacción parásito-hospedador. Estudios previos llevados a cabo en villas de emergencia y espacios verdes de la CABA han señalado que dichos ambientes presentan condiciones ambientales favorables para la proliferación de ratas y lauchas (Fernández et al., 2007; Cavia et al., 2009; Vadel et al., 2010). Por lo tanto, la presencia de poblaciones de *R. norvegicus* en altas abundancias podría facilitar la transmisión intra-poblacional de parásitos con ciclo directo, como *H. spumosa.* Asimismo, debido que la presencia de abundante suelo desnudo o con escasa cobertura vegetal favorece al desarrollo de formas infectivas de parásitos (Arneberg, 2002; Weaver et al., 2010; Pullan & Bruker, 2012) dichos ambientes también podrían actuar como fuente de formas infectivas de geo-helmintos, como es el caso de *N. brasiliensis*.

Según Bush y Holmes (1986), el número de especies centrales en una comunidad componente de parásitos le confiere a las infracomunidades un rasgo de predictibilidad debido a que dichas especies se encuentran presentes en la mayoría de las infracomunidades y en elevada abundancia. De acuerdo con esto *R*. *norvegicus* presentaría, a diferencia de otras especies de hospedadores, mayor predictibilidad en la composición de sus infracomunidades debido a la presencia de dos especies centrales (*H*. *spumosa* y *N*. *brasiliensis)* (en ambas unidades de paisaje) mientras que en *O. flavescens* se registró una única especie central *(S. flavescens).* En cambio, en las comunidades de *R. rattus y M. musculus* todos los helmintos presentes fueron especies satélites, con prevalencias inferiores al 25% con lo cual aumenta la probabilidad de tener

individuos no infectados y por lo tanto se reduciría la predictibilidad de dichas infracomunidades.

La presencia de especies centrales en las comunidades componentes de helmintos en *R. norvegicus y O. flavescens* también actuó reduciendo la diferencia entre la riqueza parasitaria y la riqueza promedio de sus infracomunidades. Es decir, a mayor número de individuos de la población hospedera parasitada con las mismas especies de helmintos, mayor resultó la riqueza promedio de sus infracomunidades. Según los resultados del modelo GLMM el sexo del hospedero; el año y época de su captura no aportaron en forma significativa a las diferencias observadas en la riqueza promedio de las infracomunidades entre las especies de hospedadores. Por lo tanto y bajo estas condiciones, la riqueza promedio de las infracomunidades resultó ser un buen predictor de la riqueza parasitaria de la comunidad. De hecho, al comparar por ejemplo dos especies de hospedadores que compartieron la misma riqueza (S=4) como *O. flavescens y M. musculus* y localizándose solo *en O. flavescens* una especie central *(S. flavescens)* la riqueza promedio de sus infracomunidades fue significativamente mayor que para *M. musculus* (1,4 vs. 0,4 - 0,7 respectivamente) (Fig. 3.4).

Diversidad de helmintos de las infracomunidades en el ensamble de roedores de la CABA

De acuerdo a las características previamente descriptas para la comunidad componente de helmintos para *R. norvegicus*, los altos valores registrados de riqueza parasitaria (8 especies), su porcentaje de infestación (>95%) y la prevalencia de sus especies parásitas, como así también las características propias de sus infracomunidades permitirían explicar que la diversidad media de helmintos en esta especie de hospedador tenga valores significativamente mayores (tanto en espacios verdes como en villas de emergencia) que en las otras especies de roedores del ensamble. En cambio, la diversidad media de helmintos en *R. rattus, M. musculus y O. flavescens* fue baja, inferior a 0,15. El reducido valor de diversidad que mostraron dichas especies de hospedadores puede interpretarse a partir de la riqueza de sus infracomunidades dado que el mayor porcentaje de ejemplares parasitados presentó una única especie de helminto (Figura 3.3). A partir de estos resultados se infiere que la riqueza de las infracomunidades sería el principal componente que permitiría interpretar los valores de diversidad. La equitatividad, el otro componente de la diversidad, adquiere en 3 de las 4 especies de hospedadores

valores de cero dado que la mayoría de sus infracomunidades se caracterizaron por ser mono-específicas.

De acuerdo al modelo estadístico obtenido la diversidad de helmintos estaría determinada exclusivamente por la especie de hospedador y la unidad de paisaje (denominado grupo). Las especies de roedores que fueron capturados en más de una unidad de paisaje (*R. norvegicus y M. musculus*) no mostraron diferencias estadísticas en los valores de diversidad de sus comunidades componentes. Según Palmeirim et al. (2014) diferencias en el tamaño corporal y estrategias de vida entre especies de roedores múridos determinarían la riqueza de sus infracomunidades dado que los individuos se expondrían de manera diferente hacia infecciones de helmintos. En nuestro estudio, cada especie de roedor presentó característica propias de riqueza, diversidad y especies de parásitos helmintos centrales, conservando dichas características aun ocupando más de una unidad de paisaje.

A partir de los resultados obtenidos en el presente capitulo se analizará a continuación la similitud cuali y cuantitativa de las infracomunidades para cada una de las comunidades compuestas y se profundizará en la discusión el potencial predictivo de las mismas

CAPÍTULO IV

Comunidades componentes dentro del ensamble de roedores de la Ciudad de Buenos Aires

***Resumen**. Dentro de la ecología de comunidades, identificar patrones generales y leyes con un poder predictivo suficiente para enfrentar problemas relacionados con la conservación de especies, contaminación o control de enfermedades infecciosas es un desafío constante para los ecólogos de la actualidad. En este capítulo se estudió si la composición de las infracomunidades en los roedores de la Ciudad de Buenos Aires responde de acuerdo a la estructura de las comunidades de sus hospedadores o si los parásitos presentes en cada hospedador son producto de eventos aleatorios y/o propios de cada hospedador en particular. Los resultados obtenidos mostraron que dentro de la comunidad compuesta de helmintos de los roedores de la CABA las infracomunidades se agrupan a partir de las características de su composición y abundancias relativas y lo hacen en relación a la comunidad componente a la cual pertenecen sus infracomunidades. Las comunidades componentes, definidas para las combinaciones de especie de roedor y unidad de paisaje, no serían entidades artificiales sino subconjuntos de la comunidad compuesta. Este patrón fue observado a partir de análisis cuantitativos, lo que demuestra que las comunidades componentes se diferencian entre ellas no tanto debido a diferencias en las especies de helmintos presentes en sus infracomunidadades, sino en diferencias en sus parámetros de infección entre comunidades componentes. Las mayores disimilitudes ocurren entre O. flavescens y el resto de las comunidades componentes. Además, la disimilitud entre las comunidades de R. norvegicus de espacios verdes y villas de emergencia es menor que las observadas entre las ratas pardas con respecto a otra especie de roedor. Numerosos mecanismos son los que podrían contribuir a que la estructura de la comunidad compuesta sea compleja, donde los roedores responden a variaciones ambientales y sus helmintos responden a variaciones en las características de los hospedadores, y todos contribuyendo simultáneamente a la dinámica de la comunidad compuesta.*

Palabras clave: Roedores urbanos, helmintos, comunidad compuesta, comunidad componente, infracomunidad

Introducción

Identificar los mecanismos que dan forma a la estructura de comunidades parasitarias tiene importantes implicancias en la salud del hospedador, en la transmisión de enfermedades y en la comprensión de la conformación de las comunidades biológicas en general (Dallas y Presley, 2014). Durante las últimas décadas se han incrementado los estudios que abordan a la ecología de parásitos buscando patrones recurrentes y predecibles que permitan identificar los factores que determinan la estructura de comunidades dentro de un ensamble de parásitos (Poulin, 2007; Mouillot et al., 2005; Luque & Poulin, 2008). Generalmente estos estudios presentan cierta complejidad ya que implican grandes escalas macroecológicas donde los patrones de diversidad de las especies pueden estar afectados por una variedad de procesos ecológicos y evolutivos, así como por eventos históricos y contingencias geográficas (Poulin, 2004). La gran mayoría de los estudios se han realizado en peces y se han centrado, con principal atención, en los rasgos ecológicos de los hospedadores como impulsores en la estructuración de ensambles de parásitos (ver Bagge et al. 2004; Luque & Poulin, 2008; Timi & Lanfranchi, 2009; Blanar et al., 2011; Alarcos & Timi, 2012; Carballo et al., 2012).

Debido a que los patrones ecológicos tienen un alto grado de multicausalidad y contingencia, los mismos son difíciles de establecer lo cual ha generado críticas entre los ecólogos acerca de la estrategias metodológicas a seguir (Jaksic & Marone, 2007b). Por ejemplo Peters (1991), ecólogo canadiense, cuestionó principalmente la capacidad predictiva de la ecología como ciencia resaltando que el esfuerzo debía focalizarse en mejorar este aspecto. En lo que respecta a la ecología de comunidades Lawton (1999) considera que el grado de contingencia es tan alto que generalizaciones útiles y válidas son prácticamente imposibles. Según Poulin (2007), la parasitología no es ajena a esta controversia ya que es donde se observa una mayor repetitividad de patrones tanto a niveles jerárquicos inferiores (población de parásitos) como superiores (fauna parasitaria de diferentes especies de hospedador. No obstante, el mismo autor sostiene que no se debe desatender a una disciplina como la ecología de comunidades porque ha sido capaz de formular leyes universales y que la búsqueda de patrones robustos constituye actualmente un desafío dentro de la disciplina.

En general, las comunidades parasitarias son más similares entre hospedadores que comparten características geográficas, filogenéticas, ecológicas y/o de desarrollo (Locke et al., 2013). Similitudes en la composición de las comunidades parasitarias son

frecuentemente asociadas con las características de la especie de hospedador ya que de las mismas dependería la transmisión o establecimiento de parásitos (Krasnov et al., 2010; Poulin, 2010; Rigaud et al., 2010; Locke et al., 2014). Además, diferentes especies de hospedadores representarían ambientes con diferente calidad para el establecimiento y supervivencia de parásitos. Diversos autores sostienen que, dado que el tamaño corporal, la tasa metabólica, el nivel trófico y las características reproductivas del hospedador afectan el éxito de colonización y propagación de las especies de parásitos, dichas variables podrían ser comparables a aquellas que definen la calidad de un parche en el marco tradicional de metacomunidades (Kuris et al., 1980; Combes, 2004; Poulin et al., 2011).

En los últimos años se han desarrollado diversos estudios, fundamentalmente en organismos de ambientes acuáticos, sobre la interconectividad de los niveles jerárquicos de organización parasitarios (ej. Luque & Poulin, 2008; Lanfranchi et al., 2009, Timi & Lanfranchi, 2009). Holmes (1990) desarrolló un concepto teórico que permite relacionar la estructura de los diferentes niveles jerárquicos y predecir si las comunidades componentes o las infracomunidades podrían ser subgrupos delimitados dentro de una comunidad compuesta o muestras aleatorias de la misma. En el caso de que la comunidad componente este determinada por la especificidad filogenética de los parásitos, o por su especificidad ecológica o fisiológica dependiente de características fisiológicas o comportamentales de la especie hospedadora, entonces serán esencialmente un subconjunto de la comunidad compuesta, siendo las infracomunidades muestras aleatorias de cada subconjunto. En cambio, si las infracomunidades dependen de las características fisiológicas y/o ecológicas actuando a nivel del individuo hospedador, entonces las infracomunidades serán muestras aleatorias directamente de la comunidad compuesta, siendo la comunidad componente una entidad artificial. Según Timi & Lanfranchi, (2009), ambas situaciones son los extremos de un patrón continuo y no alternativas mutuamente excluyentes.

La diversidad y estructura de comunidades parasitarias ha sido estudiada en general sin considerar la identidad de los parásitos involucrados. La mayoría de los estudios se basan en analizar la riqueza (para ejemplo ver Poulin & Rohde, 1997; Palmeirim et al., 2014; Morand, 2015), abundancia (George-Nascimento et al., 2004; Mouillot et al., 2005; Poulin & George-Nascimento, 2007) o la distancia taxonómica promedio entre especies de parásitos en un ensamble (Luque et al., 2004). En el

presente estudio, se ha observado que cada especie de roedor presentó características propias en cuanto a composición, riqueza y diversidad de parásitos helmintos conservando dichas características aún ocupando más de una unidad de paisaje (ver Capítulo 3). Sin embargo, las comunidades componentes podrían presentar diferencias tanto cuali como cuantitativas de sus infracomunidades, aún teniendo valores de riqueza o diversidad similares. En este contexto surgió preguntarnos si la composición de las infracomunidades de helmintos en los roedores de la Ciudad de Buenos Aires responde a la estructura de las comunidades de sus hospedadores o si los parásitos presentes en cada hospedador son producto de eventos aleatorios y/o propios de cada hospedador en particular. En función de ello se plantearon las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 1: La estructura de las infracomunidades de helmintos están determinadas por las características biológicas, ecológicas y/o filogenéticas del hospedador dado que de dichas características depende la transmisión o el establecimiento de los parásitos.
- Predicción 1: La composición parasitaria de las infracomunidades de helmintos será más similar entre los individuos de una misma especie de hospedador que entre especies diferentes.

- Hipótesis 2: Las similitud de las infracomunidades entre diferentes especies de hospedadores estará determinada por el grado de parentesco filogenético.
  Predicción 2: La composición de las comunidades de parásitos tendrá mayor similitud entre poblaciones de especies comensales (*Mus musculus* y *Rattus spp*.) que entre especies comensales y especies nativas (*Oligoryzomys flavescens*).

Materiales y métodos

1- Análisis de los sitios de captura

Se analizó el grado de semejanza entre sitios de captura en cuanto a la composición de helmintos de las infracomunidades mediante análisis de conglomerados jerárquicos (o cluster). Se utilizó como medida de distancia el índice de Jaccard y para su estimación fueron consideradas las especies de helmintos presentes en cada infracomunidad. Se aplicó el método de encadenamiento promedio (average linkage) o UPGMA (unweighted pair-group method using an arithmetic average) para reducir la varianza entre grupos, (Balzarini et al., 2008). El UPGMA obtiene la distancia entre dos conglomerados promediando todas las distancias entre pares de objetos, donde un miembro del par pertenece a uno de los conglomerados y el otro miembro al segundo conglomerado.

2- Análisis de las infracomunidades y comunidades componentes de helmintos

Se empleó el método de Escalamiento Multi-dimensional No Métrico (NMDS) y el análisis de similitudes (ANOSIM) para explorar en forma gráfica y determinar estadísticamente la separación espacial entre las infracomunidades de parásitos de cada comunidad componente en cada unidad de paisaje. Los análisis se realizaron empleando el paquete vegan del software R.

El Escalamiento Multi-dimensional No Métrico (NMDS) se basa en resumir en pocas dimensiones la configuración espacial de las entidades comparadas en un espacio matemático multidimensional. El término “no métrico” se refiere a que las distancias no se obtienen realizando operaciones matemáticas entre medidas de valor numérico sino que se basan en el orden de cercanía de las entidades. Este método resulta ideal para comparar muestras a partir de una matriz calculada con índices ecológicos de similitud o distancia tradicionales. Este análisis se realizó usando dos tipos de índices: Jaccard (el cual utiliza datos de presencia/ausencia) y Bray-Curtis (utiliza valores de abundancia) de acuerdo a las siguientes fórmulas:

Índice de Jaccard

$$S = a / (a + b + c)$$

Donde:

S= índice de similitud de Jaccard

a= número de especies compartidos entre ambos grupos

b= número de especies presentes únicamente en el primer grupo

c= número de especies presentes únicamente en el segundo grupo

Índice de Bray-Curtis

.

$$S_{jk} = 100 \frac{\sum_{i=1}^{p} 2\min(y_{ij}, y_{ik})}{\sum_{i=1}^{p} (y_{ij} + y_{ik})}$$

(extraído de Somerfield, 2008)

siendo : Y_{ij} e Y_{ik} los individuos de la especie i para la muestra j y la muestra k, el término min(.,.) es el mínimo entre ambos valores y p es el número de especies presente en la muestra total.

La matriz se construyó tomando como dato la abundancia absoluta de las distintas especies de parásitos por hospedador.

Se aplicó el coeficiente de Bray-Curtis ajustado a ceros *(zero-adjusted Bray-Curtis coefficient* en inglés) (Clarke et al. 2006) para salvar la baja incidencia de algunas especies de parásitos en determinadas especies de hospedadores. Para ello se agregó a la matriz de datos original una columna adicional, denominada Dummy (o variable auxiliar), cuyos valores fueron 1 para todos los casos, simulando agregar una especie común de abundancia 1. Esto permite considerar a las celdas vacías en el análisis y suavizar las diferencias cuando hay baja abundancia (Clarke et al., 2006).

A partir del ordenamiento espacial obtenido mediante el NMDS, se aplicó un análisis de similitud (ANOSIM). Este test provee una manera de estudiar estadísticamente si existen diferencias significativas entre dos o más grupos de unidades de muestreo. El ANOSIM, al igual que el NMDS, opera directamente desde una matriz de disimilitud por lo que se recomienda emplear estas técnicas en conjunto. ANOSIM es un procedimiento de permutación no paramétrico que produce un estadístico R, que es una

medida absoluta de distancia entre los grupos. Valores positivos y grandes (hasta 1) de R, indican baja similitud entre los grupos; mientras que valores bajos (hasta 0) indican alta similitud entre grupos. El método asume que las distancias deben ser mayores entre los individuos de grupos diferentes que entre los que se encuentran dentro de un mismo grupo. Si dos grupos de unidades de muestreo son diferentes respecto a su composición de especies, entonces las disimilitudes deberían ser mayores entre los grupos que aquellas dentro de los grupos. Para comprobar la significancia de los datos obtenidos se emplea un método de permutaciones en el que van cambiando las muestras de un grupo a otro de manera aleatoria. Primero se realizó un análisis de similitud para el total de las muestras correspondientes a todas las comunidades componentes, con el objeto de estudiar si los individuos de una misma comunidad componente se parecen más entre sí que con respecto al resto. Posteriormente se realizó el mismo procedimiento pero comparando cada par de comunidades componentes. La hipótesis del test de ANOSIM es que no hay diferencias entre comunidades componentes (es decir, las diferencias entre no son mayor que las diferencias que existen dentro de las comunidades componentes).

Una vez obtenidos los valores de ANOSIM para cada par de comunidades componentes se determinó la contribución porcentual de cada una de las especies de parásitos a la disimilitud obtenida entre cada par de comparaciones. Para ello se llevó a cabo el método de SIMPER (porcentajes de similitud). Este método calcula el porcentaje de disimilitud que existe entre dos grupos y establece las especies que contribuyen a diferenciar a ambas. Este análisis, al igual que ANOSIM, se realizó con el software R, utilizando el paquete vegan.

