

**Universidad Nacional de San Juan
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**

**Departamento de Biología
Carrera: Licenciatura en Biología**

TRABAJO FINAL DE GRADO

**Efectos de helmintos parásitos sobre parámetros térmicos y
rendimiento locomotor de *Odontophrynus barrioi*.**

PIÑEIRO GOMEZ, Mauricio Daniel

ASESOR: Dr. SANABRIA, Eduardo A.

CO-ASESORA: Dra. GONZÁLEZ, Cynthia E.

CO-ASESORA: Mg. DE LOS RIOS, Claudia

San Juan

2017

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de San Juan, pública y gratuita, por permitirme realizar mis estudios.

A los docentes y personal de la Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, por haberme formado a lo largo de la carrera como profesional y como persona. De todo se aprende, y yo aprendí de cada uno de ellos.

Al tribunal de tesis Cynthia González, Ana Naranjo y Lorena Luna por las correcciones realizadas, las cuales ayudaron a mejorar el trabajo.

A mi co-asesora Claudia, la profe de bioestadística, por los comentarios y sugerencia a lo largo de todo el trabajo, como así también por la predisposición ante cualquier consulta a lo largo de la carrera. A mi co-asesora y chamiga Cynthia, por las correcciones, consejos y horas de trabajo para la elaboración de la tesis, pósteres y artículos; por hacerme sentir como en mi casa cuando estuve en Corrientes, por todo lo que aprendí a su lado y por lo excelente persona que es. A mi asesor y amigo Eduardo, por confiar en mí desde el primer momento, por guiarme y acompañarme en estos últimos años tanto en lo académico como en lo personal; por enseñarme que con poco se puede hacer mucho.

A Lorena Quiroga por su buena onda, por los viajes de campo y por aconsejarnos; al lado de un gran hombre hay una gran mujer.

A Elena Espejo por los almuerzos y cenas compartidas.

A Mariela Figueroa y Lorena Luna por enseñarme a enseñar y a dar los primeros paso en la química divertida.

A mi grupo de trabajos prácticos, estudio, charlas, ideas, mates y fundamentalmente grandes amigos que me puso la carrera en el camino: Negro, Poli, Marti, Emi, Juampi, Vico y especialmente Nati por todas las horas de estudio y por las horas, horas y horas de desayunos, meriendas y charlas.

A los integrantes de E.C.R.A (Yamil, Pipi, Ema, Guille, Mari y a todos los que alguna vez pasaron por el lab) por la buena onda, el compañerismo y la humildad que los caracteriza. Uno para todos y todos para uno.

A mis amigos desde hace más de 12 años Gery y Exe, aunque cada uno tomó su camino siempre hay tiempo para un buen asado.

A todos con los que alguna vez compartí una clase, un curso, un viaje de campo, congreso, etc. Siempre quedaran anécdotas para contar.

A Marilyn Molinero por todo el apoyo durante estos últimos años, como así también a Glenda, Alejandro, Marina y la pequeña Inés.

A mi Madre, que me formó durante toda mi vida para ser lo que hoy día soy, contra viento y marea, me apoyó y me enseñó que ante todo hay que ser buena persona, lo demás viene solo. Infinitas gracias Ma.

A mis hermanos, sobrinos, tíos, primos y abuela que siempre se preocuparon por mis estudios y me alentaron a seguir adelante.

Por último e infaltable, al Amor de mi vida, Denice, que desde el segundo año de la carrera comprende mis tiempos académicos. Por acompañarme y apoyarme en todas mis decisiones, por darme el empujoncito que me faltaba para empezar las cosas y por llevar dentro suyo al pequeño Faustino. Por todo eso e innumerables cosas más
GRACIAS!

ÍNDICE

Resumen	6
Introducción	8
Objetivo general	12
Objetivos particulares.....	12
Materiales y métodos	13
Especie en estudio.....	13
Área de estudio.....	14
Colecta de ejemplares y preparación de los tratamientos experimentales..	14
Determinación de la temperatura selecta.....	15
Rendimiento locomotor.....	17
Determinación de la temperatura crítica máxima y mínima.....	18
Recolección de parásitos.....	18
Estudio de formas parásitas.....	18
Conservación e identificación.....	19
Análisis estadísticos.....	19
Resultados	21
Temperatura selecta entre grupo parasitado y desparasitado.....	21
Rendimiento locomotor entre grupo parasitado y desparasitado.....	22
Temperatura crítica mínima entre grupo parasitado y desparasitado.....	23
Temperatura crítica máxima entre grupo parasitado y desparasitado.....	24
Fauna endoparásita.....	25

Discusión	30
Variación en la temperatura selecta bajo diferentes condiciones de parasitosis.....	30
Variación del rendimiento locomotor bajo diferentes condiciones de infección parasitaria.....	31
Variación de los extremos térmicos frente a condiciones de parasitosis....	32
Fauna endoparásita.....	33
Conclusiones	35
Bibliografía	36

Resumen

La temperatura corporal de los animales ectotermos juega un papel fundamental en las funciones fisiológicas y comportamentales. Muchos anfibios termorregulan comportamentalmente, moviéndose entre diferentes tipos de microhábitats. Estos movimientos permiten a los sapos ajustar su temperatura corporal para mantenerse en un intervalo óptimo de temperatura.

Existe evidencia que demuestra que la presencia de parásitos puede conducir cambios en el comportamiento, el rendimiento, la morfología y fisiología del hospedador, y puede depender del nivel de infección.

El presente trabajo tiene como objetivo estudiar los parámetros térmicos (temperatura selecta, temperatura crítica mínima y máxima) y el rendimiento locomotor bajo diferentes condiciones de parasitosis, como así también la descripción de la fauna endoparásita de *Odontophrynus barrioi* en el desierto del Monte.

Los individuos se colectaron manualmente y en laboratorio fueron divididos en dos grupos: desparasitados (se les aplicó el antiparasitario ivermectina en una concentración de 2mg/kg) y parasitados (no se les aplicó ningún tratamiento). Ambos grupos fueron incubados a 25 °C durante 14 días bajo fotoperíodo 12:12.

La temperatura selecta fue más elevada en el grupo parasitado indicando que los endoparásitos inducen fiebre comportamental. En cuanto al rendimiento locomotor, el grupo parasitado tuvo un rendimiento general inferior indicando que los endoparásitos presentan una interacción negativa con los animales estudiados, afectando de manera directa la termofisiología. El extremo térmico inferior también presentó diferencias entre los grupos, siendo superior en el grupo parasitado, posiblemente para mantener el

sistema inmune activo. El extremo térmico superior no presentó variaciones entre los grupos. Posiblemente los endoparásitos no afecten los mecanismos implicados en dicha tolerancia. Por último, el análisis de la fauna endoparásita dio como resultado el hallazgo de 2 especies de nemátodos: *Falcaustra sanjuanensis* y *Aplectana hylambatis*; y especímenes pertenecientes al Phylum Protozoa identificados a nivel genérico como *Nyctotherus*.

La presencia de endoparásitos en *O. barrioi* altera sus mecanismos comportamentales y fisiológicos, modificando la selección de temperatura, disminuyendo el rendimiento locomotor y modificando el extremo térmico inferior de la especie.

Este estudio sienta las bases para que futuras investigaciones profundicen el conocimiento acerca de cuáles agentes patógenos modifican los parámetros térmicos del hospedador, lo que sería un valioso aporte al área de la termofisiología de ectotermos.

Palabras clave: Parámetros térmicos, rendimiento locomotor, endoparásitos, fiebre comportamental

1 Introducción

La temperatura corporal de los animales ectotermos juega un papel fundamental en las funciones fisiológicas y comportamentales (Angilletta, 2009). Patrones tales como la actividad diaria y estacional, canto, reproducción, rendimiento locomotor, tasa de digestión, tasa de crecimiento, consumo de oxígeno y vías de intercambio gaseoso, son termodependientes (Lillywhite *et al.*, 1973; Huey y Stevenson, 1979; Wells *et al.*, 1996; Choi *et al.*, 2000; Witters y Sievert, 2001; Marvin, 2003; Viscor *et al.*, 2003; Navas *et al.*, 2008; Sanabria y Quiroga, 2011a; 2011b; Sanabria *et al.*, 2012a; 2012b; 2013a; 2013b; 2014).

Durante la actividad, los anfibios están bajo un constante compromiso entre el balance térmico e hídrico, donde la termorregulación se ve directamente afectada por la pérdida de agua a través de la piel y viceversa (Tracy, 1976; Wygoda, 1988; Tracy *et al.*, 1993; Zug *et al.*, 2001; Köhler *et al.*, 2011). Muchos anfibios termorregulan comportamentalmente (Brattstrom, 1963), moviéndose entre diferentes tipos de microhábitats (Tracy y Christian, 1986). Estos movimientos permiten a los sapos ajustar su temperatura corporal para mantenerse en un intervalo óptimo de temperatura (Stebbins y Cohen, 1995; Zug *et al.*, 2001; Sanabria *et al.*, 2005). En los extremos de este intervalo están los extremos de tolerancias térmicas denominados temperatura crítica máxima (TC_{máx}) y temperatura crítica mínima (TC_{mín}), los cuales son ampliamente utilizados para definir los rangos de tolerancia térmica de los animales dentro de sus ambientes (Huey y Stevenson, 1979; Doughty, 1994; Stebbins y Cohen, 1995). En los anfibios, la tolerancia térmica está influenciada por la hidratación (Pough y Wilson, 1970), nutrición (Cupp, 1980), fotoperiodo (Hutchison y Ferrance, 1970), niveles

de melatonina (Erskine y Hutchison, 1982) y fatiga (Burke y Pough, 1976). Además, las fluctuaciones diarias y estacionales de las temperaturas ambientales afectan la variación en la tolerancia térmica de muchas especies de ectotermos (Rome *et al.*, 2002). Por último, los parámetros de la historia de vida y la actividad reproductiva también pueden conllevar cambios en la tolerancia térmica de los animales (Sanabria y Quiroga, 2011b).