Resultados

1- Sitios de captura

El dendrograma construido con base en el coeficiente de similitud de Jaccard mostró una separación clara (dismilitud del 80%) entre sitios de muestreos según la especie de hospedador capturado. El primer grupo correspondiente a los ejemplares de *R. norvegicus* capturados en villas de emergencia y espacios verdes se caracterizó por presentar valores altos de riqueza específica y diversidad (cap. 3). El segundo grupo correspondiente a los sitios donde fueron capturados los ejemplares de *O. flavescens* se caracterizó por presentar porcentajes altos de prevalencia de parásitos específicos de este hospedador (cap. 3). Finalmente, un tercer grupo integrado por los sitios de captura de *M. musculus* y *R. rattus* los cuales no se separaron claramente debido a que, a diferencia de *R. norvegicus y O. flavescens*, ambas especies presentaron altos porcentajes de animales no parasitados (*M. musculus*: 16- 68% y *R. rattus* 35,7%) y asimismo entre los ejemplares parasitados sus infracomunidades se caracterizaron por valores de riqueza promedio relativamente baja (Figura 4.1). Por otro lado, dentro de los sitios de captura de *R. norvegicus* se diferenciaron los sitios correspondientes a espacios verdes de los sitios de captura en villas de emergencia lo cual se explica porque en la primer unidad de paisaje la comunidad de *R.norvegicus* presentó 3 especies más de helmintos *(Capilaria sp.; G. neoplasticum y H. diminuta*) además de las especies en común con la comunidad de villas de emergencia (*N. brasiliensis; H. spumosa; H. nana y T. taeniaeformis*). En cambio, dentro del grupo de *M. musculus* no se observó distinción entre los sitios correspondientes a las dos unidades de paisajes porque ambas compartieron las mismas especies de helmintos siendo las diferencias solo cuantitativas (Fig. 4.1)

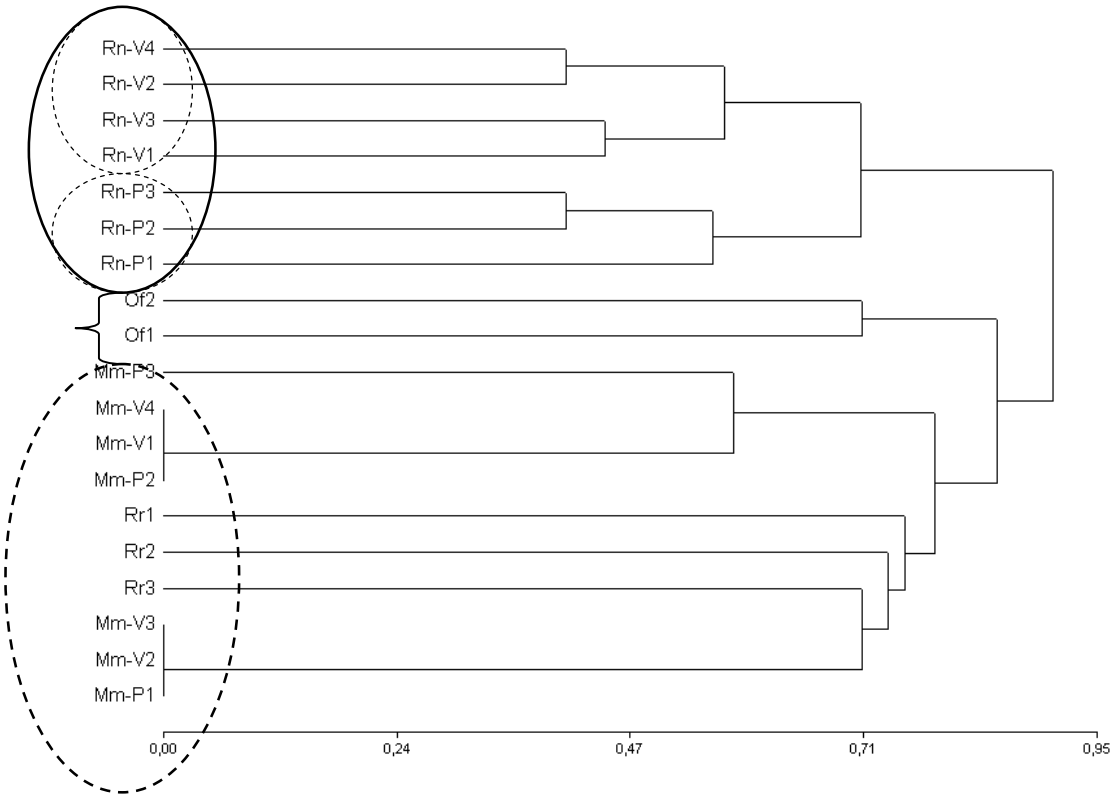

Figura 4.1: dendrograma representando el análisis de conglomerados del índice de Jaccard de las comunidades componentes para cada especie de roedor en cada sitio de captura. Las siglas representan las distintas combinaciones roedor-sitio de captura (Rn= *R. norvegicus*; Rr= *R. rattus*; Mm= *M. musculus*; Of= *O. flavescens*: V= villas de emergencia; P= parques o espacios verdes). El eje horizontal representa la disimilitud (1 - índice de Jaccard).

2- Infracomunidades y comunidades componentes:

El Escalamiento Multi-dimensional No Métrico (NMDS) realizado a partir de la matriz de similitud empleando el índice de Jaccard presentó a las infracomunidades dispersas en el espacio multidimensional no pudiéndose detectar, en general, un agrupamiento claro (Fig. 4.2). Sin embargo, a la derecha de la figura se puede distinguir una nube de puntos que indicaría una mayor concentración de las infracomunidades correspondientes a *R. norvegicus*, tanto de espacios verdes como villas de emergencias.

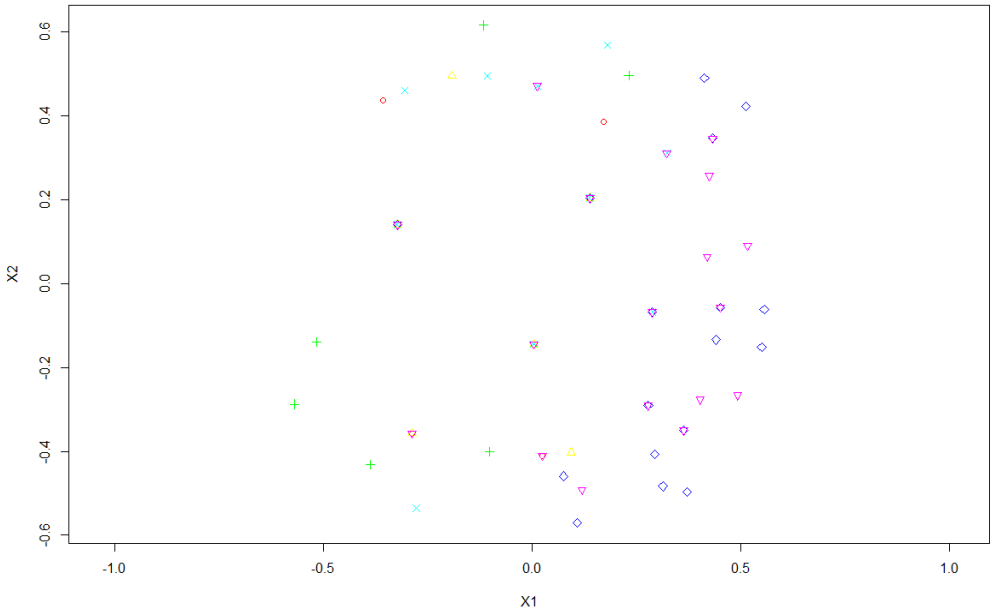

Figura 4.2 NMDS (Jaccard) para los distintos grupos de roedores de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires a partir de la matriz de similitud utilizando índices de Bray Curtis de las infracomunidades de parásitos (triángulos violetas: *R. norvegicus* / villas de emergencia; polígonos azules: *R. norvegicus* / parques; cruces celeste: *R. rattus*; triángulos amarillos: *M. musculus* / villas de emergencia; polígonos rojos *M. musculus* / espacios verdes; cruces verdes *O. flavescens*)

En cambio, utilizando a Bray-Curtis como coeficiente de similitud se pudieron diferenciar claramente 2 subconjuntos donde se concentraron las infracomunidades de 2 especies de hospedadores: por un lado *O. flavescens* en la parte inferior del gráfico y *R. norvegicus* (tanto de espacios verdes y villas de emergencia) en la parte superior izquierda (Figura 4.3). En el resto del área se ubicaron los puntos correspondientes a las infracomunidades de *M. musculus* de espacios verdes y villas de emergencia mientras que los puntos correspondientes a *R. rattus* presentaron una disposición más dispersa aún, ocupando prácticamente toda el área de la figura.

Dado que el Escalado Multidimensional No Métrico empleando al coeficiente de Bray-Curtis mostró un mayor agrupamiento por similitud entre infracomunidades que utilizando el índice de Jaccard se estudió para este índice su significancia estadística a fin de definir si las diferencias observadas entre comunidades compuestas eran significativas (Fig. 4.3).

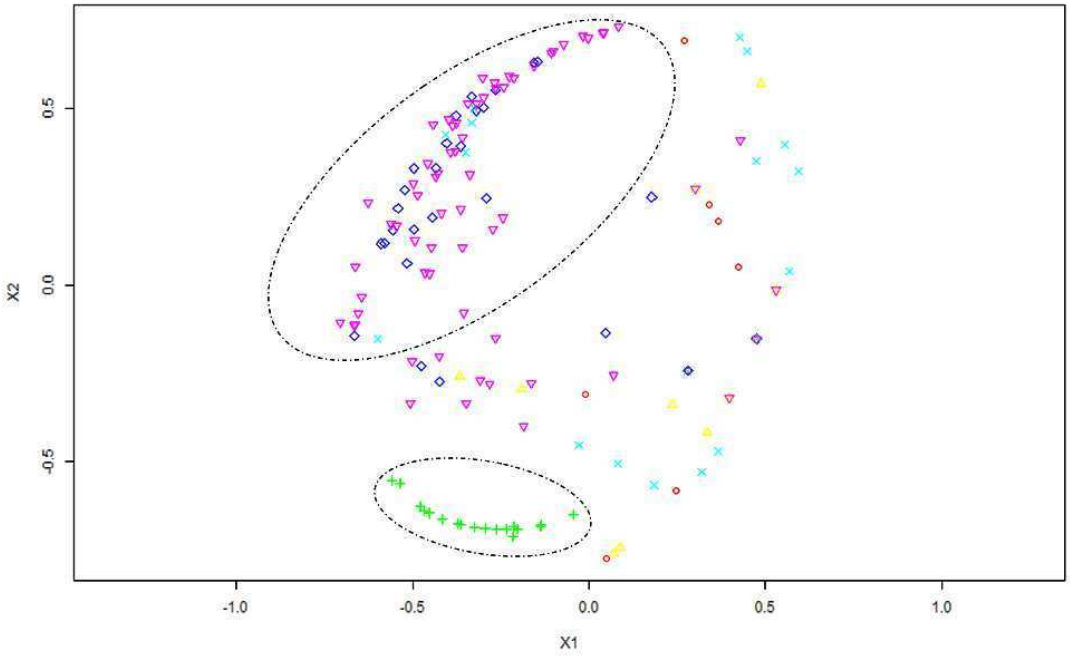

Figura 4.3: NMDS (Bray-Curtis) para los distintos grupos de roedores de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires a partir de la matriz de similitud utilizando índices de Bray Curtis de las infracomunidades de parásitos (triángulos violetas: *R. norvegicus* / villas de emergencia; polígonos azules: *R*. *norvegicus* / parques; cruces celestes: *R. rattus*; triángulos amarillos: *M. musculus* / villas de emergencia; círculos rojos *M. musculus* / parques; cruces verdes *O. flavescens*)

El análisis de similitud (ANOSIM) empleando el índice de Bray-Curtis para el total de la muestra mostró que las infracomunidades, en concordancia con el NMDS, no eran homogéneas entre sí y que existían diferencias entre las comunidades componentes ($R=0.503$; $p<0.001$). La similitud entre las infracomunidades de una misma comunidad componente fue mayor con respecto a la similitud entre las infracomunidades del total de la muestra (figura 4.4).

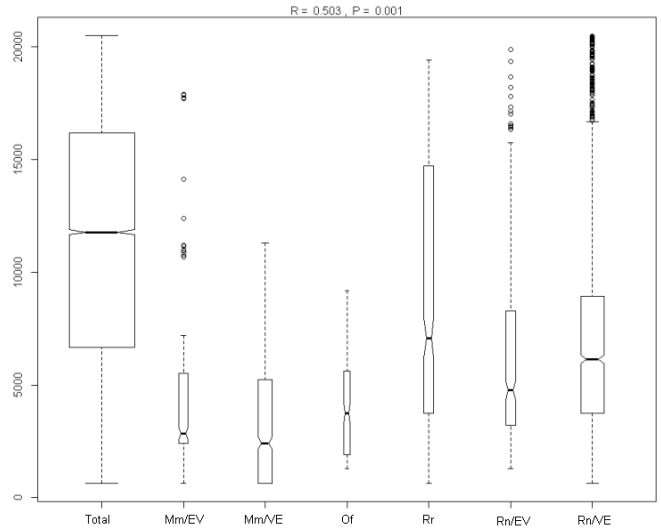

Figura 4.4: Gráfico de box-plot del Análisis de similitud (ANOSIM) para estudiar las diferencias entre los grupos de roedores a partir de la composición y abundancia de la fauna parasitaria, utilizando como índice de distancia al coeficiente de Bray Curtis ajustado a cero. (Referencias: Total: todos los hospedadores; Mm/EV: *M. musculus* capturados en espacios verdes; Mm/VE: *M. musculus* capturados en villas de emergencia; Of: *O. flavescens*; Rr: *R. rattus*; Rn/EV: *R. norvegicus* capturados en espacios verdes y Rn/VE: *R. norvegicus* capturados en villas de emergencia). El eje y indica la disimilitud y cada caja representa la mediana de cada grupo de roedor y los valores comprendidos entre el percentil 25% y el percentil 75% y las barras representan los percentiles 95% y 5%. El ancho de cada caja representa el número de muestras.

En este sentido, los test de ANOSIM realizados para comparar cada una de las combinaciones de las 6 comunidades componentes (15 comparaciones en total) mostraron que, salvo entre *R. norvegicus* de villas de emergencia *y R. norvegicus* de espacios verdes, mayor similitud entre las infracomunidades dentro de una misma comunidad componente que entre dos de ellas, para cada una de las combinaciones definidas (Fig. 4.5).

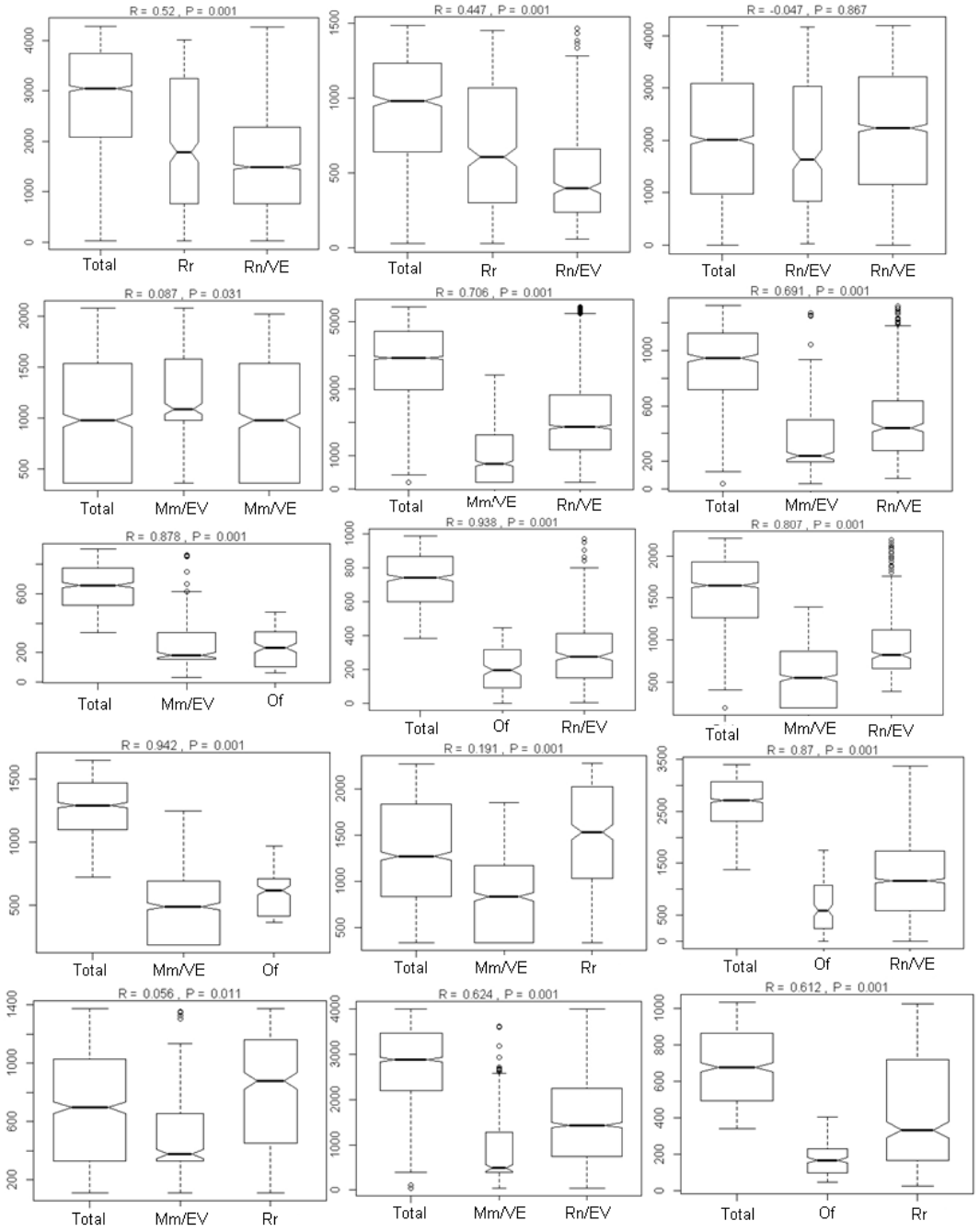

Figura 4.5: Gráfico de box-plot del Análisis de similitud (ANOSIM) entre pares de grupos de roedores de la CABA, utilizando como índice de distancia al coeficiente de Bray Curtis ajustado a cero. En cada caso se representa la disimilitud entre las infracomunidades dentro de cada una de las comunidades componentes y la total considerando a ambas como un único grupo y se calcula el estadístico R que mide si existen diferencias entre las distancias dentro de cada una y la distancia total. (Referencias: idem figura 4.3)

En la tabla 4.1 se muestran los resultados del análisis de SIMPER (porcentaje de similitud) realizado para cuantificar la contribución de las especies de parásitos a fin de establecer las diferencias estudiadas con el índice de Bray-Curtis. En cada comparación se observa la disimilitud promedio del par y las especies de parásitos que más contribuyeron a la disimilitud en orden decreciente de contribución. Se incluyeron aquellas especies que explicaron hasta el 70% de la disimilitud observada entre cada par comunidades componentes posibles.

Par de hospedadores (a - b)	Disimilitud promedio	Especies parasitas que más influyen	% de contribución	Abundancia promedio	
				a	b
Rn/VE - Rr	0.87	*N. brasiliensis*	55.2	106.2	11.3
		H. spumosa	25.3	23.9	2.2
Rn/VE - Rn/EV	0.66	*N. brasiliensis*	63.6	106.2	61.8
		H. spumosa	25.8	23.9	21.9
Rn/VE - Mm/VE	0.91	*N. brasiliensis*	58.2	106.2	0.1
		H. spumosa	28.6	23.9	0.5
Rn/VE - Mm/EV	0.89	*N. brasiliensis*	57.3	106.2	1.1
		H. spumosa	28.1	23.9	0.2
Rn/VE - Of	0.99	*N. brasiliensis*	37.4	106.2	0.0
		Stilestrongylus sp.	36.4	0.0	50.3
Rr - Rn/EV	0.85	*N. brasiliensis*	52.9	11.3	61.8
		H. spumosa	28.2	2.2	21.9
Rr - Mm/VE	0.58	*A. tetraptera*	29.3	13.3	0.0
		N. brasiliensis	24.1	11.3	0.1
		H. spumosa	13.8	2.2	0.5
		H. diminuta	12.1	0.6	0.0
Rr - Mm/EV	0.64	*N. brasiliensis*	32.8	11.3	1.1
		A. tetraptera	25.0	13.3	0.0
		H. spumosa	10.9	2.2	0.2
		H. diminuta	9.4	0.6	0.0
Rr - Of	0.96	*Stilestrongylus sp.*	67.7	0.0	50.3
		Syphacia sp.	9.4	0.0	10.4
Rn/EV - Mm/VE	0.9	*N. brasiliensis*	56.7	61.8	0.1
		H. spumosa	31.1	21.3	0.5
Rn/EV - Mm/EV	0.89	*N. brasiliensis*	56.2	61.8	1.1
		H. spumosa	30.3	21.3	0.2
Rn/EV - Of	0.98	*Stilestrongylus sp.*	38.8	0.0	50.3
		N. brasiliensis	33.7	61.8	0.0
Mm/VE - Mm/EV	0.42	*N. brasiliensis*	33.3	0.1	1.1
		S. obvelata	31.0	1.7	6.8
		T. taeniaeformis	19.0	0.2	0.3
Mm/VE - Of	0.94	*Stilestrongylus sp.*	83.0	0.0	50.3
Mm/EV - Of	0.94	*Stilestrongylus sp.*	80.9	0.0	50.3

Tabla 4.1: especies de parásitos que contribuyen al menos un 70% a explicar las diferencias observadas para cada par de comunidades componentes de roedores, los porcentajes de contribución calculado el análisis de SIMPER, las abundancias medias de las especies en cada grupo.

En la tabla 4.1 se observa que dos nematodes estrongílidos (del orden Strongylida) fueron las especies que aportaron en más del 50% a diferenciar la composición parasitaria de *R. norvegicus* (tanto de villas de emergencias como de espacios verdes) y *O. flavescens* con la de las restantes comunidades componentes del ensamble (*N. brasiliensis* y *S. flavescens* respectivamente). Ambos son nematodes intestinales, pequeños y presentes en abundancias altas. Por otro lado, *H. spumosa* con una contribución menor, entre un 25 y 31%, explicó las diferencias entre *R. norvegicus* de villas y espacios verdes y el resto de las comunidades componentes. Por otro lado, tanto *M. musculus* de villas de emergencia y espacios verdes como *R. rattus* no presentaron especies de parásitos con abundancias los suficientemente altas que permitieran diferenciar a estas tres comunidades componentes de manera tan marcada como en *R. norvegicus* y *O. flavescens*. De hecho, para explicar el 70% de disimilitud entre ellos se requirieron entre 3 y 4 especies de parásitos.

En términos generales se observó, que la comunidad parasitaria de *O. flavescens* es la que presenta mayor disimilitud para con el resto de las comunidades componentes mientras que las menores disimilitudes se detectaron entre ambas comunidades de *M. musculus*, entre ambas de *R. norvegicus* y entre las comunidades de *M. musculus* y *R. rattus*.

Discusión

La pregunta central en la cual se enmarcaron los objetivos e hipótesis de este capítulo fue: *¿Las infracomunidades parasitarias en los roedores de la Ciudad de Buenos Aires responden a la estructura de las comunidades de sus hospedadores o los parásitos presentes en cada hospedador son producto de eventos aleatorios y/o propios de cada individuo hospedador en particular*? Los resultados obtenidos mostraron que las infracomunidades se agruparon en función de las características de su composición y abundancias relativas respondiendo a la estructura de las comunidades de hospedadores. Por lo tanto, y de acuerdo a Holmes (1990), las comunidades componentes definidas en este estudio, serían subconjuntos de la comunidad compuesta y sus infracomunidades muestras aleatorias de las mismas.

De acuerdo a las hipótesis planteadas en este capítulo se esperaba que cada especie de hospedador presentara infracomunidades con características propias y conformaran comunidades componentes con características definidas en cuanto a su composición y abundancia, aumentando la similitud con el parentesco filogenético de los roedores. En el presente estudio, las infracomunidades del ensamble de roedores de CABA se agruparon en 5 comunidades componentes diferentes y lo hicieron de la siguiente manera: las infracomunidades pertenecientes a *R. norvegicus*; las pertenecientes a *O*. *flavescens*; las pertenecientes a *R*. *rattus* y 2 comunidades componentes correspondientes a *M*. *musculus*, una para cada unidad de paisaje donde fue capturada esta especie. Dado que cada comunidad componente presentó características particulares en cuanto a la composición y los niveles de infección de helmintos, se pudo detectar que las principales diferencias entre comunidades componentes fueron de origen cuantitativo más que cualitativo. Esto se debe a la presencia de especies de helmintos en común entre especies de hospedadores. En el capitulo anterior se mencionó a *H. spumosa*, *N. brasiliensis*, *T. taeniaeformis* como las especies de helmintos más generalistas del ensamble de roedores, pero otras especies como *H*. *nana*, *H*. *diminuta* y *M*. *moniliformis* fueron detectadas con prevalencia variada en al menos 2 de las 4 especies de hospedadores.

Según Holmes (1990), la predictibilidad de las infracomunidades puede evaluarse en base al número de especies centrales presentes mientras que en las comunidades componentes, la predictibilidad se evalúa en base a la similitud entre las

infracomunidades que la componen. Las diferencias cuantitativas entre las comunidades componentes se denotan al comparar los niveles de infección de las especies de helmintos que fueron descriptas previamente como especies centrales (ver Capítulo 3). Estas especies fueron tanto especies generalistas, como fue el caso de *H. spumosa* y *N. brasiliensis*, como especialista como *S. flavescens*. Por lo tanto, de acuerdo a las características de las infracomunidades previamente descriptas (capitulo 3) y a los resultados de los análisis realizados en el presente capítulo (NMS y ANOSIM) las comunidades parasitarias que presentarían mayor predictibilidad serían las pertenecientes a *O. flavescens* y a *R. norvegicus*.

Las infracomunidades de *O. flavescens* se caracterizaron por la presencia del nematode nativo, *S. flavescens*. Para que una especie de helminto sea mencionada como una buena descriptora de su comunidad componente, se deben tener en cuenta dos términos: especificidad y fidelidad (Dufrene y Legendre 1997). La especificidad se refiere a la proporción de la abundancia de una especie de parásito presente en una comunidad componente respecto a la abundancia total de esa especie dentro del ensamble. En cambio, la fidelidad describe la proporción de infracomunidades dentro de una comunidad componente que contengan a una especie de parásito. Los elevados niveles de similitud entre las infracomunidades de *O. flavescens* pueden ser entonces interpretados a partir de la alta especificidad y fidelidad que presentó *S. flavescens*, ya que dentro de la comunidad compuesta, solamente estuvo presente en las infracomunidades de *O. flavescens* y todos los integrantes de la comunidad componente estuvieron parasitados con esta especie. Además fue la especie de helminto que más contribuyó en forma porcentual a explicar las disimilitudes detectadas con las otras comunidades componentes del ensamble. Estas características permiten sugerir la predictibilidad, al menos en términos de la presencia de *S. flavescens*, de la comunidad compuesta de helmintos de *O. flavescens*.

Por otro lado, la estructura de las comunidades componentes de helmintos en *R. norvegicus* capturados en las villas de emergencia no se diferenció de las presentes en los capturados en los espacios verdes. Para ambas unidades de paisajes, las infracomunidades presentaron las mismas especies centrales (*N. brasiliensis* y *H. spumosa*) (Cap.3) y sus comunidades componentes no se diferenciaron en la abundancia relativa de sus especies de helmintos (ANOSIM).

Nipostrongilus brasiliensis es un geohelminto que requiere de la presencia de tierra para que los huevos no embrionados que elimina al ambiente puedan completar su ciclo a formas infectantes. En estudios previos realizados en la CABA, *R. norvegicus* fue asociado en las villas de emergencia a sitios con alta cobertura vegetal y en los espacios verdes a sitios con alta cobertura de árboles y/o arbustos (Cavia et al 2009). Aquellos resultados, sumados a los obtenidos en el presente estudio que señalan a *N. brasiliensis* como el helminto de mayor importancia específica en villas y espacios verdes por su alta prevalencia e intensidad (cap. 3) sugieren que las características ambientales presentes en ambas unidades de paisaje podrían favorecer al desarrollo de las formas infectivas del parásito. Por otro lado, la abundancia de *H. spumosa* estaría asociada en forma positiva con el tamaño poblacional del hospedador y al comportamiento social de nidificación ya que es un parásito de ciclo directo (Arneberg, 2002). *Rattus norvegicus* tanto en villas como en espacios verdes es una especie dominante numéricamente (Cavia et al, 2009) y presenta hábitos de nidificación en colonias cuyo tamaño puede variar desde 10 hasta más de 30 individuos (Timm, 1994b). La alta abundancia de *N. brasiliensis* y de *H. spumosa* en las infracomunidades de *R. norvegicus* permitió en nuestros análisis explicar el 70% de las diferencias observadas entre esta y las otras comunidades componentes del ensamble. Esto evidencia que ambas son especies abundantes localmente y comunes en la comunidad componente de *R. norvegicus.*

Por lo tanto, la presencia de especies parásitas centrales es una característica que comparten *R. norvegicus* y *O. flavescens*, lo cual le confiere a ambas especies de hospedadores alta predictibilidad en sus infracomunidades.

Las comunidades de *R. rattus y de M. musculus*, a diferencia de las comunidades componentes de *R. norvegicus* y *O. flavescens*, no presentaron especies que superaran el 60% de prevalencia por lo que no pudieron ser identificas especies centrales. Las especies presentes fueron “satélites” por presentar valores de prevalencia inferiores al 25% (Cap.3). Sus infracomunidades, con respecto a las infracomunidades de *R*. *norvegicus* y de *O*. *flavescens*, presentaron una mayor variabilidad y, consecuentemente, una menor predictibilidad. Esto se podría explicar a partir de las marcadas diferencias observadas entre la riqueza media de helmintos de las infracomunidades y la correspondiente riqueza de cada una de las comunidades componentes. Cabe recordar que en *R. rattus* y en *M*. *musculus* se registró respectivamente una riqueza total de 6 y 4 especies de helmintos, mientras que la

riqueza promedio de sus infracomunidades fue menor a 1 (Cap. 3). Estas características generales muestran a las comunidades de helmintos de estas especies de roedores en la CABA como insaturadas, porque la riqueza de las infracomunidades es mucho menor de las que podrían albergar en relación a la riqueza de sus comunidades. La ausencia de especies centrales y los bajos valores de riqueza y de abundancia son las características que permitirían explicar que fue necesario la contribución de 3 o más especies de helmintos para poder diferenciar en un 70% las comunidades de *M. musculus* de la comunidad de *R. rattus.*

Mus musculus vive en simpatría con *R. norvegicus* en espacios verdes y en villas de emergencia en la CABA (Cavia et al, 2009; Fernández et al, 2007). La marcada similitud entre la composición de su fauna endoparasitaria estaría directamente relacionada a su parentesco filogenético, ya que ambas especies presentan requerimientos ambientales similares. Sin embargo, *M. musculus* exhibió marcadas diferencias cuantitativas entre sus comunidades componentes en la comparación entre unidades de paisajes. En este estudio, *M. musculus* fue capturado en las villas preferentemente en el interior de las viviendas, lo cual permitiría explicar la menor prevalencia y abundancia relativa de helmintos en sus infracomunidades con respecto a las presentes en espacios verdes. De hecho las dos especies de helmintos que contribuyeron en un 64.3% a la diferenciación entre ambas comunidades componentes de *M. musculus* fueron *N. brasiliensis* y *S. obvelata*. La primera es un geohelminto y su infectividad y supervivencia estarían comprometidas en sitios cerrados y construidos, mientras que en la segunda especie la prevalencia se incrementaría con el tamaño de la colonia. *Syphacia obvelata* es un oxiuro de ciclo de vida directa, pero habitualmente los huevos son transferidos a otros hospedadores a través de la ingestión principalmente como resultado del aloacicalamiento (Anderson, 2000; Morand et al, 2006).

Las especies del Gro. Rattus han sido descriptas como competitivamente superiores a *M. musculus* y esta última como muy eficiente para reducir la probabilidad de encuentro mediante el uso de ambientes alternativos (Brown et al. 1996; Caut et al., 2007; Harris & MacDonald, 2007). La inferioridad competitiva de *M. musculus* también le ha permitido a Lund (1996) explicar su presencia en campos agrícolas intervenidos por el hombre en ausencia de especies competidoras. Si bien es necesario desarrollar futuras investigaciones, la hipótesis de segregación de hábitat aparentemente podría explicar las

diferencias observadas entre las comunidades componentes de *M. musculus* en villas y espacios verdes en presencia *R*. *norvegicus*.

La especie más abundante de la comunidad componente de *R. rattus* fue *A. tetráptera*, helminto descripto y registrado en distintas regiones del mundo en alguna de las tres especies de roedores introducidos (Pisanu et al., 2001; Milazzo et al., 2003; Asakawa, 2005; Kataranovski et al., 2011). Sin embargo, de acuerdo a nuestros resultados ha sido una especie específica de la comunidad de *R. rattus*. El uso del hábitat que realiza *R. rattus* en la CABA permitiría explicar la ausencia de especies centrales y por lo tanto la baja predictibilidad que caracterizó a sus infracomunidades. Estudios previos mostraron que *R. rattus* es una especie numéricamente dominante en los ambientes residenciales (Cavia et al. 2009) y el uso preferencial de microhábitats de altura (árboles, techos, cables etc) podrían responder a una estrategia de segregación espacial a fin de reducir interacciones de competencia con *R. norvegicus* (King et al., 2011). En el capítulo siguiente se compara la estructura de las comunidades parasitarias entre ambas especies de ratas y se discute en el contexto de sus estrategias de vida.

La segunda hipótesis planteada en este estudio asume mayor similitud entre las infracomunidades de especies de hospedadores emparentadas filogenéticamente. En este estudio se observó, al comparar de a pares a las 6 comunidades componentes del ensamble, que las mayores disimilitudes se encontraban entre la única especie nativa, *O. flavescens,* y el resto de las especies comensales. *Oligoryzomys flavescens* fue la especie del ensamble, como se mencionó previamente, con mayor especificidad y fidelidad en la composición de su comunidad aunque también se hayan registrado otras especies de helmintos transmitidos por roedores comensales simpátricos (ver cap.3). Por otro lado, las dos especies de ratas como la laucha doméstica son animales invasores y comparten su fauna parasitológica tal como fue registrado en este estudio y mencionado en abundante bibliografía (por ejemplo Milazzo et al., 2003 y 2010; Pulido-Flores et al., 2005; Easterbrook et al., 2007; Kataranovski et al., 2008 y 2010).

A pesar de los resultados obtenidos no podemos afirmar que el patrón observado en la composición helmíntica de las infracomunidades de roedores urbanos de la CABA se debe a un efecto de distancia filogenética o a un conjunto de variables ecológicas como por ejemplo uso de microambiente, comportamiento de forrajeo, competencia, cambios en las tasas de mortalidad, que podrían incidir en las tasas de infección de parásitos y establecimiento, o viceversa. En peces se ha observado que la

convergencia ecológica es un predictor de las similitudes de las comunidades de parásitos igual o más fuerte que la distancia genética de sus hospedadores (Poulin, 2010; Locke et al., 2012). En roedores en cambio, en un meta-análisis realizado en 15 especies de Nuevo México (EEUU), Dallas & Presley (2014) demostraron que la mayoría de las especies de parásitos tienen especificidad por el hospedador indicando la importancia de las relaciones co-evolutivas o co-adaptativas entre hospedadores y parásitos. Pero en vertebrados invasores y cosmopolitas de ambientes urbanos, como es nuestro caso de estudio, con las particularidades biológicas y ecológicas que distinguen a este grupo de organismos, no hay antecedentes en este aspecto y se deberá seguir investigando.

En general, la búsqueda por parte de los ecólogos de comunidades de intentar establecer patrones y leyes generales no es ajena a debates y controversias epistemológicas acerca de la ecología de comunidades y su papel en la ciencia, lo que ha provocado una profunda revisión en sus fundamentos (Jaksic & Marone, 2007b). Los patrones observados en la estructura de las comunidades componentes de helmintos en nuestro estudio y, como también menciona Poulin (2007), muestran un alto grado de contingencia. Las características de la estructura de las comunidades componentes del ensamble de roedores de la CABA son un producto de la asociación entre la composición del ensamble de roedores y las características ambientales propias de la Ciudad de Buenos Aires. Numerosos mecanismos son los que podrían contribuir a que la estructura de la comunidad compuesta sea compleja, donde los hospedadores responden a variaciones ambientales y los parásitos responden a variaciones en las características de los hospedadores, todos contribuyendo a la dinámica de la comunidad compuesta (Dallas & Presley, 2014). No obstante, poder identificar patrones generales dentro de una comunidad biológica con un poder predictivo suficiente como se realizó en este capítulo es útil para enfrentar problemas relacionados a un desarrollo urbano sustentable, como por ejemplo el control de enfermedades infecciosas zoonóticas.

A partir de los resultados obtenidos en el presente capítulo, en las siguientes secciones de esta tesis se profundizará en el estudio de los factores que afectan la abundancia de las diferentes poblaciones de helmintos que contribuyen a definir las diferentes comunidades componentes del ensamble de roedores de la CABA.

CAPÍTULO V

Variaciones en los niveles de infección de helmintos en ratas capturadas en la Ciudad de Buenos Aires

Resumen: El estudio de la ecología del patógeno en ambientes urbanos y los mecanismos que dan forma a la estructura de las comunidades patógeno-hospedador son cruciales para el diseño de programas efectivos de control de enfermedades zoonóticas. El objetivo de este capítulo fue estudiar si las unidades de paisaje son efectivamente buenos predictores de la abundancia de las principales especies de helmintos de ratas en la Ciudad de Buenos Aires. Se pudo observar que las unidades de paisaje tienen efecto sobre la abundancia de las principales especies de helmintos de ratas en la Ciudad de Buenos Aires. Esto ocurre debido a que cada una de las unidades de paisaje estudiadas tiene asociadas características ambientales que influirían, por un lado, sobre la composición y abundancia de roedores y de hospedadores intermediarios y, por otro lado, sobre la supervivencia de formas de vida libre de muchas especies de parásitos y, en su conjunto, sobre los niveles de infección de los parásitos. Además, a pesar de que no habría especies de helmintos que inhiban o favorezcan el establecimiento de otras, fue posible detectar asociaciones entre la abundancia de parásitos con ciclos de vida similares. Este fue el caso de *H*. *diminuta* e *H*. *nana,* que responderían de manera similar a los factores bióticos y abióticos del ambiente.