Como se mencionó anteriormente, el rendimiento locomotor es una actividad termo-dependiente y describe una curva característica con las variaciones de temperatura. Así, el rendimiento locomotor (eficiencia muscular para realizar algún tipo de actividad locomotora) aumenta con la temperatura hasta que se alcanza un rendimiento máximo (temperatura óptima para una determinada actividad biológica, en este caso la locomoción), entonces disminuye rápidamente cuando las temperaturas se aproximan al extremo térmico superior (Rome *et al.*, 2002). Sin embargo, la curva del rendimiento de las funciones fisiológicas puede verse modificada por la presencia de agentes patógenos, como por ejemplo los endoparásitos (Dobson, 1988; Tierney *et al.*, 1993). El impacto de su intensidad en la condición corporal, el rendimiento y la aptitud del hospedador ha sido muy debatido. Algunos autores han hecho hincapié en que la mayoría de las asociaciones de hospedador-parásito se han establecido a través de una larga co-evolución y que tales procesos tienden a generar un equilibrio dinámico entre las especies involucradas (Brown *et al.*, 2006; Ebert, 2008; Stjernman *et al.*, 2008). En contraste, existe evidencia que demuestra que la presencia de parásitos puede conducir cambios en el comportamiento, el rendimiento, la morfología y fisiología del hospedador y puede depender del nivel de infección (Goater y Ward, 1992; Clobert

et al., 2000; Schwanz, 2006; Møller, 2008; Madelaire *et al.*, 2013; Moretti *et al.*, 2014), la cual se asocia a menudo con un desequilibrio energético en el hospedador, debido a que los costos se incrementan. Algunos de estos costos son: el montaje de una respuesta inmune frente a la infección, el saneamiento de daños en los tejidos y la sustitución de los nutrientes utilizados por parásitos (Lochmiller y Deerenberg, 2000; Tinsley *et al.*, 2002; Kristan y Hammond, 2004). Para revertir los costos producidos en distintos grupos de hospedadores, incluidos los anfibios, algunos autores sugieren el uso de ivermectina para eliminar nemátodos y artrópodos parásitos (Campbell *et al.*, 1983; Letcher y Glade, 1992; Wright, 1996; Fenner y Bull, 2008; Langford *et al.*, 2013). También existe evidencia antiparasitaria sobre protozoos y céstodos (Youssef *et al.*, 1996; Panchal *et al.*, 2014; Foletto *et al.*, 2015; Sultan *et al.*, 2016), convirtiendo a la ivermectina en un antiparasitario de amplio espectro, eficaz y seguro, comúnmente utilizado.

En la naturaleza no existen antiparasitarios ni medicamentos sintéticos para paliar las enfermedades. Por eso, para detener la proliferación de agentes patógenos, los vertebrados endotermos y ectotermos presentan mecanismos de defensa, tanto fisiológicos como comportamentales (Angilletta, 2009). Evidencia sustancial apoya la opinión de que la fiebre (incremento de la temperatura corporal en respuesta a una infección, IUPS, 2001) aumenta la inmunocompetencia del hospedador y limita el crecimiento de un patógeno (Kluger *et al.*, 1998). En los organismos ectotermos, la fiebre se manifiesta como una selección de sitios donde las temperaturas ambientales son más elevadas; de esta manera los organismos logran aumentar su temperatura corporal (Bernheim y Kluger, 1976; Sherman *et al.*, 1991). Este mecanismo en

ectotermos es denominado fiebre comportamental y en el caso de los anuros, se ha observado que especies tales como *Hyla cinerea*, *Litoria chloris*, *Lithobates pipiens*, *Lithobates catesbeianus*, *Bufo marinus*, *Bombina bombina*, *Rana esculenta* y *Atelopus zeteki*, desarrollan el comportamiento de fiebre frente a diversos patógenos, como: *Aeromonas hydrophila*, *Batrachochytrium dendrobatidis*, *Mycobacterium xenopi*, *Mycobacterium ranae* y *Pseudomonas aeruginosa* (Casterlin y Reynolds, 1977; Kluger, 1977; Myhre *et al.*, 1977; Sherman *et al.*, 1991; Cabanac y Cabanac, 2004; Richards-Zawacki, 2010; Murphy *et al.*, 2011). En algunos casos, el aumento de la temperatura (fiebre), ha alcanzado los 7 °C respecto a la temperatura selecta (Tsel) promedio de la especie o población bajo estudio (Myhre *et al.*, 1977).

Es limitado el conocimiento que se posee de las especies endoparásitas de anuros de la región desértica del oeste de Argentina. Las especies registradas hasta el momento son *Falcaustra sanjuanensis* González, Sanabria y Quiroga 2013, *Aplectana hylambatis* (Baylis, 1927) Travassos, 1931, *Contracecum* sp. (larvas) y *Aplectana nebulosa* Piñeiro, González y Sanabria 2017 (González *et al.* 2013a; 2013b; 2014; Ramallo *et al.* 2016; Piñeiro *et al.*, en prensa).

Odontophrynus barrioi Cei, Ruiz y Beçak, 1982 se distribuye en las provincias de Catamarca, La Rioja y San Juan, en ambientes áridos y semiáridos (Rosset *et al.*, 2007); es una especie adaptada al desierto y de la cual se conocen escasos aspectos de su bio-ecología, destacándose estudios de su eco-fisiología térmica (Sanabria *et al.*, 2012b; 2013b). En este contexto se plantea explorar la fisiología térmica de *O. barrioi*, bajo distintas condiciones de infección parasitaria, en el desierto del Monte.

Objetivo general

- ❖ Estudiar los efectos de la infección por endoparásitos sobre parámetros térmicos y rendimiento locomotor en *Odontophrynus barrioi* (Anura: Odonthophrynidae) en el desierto del Monte.

Objetivos específicos

- Discernir mediante el análisis de la temperatura selecta si *Odontophrynus barrioi* evidencia fiebre comportamental frente a la presencia de endoparásitos.
- Evaluar cambios en las curvas de rendimiento locomotor de *Odontophrynus barrioi* en relación a la presencia o ausencia de formas endoparásitas.
- Estudiar la variación de la temperatura crítica máxima y la temperatura crítica mínima frente a la infección de endoparásitos en *Odontophrynus barrioi*.
- Describir la fauna endoparasitaria de una población de *Odontophrynus barrioi* del centro de la provincia de San Juan.

2 Materiales y Métodos

2.1 Especie en estudio

Odontophrynus barrioi Cei, Ruiz y Beçak, 1982

El adulto mide entre 50 y 65 mm de longitud. Cabeza ancha. Hocico redondeado y ancho. Ojos laterales. Tímpano oculto. Patas cortas. Mano con reborde cutáneo muy desarrollado; tubérculos metacarpales alargados y chatos, tubérculos palmares cónicos y los subarticulares anchos. Pie con membrana interdigital hasta un tercio y reborde cutáneo, tubérculos subarticulares y pliegue tarsal prominente; tubérculo metatarsal interno en forma de azada. Glándula tibial y braquial alargada. Vientre densamente granular. Dorso marrón oliva o marrón oscuro, a veces con manchas oscuras y claras y línea vertebral clara. Vientre blancuzco o amarillo naranja (Cei, 1980; Gallardo, 1987) (Fig. 1).

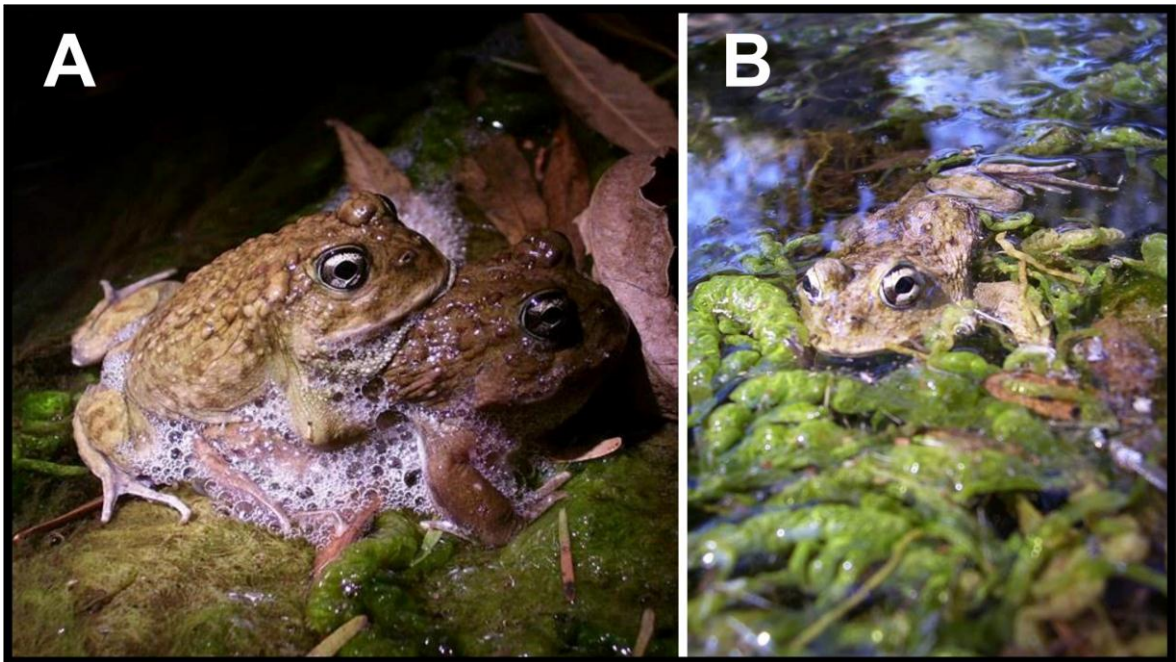


Figura 1. A. Ejemplares de *O. barrioi* en amplexo, con nido de espuma. B. Macho de *O. barrioi*. Fotos: Lorena Quiroga

2.2 Área de estudio

La Quebrada de las Flores (Fig. 2) se ubica a 55 Km al Este de la Ciudad de San Juan, en el Departamento Caucete (31° 42' S, 68° 05' W); altitud 765 metros.