Palabras clave: Rattus, ambientes urbanos, heterogeneidad ambiental, helmintos, ecología

Introducción

Cambios en las prácticas de uso del paisaje como la fragmentación del hábitat y la urbanización alteran procesos físicos, químicos y biológicos de la Tierra resultando en la actualidad ser los principales contribuyentes al surgimiento de enfermedades zoonóticas emergentes y re-emergentes (McGinnis & Kerans, 2013; Froeschke & Matthee, 2014). La transformación del hábitat puede provocar cambios en la ecología del hospedador, del patógeno, o de ambos provocando así una alteración en la transmisión de enfermedades (Schrag & Wiener 1995; Thompson, 2013). Particularmente, la expansión y concentración de los ambientes urbanos y de las actividades humanas favorecen al desencadenamiento de una cascada de factores que pueden actuar modificando la composición de especies animales y provocar la aparición de agentes de enfermedades infecciosas (Patz *et al.*, 2004; Bradley & Altizer, 2007). El crecimiento urbano desordenado que presentan muchas ciudades de países en vías de desarrollo a dado lugar a una larga serie de inequidades en salud pública y sanidad promoviendo entre otras a la transmisión de helmintiasis zoonóticas (Alirol *et al.*, 2011).

En general, la transmisión de enfermedades parasitarias está caracterizada por presentar dentro de la población del hospedador distribuciones agregadas y una marcada heterogeneidad espacial de infección (Morrill & Forbes, 2012). Las tasas de adquisición y pérdida de parásitos, como ya se mencionó en capítulos previos, pueden ser moduladas por diversas características ecológicas del hospedador (Morand & Poulin, 1998; Arneberg, 2002; Poulin, 2004; Poulin & George-Nascimento, 2007). Las variaciones en las condiciones ambientales pueden funcionar también como fuentes específicas de presión de selección. De hecho, muchos hospedadores silvestres habitan ambientes en los cuales la heterogeneidad espacial tiene un fuerte efecto sobre las interacciones parásitos – hospedador (Behnke *et al.*, 2004; Deter *et al.*, 2007).

Helmintos gastrointestinales de mamíferos terrestres pasan al menos una parte de su ciclo de vida en el ambiente externo por fuera de su hospedador (Froeschke & Matthee, 2014). Las características del hábitat y de variables ambientales, como la humedad y la temperatura, actúan como factores determinantes de la supervivencia de huevos y larvas (Pietrock & Marcogliese, 2003; Mas-Coma et al., 2008; Thieltges et al., 2008) afectando la prevalencia, intensidad y distribución geográfica de helmintos (Froeschke et al., 2010). La abundancia de cualquier especie de parásito varía

espacialmente, alcanzando mayores valores en algunas partes de su rango geográfico que en otras (Poulin, 2006; Poulin & Dick, 2007; Perez-del-Olmo et al., 2011). Según Lagrue y Poulin (2015), las mayores abundancias ocurren en sitios donde los recursos (incluídos los hospedadores) se encuentran en plenitud y las condiciones son propicias para la transmisión y supervivencia de estadíos de vida libre. Diversos autores han encontrado covariaciones espaciales altas entre las abundancias de especies de parásitos con ciclos de vida y requerimientos de recursos similares (Blasco-Costa et al., 2015; Lagrue & Poulin, 2015). Es decir, si 2 especies de helmintos presentan idénticos ciclos de vida y utilizan los mismos hospedadores definitivos e intermedios, es de esperar que si las condiciones ambientales son ideales para una de ellas pudiendo alcanzar el máximo en su abundancia, entonces dichos sitios podrían ser igualmente propicios para la otra especie.

En la Ciudad de Buenos Aires las ratas del género Rattus se encuentran presentes a lo largo de un gradiente de urbanización. *Rattus rattus* es la especie dominante en las áreas residenciales e industriales mientras que *R. norvegicus* en áreas con un grado de urbanización media y baja como lo son las villas de emergencia y los espacios verdes (Cavia et al., 2009). En los capítulos anteriores se propuso que las infracomunidades de helmintos de las ratas estarían respondiendo a las estructura de las comunidades de sus hospedadores particularmente a través de variaciones en sus abundancias relativas. Sin embargo queda por determinar si existe un efecto de las distintas unidades de paisaje, definidas por propias características ambientales, sobre la presencia y abundancia de helmintos.

En la actualidad se reconoce que para el diseño de programas efectivos de control de enfermedades zoonóticas es de suma importancia comprender la ecología del patógeno y los mecanismos que dan forma a la estructura de las comunidades patógeno-hospedador (Bradley & Altizer, 2007; Pedersen & Fenton, 2007). Por lo tanto, a fin de aportar al conocimiento de la ecología del parásito, este capítulo tiene como objetivo general estudiar el papel de las unidades de paisaje como predictores de la abundancia de las principales especies de helmintos de ratas en la Ciudad de Buenos Aires. Para ello se plantearon los siguientes objetivos particulares:

- Estudiar la relación entre las abundancias de las diferentes especies de helmintos con las unidades de paisaje y con características del hospedador como ser tamaño, sexo y densidad poblacional.
- Analizar la variación conjunta de las abundancias de las diferentes especies de helmintos dentro del ensamble de ratas de la CABA.

En función de ello, y de los conceptos planteados en la introducción, se formularon las siguientes hipótesis con sus predicciones asociadas:

Hipótesis 1: A escala de paisaje, en los ambientes con menor grado de urbanización, al aumentar la heterogeneidad espacial y diversidad de ambientes se favorece al establecimiento de parásitos helmintos en ratas.

Predicción 1: Los niveles de infección de helmintos intestinales será mayor en las ratas que habiten las villas de emergencias que las de barrios residenciales.

Hipotésis 2: En un ensamble de hospedadores las especies de helmintos que presenten ciclos de vida similares variaran sus abundancias en forma conjunta dado que la respuesta a los factores bióticos y abióticos del ambiente es similar.

Predicción 2: *Hymenolepis nana* e *H. diminuta* son, entre las especies pertenecientes a la helmintofauna de Rattus, las que presentan mayor similitud en sus ciclos de vida por lo tanto se espera que sus abundancias covaríen en forma positiva en estos hospedadores.

Materiales y métodos. Análisis de datos

Para cada comunidad componente de Rattus se analizó el ajuste al modelo de Janovy et al. (1995) de la distribución de las frecuencias observadas de la riqueza infracomunitaria de sus parásitos helmintos. El modelo asume que, en ausencia de asociaciones e interacciones entre las especies, la distribución de las frecuencias observadas de la riqueza infracomunitaria puede ser predicha por los valores de prevalencia de cada una de las especies que integran la comunidad componente. En este caso, cada especie tendría una probabilidad de infección asociada la cual sería independiente de la presencia de otras especies en el hospedador. Todas las distribuciones fueron puestas a prueba mediante test de bondad de ajuste de Chi-Cuadrado (Zar, 1996).

En este estudio solo se consideraron los helmintos más representativos cuyos valores de prevalencia fueran igual o mayor al 10% siendo *Taenia taeniaeformis, Hymenolepis nana, H. diminuta, Nippostrongylus brasiliensis y Heterakis spumosa* dichas especies. Para el caso de *H. diminuta* se complementaron las muestras del presente estudio con otras provenientes de la misma área de estudio y período de muestreo (ver capítulo 2, apartado “Muestras complementarias incluidas en el estudio – Helmintos coleccionados”). Este cestode fue colectado a partir de un total de 169 ratas capturadas en 4 unidades de paisajes de la CABA. Tres fueron las previamente definidas (villas de emergencias, barrios residenciales y espacios verdes) mientras que, para este caso específico, se incorporó una cuarta que se denominó “depósitos de chatarra” (ver detalles en el capítulo 2).

Para analizar la relación entre la abundancia de las diferentes especies de helmintos con las unidades de paisaje y con características del hospedador y la captura del mismo se realizaron modelos lineales generalizados. Para *H. diminuta, N. brasiliensis* y *H. spumosa* se consideró como variable dependiente al número de vermes o gusanos (o número de escólices en el caso de *H. diminuta*) por rata incluyéndose a los hospedadores no parasitados y debido a la naturaleza de los datos se aplicaron modelos lineales generalizados inflados en ceros (Zuur et al., 2009). Como variables independientes se consideró a la unidad de paisaje, la estación del año de captura, la interacción entre ambas, el sexo y longitud cabeza-cuerpo del hospedador, y el éxito de captura de la campaña (ambas últimas covariables). Los datos se ajustaron inicialmente

a un modelo lineal generalizado con distribución de errores de Poisson (datos discretos) y función de enlace de tipo *log* pero se registró en todos los casos una excesiva sobredispersión del modelo a partir de los residuos de Pearson.

Para los modelos inflados en ceros se probó inicialmente el ajuste de la distribución de errores a Poisson (inflados en ceros) (ZIP) pero, al continuar observando sobredispersión, se ajustaron los datos a un modelo lineal generalizado del tipo binomial negativo inflado en ceros (ZINB). Se utilizó el test de Voung para evaluar la ventaja de utilizar un ZINB en lugar de un modelo binomial negativo regular. Un valor alto y positivo de este test favorece a la elección al modelo inflado en ceros.

La selección de modelos fue realizada por medio de pruebas de bondad de ajuste. Primero se analizó las significancias estadísticas en la parte binomial del modelo y luego en la parte del conteo. Los modelos fueron luego progresivamente simplificados, eliminando los términos no significativos, probando nuevamente el modelo y quedando solamente los términos significativos en el modelo ($p<0,05$). Todos los cálculos fueron realizados utilizando el software R 3.0 (R Development Core Team, 2012). Los modelos ZINB fueron hechos con la librería pscl y todas las pruebas de bondad de ajuste con la librería lmtest.

Para el caso particular de *H. nana* dado que presentó bajos valores de abundancia se utilizó como variable dependiente la presencia (o ausencia) de dichos helmintos en cada infracomunidad. Se aplicaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) asumiendo una distribución de errores binomial binaria o Bernoulli (presencia / ausencia) con función de enlace logit.

Por último, para *T. taeniaeformis* se comparó las prevalencias de dicho parásito entre unidades de paisaje mediante pruebas exactas de Fisher utilizando el software Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al., 2000) dado que no fue posible aplicar los modelos lineales en estos datos.

Se analizó la covariación interespecífica de la abundancia entre pares de especies de helmintos mediante modelos ZINB. Se consideró la abundancia de una de ellas como variable dependiente y la de la otra especie como variable explicatoria. La unidad experimental, al igual que en los modelos anteriores, también fue cada hospedador. Dadas las reducidas abundancias de *H. nana* y *T. taeniaeformis*, su presencia fue incluida como variable explicatoria. La unidad de paisaje fue incluida en el modelo como un factor fijo.

Resultados

Las distribución de frecuencias observadas de las riquezas infracomunitarias no difirieron de las esperadas por el modelo de Janovy en las tres unidades de paisaje (barrios residenciales: χ^2 = 0,064; gl= 6; p= 0,999; v. de emergencia: χ^2 = 0,009; gl= 5; p= 0,999; espacios verdes: χ^2 = 0,334; gl= 8; p = 0,999) (Figs. 5.1, 5.2 y 5.3). Dado que el modelo asume ausencia de asociaciones entre las especies entonces, en cada unidad de paisaje la probabilidad de infección de cada especie de helminto variaría en forma independiente de las otras especies.

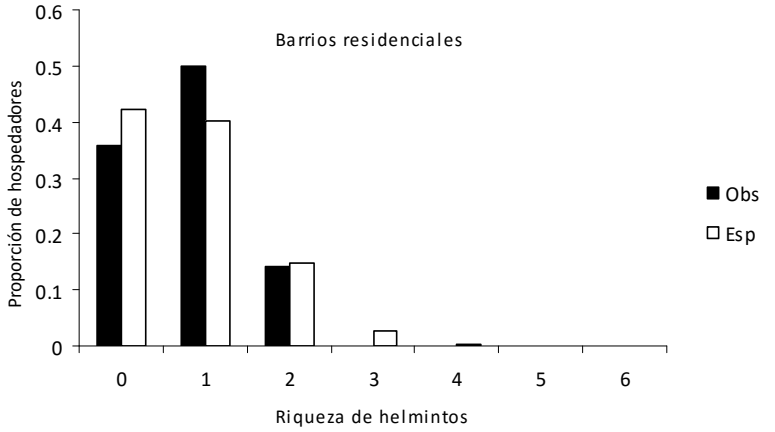

Figura 5.1: distribución de frecuencias de la riqueza específica de parásitos en ratas capturadas en barrios residenciales de CABA. Columnas negras representan los datos observados y las columnas blancas los datos predichos por el modelo nulo de Janovy et al. (1995).

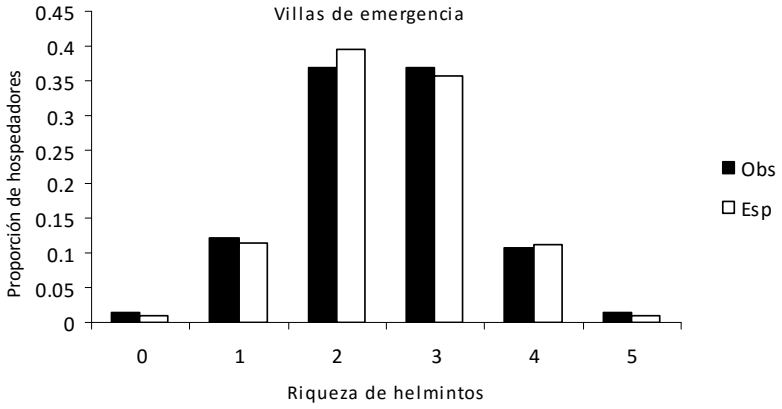

Figura 5.2: distribución de frecuencias de la riqueza específica de parásitos en ratas capturadas en villas de emergencia de CABA. Columnas negras representan los datos observados y las columnas blancas los datos predichos por el modelo nulo de Janovy et al. (1995).

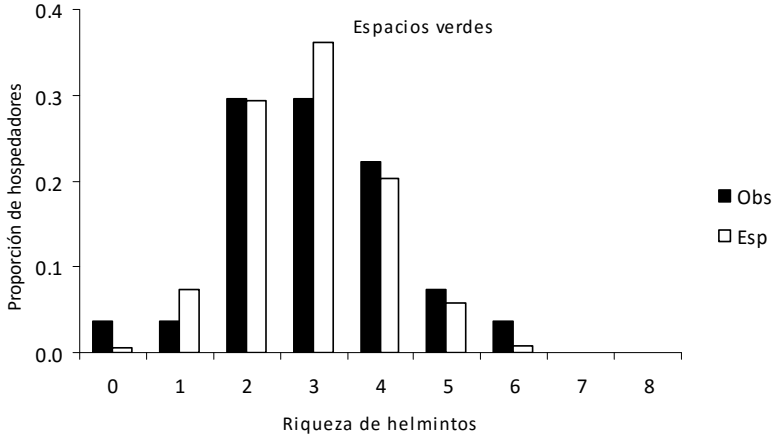

Figura 5.3: distribución de frecuencias de la riqueza específica de parásitos en ratas capturadas en espacios verdes de CABA. Columnas negras representan los datos observados y las columnas blancas los datos predichos por el modelo nulo de Janovy et al. (1995).

Efecto de la unidad de paisaje:

Los resultados obtenidos muestran que la presencia y/o abundancia de todas las especies de helmintos considerados en este estudio (*T. taeniaeformis*, *H. nana*, *H. diminuta*, *N. brasiliensis* y *H*. *spumosa)* en las infracomunidades de Rattus estuvieron afectadas por la unidad de paisaje en la cual el hospedador fue capturado. Los nematodes *N. brasiliensis* y *H. spumosa,* las dos especies con mayor prevalencia general, fueron más abundantes en las ratas pardas capturadas en las villas de emergencia y espacios verdes. Un efecto similar fue observado para *T. taeniaeformis* cuya presencia fue significativamente mayor en ambas unidades de paisaje previamente mencionadas (estuvo incluso ausente en barrios residenciales).

En cambio, sobre ambas especies de Hymenolepis, el efecto fue diferente: *H. nana* tuvo prevalencia significativamente mayor en espacios verdes mientras que *H. diminuta* mostró un mayor porcentaje de animales infectados en villas de emergencia.

Parásito	Variable respuesta	Predictor	Prueba exacta de Fisher			p valor	efecto
T. taeniaeformis	presencia	Espacios verdes	Rn-EV vs Rr			<0.01	+
		V. emergencia	Rn-VE vs Rr			0.01	+
Parásito	Variable respuesta	Predictor	Coeficiente	Error std.	valor z	p valor	efecto
H. nana	presencia	Espacios verdes	4.42	1.96	2.26	0.02	+
		E. de captura	-0.28	0.14	-1.99	0.05	-
H. diminuta	presencia	V. emergencia	-1.33	0.63	-2.11	0.03	+
		Época cálida	-1.62	0.48	-3.36	<0.01	+
	abundancia	Largo corporal	0.01	0.00	2.92	<0.01	+
N. brasiliensis	presencia	E. verdes	-3.52	0.85	-4.16	<0.01	+
		V. emergencia	-3.64	0.71	-5.14	<0.01	+
H. spumosa	presencia	E. verdes	-2.70	1.22	-2.21	0.03	+
		V. emergencia	-2.85	0.94	-3.04	<0.01	+
		Largo corporal	-0.03	0.01	-2.13	0.03	+
	abundancia	B. Resid*Época Fría	-4.03	1.32	-3.05	<0.01	-

Tabla 5.1: Resultados de las pruebas exactas de Fisher y los modelos lineales generalizados que muestran una relación positiva entre unidad de paisaje (barrios residenciales, espacios verdes y villas de emergencia), época de captura (época cálida y época fría), éxito de captura y largo corporal sobre la presencia y abundancia de helmintos en *Rattus rattus* y *R. norvegicus* de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires.

Efecto del éxito de captura sobre la presencia y/o abundancia de helmintos

Se detectó solo para *H. nana* en ratas capturadas en las tres unidades de paisaje. Se encontró un efecto negativo del éxito de captura de Rattus sobre la presencia del parásito (tabla 5.1) observándose que el número de ratas parasitadas con *H. nana* se reducía cuanto mayor era el número de ejemplares capturados por campaña y en cada unidad de paisaje (Fig. 5.4).

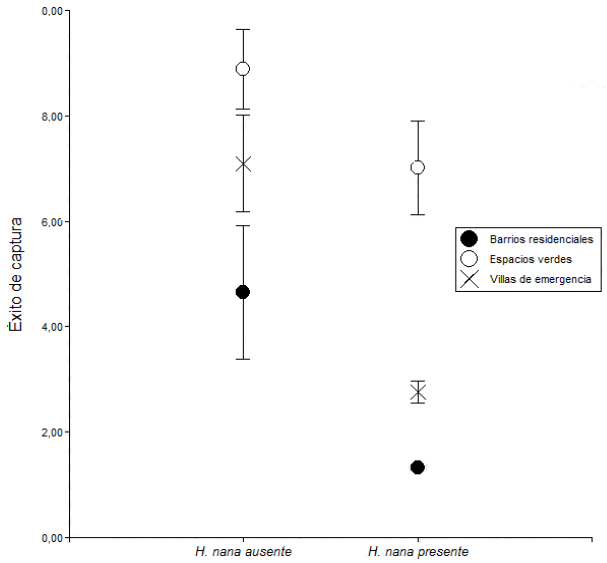

Figura 5.4: Éxito de captura promedio (error estándar entre paréntesis) estando *H. nana* ausente y presente en Rattus spp. para cada una de las unidades de paisaje relevadas en la CABA (espacios verdes, villas de emergencia y barrios residenciales).

Efecto de las características del hospedador y la época de captura sobre la presencia y/o abundancia de helminto :

Dichos efectos fueron detectados para *H. diminuta* y *H. spumosa.* Para el cestode *H. diminuta*, la longitud del cuerpo de los hospedadores ingresó en la parte binomial negativa o de conteo del modelo final, con un coeficiente significativo (y positivo). Por lo tanto, el número esperado de *H. diminuta* sería mayor en las ratas de mayor tamaño corporal. Por otro lado, en la parte logística del ZINB el término estación cálida presentó un coeficiente significativo pero negativo interpretándose que las ratas capturadas en esta época del año presentarían menor probabilidad de estar parasitadas con *H. diminuta* en relación a las capturadas en épocas más frías.

Para *H. spumosa* el tamaño corporal del hospedador también fue un predictor positivo pero en relación al éxito de establecimiento (presencia) del parásito (tabla 5.1). En la parte de conteo del modelo inflado en ceros de *H. spumosa* se detectó un efecto significativo de la interacción unidad de paisaje x época de captura del hospedador. Las ratas capturadas en barrios residenciales durante los meses fríos presentaron menor abundancia de *H. spumosa* respecto al resto de las combinaciones posibles (tabla 5.2) (Fig. 5.7).

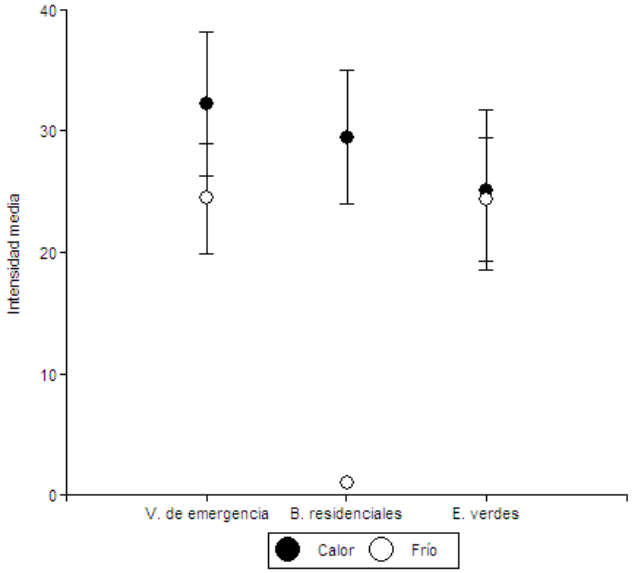

Figura 5.7: intensidad media y sus intervalos de confianza al 95% de *Rattus spp*. co n *H. spumosa* para las 2 época del año de captura de roedores.

Covariaciones interespecíficas

De todas las posibilidades consideradas (Tabla 5.2) sólo se detectó un efecto significativo y positivo entre la presencia de *H. nana* y la abundancia de *H. diminut*a (coeficiente: 1.57; error std: 0.37; valor z: 4.28; p<0.01). Ambas especies de cestodes tienen a la rata como hospedador definitivo y utilizan a artrópodos como hospedador intermediario, *H. diminuta* de manera obligada mientras que *H. nana* puede llegar a presentar un ciclo directo obviando al hospedador intermediario.

Predictor	Variables respuesta		
	H. diminuta	*N. brasiliensi*	*H. spumosa*
H. diminuta		n. s.	n. s.
N. brasiliensis	n. s.		n. s.
H. spumosa	n. s.	n. s.	
H. nana (pres)	+	n. s.	n. s.
T. taeniaeformis (pres)	n. s.	n. s.	n. s.

Tabla 5.2: Resumen de los resultados obtenidos para los modelos ZINB realizados para analizar la covariación de las abundancias entre los pares de helmintos infectando a las ratas de la CABA. (+: efecto significativo positivo; n. s.: efecto no significativo)

Discusión

Los resultados obtenidos en este capítulo indican que las unidades de paisaje serían buenos predictores de la abundancia de las principales especies de helmintos presentes en las ratas de la Ciudad de Buenos Aires. Según estudios previos llevados a cabo en la CABA las características ambientales que permiten identificar la estructura de cada una de sus unidades de paisaje también contribuyen a explicar la composición de la comunidad de roedores presente (Cavia et al. 2009). En este contexto, es de esperar que las características ambientales pudieran afectar no solo a la composición y abundancia de roedores sino también a hospedadores intermediarios y a la supervivencia de formas de vida libre de distintos helmintos, afectando en su conjunto a los niveles de infección. Los resultados del presente capítulo aportan a un mayor conocimiento de las características de las comunidades componentes del ensamble de roedores de la CABA observadas en los capítulos anteriores, particularmente a su diversidad y estructura.

Los helmintos gastrointestinales de los mamíferos terrestres tienen al menos una parte de sus ciclos de vida en el ambiente externo por fuera del hospedador, por lo que las características del hábitat pueden ser cruciales para la supervivencia de huevos o larvas (Brouat et al., 2007). Variaciones espaciales de las tasas de infección (prevalencia, abundancia, intensidad) ya han sido descriptas para un amplio rango de comunidades de helmintos intestinales en roedores tanto urbanos como rurales, donde cambios en la densidad poblacional del hospedador final, intermedio o paraténico dentro del ciclo de vida de una especie de parásito y la probabilidad de supervivencia de los estadíos de vida libre son mencionados como los principales factores asociados a este fenómeno (para ejemplos ver Behnke et al., 2001, 2004; Brouat et al., 2007; Zain et al., 2012; Froeschke & Mattshee, 2014; Hancke & Suárez, 2015).

Como en muchas ciudades alrededor del mundo, *R. rattus* y *R. norvegicus* son las especies de ratas dominantes en la CABA viviendo de manera comensal junto a los habitantes de la ciudad. Ambas especies se encuentran estrechamente relacionadas filogenéticamente, con cariotipos similares y siendo en un principio *R. norvegicus* clasificada como una subespecie de *R. rattus* (Corbet & Harris, 1991). Como ya fue mencionado anteriormente en esta tesis, *R. rattus* y *R. norvegicus* presentaron comunidades componentes de 6 y 8 especies de helmintos respectivamente, siendo la riqueza promedio en sus infracomunidades mayor en las ratas pardas (ver Capítulo 3). De acuerdo a los resultados obtenidos en este capítulo las características ambientales

permitirían explicar la presencia y abundancia de las distintas especies de parásitos helmintos presentes en Rattus.

La presencia de vegetación y cuerpos de agua son las características ambientales que identifican a los espacios verdes y las villas de emergencias de la CABA y son las condiciones y que favorecen al establecimiento de *R. norvegicus*. (Cavia et al., 2009). Asimismo, *H. spumosa* y *N. brasiliensis* fueron previamente descriptas por su elevada prevalencia en *R. norvegicus* como especies de helmintos centrales. *Heterakis spumosa* presenta ciclo directo, por lo tanto su desarrollo depende del tamaño o densidad poblacional del hospedador (ver Arneberg et al., 1998; Arneberg 2001, 2002; Froeschke et al., 2013). Por otro lado, para el geohelminto *N. brasiliensis,* las condiciones ambientales (ej. temperatura, humedad, porcentaje de superficie permeable, etc) juegan un papel determinante para su establecimiento (ver Pietrock & Marcogliese, 2003; Thieltges et al., 2008). En los ambientes donde *R*. *norvegicus* es dominante, ésta se establece construyendo largas madrigueras subterráneas conformando colonias con numerosos integrantes (Timm, 1994b). En este contexto es de esperar que *H. spumosa* y *N. brasiliensis* encuentren en las unidades de paisajes mencionadas y en *R. norvegicus* como hospedador las condiciones propicias para su desarrollo.

En este estudio, a fin de reducir posibles fuentes de variación como es el componente etario y la madurez sexual sobre la riqueza y carga de parásitos (ver Morand & Poulin, 1998; Arneberg., 2002; Han et al., 2015), se buscó trabajar con una muestra homogénea de roedores, todos adultos y sexualmente activos. Sin embargo, en dos de las especies de helmintos se alcanzó a detectar un efecto del tamaño de los hospedadores sobre su abundancia. Este fue el caso de *H. diminuta* y *H. spumosa*. Se ha observado que la masa corporal de un hospedador está positivamente correlacionada con factores que afectan las tasas de transmisión de parásitos, tales como las tasas de movimiento e ingesta de alimentos o simplemente por presentar más espacio físico para albergar un mayor número de individuos (Arneberg, 2002). En general, se reconoce a los parásitos por sus infecciones de larga duración, o incluso crónicas, por lo que no sorprende el hecho que algunas especies tienden a acumularse con la edad del hospedador (Behnke, 1987; Zain et al., 2012).

Asimismo, los resultados obtenidos mostraron que la prevalencia de parásitos con ciclos de vida indirectos, fue significativamente mayor en espacios verdes y villas de emergencia a diferencia de barrios residenciales. La presencia en particular de *T.*

taeniaeformis en estas unidades de paisaje sugiere la existencia de una estrecha interacción de las ratas con otros animales como cánidos o félidos los cuales pueden actuar como hospedadores definitivos de este cestode. La rata para infectarse debe estar en contacto ya sea directo, con perros o gatos, o al menos con su materia fecal. Es probable que la escasa presencia de animales domésticos abandonados en los barrios residenciales y los cada vez más incorporados hábitos de levantar la materia fecal de la vía pública sumado a los hábitos aéreos de las ratas negras contribuyan a avalar la hipótesis de que las ratas negras estarían menos expuestas al contacto con este tipo de parásitos.

La problemática ambiental que sufren las villas de la CABA por la falta de urbanización conlleva a exacerbar las precarias condiciones en las cuales viven los habitantes. Las limitadas condiciones de higiene y salubridad debido a, entre otros factores, a la eliminación incorrecta de residuos orgánicos y el inadecuado almacenamiento de alimentos favorecen a la proliferación de plagas. *Tenebrio castaneum* y *T. confusum* fueron descriptos como plagas domésticas (Robinson, 2005) y ambas especies son los hospedadores intermediarios más comunes para *H. diminuta*. Estos artrópodos se encuentran principalmente en las viviendas como invasores accidentales e infestan una amplia gama de productos relacionados con alimentos expuestos (Robinson, 2005). En el presente estudio *H. diminuta* alcanzó una prevalencia del 60% en los meses calurosos y se redujo al 10% en las ratas capturadas durante los meses de otoño e invierno. Las diferencias en la abundancia del parásito a lo largo del año pueden explicarse a partir de la presencia de sus hospedadores intermediarios *T. castaneum* y *T. confusum*) ya que sus ciclos de vida dependen de condiciones óptimas de temperatura y humedad (Robinson, 2005) Se ha demostrado que la tolerancia térmica que presentan los huevos de *H. diminuta* no limita su distribución (Pappas et al., 1999). Así como las villas de emergencias fueron buenos predictores ambientales de la presencia de *H. diminuta*, los espacios verdes lo fueron para *H. nana*, en particular, los ambientes muestreados estaban localizados a orillas de cuerpos de agua (ver cap. 2) y posiblemente con alto grado de contaminación de materia orgánica por la presencia en áreas próximas de asentamientos precarios con condiciones socio-ambientales insatisfechas (por ejemplo asentamientos ubicados en ambas márgenes de Riachuelo como puede ser la villa 21-24 del barrio de Pompeya). Estas condiciones probablemente favorezcan a una mayor contaminación de materia orgánica actuando como fuente de contagio de parasitosis intestinales, entre otras enfermedades infecciosas. *Hymenolepis nana* es el cestode más

común hallado en humanos alrededor del mundo, especialmente en niños de zonas humildes (Roberts and Janovy, 2009; Malheiros et al., 2014). Zain et al. (2014) sugieren que la transmisión de este cestode puede estar afectada por factores externos (ambientales o climáticos), por ejemplo comprometiendo la supervivencia de los huevos.

Asimismo, las dos especies de cestodes detectadas en las ratas de la CABA , *H*. *nana* e *H*. *diminuta,* mostraron una asociación positiva entre sus abundancias. Si bien ambas especies de helmintos están emparentadas filogenéticamente, *H. nana* es la única especie de cestode que presenta ciclo directo y ocasionalmente utiliza artrópodos como hospedadores intermedios, al igual que *H. diminuta*. Dado estos resultados se podría hipotetizar que ambas especies podrían estar respondiendo de manera similar a los factores bióticos y abióticos del ambiente, lo cual sugiere que hospedadores intermediarios podrían estar también mediando la transmisión de *H*. *nana* en *R*. *norvegicus*.

Otro de los resultados obtenidos en este estudio que podrían avalar esta hipótesis es el efecto significativo que presentó el éxito de captura de Rattus sobre *H. nana*, estando la presencia del parásito inversamente relacionada con esta variable. El éxito de captura indica el número de animales capturados relativizado al esfuerzo de muestreo y es considerado un estimador del número o densidad de animales que hay en el sitio y tiempo donde fue realizado el muestreo. Modelos clásicos (Anderson & May, 1978; 1979) predicen que el número medio de parásitos por hospedador aumenta con mayores densidades del hospedador debido a que aumentan las probabilidades de encuentro con el hospedador (Arneberg et al., 1998; 2015). Sin embargo, existen ejemplos de correlaciones negativas entre la intensidad de infección y la densidad del hospedador (McCallum et al., 2001) en particular observadas en sistemas parásito-hospedador donde los parásitos tienen disponible un número limitado de hospedadores para atacar por unidad de tiempo (Samsing et al., 2014). Por lo que grupos de hospedadores más numerosos diluyen el riesgo individual de ser parasitados, un fenómeno conocido como “efecto dilución” (Mooring & Hart, 1992; Hart, 1994). La dirección hacia donde se manifiesta el efecto de la densidad de hospedadores sobre los niveles de infección, tanto positiva como negativamente, estaría asociada con los modos de infección de los parásitos. Ostfeld & Keesing (2000) demostraron que para las zoonosis transmitidas por vectores, un incremento en la densidad del hospedador producirían una reducción en la prevalencia de infección reduciendo el riesgo de infección. La participación de artrópodos

como hospedadores intermediarios en el ciclo de *H. nana* podría limitar la infectividad de este parásito, por los que un mayor tamaño poblaciónal de ratas podría reducir el riesgo de infección individual.

Si bien la infestación por ratas en las villas es mucho mayor que en los espacios verdes de la CABA y a pesar de la falta de registros estadísticos en nuestra ciudad de casos de himenolepiasis en humanos no se descarta la importancia sanitaria de ambas especies de tenias en el ámbito de la CABA. Zonta et al. (2014) señalan que la pobreza y malnutrición se han movido progresivamente desde áreas rurales hacia urbanas exacerbando las infecciones parasitarias, principalmente en niños. Según diversos autores los factores de riesgo más importantes detectados en niños infectados son: contaminación del ambiente con heces humanas, falta de agua potable y mala higiene ambiental (Thompson, 2001; Navone et al., 2006; Zonta et al. 2014). Por lo tanto, la implementación de adecuadas políticas de prevención mediante programas de higiene, salud pública y control de roedores se tornan necesarios a fin de reducir la infestación en los ambientes de riesgo.

Para finalizar, los resultados de este capítulo mostraron que los niveles de infección de helmintos en poblaciones aisladas de roedores urbanos varían entre unidades de paisaje, de modo que al aumentar la heterogeneidad espacial y diversidad de ambientes se favorecería al establecimiento de parásitos helmintos como es el caso de las villas de emergencia. Los barrios residenciales, cuyos sitios fueron menos heterogéneos biótica y abióticamente a escala individual de los roedores, fueron los que menor abundancia de helmintos presentaron. Y este efecto fue observado tanto para especies de ciclo directo, como indirecto o con estadíos larvales de vida libre. Si consideramos además que las villas de emergencia son asentamientos donde sus habitantes viven con un alto grado de hacinamiento y en condiciones sanitarias precarias e insuficientes, la combinación de estos factores expondría a la población a un mayor riesgo de infecciones zoonóticas, como podrían ser las himenolepiasis. Resta conocer el papel de los pequeños roedores presentes en el área de estudio (*M. musculus* y *O. flavescens*) en la dinámica de transmisión de helmintos y si los niveles de infección de sus poblaciones de parásitos están afectadas por la unidad de paisaje.

CONCLUSIONES Y DISCUSIÓN FINAL

Los roedores son, desde un punto de vista ecológico, uno de los principales componentes de los ecosistemas naturales. Entre otras funciones, es destacada su importancia como alimento para numerosas especies de aves predadoras y mamíferos y en el mantenimiento de la estructura del suelo. De hecho, la construcción de madrigueras y túneles subterráneos facilita la circulación del agua y favorece a la aireación del suelo. En cambio en los ecosistemas urbanizados los roedores son los principales reservorios u hospedadores intermediarios de diferentes especies de helmintos que pueden ser de importancia sanitaria y/o económica para el hombre. Por lo tanto, desde un punto de vista antropocéntrico en los ambientes urbanos los roedores juegan un papel negativo ya que son los principales responsables del mantenimiento de la comunidad de parásitos en dicho ecosistema (Chernousova, 2013).

Los resultados de esta tesis contribuyen al conocimiento de la parasitofauna de roedores en ambientes urbanos pero fundamentalmente aportan a la comprensión del papel del ambiente como predictor de especies parásitas lo cual es clave desde el punto de vista epidemiológico y de prevención de enfermedades. Nuestros resultados mostraron que cada cuatro roedores capturados en la CABA tres estaban parasitados con al menos una especie de helminto. Se pudieron identificar 12 especies diferentes pertenecientes a 3 filum: acantocéfalos, cestodes y nematodes, y entre los cuales se identificaron especies de interés zoonótico, como son *Hymenolepis nana* y *diminuta*. Entre los parásitos observados, muchos de ellos estuvieron presente en más de una especie de hospedador, siendo *Heterakis spumosa, Nippostrongylus brasiliensis y Taenia taeniaeformis* las especies de parásitos más generalistas del ensamble de roedores de la CABA. Sin embargo, cada especie de roedor presentó características propias en cuanto a composición, riqueza y diversidad de parásitos helmintos conservando dichas características aún ocupando más de una unidad de paisaje.