La región pertenece al desierto del Monte y posee clima árido con una temperatura media anual de 17,3 °C, una máxima media anual de 25,7 °C y mínima media anual de 10,4 °C, con las lluvias concentradas en verano con un promedio anual de 89 mm (Cabrera, 1976). Climatológicamente pertenece al grupo climático BWw (desierto con precipitaciones estivales) de la clasificación climática de Köppen. Esta variedad climática predominante en San Juan se encuentra en regiones del mundo tales como el desierto de Kalahari, Australiano, Sahara, Gobi, por citar los más importantes (Poblete y Minetti, 1999).

2.3 Colecta de ejemplares y preparación de los tratamientos experimentales

Se capturaron manualmente ejemplares adultos de ambos sexos, mediante la técnica de encuentros visuales propuesta por Heyer *et al.* (2001). Una vez en el laboratorio se los alimentó diariamente *ad libitum* con larvas de *Tenebrio sp.* Los ejemplares capturados se dividieron en dos grupos, denominados tratamiento desparasitado y parasitado: A los ejemplares del tratamiento desparasitado (n= 10) se les aplicó una dosis de ivermectina (Laboratorios Burnet S.A., Argentina) en una concentración de 2 mg/Kg de animal vivo (peso promedio de los individuos 18,39 g) siguiendo la propuesta de Letcher y Glade (1992); mientras que al grupo parasitado (n= 21) no se le aplicó ningún tratamiento para la eliminación de formas parásitas. Posteriormente, ambos

grupos, se incubaron durante 14 días a 25 °C y bajo fotoperíodo de 12:12 horas de luz oscuridad.



Figura 2. Quebrada de las Flores – Caucete. Sitio de recolección de *O. barroi*.

2.4 Determinación de la temperatura selecta

Para determinar la Tsel, se generó un gradiente lineal de temperatura en el piso de un terrario (180 longitud x 50 ancho x 50 cm de alto) (Fig. 3). La base del terrario está constituida por una placa de aluminio. Uno de los extremos constó de una fuente de

calor, la que consistió en agua caliente bombeada desde un recipiente usando una bomba eléctrica (ATMAN II, Modelo AT-301 China). Dentro del recipiente se colocó un calentador eléctrico (400W), conectado a un termostato digital (AG, Modelo TC-120L, San Juan, Argentina), manteniendo la temperatura a 50 ± 1 °C. El otro extremo del terrario se mantuvo frío mediante la circulación de agua fría usando un enfriador eléctrico (Thermo NESLAB RTE 7, Newington, NH). Para evitar la deshidratación de los sapos, el piso del terrario fue cubierto con un paño húmedo de algodón. El terrario se dividió en carriles de 5 cm de ancho con tabiques de 30 cm de alto para evitar interacciones entre animales vecinos (Light *et al.*, 1966). El gradiente térmico fue lineal en un rango entre 50 ± 1 °C y 8 ± 1 °C. Se colocaron a los individuos en este gradiente durante nueve horas consecutivas. La temperatura fue medida con un termómetro infrarrojo (TES 1326s, TES Electrical Electronic Corp., Taipei, Taiwan, ± 0.1 °C) puesto en contacto con la piel dorsal del animal (cada 30 minutos). La Tsel se obtuvo realizando el promedio de las temperaturas seleccionadas por cada individuo a lo largo de las 9 horas que duró el estudio.

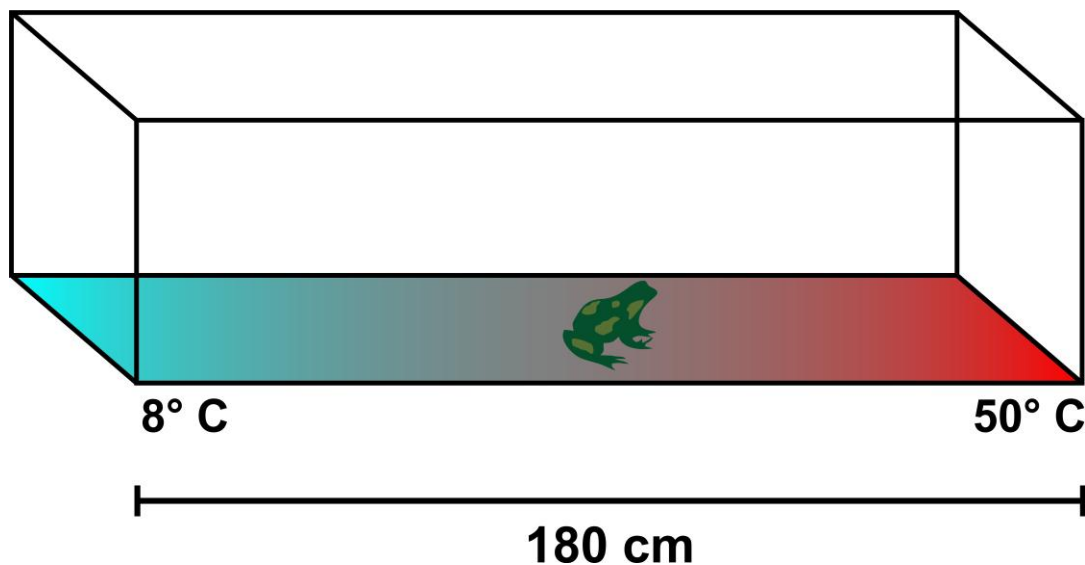


Figura 3. Gradiente térmico para determinar la temperatura selecta de *O. barrooi*.

2.5 Rendimiento locomotor

Se evaluó el rendimiento locomotor mediante la locomoción forzada a diferentes temperaturas. Para ello se utilizó una pista circular de 56 cm de diámetro (Fig. 4). El suelo de la misma fue de aluminio y por debajo de este había un circuito de caños de cobre que permitían calentar el suelo a la temperatura deseada mediante el uso de un calentador (Thermo NESLAB RTE 7, Newington, NH). Se evaluó la distancia recorrida proporcional al tamaño corporal del individuo (Sanabria *et al.*, 2013a; 2015) a seis temperaturas diferentes (15; 20; 25; 30; 35 y 40 °C). Los ejemplares fueron aclimatados a cada temperatura (blanco) por 30 minutos antes de comenzar la experiencia.

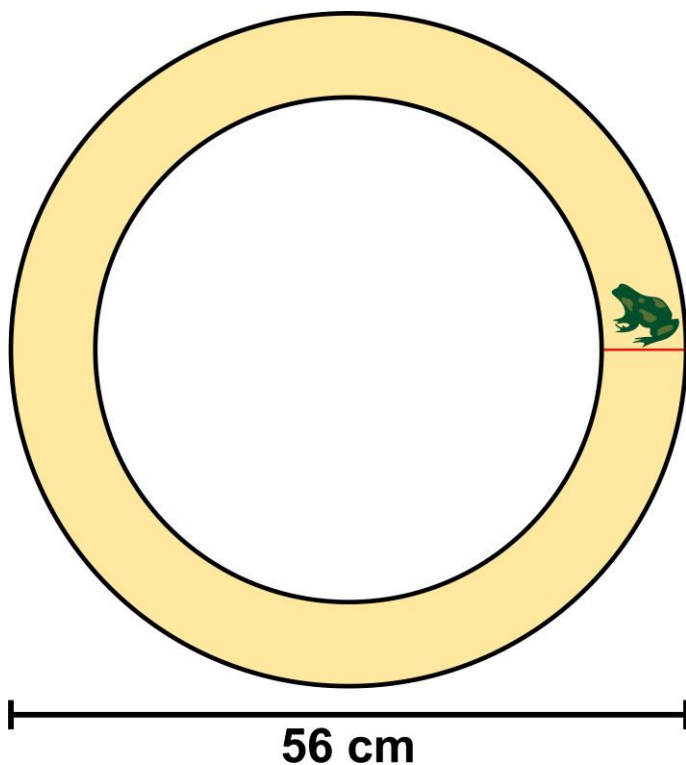


Figura 4. Pista circular para evaluar el rendimiento locomotor de *O. barrioi*.

2.6 Determinación de la temperatura crítica máxima y mínima

La TC_{máx} de los ejemplares se registró siguiendo el método propuesto por Hutchison (1961). Para ello, se calentaron los ejemplares en un recipiente de vidrio (15x15x20 cm) colocado en el interior de un baño termostático (Thermo NESLAB RTE 7, Newington, NH) siendo la tasa de calentamiento de 1 °C por minuto. La temperatura inicial de la experiencia fue la temperatura de aclimatación (25 ± 1 °C). Se consideró que los individuos llegaron al extremo térmico superior cuando perdieron el reflejo de pronación o mostraron espasmos musculares. El mismo procedimiento se llevó a cabo para determinar la TC_{mín} donde la tasa de extracción de calor fue de 1 °C por minuto.