Las infracomunidades dentro de la comunidad compuesta no fueron homogéneas entre sí y se agruparon en función de las características de su composición y abundancias relativas de helmintos respondiendo a la estructura de las comunidades de hospedadores. Las comunidades componentes de *Rattus norvegicus* se caracterizaron por presentar una estructura similar tanto en espacios verdes como villas de emergencia, siendo *N. brasiliensis* y *H. spumosa* sus especies centrales y *H*. *diminuta*, *H*. *nana* y *T*. *taeniaeformis*. las especies satélites. En cambio, la estructura de las comunidades de *Mus musculus* entre las unidades de paisaje mencionadas, espacios verdes y villas de

emergencia, fue diferente dado que *N*. *brasiliensis* estuvo presente con mayor abundancia en los espacios verdes (ver Fig. 6.1).

Por otro lado, así como las infracomunidades de *Oligoryzomis flavescens* presentaron alta predictibilidad debido a la presencia de *Stilestrongylus flavescens* en todos sus individuos (Fig. 6.1), las infracomunidades de *Rattus rattus* fueron difíciles de caracterizar debido a la baja prevalencia de las especies que conformaron su comunidad componente.

A partir de estos resultados se pudo inferir que las características ambientales que definen a las 3 unidades de paisaje consideradas en esta tesis probablemente no solo afecten a la composición y abundancia de roedores, sino también a hospedadores intermediarios y a la supervivencia de formas de vida libre de distintos helmintos, afectando en su conjunto a los niveles de infección de endoparásitos. Por lo tanto es de esperar que dentro de una matriz urbana, las unidades de paisaje pueden llegar a ser buenos predictores de la abundancia de endoparásitos de especies sinantrópicas, como los son los roedores. Los espacios verdes son ambientes que, además de cumplir una función de recreación y esparcimiento para la población dentro de las grandes ciudades (Carrus et al., 2015), tienen una importante función en la conservación de especies animales y vegetales dentro de un contexto urbano. Los parques urbanos y otras zonas verdes incluyen, en muchos casos, corredores ribereños y parches remanentes de vegetación nativa, por lo que pueden tener un papel importante en la protección de especies silvestres nativas, particularmente pequeños mamíferos como los roedores (Ferguson et al. 2001; Mahan & O'Connell, 2005). En la Fig. 6.1 se observa que 2 de las especies parásitas, *T*. *taeniaeformis* y *H. spumosa*, parasitaron a las 3 especies de roedores allí presentes, mostrando incluso un “salto” de hospedador invasor a nativo. Este patrón es recurrentemente observado en parásitos de hospedadores invasores, lo que les permite establecerse en el ambiente invadido independientemente de la supervivencia de su hospedador original (teoría de la liberación del enemigo (ver capítulo 1 Introducción) (Torchin et al., 2001; Torchin et al., 2003). Ambas son especies con una distribución cosmopolita en roedores múridos pero hasta el presente no habían sido descriptas para *O*. *flavescens*. *Taenia taeniaeformis* ha sido registrado en Argentina en hospedadores nativos, entre ellos en el roedor subterráneo tuco-tuco *Ctenomys talarum* (Rossin et al., 2004) y en el ratón de pastizal pampeano *Akodon azarae* (Miño et al., 2013), mientras que *H. spumosa* ha sido observado en el ratón oliváceo (*Abrothrix olivaceus*) de la región

metropolitana de Santiago de Chile (Chile) en sitios donde convive con las ratas y lauchas sinantrópicas (Landaeta-Aqueveque et al., 2007).

Las características ambientales que, según Cavia et al (2009), identifican a los espacios verdes y que resultan predictores de la presencia de *R. norvegicus* (disponibilidad de agua, presencia de herbáceas y superficie ocupada por desarrollo urbano con cobertura vegetal), también caracterizan a las villas de emergencia. Esto permitiría explicar la alta semejanza que presentaron ambas comunidades componentes. La alta abundancia de *N. brasiliensis* y *H*. *spumosa*, indican que los sitios que *R. norvegicus* habitualmente utiliza presentan tanto condiciones propicias para el desarrollo de geohelmintos como también para la transmisión de sus parásitos de ciclo de vida directo ya que la disponibilidad de suelo natural facilita el cavado y por lo tanto la formación de grandes colonias en madrigueras subterráneas. La diferencia entre ambas unidades de paisaje radica en que en villas de emergencia estas condiciones ocupan patios, jardines y parches de vegetación espontánea en los alrededores de las viviendas, lo cual implicaría un alto grado de contacto entre los seres humanos, roedores y parásitos, mientras que en los espacios verdes las áreas vegetadas son más extensas y la presencia humana se reduce a visitantes ocasionales (Cavia, 2006).

Por otro lado, *M. musculus* y *R. norvegicus* pueden coexistir en simpatría tanto en los espacios verdes como en las villas de emergencia de la CABA sin embargo, en esta ultima unidad de paisaje *M. musculus* selecciona preferentemente el interior de las viviendas, principalmente habitaciones o en las cocinas (Cavia, 2009). Estas diferencias en el uso del microhabitat por *M. musculus* se vieron reflejadas en el nivel de infección de *N. brasiliensis* cuyos ciclos de vida dependen de determinadas condiciones ambientales. Un menor contacto con zonas contaminadas con larvas de este nematode, como lo son las superficies permeables y con vegetación, explicaría su baja prevalencia en las villas de emergencia. Es probable que la presión de competencia y predación por parte de *R. norvegicus* sobre *M. musculus* (ver Caut et al., 2007) y la presencia de animales domésticos obliguen a las lauchas a buscar refugio en el interior de las viviendas.

Por último los barrios residenciales e industriales, siendo según Cavia et al. (2009) las unidades de paisaje con menor abundancia y diversidad de roedores, se caracterizaron por presentar los niveles más bajos de infección de helmintos en comparación con las otras unidades de paisajes. *Rattus. rattus* es en los barrios residenciales la especie dominante ya que puede explotar exitosamente los estratos

aéreos del entramado urbano (techos, árboles, tendidos eléctricos etc) (Cavia et al., 2009). En estrecha asociación con estas características su comunidad componente de helmintos estuvo caracterizada por bajos niveles de infección de todas sus especies parásitas. El mayor ordenamiento urbano, en relación con el crecimiento desordenado de las villas de emergencia, favorecería tanto a la reducción de la riqueza de hospedadores como así también en sus cargas parasitarias.

Los resultados parasitológicos obtenidos de esta investigación sumados a antecedentes previos de estudios llevados a cabo por investigadores de nuestro laboratorio (Fernández et al., 2007; Cueto et al., 2008; Cavia et al 2009, Hancke et al., 2011) indican que los habitantes de las villas de emergencia serían dentro de la CABA las poblaciones más expuestas a enfermedades de origen zoonótico. La alta carga parasitaria que presentaron las ratas allí capturadas refleja el grado de contaminación ambiental por formas infectivas de helmintos (huevos, larvas) presente en estos ambientes. Según Ayral et al. (2015), la relación observada entre los niveles de infección en ratas urbanas y características ambientales se deben tanto al efecto directo del ambiente sobre el agente infeccioso como al aumento del tamaño poblacional de ratas en los zonas marginales de una ciudad). La alta densidad de habitantes (Dirección General de Estadísticas y Censos, 2010) y el déficit de servicios urbanos básicos que caracterizan a las villas de emergencias facilitan la diseminación de enfermedades infecciosas, no solamente en Buenos Aires sino tambien en general en otras grandes ciudades (Ehrenberg & Ault 2005). Entre las enfermedades mencionadas se encuentran las parasitosis intestinales, filariasis, esquistosomiasis, oncocercosis, leishmaniasis, enfermedad de Chagas, entre otras. Este tipo de enfermedades son llamadas “enfermedades desatendidas” (“neglected diseases” en inglés) debido a que las personas afectadas viven en la pobreza y, en general, no son de denuncia obligatoria por lo que los sistemas de salud pública de muchos países no son percibidas con la magnitud y difusión de otras enfermedades, como pueden ser HIV/SIDA, tuberculosis y malaria (Ehrenberg & Ault 2005).

La mayoría de las enfermedades infecciosas emergentes tienen un origen silvestre (Jones et al., 2008). Procesos como las invasiones biológicas pueden conducir a nuevas interacciones hospedador – parásito y oportunidades de infección, con el potencial de afectar tanto al ser humano, la vida silvestre y a ecosistemas y su capacidad de resiliencia (Dunn & Hatcher, 2015). Las urbanizaciones son fenómenos que aceleran e intensifican estos impactos sobre las interacciones de la enfermedades zoonóticas y sus

hospedadores (Mackenstedt et al., 2015; Neiderud; 2015). Particularmente para Rattus spp., Morand et al. (2015) resumieron el impacto que tienen sobre la salud humana y la fauna nativa la invasión de estos roedores y el papel que cumplen los parásitos en este proceso. Los autores concluyen que los riesgos de aparición de enfermedades zoonóticas dependen de: 1- las especies de parásitos introducidasy de las especies presentes en las poblaciones de roedores nativos; 2-de la capacidad de los parásitos invasores de infectar a nuevos hospedadores y de su infección con parásitos locales y 3- de las características ecológicas de los sitios invadidos (diversidad de especies nativas, estructura del hábitat y conectividad).

A nivel global, Wells et al. (2015) observaron que la riqueza y composición de ensambles de helmintos en *R. norvegicus* y *R. rattus* varían de manera conjunta a escalas geográficas y a nivel local estarían asociados a conjuntos de parásitos nativos. Los autores sugieren que tales patrones solo pueden interpretarse en relación a complejas interacciones que vinculan a las especies sinantrópicas con la fauna hospedadora local, tanto a escala local como global, incluyendo aquellas con los humanos y animales domésticos. En este sentido, Bordes et al. (2015) recomiendan profundizar el estudio acerca de las formas de transmisión de parásitos y la evaluación del riesgo de enfermedad en humanos, centrándose en tres aspectos principales: el flujo de parásitos entre diferentes especies de roedores, su distribución en el espacio y el tiempo dentro de la comunidad compuesta de hospedadores y el grado de contacto roedor-humano.

Los estudios dentro de un abordaje ecológico, como la presente tesis, que formulan preguntas e hipótesis acerca de la dinámica de transmisión de parásitos dentro de un ensamble de hospedadores, (ya sea dentro de una trama trófica o incluso dentro de ecosistemas) y que reconocen que muchas enfermedades desatendidas están relacionadas a factores socio-económicos aplican conceptos del marco conceptual surgido en los últimos años denominado “One Health” (incluso antes que este se popularice) (Jenkins et al., 2015). Este enfoque interdisciplinario, coordinado y colaborativo reconoce que el estado de salud de humanos, animales y ecosistemas están íntimamente relacionados (Zinsstag, 2012). En un mundo cambiante y globalizado, las grandes ciudades se asemejan y se interconectan entre sí cada vez más. El propósito de esta tesis es que los resultados aquí presentados sean de utilidad para comprender mejor la dinámica de transmisión de enfermedades zoonóticas dentro de ambientes urbanos y que contribuyan en la toma de decisiones de nuevas y efectivas medidas de prevención.

Los roedores, además de representar un buen modelo biológico para el desarrollo de modelos de transmisión de patógenos en ambientes urbanos, son animales cuya presencia son consecuencia en muchas ocasiones de deficiencias de un adecuado manejo ambiental. Por lo que el vínculo entre enfermedad-roedor-calidad ambiental está íntimamente conectado, necesitando de enfoques holísticos que integren los diversos aspectos que puedan llegar a influenciar en la transmisión de una enfermedad zoonótica.

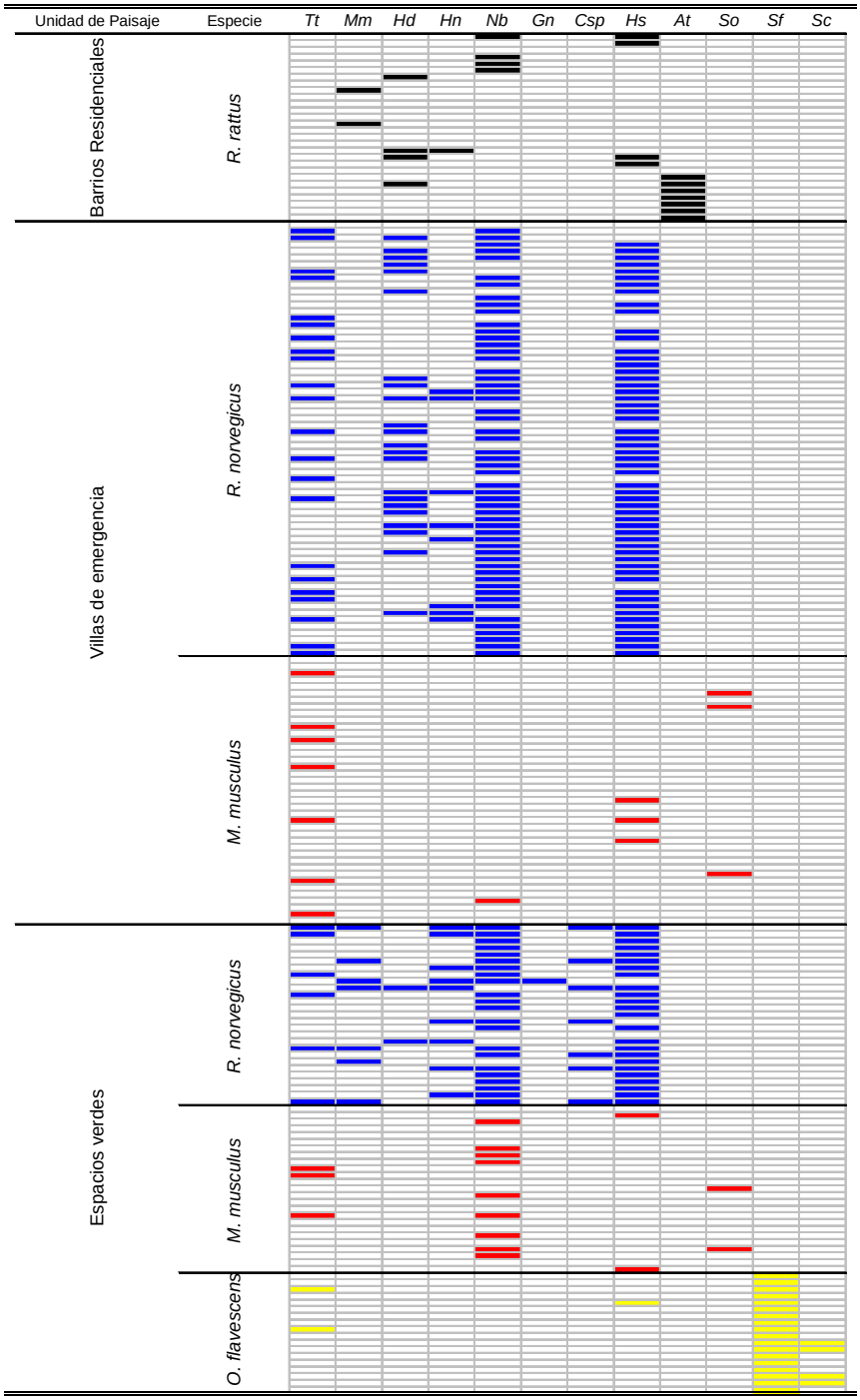

Figura 6.1: tabla bipartida mostrando la interacción entre las especies de helmintos y sus infracomunidades para las 6 comunidades componentes de los roedores de la CABA. En sentido vertical se encuentran ordenados todos los hospedadores prospectados según la comunidad componente a la cuál representan, mientras que en sentido horizontal se ordenan las especies de helmintos. Cada celda coloreada significa la presencia de la especie de helminto correspondiente en un individuo hospedador. (*Tt: T. taeniaeformis; Mm: M. moniliformis; Hd: H. diminuta; Hn: H. nana; Gn: G. neoplasticum; Csp: Capillaria sp.; Hs: H. spumosa; At: A. tetraptera; So: S. obvelata; Sf: S. flavescens; Sc: S. carlitosi*).

BIBLIOGRAFÍA

Alarcos, A. J. & Timi, J. T. (2012). Parasite communities in three sympatric flounder species (Pleuronectiformes: Paralichthyidae). *Parasitology Research* **110**, 2155-2166.

Alirol, E., Getaz, L., Stoll, B., Chappuis, F. & Loutan, L. (2011). Urbanisation and infectious diseases in a globalised world. *The Lancet infectious diseases* **11**, 131-141.

Anderson, R. C. (2000). *Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission*. Cabi Publishing, Oxon, New York.

Anderson, R. M. & May, R. M. (1978). Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory processes. *The Journal of Animal Ecology* **47**, 219-247.

Anderson, R. M. & May, R. M. (1979). Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* **280**, 361-367.

Arneberg, P. (2001). An ecological law and its macroecological consequences as revealed by studies of relationships between host densities and parasite prevalence. *Ecography* **24**, 352-358.

Arneberg, P. (2002). Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography* 25(1), 88-94.

Arneberg, P., Skorping, A., Grenfell, B. & Read, A. F. (1998). Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **265**, 1283-1289.

Asakawa, M. (2005). Perspectives of host-parasite relationships between rodents and nematodes in Japan. *Mammal Study* **30**, 95-99.

Ayral, F., Artois, J., Zilber, A. L., Widén, F., Pounder, K. C., Aubert, D., et al. (2015). The relationship between socioeconomic indices and potentially zoonotic pathogens carried by wild Norway rats: a survey in Rhône, France (2010–2012). *Epidemiology and Infection* **143**, 586-599.

Bagge, A. M., Poulin, R. & Valtonen, E. T. (2004). Fish population size, and not density, as the determining factor of parasite infection: a case study. *Parasitology*, **128**, 305-313.

Baker, P. J. & Harris, S. (2007). Urban mammals: what does the future hold? An analysis of the factors affecting patterns of use of residential gardens in Great Britain. *Mammal Review* **37**, 297-315.

Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A. & Robledo C.W. (2008). *Infostat. Manual del Usuario*. Editorial Brujas, Córdoba, Argentina.

Battersby, S. A., Parsons, R. & Webster, J. P. (2002). Urban rat infestations and the risk to public health. *Journal of Environmental Health Research* **1**, 57-65.

Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1999). *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. Barcelona, España: Omega.

Behnke, J. M., Barnard, C. J., Bajer, A., Bray, D., Dinmore, J., Frake, K., et al. (2001). Variation in the helminth community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from three comparable localities in the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology* **123**, 401-414.

Behnke, J. M., Harris, P. D., Bajer, A., Barnard, C. J., Sherif, N., Cliffe, L., et al. (2004). Variation in the helminth community structure in spiny mice (*Acomys dimidiatus*) from four montane wadis in the St Katherine region of the Sinai Peninsula in Egypt. *Parasitology* **129**, 379-398.

Berdoy, M. & MacDonald, D. W. (1991). Factors affecting feeding in wild rats. *Acta Ecologica* **12,** 261-279.

Blanar, C. A., Marcogliese, D. J. & Couillard, C. M. (2011). Natural and anthropogenic factors shape metazoan parasite community structure in mummichog (*Fundulus heteroclitus*) from two estuaries in New Brunswick, Canada. *Folia Parasitologica* **58**, 240.

Blasco-Costa, I., Rouco, C. & Poulin, R. (2015). Biogeography of parasitism in freshwater fish: spatial patterns in hot spots of infection. *Ecography* **38**, 301-310.