2.7 Recolección de parásitos:

Los anfibios fueron sacrificados con cloroformo (CHCl₃). En cada uno de ellos se registró la longitud hocico-cloaca (promedio 5,75 cm) y el peso (promedio 18,39 g). También se determinó el sexo teniendo en cuenta los caracteres nupciales externos e internos. Los individuos fueron examinados según el protocolo de Goater y Goater (2001). Una vez sacrificados los individuos, se procedió a su análisis separando los sistemas de órganos en cajas de Petri con solución fisiológica. El tracto digestivo se separó en estómago, intestino grueso e intestino delgado. Luego se examinó cada órgano con una lupa de aumento 4x.

2.8 Estudio de formas parásitas

Los parásitos fueron colectados, contados y estudiados *in vivo*.

- **Nemátodos adultos y protozoos:** fueron fijados en formaldehído caliente al 10%.

2.8.1 Conservación e identificación

Los nemátodos fueron conservados en alcohol 70% y, en casos necesarios, aclarados con glicerina; mientras que los protozoos fueron conservados en formol al 10%.

Los ejemplares fueron estudiados mediante la confección de dibujos realizados con la ayuda de una cámara clara de un microscopio óptico Leica DM 2500. La clasificación sistemática de los nemátodos se efectuó sobre la base de la siguiente bibliografía: Yamaguti (1961), Baker (1987), Anderson *et al.* (2009) y Gibbons (2010), como así también, trabajos específicos de cada grupo. Los protozoos fueron identificados siguiendo los criterios de Smyth y Smyth (1980) y Thatcher (2006). Los nemátodos fueron depositados en la Colección Helmintológica del Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL – CONICET).

2.9 Análisis estadísticos

Se calculó la media y la desviación estándar para las siguientes variables: Tsel, TCmín y TCmáx.

Se realizó una prueba t de Student - probándose previamente la normalidad de los datos y la homocedasticidad de la varianza con los test Kolmogorov–Smirnov y prueba F de homogeneidad de varianza, respectivamente - para comparar la Tsel entre el grupo parasitado y desparasitado.

La TC_{mín} y la TC_{máx} entre el grupo parasitado y desparasitado, se testeó mediante el uso de test Mann-Whitney, dado que los datos no cumplían con las condiciones de normalidad ($p < 0,05$).

La prevalencia se obtuvo como el cociente entre el número de individuos parasitados y el número de individuos analizados (expresada en porcentaje); la intensidad media como el cociente entre el número de parásitos hallados y el número de individuos parasitados; y la abundancia media como el cociente entre el número de parásitos hallados y el número de individuos analizados, según dado los criterios por Bush *et al.* 1997.

Todos los análisis y gráficos se realizaron con el paquete estadístico Statistica 7.0.

3 Resultados

Para la comparación entre los dos grupos de anfibios se tuvo en cuenta, en el grupo parasitado, a los individuos que luego de su análisis, presentaron formas parasitarias (n=8).

3.1 Temperatura selecta entre grupo parasitado y desparasitado

La Tsel mostró diferencias significativas entre los tratamientos testeados (T test: $t = -2,89868$; $gl = 18$; $p = 0,01$), observándose un incremento de este parámetro en el grupo parasitado ($26,42\text{ °C} \pm 2,14$) sobre el grupo desparasitado ($23,6\text{ °C} \pm 1,72$) (Fig. 5).

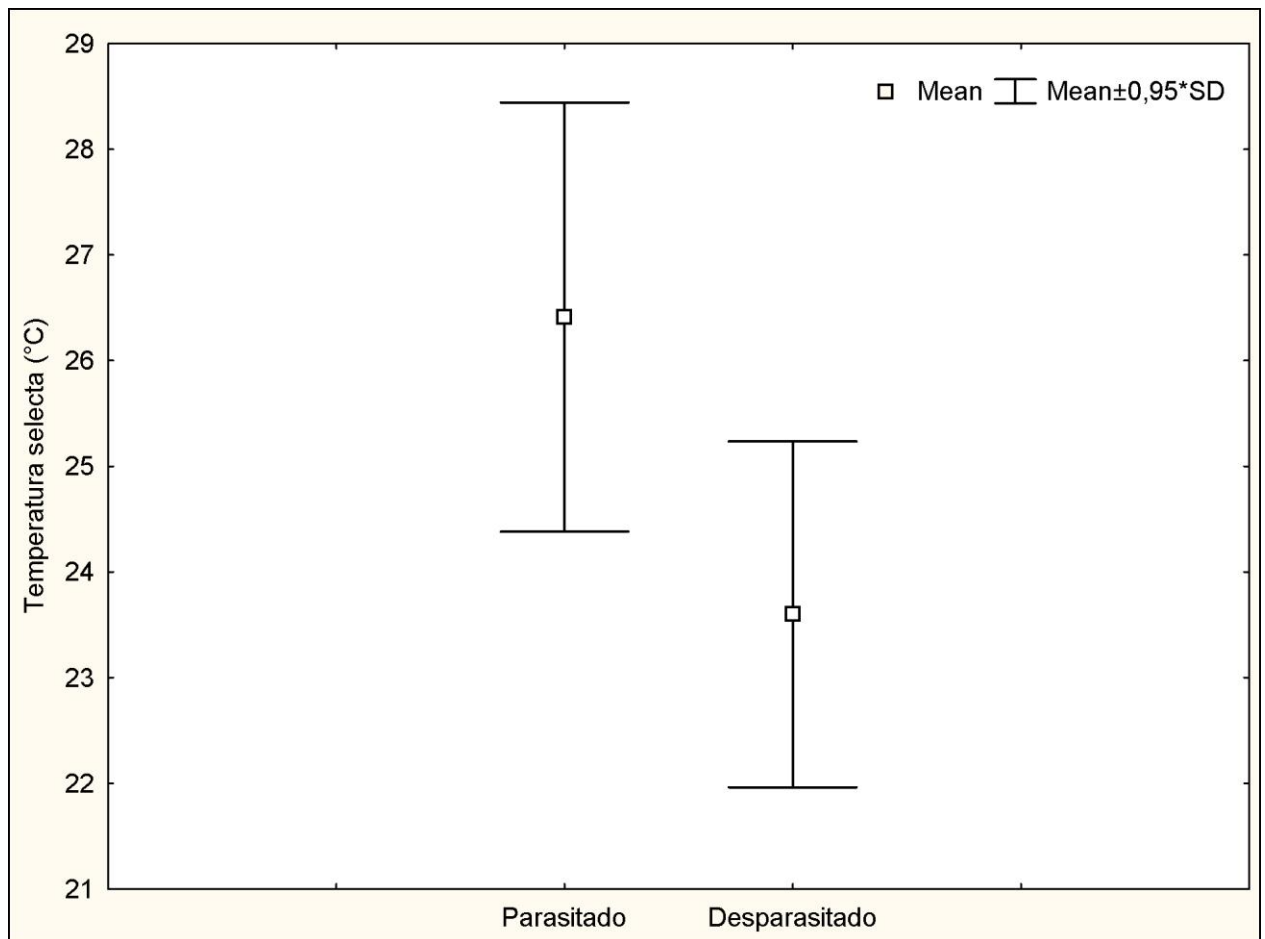


Figura 5. Variación de la temperatura selecta entre el grupo parasitado y desparasitado.

3.2 Rendimiento locomotor entre grupo parasitado y desparasitado

Los estudios indican que el rendimiento locomotor fue significativamente mayor tanto en la menor temperatura (15 °C) como en las mayores (35 y 40 °C) en el grupo desparasitado, siendo similares en las temperaturas intermedias (20, 25 y 30 °C) (Fig. 6). Además el la temperatura óptima para el desempeño locomotor del grupo desparasitado, se encuentra 5 °C por encima de la obtenida para el grupo parasitado.

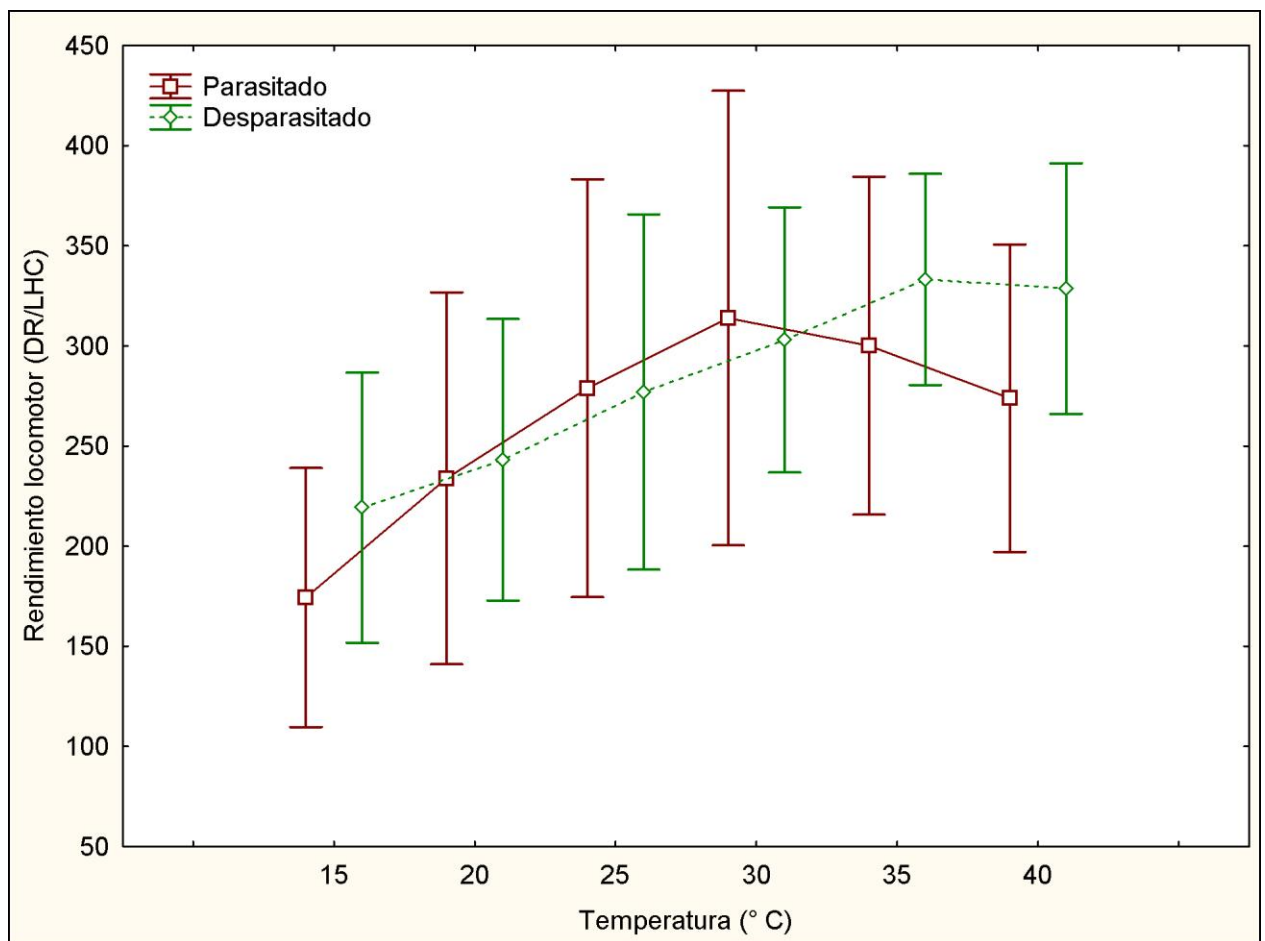


Figura 6. Variación del rendimiento locomotor (DR/LHC), a través de diferentes temperaturas, de ambos grupo experimentales (grupo desparasitado línea verde y grupo parasitado línea roja). DR = Distancia recorrida. LHC = Largo hocico-cloaca.

3.3 Temperatura crítica mínima entre grupo parasitado y desparasitado

La TC_{mín} también presenta diferencia significativa entre los grupos (Mann Whitney: $U = 5,00$; $p < 0,01$), siendo inferior en el grupo desparasitado ($4,23\text{ °C} \pm 1,19$) que en el parasitado ($5,96\text{ °C} \pm 1,18$) (Fig. 7).

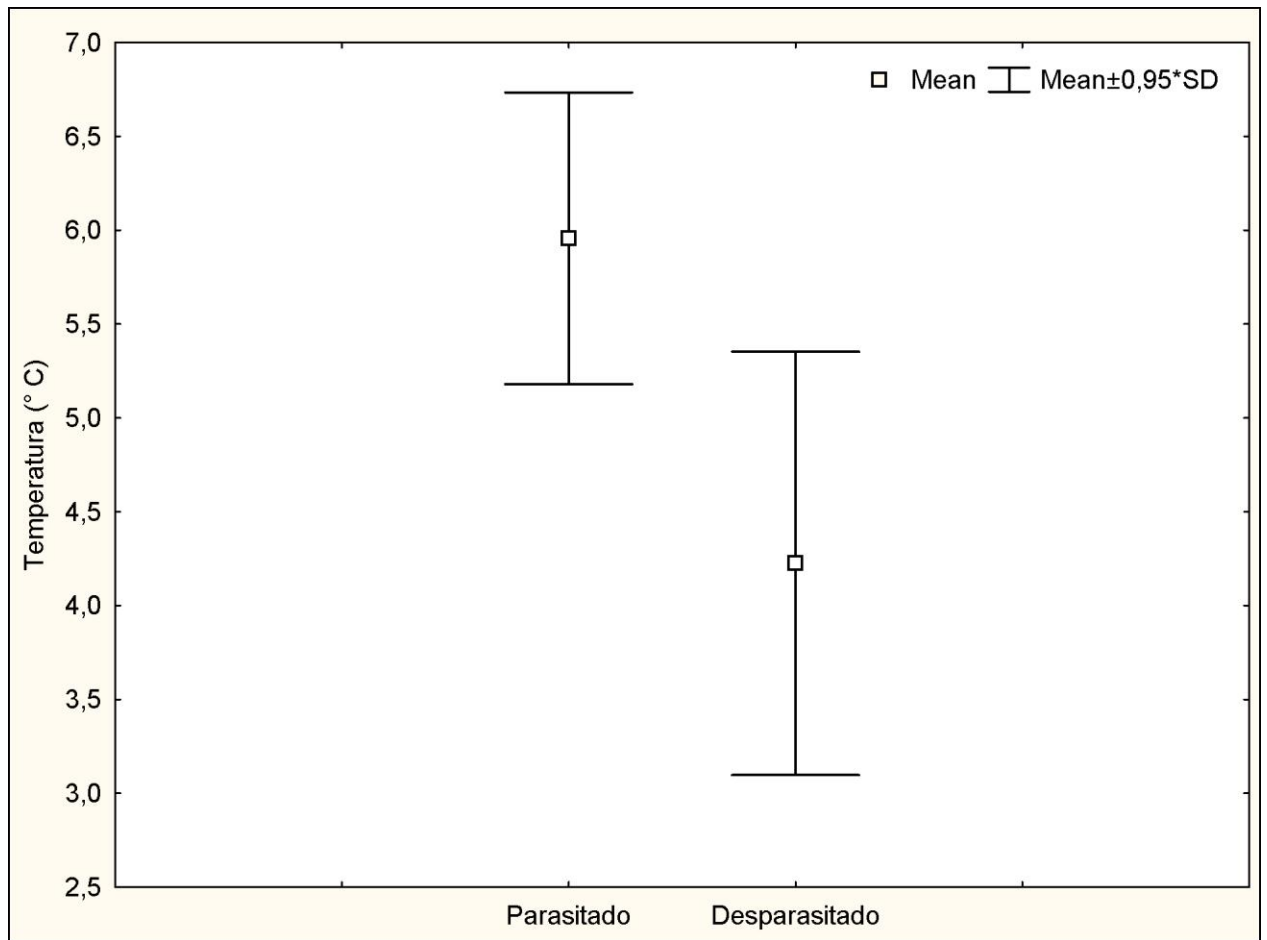


Figura 7. Variación de la temperatura crítica mínima entre el grupo parasitado y desparasitado.

3.4 Temperatura crítica máxima entre grupo parasitado y desparasitado

La TC_{máx} no presentó diferencias significativas entre el grupo desparasitado ($36,8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,53$) y parasitado ($36,78\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0,87$) (Mann Whitney: $U = 20$; $p = 0,61$) (Fig. 8)

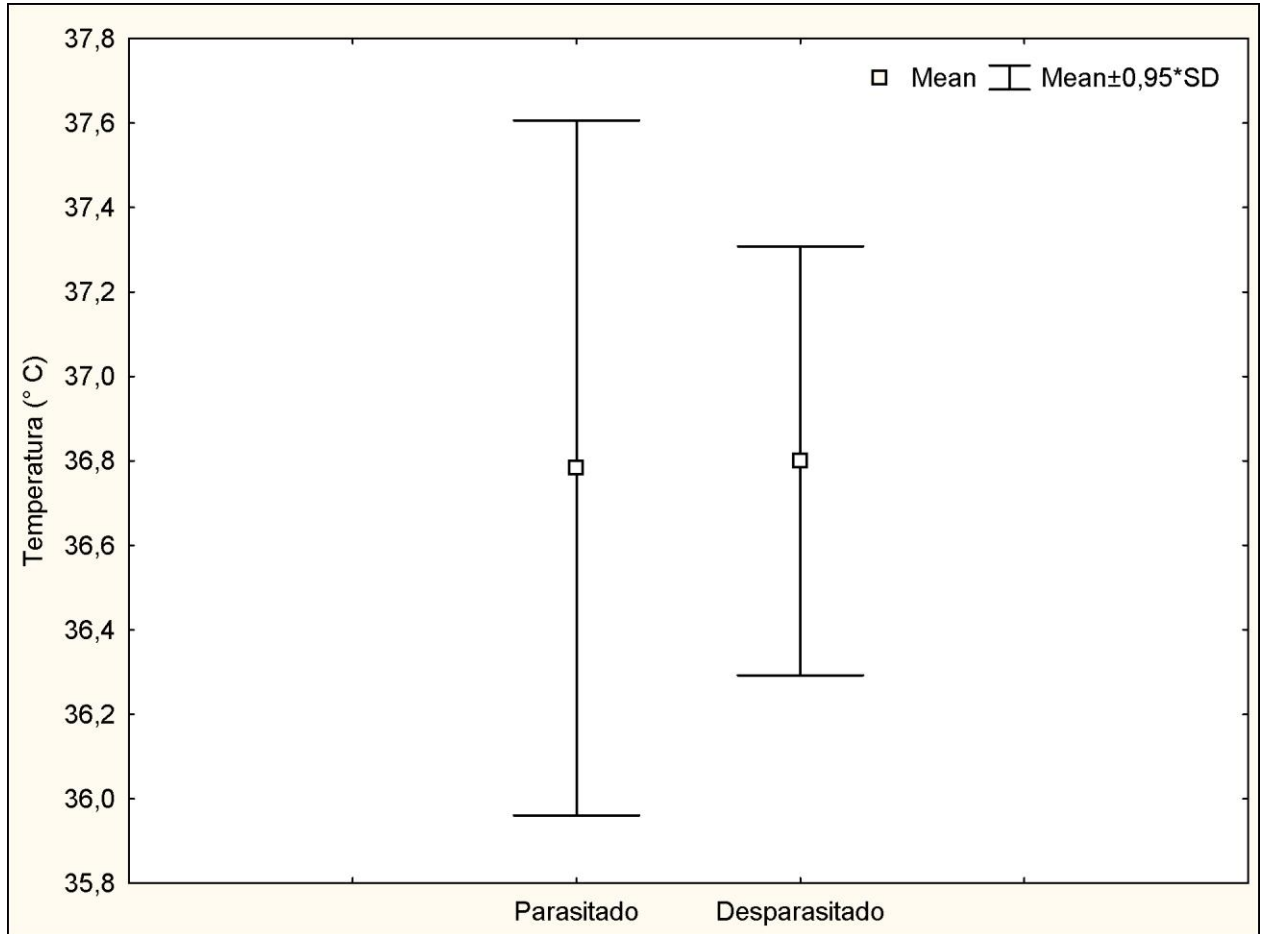


Figura 8. Variación de la temperatura crítica máxima entre el grupo parasitado y desparasitado.