Bordes, F., Blasdell, K. & Morand, S. (2015). Transmission ecology of rodent-borne diseases: New frontiers. *Integrative Zoology* **10**, 424-435.

Bordes, F. & Morand, S. (2008). Helminth species diversity of mammals: parasite species richness is a host species attribute. *Parasitology* **135**, 1701-1705.

Bordes, F. & Morand, S. (2009). Parasite diversity: an overlooked metric of parasite pressures? *Oikos* **118**, 801-806.

Bordes, F., Morand, S., Kelt, D. A. & Van Vuren, D. H. (2009). Home range and parasite diversity in mammals. *The American Naturalist* **173**, 467-474.

Bradley, C. A. & Altizer, S. (2007). Urbanization and the ecology of wildlife diseases. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 95-102.

Brooks, D. R. & Hoberg, E. P. (2007). How will global climate change affect parasite–host assemblages?. *Trends in Parasitology* **23**, 571-574.

Brouat, C., Kane, M., Diouf, M., Ba, K., Sall-DramE, R. & Duplantier, J. M. (2007). Host ecology and variation in helminth community structure in Mastomys rodents from Senegal. *Parasitology* **134**, 437-450.

Brown, K. P., Moller, H., Innes, J. & Alterio, N. (1996). Calibration of tunnel tracking rates to estimate relative abundance of ship rats (*Rattus rattus*) and mice (*Mus musculus*) in a New Zealand forest. *New Zealand Journal of Ecology* **20**, 271-275.

Bursey, C. R., Goldberg, S. R. & Parmelee, J. R. (2001). Gastrointestinal helminths of 51 species of anurans from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. *Comparative Parasitology* **68**, 21-35.

Bush, A. O. & Holmes, J. C. (1986). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Canadian Journal of Zoology* **64**, 132-141.

Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. & Shostak, A. W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology* **83**, 575-583.

Cabrera, A. L. & Zardini, E. M. (1993). *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. Acme S.A.C.I, Buenos Aires.

Carballo, M. C., Cremonte, F., Navone, G. T. & Timi, J. T. (2012). Similarity in parasite community structure may be used to trace latitudinal migrations of Odontesthes smitti along Argentinean coasts. *Journal of Fish Biology* **80**, 15-28.

Carrus, G., Scopelliti, M., Lafortezza, R., Colangelo, G., Ferrini, F., Salbitano, F. et al. (2015). Go greener, feel better? The positive effects of biodiversity on the well-being of individuals visiting urban and peri-urban green areas. *Landscape and Urban Planning* **134**, 221-228.

Castro, S. A., Marone, L. & Jaksic F. M. (2007). *Invasiones*. Capítulo 13 en Ecología de comunidades, 2ª edición (Jaksic, F. M. & Marone, L.), Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago, 336pp.

Caut, S., Casanovas, J. G., Virgos, E., Lozano, J., Witmer, G. W. & Courchamp, F. (2007). Rats dying for mice: modelling the competitor release effect. *Austral Ecology* **32**, 858-868.

Cavia, R. (2006). *Los roedores de la ciudad de Buenos Aires: un estudio orientado al control.* Tesis Doctoral, FCEN-Universidad de Buenos Aires.

Cavia, R., Cueto, G. R. & Suárez, O. V. (2009). Changes in rodent communities according to the landscape structure in an urban ecosystem. *Landscape and Urban Planning* **90**, 11-19.

Chaisiri, K., Siribat, P., Ribas, A. & Morand, S. (2015). Potentially zoonotic helminthiases of murid rodents from the Indo-Chinese peninsula: impact of habitat and the risk of human infection. *Vector-Borne and Zoonotic Diseases* **15**, 73-85.

Chernousova, N. F. (2013). Role of wildlife small rodents of the city parks and park-forests in helminth epizootology by the example of *Apodemus Uralensis* Pallas, 1811. *Beiträge zur Jagd und Wildforschung*, **38**, 341-347.

Clarke, K. R., Somerfield, P. J. & Chapman, M. G. (2006). On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray–Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **330**, 55-80.

Combes, C. (2001). *Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press.

Corbet, G. B. & Harris, S. (1991).*The Handbook of British Mammals*. Oxford, UK, Blackwell, 588 pp.

Coto, H. (1997). *Biología y control de ratas sinantrópicas*. Editorial Abierta: Buenos Aires.

Cueto, G. R., Cavia, R., Bellomo, C., Padula, P. J. & Suárez, O. V. (2008). Prevalence of hantavirus infection in wild *Rattus norvegicus* and *R. rattus* populations of Buenos Aires City, Argentina. *Tropical Medicine & International Health* **13**, 46-51.

Cueto, V. R. & Casenave, J. L. (1999). Determinants of bird species richness: role of climate and vegetation structure at a regional scale. *Journal of Biogeography* **26**, 487-492.

Dallas, T. & Presley, S. J. (2014). Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. *Oikos* **123**, 866-874.

Daszak, P., Cunningham, A. A. & Hyatt, A. D. (2000). Emerging infectious diseases of wildlife-threats to biodiversity and human health. *Science* **287**, 443-449.

Davis, M. A., Grime, J. P. & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* **88**, 528-534.

Deter, J., Chaval, Y., Galan, M., Berthier, K., Salvador, A. R., Casanova Garcia, J. C. & Charbonnel, N. (2007). Linking demography and host dispersal to *Trichuris arvicolae* distribution in a cyclic vole species. *International Journal for Parasitology* **37**, 813-824.

Di Virgilio, M. M. & Vio, M. (2009). *La geografía del proceso de formación de la región metropolitana de Buenos Aires.* Universidad de Texas.

Dirección General de Estadísticas y Censos (2010). *Resultados provisionales del Censo Nacional de Población, Hogares y Viviendas 2010 en la Ciudad de Buenos Aires*. Ministerio de Hacienda, Gobierno de la Ciudad de Buenos Aires, República Argentina.

Dobson, A. P. (1990). *Models for multi-species parasite-host communities*. In: Esch, G., Bush, A. O. and Aho, J. M. (eds), Parasite communities: patterns and processes. Chapman and Hall, 261–288 pp.

Dufrêne, M. & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* **67**, 345-366.

Dunn, A. M. & Dick, J. T. (1998). Parasitism and epibiosis in native and non□native gammarids in freshwater in Ireland. *Ecography* **21**, 593-598.

Dunn, A. M. & Hatcher, M. J. (2015). Parasites and biological invasions: parallels, interactions, and control. *Trends in Parasitology* **31**, 189-199.

Easterbrook, J. D., Kaplan, J. B., Vanasco, N. B., Reeves, W. K., Purcell, R. H., Kosoy, M. Y., et al. (2007). A survey of zoonotic pathogens carried by Norway rats in Baltimore, Maryland, USA. *Epidemiology and Infection* **135**, 1192-1199.

Echeverría, A. (2006). *Patrón de Crecimiento Urbano y segregación Socio-espacial en el Gran Buenos Aires. El caso de Moreno*. Maestría en Hábitat y Vivienda, Universidad Nacional de Mar del Plata.

Ehrenberg, J. P. & Ault, S. K. (2005). Neglected diseases of neglected populations: thinking to reshape the determinants of health in Latin America and the Caribbean. *BMC Public Health* **5**, 119.

Elton, C. S. (1958). *The ecology of invasions by animals and* plants. Methuen, London, UK

Ershler, R. (2003). Animal Diversity Web (on-line). Accessed October 17, 2013 at http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts//.

Ezenwa, V. O., Price, S. A., Altizer, S., Vitone, N. D. & Cook, K. C. (2006). Host traits and parasite species richness in even and odd-toed hoofed mammals, Artiodactyla and Perissodactyla. *Oikos* **115**, 526-536.

Feliu, C., Renaud, F., Catzeflis, F., Hugot, J. P., Durand, P. & Morand, S. (1997). A comparative analysis of parasite species richness of Iberian rodents. *Parasitology* **115**, 453-466.

Ferguson, H. L., Robinette, K. & Stenberg, K. (2001). *Wildlife of urban habitats*. In: Johnson, D.H. % O'Neil, T.A. (Eds.), Wildlife-habitat relationships in Oregon and Washington, Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, 317–341 pp.

Fernández, M. S., Cavia, R., Cueto, G. R. & Suárez, O. V. (2007). Implementation and evaluation of an integrated program for rodent control in a Shantytown of Buenos Aires City, Argentina. *EcoHealth* **4**, 271-277.

Froeschke, G., Harf, R., Sommer, S. & Matthee, S. (2010). Effects of precipitation on parasite burden along a natural climatic gradient in southern Africa–implications for possible shifts in infestation patterns due to global changes. *Oikos* **119**, 1029-1039.

Froeschke, G. & Matthee, S. (2014). Landscape characteristics influence helminth infestations in a peri-domestic rodent-implications for possible zoonotic disease. *Parasites & vectors* **7**, 1-13.

Froeschke, G., van der Mescht, L., McGeoch, M. & Matthee, S. (2013). Life history strategy influences parasite responses to habitat fragmentation. *International Journal for Parasitology* **43**, 1109-1118.

George-Nascimento, M., Munoz, G., Marquet, P. A. & Poulin, R. (2004). Testing the energetic equivalence rule with helminth endoparasites of vertebrates. *Ecology Letters* **7**, 527-531.

Georgiev, B. B., Sánchez, M. I., Vasileva, G. P., Nikolov, P. N. & Green, A. J. (2007). Cestode parasitism in invasive and native brine shrimps (Artemia spp.) as a possible factor promoting the rapid invasion of A. franciscana in the Mediterranean region. *Parasitology Research* **101**, 1647-1655.

Gobierno de la Ciudad Autónoma de Buenos Aires (2001). *Aportes para el desarrollo curricular.* Conocimiento del Mundo: las plazas de la Ciudad de Buenos Aires.

Goddard, M. A., Dougill, A. J. & Benton, T. G. (2010). Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. *Trends in Ecology & Evolution* **25**, 90-98.

Gómez Villafañe, I. E. (2003). *Estudio de la Ecología y epidemiología de Rattus sp. en un ambiente urbano y granjas avícolas del Partido de Exaltación de la Cruz, Buenos Aires, Argentina*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina.

Gomez Villafañe I.E., Miño, M., Cavia, R., Hodara, K. Courtalon, P., Suarez, O. & Bush, M. (2005). *Guía de Roedores de la provincia de Buenos Aires*. Editorial L.O.L.A. (Literature of Latin America), Argentina, 97 pp.

Gómez Villafañe, I. E., Robles, M. R. & Busch, M. (2008). Helminth communities and host-parasite relationships in argentine brown rat (*Rattus norvegicus*). *Helminthologia* **45**, 126-129.

Goüy de Bellocq, J., Charbonnel, N. & Morand, S. (2008). Coevolutionary relationship between helminth diversity and MHC class II polymorphism in rodents. *Journal of Evolutionary Biology* **21**, 1144-1150.

Han, B. A., Park, A. W., Jolles, A. E. & Altizer, S. (2015). Infectious disease transmission and behavioural allometry in wild mammals. *Journal of Animal Ecology* **84**, 637-646.

Hancke, D., Navone, G. T. & Suárez, O. V. (2011) Endoparasite community of *Rattus norvegicus* captured in an urban area of Argentina. *Helminthologia* **48**,167-173.

Hancke, D. & Suárez, O. V. (2015). Infection levels of the cestode *Hymenolepis diminuta* in rat populations from Buenos Aires, Argentina. *Journal of helminthology* 1-7.

Hanski, I. (1982). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* **38**, 210-221.

Harris, D. B. & Macdonald, D. W. (2007). Interference competition between introduced black rats and endemic Galápagos rice rats. *Ecology* **88**, 2330-2344.

Hart, B. L. (1994). Behavioural defense against parasites: interaction with parasite invasiveness. *Parasitology* **109**, 139-151.

Hatcher M. J. & Dunn, A. M. (2011). *Parasites in ecological communities: from interactions to ecosystems*. Cambridge University Press.

Holmes, J. C. (1990). *Helminth communities in marine fishes*. In: Esch, G. W., Bush, A. O. & Aho, J. M. (Eds.). Parasite communities: Patterns and processes. Springer Netherlands, 101-130 pp.

Holmes, J. C. & Price, P. W. (1980). Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology. *Systematic Zoology* **29**, 203-213.

Inderjit, Cadotte, M. W. & Colautti, R. I. (2005). *The ecology of biological invasions: past, present and future*. In Invasive Plants: Ecological and agricultural aspects. Birkhäuser Basel, 19-43 pp.

Jaksic, F. M. & Marone, L. (2001). *Ecología de comunidades*. Santiago: Ediciones Universidad Católica de Chile, 336 pp.

Janovy Jr, J., Clopton, R. E., Clopton, D. A., Snyder, S. D., Efting, A. & Krebs, L. (1995). Species density distributions as null models for ecologically significant interactions of parasite species in an assemblage. *Ecological Modelling* **77**, 189-196.

Jenkins, E. J., Simon, A., Bachand, N. & Stephen, C. (2015). Wildlife parasites in a One Health world. *Trends in Parasitology* **31**, 174-180.

Jones, K. E., Patel, N. G., Levy, M. A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J. L. & Daszak, P. (2008). Global trends in emerging infectious diseases. *Nature* **451**, 990-993.

Kataranovski, D., Kataranovski, M. & Deljanin, I. (2010). Helminth fauna of *Rattus norvegicus* berkenhout, 1769 from the Belgrade area, Serbia. *Archives of Biological Sciences* **62**, 1091-1100.

Kataranovski, D. S., Vukićević-Radić, O. D., Kataranovski, M. V., Radović, D. L. & Mirkov, I. I. (2008). Helminth fauna of *Mus musculus* Linnaeus, 1758 from the suburban area of Belgrade, Serbia. *Archives of Biological Sciences* **60**, 609-617.

Kataranovski, M., Mirkov, I., Belij, S., Popov, A., Petrovic, Z., Gaci, Z. & Kataranovski, D. (2011). Intestinal helminths infection of rats (*Ratus norvegicus*) in the Belgrade area (Serbia): the effect of sex, age and habitat. *Parasite (Paris, France)* **18**, 189-196.

King, C. M., Foster, S. & Miller, S. (2011). Invasive European rats in Britain and New Zealand: same species, different outcomes. *Journal of Zoology* **285**, 172-179.

Klimpel, S., Förster, M. & Schmahl, G. (2007). Parasites of two abundant sympatric rodent species in relation to host phylogeny and ecology. *Parasitology Research* **100**, 867-875.

Krasnov, B. R., Morand, S., Hawlena, H., Khokhlova, I. S. & Shenbrot, G. I. (2005). Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* **146**, 209-217.

Krasnov, B. R., Mouillot, D., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., Vinarski, M. V., Korallo-Vinarskaya, N. P. & Poulin, R. (2010). Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: which matters the most?. *International Journal for Parasitology* **40**, 807-817.

Kuris, A. M., Blaustein, A. R. & Alio, J. J. (1980). Hosts as islands. *American Naturalist* **116**, 570-586.

Lagrue, C. & Poulin, R. (2015). Spatial covariation of local abundance among different parasite species: the effect of shared hosts. *Parasitology Research* **114**, 3637-3643.

Landaeta-Aqueveque, C., Henríquez, A. & Cattan, P. E. (2014). Introduced species: domestic mammals are more significant transmitters of parasites to native mammals than are feral mammals. *International Journal for Parasitology* **44**, 243-249.

Landaeta-Aqueveque, C. A., Robles, M. D. & Cattan, P. E. (2007). Helmintofauna del roedor *Abrothrix olivaceus* (Sigmodontinae) en áreas sub-urbanas de Santiago de Chile. *Parasitología Latinoamericana* **62**, 134-141.

Lanfranchi, A. L., Rossin, M. A. & Timi, J. T. (2009). Parasite infracommunities of a specialized marine fish species in a compound community dominated by generalist parasites. *Journal of Helminthology* **83**, 373-378.

Lareschi, M., Notarnicola, J., Nava, S. & Navone, G. (2007). Parasite community (arthropods and filarioids) associated with wild rodents from the marshes of La Plata River, Argentina. *Comparative Parasitology* **74**, 141-147.

Lawton, J. H. (1999). Are there general laws in ecology? *Oikos* **84**, 177-192.

Lidicker, W. Z. (1995). *Landscape approaches in mammalian ecology and conservation*. University of Minnesota Press.

Lile, N. K. (1998). Alimentary tract helminths of four pleuronectid flatfish in relation to host phylogeny and ecology. *Journal of Fish Biology* **53**, 945-953.

Lin, W., Zhou, G., Cheng, X. & Xu, R. (2007). Fast Economic Development Accelerates Biological Invasions in China. *PLoS ONE* **2**, e1208.

Lindenfors, P., Nunn, C. L., Jones, K. E., Cunningham, A. A., Sechrest, W. & Gittleman, J. L. (2007). Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *Global Ecology and Biogeography* **16**, 496-509.

Locke, S. A., Levy, M. S., Marcogliese, D. J., Ackerman, S. & McLaughlin, J. D. (2012). The decay of parasite community similarity in ring-billed gulls *Larus delawarensis* and other hosts. *Ecography* **35**, 530-538.

Locke, S. A., Marcogliese, D. J. & Valtonen, E. T. (2014). Vulnerability and diet breadth predict larval and adult parasite diversity in fish of the Bothnian Bay. *Oecologia* **174**, 253-262.

Locke, S. A., McLaughlin, J. D. & Marcogliese, D. J. (2013). Predicting the similarity of parasite communities in freshwater fishes using the phylogeny, ecology and proximity of hosts. *Oikos* **122**, 73-83.

Lund, M. (1996). *Commensal rodents*. In: Buckle, A.P. & Smith, R.S. (Eds.). Rodent Pests and Their Control, Cambridge, 23-43 pp.

Luque, J. L., Mouillot, D. & Poulin, R. (2004). Parasite biodiversity and its determinants in coastal marine teleost fishes of Brazil. *Parasitology* **128**, 671-682.

Luque, J. L. & Poulin, R. (2008). Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. *Journal of Fish Biology* **72**, 189-204.

MacArthur, R. H. (1972). *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Princeton University Press.

MacArthur, R. H. & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Princeton University Press.

Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M. & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**, 689-710.

MacLeod, C. J., Paterson, A. M., Tompkins, D. M. & Duncan, R. P. (2010). Parasites lost–do invaders miss the boat or drown on arrival?. *Ecology Letters* **13**, 516-527.

MacNeil, C., Dick, J. T., Hatcher, M. J., Terry, R. S., Smith, J. E. & Dunn, A. M. (2003). Parasite-mediated predation between native and invasive amphipods. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **270**, 1309-1314.

Magurran, A. E. (2013). *Measuring biological diversity*. John Wiley & Sons.

Mahan, C. G. & O'Connell, T. J. (2005). Small mammal use of suburban and urban parks in central Pennsylvania. *Northeastern Naturalist* **12**, 307-314.

Malheiros, A. F., Mathews, P. D., Lemos, L. M. S., Braga, G. B. & Shaw, J. J. (2014). Prevalence of *Hymenolepis nana* in indigenous Tapirapé Ethnic group from the Brazilian Amazon. *American Journal of Biomedical Research* **2**, 16-18.