3.5 Fauna endoparásita

El análisis de los órganos internos (tubo digestivo, vejiga urinaria, hígado y pulmones) del grupo desparasitado, dio como resultado ausencia de formas parásitas en todos los individuos.

El examen del grupo parasitado arrojó un total de 27 nemátodos, siendo la prevalencia total igual a 38,1% (8 parasitados/21 analizados), con una intensidad media de $3,37 \pm 2,72$ y una abundancia media de $1,28 \pm 2,32$. La riqueza de especies de nemátodos fue igual a 2, se hallaron especímenes pertenecientes a las especies *Falcaustra sanjuanensis* y *Aplectana hylambatis*. Los descriptores parasitológicos de estas especies se muestran en la tabla 1.

	<i>A. hylambatis</i>	<i>F. sanjuanensis</i>
	CECOAL 17021401	CECOAL 17021402
	(6♀, 3♂)	(8 ♀, 6 ♂, 4 juveniles)
Número total de parásitos	9	18
Mín.-Máx.	4-5	1-4
Prevalencia	9,5% (2/21)	38,1% (8/21)
Intensidad Media	$4,5 \pm 0,70$	$2,25 \pm 1,03$
Abundancia Media	$0,42 \pm 1,36$	$0,85 \pm 1,27$

Tabla 1. Descriptores parasitológicos de *A. hylambatis* y *F. sanjuanensis*.

El análisis de este grupo también mostró la presencia de organismos pertenecientes al Phylum Protozoa; los mismos se encontraron con una prevalencia de 57,14% (12/21).

Si bien en este caso no se han determinado los descriptores parasitológicos, estos protozoos han sido estudiados morfológicamente y han sido identificados como pertenecientes al género *Nyctotherus* Leidy, 1811. Tanto nemátodos como protozoos fueron hallados en el tubo digestivo.

En seis casos se presentaron infecciones monoespecíficas (dadas por *F. sanjuanensis*) y en dos casos infecciones por las dos especies de nemátodos halladas.

Los individuos del género *Nyctotherus* presentan las siguientes características: cuerpo completamente ciliado, con peristoma e infundíbulo bien definidos, presencia de un macronúcleo arriñonado, un micronúcleo pequeño, una vacuola contráctil posterior y un citopigio (Fig. 9).

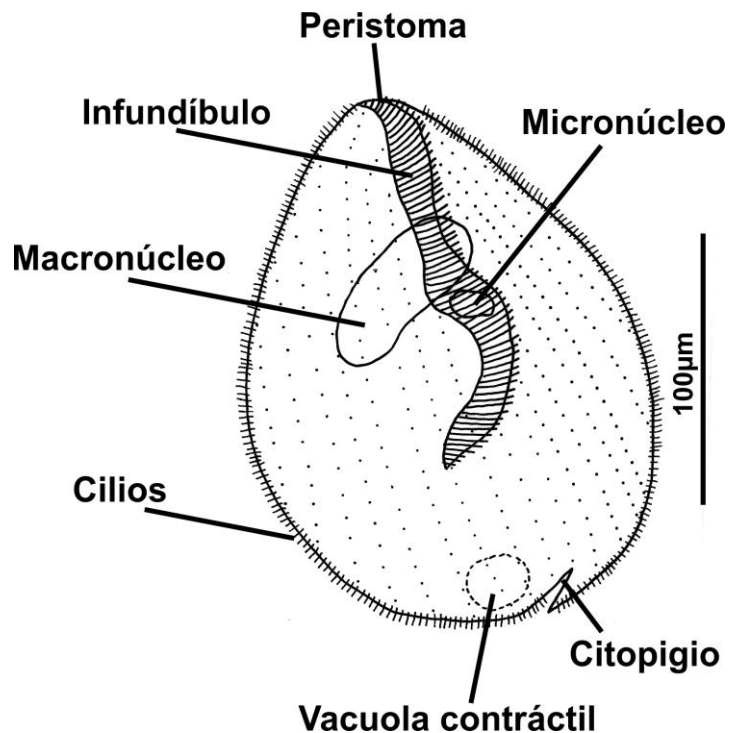


Figura 9. Ejemplar del género *Nyctotherus*. Morfología general

Los ejemplares de *Falcaustra sanjuanensis* (Fig. 10) son nemátodos grandes, con cutícula con estriaciones transversales irregulares, ala lateral ausente. Boca rodeada por tres labios, borde de cada labio con estrecha membrana, labio dorsal con dos papilas cefálicas elevadas más grandes, cada labio ventrolateral con dos papilas cefálicas mayores y elevadas y un anfidio plano. Poro excretor conspicuo, longitudinalmente alargado, situado en una depresión visible a nivel de la mitad posterior del esófago. Esófago con istmo alargado y bulbo esférico. Ovíparos. Vulva en la mitad posterior del cuerpo y el útero opuesto. Cola corta en ambos sexos y puntiaguda en machos.

En *Aplectana hylambatis* (Fig. 11), los individuos presentan un marcado dimorfismo sexual (hembras más grandes). Cutícula con estrías transversales uniformemente distribuidas. Boca con tres labios, uno dorsal y dos ventrales con un pliegue cuticular en el borde de cada uno de ellos. Papilas cefálicas grandes, dos en el labio dorsal y una en cada labio ventral. Anfidios prominentes en forma de hendidura. Bulbo esofágico con válvulas quitinosas notables. Poro excretor visible, pre-bulbar. Tres pequeñas glándulas rectales, unicelulares, las cuales son menos conspicuas en los machos. La vulva presenta una formación con aspecto de valva, con bordes festoneados y ovoyector muy desarrollado. Prodelfas. La disposición de las papilas caudales de los machos se muestra en la figura 11F. Gobernáculo presente y espículas articuladas. Borde posterior de la cloaca cubierto con flecos cuticulares. Papilas somáticas distribuidas heterogéneamente a lo largo del cuerpo.

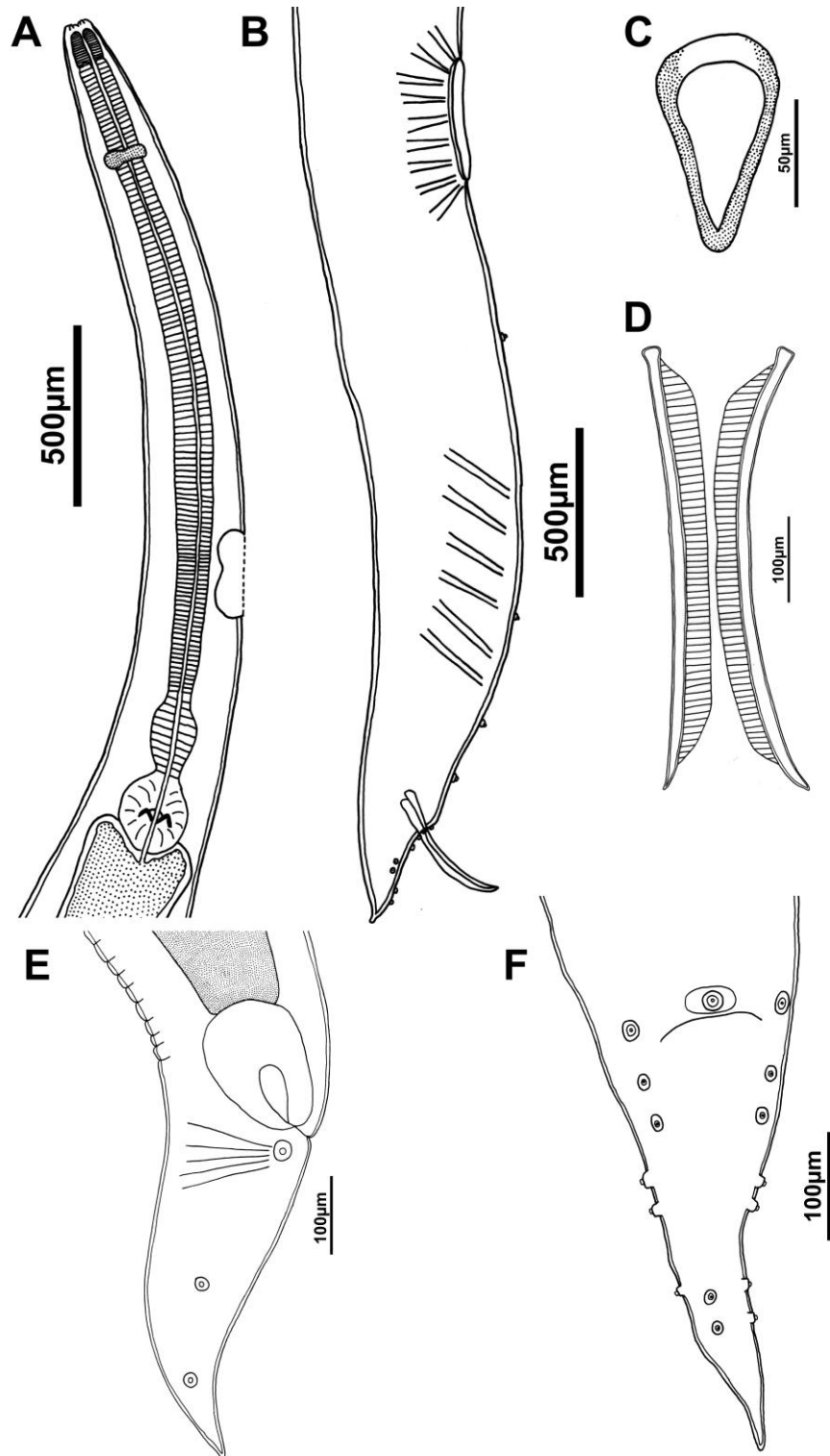


Figura 10. *Falcaustra sanjuanensis*. A. Hembra, extremidad anterior, vista lateral. B. Macho, extremidad posterior, vista lateral. C. Gobernáculo, vista ventral. D. Espículas, vista ventral. E. Hembra, extremidad posterior, vista lateral. F. Macho, extremidad posterior, vista ventral.

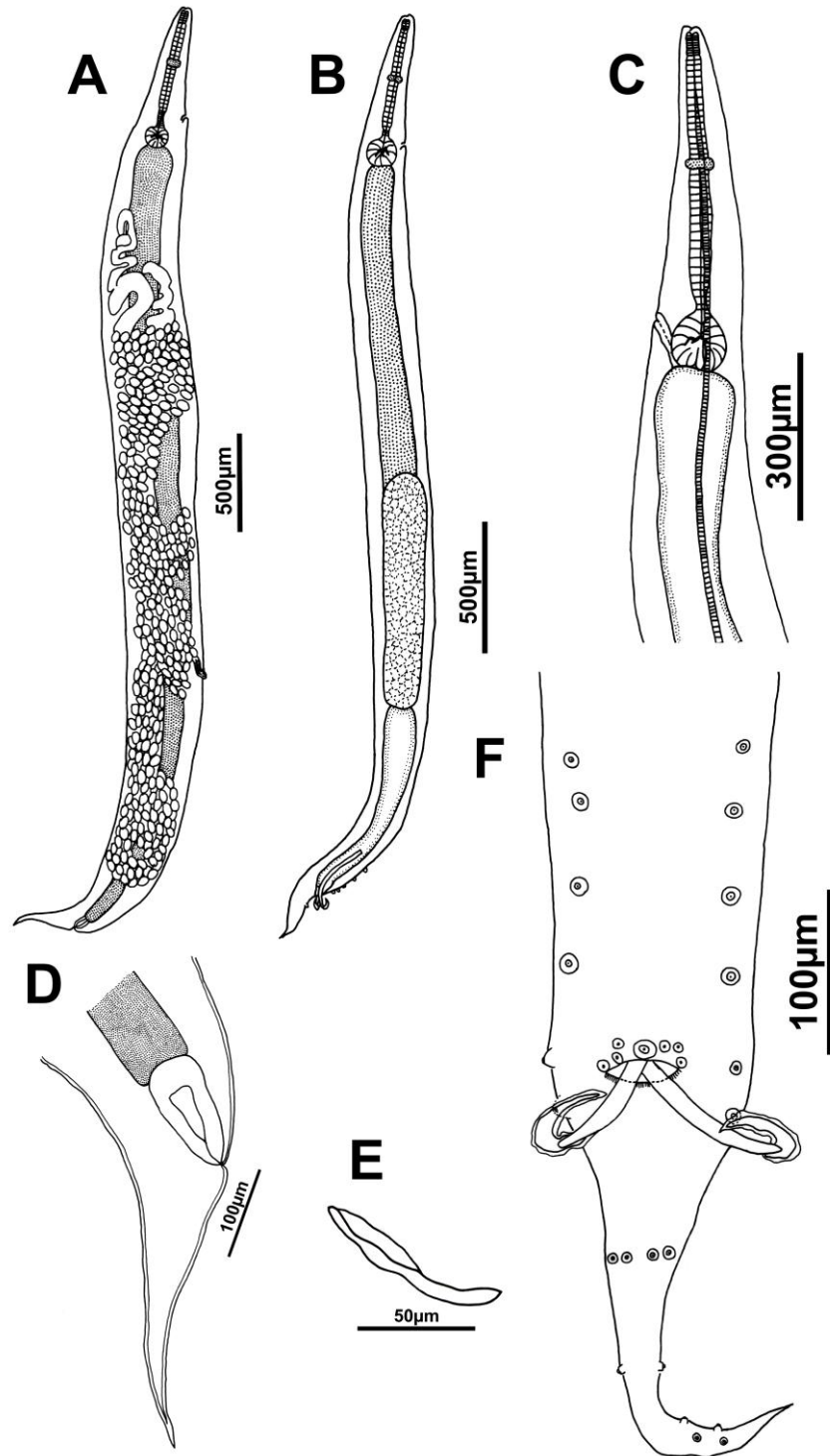


Figura 11. *Aplectana hylambatis*. A. Hembra, vista general, lateral. B. Macho, vista general, lateral. C. Macho, extremidad anterior, vista lateral. D. Hembra, extremidad posterior, vista lateral. E. Gubernáculo, vista lateral. F. Macho, extremidad posterior, vista ventral.

4 Discusión

4.1 Variación en la temperatura selecta bajo diferentes condiciones de parasitosis

Las estrategias de termorregulación son importantes para las especies ectotermas porque el rendimiento de varias funciones como crecimiento, locomoción y digestión, entre otras, está vinculado a la temperatura corporal (Huey y Stevenson 1979; Rome *et al.*, 1992). El aumento de la temperatura corporal, debido a que los individuos seleccionan temperaturas superiores mediante un cambio comportamental, se denomina fiebre comportamental (Kluger, 1979). Este cambio en la condición térmica de los ectotermos, está asociado a la infección por virus, hongos y bacterias (Bly y Clem, 1992; Beaman *et al.*, 1999; Kobayashi *et al.*, 1999; Haenen y Davidse, 2001).

Los datos colectados por esta investigación reportan el fenómeno denominado fiebre comportamental inducido por endoparásitos para la especie estudiada. Esto se infiere debido a la selección de temperaturas significativamente superiores por parte del grupo parasitado. La temperatura promedio de este grupo fue $\sim 2,8$ °C superior al grupo desparasitado, registrándose aumentos de temperatura en ciertos individuos de hasta 6,9 °C por encima de la media, valor próximo a lo registrado por Myhre *et al.* (1977) en *Rana esculenta* (7 °C), siendo en este caso la bacteria *Mycobacterium* sp. el inductor de la fiebre. También se ha registrado fiebre comportamental en *Hyla cinerea*, *Rana pipiens* y *Lithobates catesbeiana* (= *Rana catesbeiana*) inducida por *Aeromonas hydrophila* (Kluger, 1977; Casterlin y Reynolds, 1977), en *Bufo marinus* y *Bombina bombina* inducida por *Pseudomonas aeruginosa* (Cabanac y Cabanac, 2004) y en *Atelopus zeteki* y *Anaxyrus boreas boreas* inducida por *Batrachochytrium dendrobatidis* (Richards-Zawacki, 2010; Murphy *et al.*, 2011).

4.2 Variación del rendimiento locomotor bajo diferentes condiciones de infección parasitaria

La temperatura corporal ejerce control en todos los procesos fisiológicos (Cossin, 2012). El rendimiento locomotor es un parámetro fundamental en los anuros ya que está relacionado con la capacidad para escapar de los depredadores, capturar presas o defender territorios durante la época reproductiva (Irschick y Garland 2001). La temperatura en la que se alcanza el mayor rendimiento es denominada temperatura óptima (Huey y Stevenson, 1979). En el presente estudio, la temperatura óptima del grupo desparasitado es 5 °C superior respecto al grupo parasitado, teniendo mejor rendimiento en temperaturas elevadas, las cuales son características del ambiente donde habitan los hospedadores (temperatura máxima promedio de verano de la región 34,6 °C, Servicio Meteorológico Nacional). Por otra parte, se refleja un rendimiento locomotor inferior, en general, del grupo parasitado. Aparentemente los endoparásitos presentan una interacción negativa con los animales estudiados, afectando de manera directa la termofisiología. Posiblemente, los mecanismos que el hospedador requiere para contrarrestar la infección tales como el montaje de una respuesta inmune, el saneamiento de los tejidos dañados y la sustitución de los nutrientes utilizados por los parásitos, son elevados (Lochmiller y Deerenberg, 2000; Tinsley *et al.*, 2002; Kristan y Hammond, 2004). El efecto negativo de endoparasitosis en anfibios, ha sido escasamente estudiado y reportado para el crecimiento, canto reproductivo y rendimiento locomotor (Goater y Ward, 1992; Madelaire *et al.*, 2013, Moretti *et al.*, 2014).

O. barroi muestra cambios en la capacidad locomotora, disminuyendo la misma cuando hay presencia de endoparásitos. Este efecto expondría a los animales con carga parasitaria a una disminución en sus capacidades para explorar el ambiente en búsqueda de alimento, sitios apropiados para la reproducción y escape de depredadores.

4.3 Variación de los extremos térmicos frente a condiciones de parasitosis

El estudio de los rangos de tolerancia fisiológicos, especialmente los extremos térmicos, resulta imprescindible para comprender numerosos aspectos de la biología de los organismos, ya que representan las condiciones que limitan su nicho fundamental y, por tanto, su presencia y evolución en un determinado hábitat y área geográfica (Cowles y Borget, 1944).