Malsawmtluangi, C. & Tandon, V. (2009). Helminth parasite spectrum in rodent hosts from bamboo growing areas of Mizoram, North-east India. *Journal of Parasitic Diseases* **33**, 28-35.

March, R. E. (1994). *Roof rats*. In: Hyngstrom, S. E., Timm, R. M. & Larson, G. E. (Eds), Prevention and control of wildlife damage, California, pp. B125–B132.

Mas-Coma, S., Valero, M. A. & Bargues, M. D. (2008). Effects of climate change on animal and zoonotic helminthiases. *Revue Scientifique et Technique (Paris)* **27**, 443-57.

Mazerolle, M. J. & Villard, M. A. (1999). Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* **6**, 117-124.

McCallum, H., Barlow, N. & Hone, J. (2001). How should pathogen transmission be modelled? *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 295-300.

McFarlane, R., Sleigh, A. & McMichael, T. (2012). Synanthropy of Wild Mammals as a Determinant of Emerging Infectious Diseases in the Asian–Australasian Region. *EcoHealth* **9**, 24-35.

McGinnis, S. & Kerans, B. L. (2013). Land use and host community characteristics as predictors of disease risk. *Landscape ecology* **28**, 29-44.

McKinney, M. L. (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biological conservation* **127**, 247-260.

Meerburg, B. G., Singleton, G. R. & Kijlstra, A. (2009). Rodent-borne diseases and their risks for public health. *Critical Reviews in Microbiology* **35**, 221-270.

Milazzo, C., de Bellocq, J. G., Cagnin, M., Casanova, J. C., di Bella, C., Feliu, C., Fons, R., Morand, S. & Santalla, F. (2003). Helminths and ectoparasites of *Rattus rattus* and *Mus musculus* from Sicily, Italy. *Comparative Parasitology* **70**, 199-204.

Milazzo, C., Ribas, A., Casanova, J. C., Cagnin, M., Geraci, F. & Di Bella, C. (2010). Helminths of the brown rat (*Rattus norvegicus*)(Berkenhout, 1769) in the city of Palermo, Italy. *Helminthologia* **47**, 238-240.

Miño, M. H., Cavia, R., Villafañe, I. E. G., Bilenca, D. N. & Busch, M. (2007). Seasonal abundance and distribution among habitats of small rodents on poultry farms. A contribution for their control. *International Journal of Pest Management* **53**, 311-316.

Miño, M. H., Rojas Herrera, E. J. & Notarnicola, J. (2013). The wild rodent *akodon azarae* (Cricetidae: Sigmodontinae) as intermediate host of *Taenia taeniaeformis* (Cestoda: Cyclophyllidea) on poultry farms of central Argentina. *Mastozoología Neotropical*, **20**, 406-412.

Mooring, M. S. & Hart, B. L. (1992). Animal grouping for protection from parasites: selfish herd and encounter-dilution effects. *Behaviour* **123**, 173-193.

Morand, S. (2015). (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: From determinants of parasite species richness to host diversification. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **4**, 80-87.

Morand, S., Bordes, F., Chen, H. W., Claude, J., Cosson, J. F., Galan, M., et al. (2015). Global parasite and Rattus rodent invasions: The consequences for rodent-borne diseases. *Integrative Zoology* **10**, 409-423.

Morand, S., Krasnov, B. R. & Poulin, R. (2006). *Micromammals and macroparasites*. Springer-Verlag Tokyo.

Morand, S. & Poulin, R. (1998). Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology* **12**, 717-727.

Morrill, A. & Forbes, M. R. (2012). Random parasite encounters coupled with condition-linked immunity of hosts generate parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* **42**, 701-706.

Mouillot, D., George-Nascimento, M. & Poulin, R. (2005). Richness, structure and functioning in metazoan parasite communities. *Oikos* **109**, 447-460.

Navone, G. T., Gamboa, M. I., Oyhenart, E. E. & Orden, A. B. (2006). Parasitosis intestinales en poblaciones Mbyá-Guaraní de la Provincia de Misiones, Argentina: aspectos epidemiológicos y nutricionales. *Cadernos de Saúde Pública* **22**, 1089-1100.

Navone, G. T., Notarnicola, J., Nava, S., Robles, M. R., Galliari, C. & Lareschi, M. (2009). Arthropods and helminths assemblage in Sigmodontine Rodents from wetlands of the Rio de la Plata, Argentina. *Mastozoología Neotropical* **16**, 121-133.

Neiderud, C. J. (2015). How urbanization affects the epidemiology of emerging infectious diseases. *Infection Ecology & Epidemiology* **5**, 27060.

Nunn, C. L., Altizer, S., Jones, K. E. & Sechrest, W. (2003). Comparative tests of parasite species richness in primates. *The American Naturalist* **162**, 597-614.

Nunn, C. L., Altizer, S., Sechrest, W., Jones, K. E., Barton, R. A. & Gittleman, J. L. (2004). Parasites and the evolutionary diversification of primate clades. *The American Naturalist* **164**, 90-103.

Oliver, J. I. & Flores, L. A. (2002). Helmintofauna de *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) y *Rattus norvegicus* (Berkenhout, 1769) (Rodentia: Muridae) en el distrito de San Juan de Lurigancho, Lima-Perú. *Revista Peruana de Medicina Experimental y Salud Pública* **19**, 136-141.

Ostfeld, R. S. & Keesing, F. (2000). Biodiversity series: the function of biodiversity in the ecology of vector-borne zoonotic diseases. *Canadian Journal of Zoology* **78**, 2061-2078.

Oszlak, O. (1991). *Merecer la ciudad: los pobres y el derecho al espacio urbano.* Humanitas-Cedes.

Pakdel, N., Naem, S., Rezaei, F. & Chalehchaleh, A. A. (2013). A survey on helminthic infection in mice (*Mus musculus*) and rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*) in Kermanshah, Iran. *Veterinary Research Forum* **4**, 105-109.

Palmeirim, M., Bordes, F., Chaisiri, K., Siribat, P., Ribas, A. & Morand, S. (2014). Helminth parasite species richness in rodents from Southeast Asia: role of host species and habitat. *Parasitology Research* **113**, 3713-3726.

Pappas, P., Ruthoford, K. & Barley, A. (1999). Thermal tolerance of *Hymenolepis diminuta* eggs does not limit the parasite's distribution. *Journal of Helminthology* **73,** 85-86.

Patz, J. A., Daszak, P., Tabor, G. M., Aguirre, A. A., Pearl, M., Epstein, J. & Working Group on Land Use Change Disease Emergence (2004). Unhealthy landscapes: policy recommendations on land use change and infectious disease emergence. *Environmental Health Perspectives*, **112**, 1092.

Pedersen, A. B. & Fenton, A. (2007). Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **22**, 133-139.

Pérez-del-Olmo, A., Morand, S., Raga, J. A. & Kostadinova, A. (2011). Abundance–variance and abundance–occupancy relationships in a marine host–parasite system: the importance of taxonomy and ecology of transmission. *International Journal for Parasitology* **41**, 1361-1370.

Peters, R. H. (1991). *A critique for ecology*. Cambridge University Press, 366 pp.

Pietrock, M. & Marcogliese, D. J. (2003). Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in Parasitology* **19**, 293-299.

Pírez, P. (2004). *La Configuración Metropolitana de Buenos Aires: expansión, privatización y fragmentación*. En Realidad Económica No 208, noviembre-diciembre. IADE: Buenos Aires.

Pisanu, B., Chapuis, J. L. & Durette-Desset, M. C. (2001). Helminths from introduced small mammals on Kerguelen, Crozet, and Amsterdam Islands (southern Indian Ocean). *Journal of Parasitology* **87**, 1205-1208.

Poulin, R. (1993). The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* **23**, 937-944.

Poulin, R. (2004). Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology* **5**, 423-434.

Poulin, R. (2006). Variation in infection parameters among populations within parasite species: intrinsic properties versus local factors. *International Journal for Parasitology* **36**, 877-885.

Poulin, R. (2007). Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology* **134**, 763-776.

Poulin, R. (2010). Decay of similarity with host phylogenetic distance in parasite faunas. *Parasitology* **137**, 733-741.

Poulin, R. & Dick, T. A. (2007). Spatial variation in population density across the geographical range in helminth parasites of yellow perch *Perca flavescens*. *Ecography* **30**, 629-636.

Poulin, R. & George-Nascimento, M. (2007). The scaling of total parasite biomass with host body mass. *International Journal for Parasitology* **37**, 359-364.

Poulin, R. & Rohde, K. (1997). Comparing the richness of metazoan ectoparasite communities of marine fishes: controlling for host phylogeny. *Oecologia* **110**, 278-283.

Poulin, R., Krasnov, B. R. & Mouillot, D. (2011). Host specificity in phylogenetic and geographic space. *Trends in Parasitology* **27**, 355-361.

Pulido-Flores, G., Moreno-Flores, S. & Monks, S. (2005). Helminths of rodents (Rodentia: Muridae) from Metztitlán, San Cristóbal, and Rancho Santa Elena, Hidalgo, Mexico. *Comparative Parasitology* **72**, 186-192.

Pulido-Flores, G., Moreno-Flores, S. & Monks, S. (2005). Helminths of rodents (Rodentia: Muridae) from Metztitlán, San Cristóbal, and Rancho Santa Elena, Hidalgo, Mexico. *Comparative Parasitology* **72**, 186-192.

Pullan, R. L. & Brooker, S. J. (2012). The global limits and population at risk of soil-transmitted helminth infections in 2010. *Parasites & Vectors* **5**, 81.

Pyšek, P. (1998). Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison. *Journal of Biogeography* **25**, 155-163.

R Development Core Team (2012). *R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/. Último acceso junio 2013.

Rafique, A., Rana, S. A., Khan, H. A. & Sohail, A. (2009). Prevalence of some helminths in rodents captured from different city structures including poultry farms and human population of Faisalabad, Pakistan. *Pakistan Veterinary Journal* **29**, 141-144.

Rigaud, T., Perrot-Minnot, M. J. & Brown, M. J. (2010). Parasite and host assemblages: embracing the reality will improve our knowledge of parasite transmission and virulence. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **277**, 3693-3702.

Roberts, L. S. & Janovy, J. 2009. *Foundations of parasitology*, 8th edition, New York: McGraw-Hill, New York, New York, 701 p.

Robinson, W. H. (2005). *Urban insects and arachnids: a handbook of urban entomology*. Cambridge University Press.

Robles, M. R. (2008). *Nematodes oxyuridae, trichuridae y capillariidae en roedores akodontini (Cricetidae: sigmodontinae) de la cuenca del Plata, Argentina: su importancia en la interpretación de las relaciones parásito-hospedador-ambiente.* Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Robles, M. R. (2010). La importancia de los nematodes Syphaciini (Syphaciinae-Oxyuridae) como marcadores especifícos de sus hospedadores. *Mastozoología neotropical* 17(2), 305-315.

Robles M. R. & Navone, G. T. (2014). New host records and geographic distribution of species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuriidae) in rodents from Argentina with an updated summary of records from America. *Mastozoología Neotropical* **21**, 67-78.

Robles, M. R. & Navone, G. T. (2007). A new species of Syphacia (Nematoda: Oxyiridae) from *Akodon azarae* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. *Journal of Parasitology* **93**, 383-390.

Rodgers, D., Beall, J. & Kanbur, R. (2011). Latin American Urban Development into the Twenty-first Century: Towards a Renewed Perspective on the City. *European Journal of Development Research* **23**, 550-568

Rossin, A., Malizia, A. I. & Denegri, G. M. (2004). The role of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae) in the life cycle of *Taenia taeniaeformis* (Cestoda: Taeniidae) in urban environments. *Veterinary Parasitology* **122**, 27-33.

Rózsa, L., Reiczigel, J. & Majoros, G. (2000). Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology* **86**, 228-232.

Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., et al. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* **287**, 1770-1774.

Samsing, F., Oppedal, F., Johansson, D., Bui, S. & Dempster, T. (2014). High host densities dilute sea lice *Lepeophtheirus salmonis* loads on individual Atlantic salmon, but do not reduce lice infection success. *Aquaculture environment interactions* **6**, 81-89.

Schrag, S. J. & Wiener, P. (1995). Emerging infectious disease: what are the relative roles of ecology and evolution?. *Trends in Ecology & Evolution* **10**, 319-324.

Shochat, E., Warren, P. S., Faeth, S. H., McIntyre, N. E. & Hope, D. (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. T*rends in Ecology & Evolution* **21**, 186-191.

Smith, K. F. & Carpenter, S. M. (2006). Potential spread of introduced black rat (*Rattus rattus*) parasites to endemic deer mice (*Peromyscus maniculatus*) on the California Channel Islands. *Diversity and distributions* **12**, 742-748.

Somerfield, P. J. (2008). Identification of the Bray-Curtis similarity index: Comment on Yoshioka (2008). *Marine Ecology Progress Series* **372**, 303-306.

Soriano, A., León, R. J. C., Sala, O. E., Lavado, R. S., Deregibus, V. A., Cahuepé, M. A., Scaglia, O. A., Velázquez, C. A. & Lemcoff, J. H. (1992). *Río de la Plata grasslands*: En: Coupland, R. T. (ed.) Ecosystems of the world 8A. Natural grasslands. Introduction and western hemisphere. Elsevier, New York, 367-407 pp.

Stanko, M., Miklisová, D., de Bellocq, J. G. & Morand, S. (2002). Mammal density and patterns of ectoparasite species richness and abundance. *Oecologia* **131**, 289-295.

Stojcevic, D., Mihaljevic, Z. & Marinculic, A. (2004). Parasitological survey of rats in rural regions of Croatia. *Veterinarni Medicina-UZPI* **49**, 70-74.

Suárez, O. V., Cueto, G. R., Cavia, R., Gómez Villafañe, I. E., Bilenca, D. N., Edelstein, A., Martínez, P., Miguel, S., Bellomo, C., Hodara, K., Padula, P. J. & Busch, M. (2003). Prevalence of infection with hantavirus in rodent populations of central Argentina. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **98**, 727-732.

Tarsitano, E. (2006). Interaction between the environment and animals in urban settings: integrated and participatory planning. *Environmental Management* **38**, 799-809.

Thieltges, D. W., Jensen, K. T. & Poulin, R. (2008). The role of biotic factors in the transmission of free-living endohelminth stages. *Parasitology* **135**, 407-426.

Thompson, R. A. (2001). The future impact of societal and cultural factors on parasitic disease–some emerging issues. *International Journal for Parasitology* **31**, 949-959.

Thompson, R. A. (2013). Parasite zoonoses and wildlife: one health, spillover and human activity. *International Journal for Parasitology* **43**, 1079-1088.

Thompson, R. A. (2015). Neglected zoonotic helminths: *Hymenolepis nana*, *Echinococcus canadensis* and *Ancylostoma ceylanicum*. *Clinical Microbiology and Infection* **21**, 426–432.

Timi, J. T. & Lanfranchi, A. L. (2009). The importance of the compound community on the parasite infracommunity structure in a small benthic fish. *Parasitology Research* **104**, 295-302.

Timm, R. M. (1994a). *House mice*. In: Hyngstrom, S. E., Timm, R. M. & Larson, G. E. (Eds), Prevention and control of wildlife damage, California, B-31 – B-46 pp.

Timm, R. M. (1994b). *Norway rats*. In: Hyngstrom, S. E., Timm, R. M. & Larson, G. E. (Eds), Prevention and control of wildlife damage, California, B-105 – B-120 pp.

Tompkins, D. M. & Poulin, R. (2006). *Parasites and biological invasions*. In Biological Invasions in New Zealand, Springer Berlin Heidelberg, pp. 67-84

Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., McKenzie, V. J. & Kuris, A. M. (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**, 628-630.

Torchin, M. E., Lafferty, K. D. & Kuris, A. M. (2001). Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biological Invasions* **3**, 333-345.

Torchin, M. E. & Mitchell, C. E. (2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment* **2**, 183-190.

Traweger, D., Travnitzky, R., Moser, C., Walzer, C. & Bernatzky, G. (2006). Habitat preferences and distribution of the brown rat (*Rattus norvegicus* Berk.) in the city of Salzburg (Austria): implications for an urban rat management*. Journal of Pest Science* **79**, 113 – 125.

United Nations (2012). Department of Economic and Social Affairs, Population Division. *World Urbanization Prospects: The 2011 Revision*. CD-ROM Edition - Data in digital form (POP/DB/WUP/Rev.2011).

Vadell, M. V., Cavia, R. & Suárez, O. V. (2010). Abundance, age structure and reproductive patterns of *Rattus norvegicus* and *Mus musculus* in two areas of the city of Buenos Aires. *International Journal of Pest Management* **56**, 327-336.

Vitone, N. D., Altizer, S. & Nunn, C. L. (2004). Body size, diet and sociality influence the species richness of parasitic worms in anthropoid primates. *Evolutionary Ecology Research* **6**, 183-199.

Vitousek, P. M. (1990). Biological invasions and ecosystem process-towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* **57**, 7–13.

Walther, B. A. & Morand, S. (1998). Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* **116**, 395-405.

Weaver, H. J., Hawdon, J. M. & Hoberg, E. P. (2010). Soil-transmitted helminthiases: implications of climate change and human behavior. *Trends in Parasitology* **26**, 574-581.

Webster, J. P. & Macdonald, D. W. (1995). Parasites of wild brown rats (*Rattus norvegicus*) on UK farms. *Parasitology* **111**, 247-255.

Wells, K., O'Hara, R. B., Morand, S., Lessard, J. P. & Ribas, A. (2015). The importance of parasite geography and spillover effects for global patterns of host–parasite associations in two invasive species. *Diversity and Distributions* **21**, 477-486.

Wells, K., Smales, L. R., Kalko, E. K. & Pfeiffer, M. (2007). Impact of rain-forest logging on helminth assemblages in small mammals (Muridae, Tupaiidae) from Borneo. *Journal of Tropical Ecology* **23**, 35-43.

Wilamowski, A., Moran, S. & Greenberg, Z. (2002). Commensal rodents and their parasites in Israel. In *Proceedings of the 4th international conference on urban pests. Charleston, South Carolina, USA*.

Wisnivesky C. (2003). *Transmisión de los parásitos*. En: Wisnivesky C. (ed) Ecología y Epidemiología de las Infecciones Parasitarias. Editorial Tecnológica de Costa rica. 400 pp.

Young, C. H. & Jarvis, P. J. (2001). Assessing the structural heterogeneity of urban areas: an example from the Black Country (UK). *Urban Ecosystems* **5**, 49-69.

Zain, S. N. M., Behnke, J. M. & Lewis, J. W. (2012). Helminth communities from two urban rat populations in Kuala Lumpur, Malaysia. *Parasites & vectors* **5**, 1-23.

Zar, J. H. (1996). *Biostatistical analysis*. 3rdEdition, New Jersey USA: Prentice- Hall, 662 pp.

Zinsstag, J. (2012). Convergence of ecohealth and one health. *EcoHealth* **9**, 371-373.

Zonta, M. L., Oyhenart, E. E. & Navone, G. T. (2014). Socio-environmental variables associated with malnutrition and intestinal parasitoses in the child population of Misiones, Argentina. *American Journal of Human Biology* **26**, 609-616.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R.* Springer, New York, New York, 574 pp.