Cowles y Borget (1944) definieron a la $TC_{m\acute{a}x}$ como: “El punto térmico en el que la actividad locomotora se desorganiza y el animal pierde la capacidad de escapar de condiciones que conducirán rápidamente a su muerte”. Esta definición también es aplicable para la $TC_{m\acute{i}n}$.

En el presente estudio, la tolerancia a temperaturas más bajas del grupo desparasitado, puede deberse a la respuesta del sistema inmune de los mismos (Jackson y Tinsley, 2002). En anfibios, al ser ectotermos, los mecanismos fisiológicos dependen de la temperatura externa, incluyendo al sistema inmune. Este sistema empieza a perder eficacia conforme decrece la temperatura (Jackson y Tinsley, 2002). Es por ello que un límite inferior más elevado en el grupo parasitado brindaría ventajas frente al aumento de la infección de parásitos, manteniendo activo el sistema inmune.

Si bien es notorio el efecto negativo de los parásitos sobre los mecanismos fisiológicos y comportamentales, este efecto no se ve reflejado en la tolerancia a temperaturas críticas máximas. Aparentemente la presencia de parásitos no interacciona con los mecanismos que regulan dicha tolerancia y ambos grupos experimentan tolerancias térmicas máximas similares.

4.4 Fauna endoparásita

Hasta el momento, pocos estudios se han enfocado en la fauna endoparásita de anfibios de la provincia de San Juan, teniendo éstos como objeto a nemátodos parásitos. González *et al.* (2013a) describieron el nemátodo *Falcaustra sanjuanensis* hallado en el intestino grueso de *Odontophrynus cf. barrioi*; González *et al.* (2013b) reportaron el nemátodo *Aplectana hylambatis* en el intestino grueso de *Rhinella arenarum* Hensel, 1867 y González *et al.* (2014) informaron la presencia de los nemátodos *F. sanjuanensis* y *Contracaecum* sp. (larvas), en el intestino grueso y estómago de *Lithobates catesbeianus* (Shaw, 1802). *F. sanjuanensis* también fue reportado en *Leptodactylus latrans* (Steffen, 1815) por Ramallo *et al.* (2016). Finalmente, Piñeiro *et al.* 2017 (en prensa) describieron el nemátodo *Aplectana nebulosa* Piñeiro, González y Sanabria, 2017 del intestino delgado y grueso de *Pleurodema nebulosum* (Burmeister, 1861).

El presente estudio registra el primer hallazgo de protozoos (*Nyctotherus* sp.) para una especie anfibia de la provincia de San Juan. Estos protozoos son comunes en el tracto digestivo de anfibios pero aún se desconoce si son benéficos o perjudiciales para el hospedador (Xiao *et al.*, 2002). Sin embargo, los resultados de este trabajo reflejan que

la presencia de protozoos y nemátodos, en el tracto digestivo, alteran el comportamiento y la fisiología del hospedador.

El hallazgo de *F. sanjuanensis* en *O. barrioi* aporta un nuevo hospedador a los dos registrados previamente: *O. cf barrioi* (González *et al.*, 2013a) y *L. latrans* (Ramallo *et al.*, 2016).

El registro de *A. hylambatis* en *O. barrioi* es el segundo caso para la provincia de San Juan, siendo el primero en *Rhinella arenarum* (González *et al.*, 2013b), capturados en el Parque Provincial Presidente Sarmiento – Zonda. Futuros estudios en anuros de la provincia de San Juan seguramente reportarán la presencia de *A. hylambatis*, ya que es una especie generalista que parasita a una amplia gama de hospedadores. En la región Neotropical ha sido observada en distintos países y familias de anuros como por ejemplo en Bufonidae, Leptodactylidae, Ceratophryidae y Microhylidae en Perú; en Bufonidae, Mycrohylidae, Leiuperidae, Leptodactylidae e Hylidae en Paraguay y en Bufonidae de Uruguay (Campião *et al.*, 2014). En Argentina, fue hallada en anfibios de las familias Bufonidae, Leptodactylidae y Leiuperidae de las provincias de Salta, Córdoba, Buenos Aires, Corrientes, San Juan, Chaco y Formosa (González y Hamann, 2015; Hamann y González, 2015).

5. Conclusiones

La presencia de endoparásitos en *O. barrioi* altera sus mecanismos comportamentales y fisiológicos, modificando la selección de temperatura, disminuyendo el rendimiento locomotor y modificando el extremo térmico inferior de la especie.

El tiempo que invierten los individuos en seleccionar temperaturas para combatir la parasitosis es tiempo perdido para poder alimentarse y reproducirse. Además, los individuos están expuestos un mayor tiempo a los depredadores, ya que los sitios disponibles con altas temperaturas generalmente son escasos en el mosaico térmico ambiental. Sumado a esto, se ha observado una disminución del rendimiento locomotor asociada a la parasitosis. El menor rendimiento locomotor podría exponer aún más a los animales a depredadores y, por otro lado, ser menos eficientes en búsqueda y captura de alimento. Podríamos decir que un individuo parasitado es presa fácil de la selección natural.

En cuanto al efecto particular de cada especie de parásito sobre los parámetros térmicos, este trabajo abre la puerta a futuros estudios para evaluar de manera aislada cada forma parásita como así también si su intensidad se correlaciona con las variaciones producidas en antedichos parámetros.

Este estudio sienta las bases para que futuras investigaciones profundicen el conocimiento acerca de cuáles agentes patógenos modifican los parámetros térmicos del hospedador. Lo que sería un gran aporte al área de la termofisiología de ectotermos.

Bibliografía

- Anderson, R.; A. Chabaud y S. Willmont. 2009. Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Archival Volumen. CAB International, Wallingford, United Kingdom.
- Angilletta Jr., M.J. 2009. Thermal Adaptation a Theoretical and Empirical Synthesis, first ed. Oxford University Press, USA.
- Baker, M.R. 1987. Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles. Memorial University of Newfoundland. Occasional papers in Biology Number 11.
- Beaman, H.J.; D.J. Speare y M. Brimacombe. 1999. Regulatory effects of water temperature on *Loma salmonae* (Microspora) development in rainbow trout. Journal of Aquatic Animal Health. 11:237–245
- Bernheim, H.A. y M.J. Kluger. 1976. Fever and anti-pyresis in the lizard *Dipsosaurus dorsalis*. American Journal of Physiology. 231: 833-842.
- Bly, J.E. y L.W. Clem. 1992. Temperature and teleost immune functions. Fish & Shellfish Immunology. 2(3), 159-171.
- Brattstrom, B. H. 1963. A preliminary review of the thermal requirements of amphibians. Ecology. 238-255.
- Brown, G.; C. Shilton, y R. Shine. 2006. Do parasites matter? Assessing the fitness consequences of haemogregarine infection in snakes. Canadian Journal of Zoology. 84: 668–676.
- Burke, E.M. y F.H. Pough. 1976. The role of fatigue in temperature resistance of salamanders. Journal of Thermal Biology. 1(3), 163-167.

- Bush, A.O.; K.D. Lafferty; J. M. Lotz y A.W. Shostak, A. W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of parasitology*, 575-583.
- Cabanac, A.J. y M. Cabanac. 2004. No emotional fever in toads. *Journal of Thermal Biology*. 29(7): 669-673.
- Cabrera, A.L. 1976. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Tomo II, Regiones Fitogeograficas Argentinas*, Editorial ACME S.A.C.I. 36-42.
- Campbell, W.C.; M.H. Fisher; E.O. Stapley; G. Albers-Schönberg y T.A. Jacob. 1983. Ivermectin: A potent new antiparasitic agent. *Science*. 221: 823-828.
- Campião, K.M.; D.H. Morais; O.T. Dias; A. Aguiar; G., Toledo; L.E.R. Tavares y R.J. Da Silva. 2014. Checklist of helminth parasites of amphibians from South America. *Zootaxa*, 3843(1), 1-93.
- Casterlin, M.E. y W.W. Reynolds. 1977. Behavioral fever in anuran amphibian larvae. *Life sciences*. 20(4): 593-596.
- Cei, J.M. 1980. *Amphibians of Argentina*. *Italian Journal of Zoology*, N. S. Monografia 2. 609 pp.
- Choi, I.; J.H. Shim; Y.S. Lee y R.E. Ricklefs. 2000. Scaling of jumping performance in anuran amphibians. *Journal of Herpetology*. 34: 222–227.
- Clobert, J.; A. Oppliger; G. Sorci; B. Ernande; J.G. Swallow y T. Garland Jr. 2000. Trade-offs in phenotypic traits: endurance at birth, growth, survival, predation and susceptibility to parasitism in a lizard, *Lacerta vivipara*. *Functional Ecology*. 14: 675–684.

- Cossins, A. 2012. Temperature biology of animals. Springer Science & Business Media.
- Cowles, R.B. y C.M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Iguana*, 83, 53.
- Cupp Jr, P.V. 1980. Thermal tolerance of five salientian amphibians during development and metamorphosis. *Herpetologica*, 234-244.
- Denlinger, D.L. y G.D. Yocum. 1998. Physiology of heat sensitivity. In: *Temperature Sensitivity in Insects and Application in Integrated Pest Management* (eds Hallman, G. J. and Denlinger, D. L.), pp. 7–53. Boulder, CO: Westview Press.
- Dobson A.P. 1988. The population biology of parasite-induced changes in host behavior. *Quarterly Review of Biology*. 63: 139–165.
- Doughty, P. 1994. Critical thermal minima of garter snakes (*Thamnophis*) depend on species and body size. *Copeia*. 1994(2), 537-540.
- Ebert, D. 2008. Host-parasite coevolution: insights from the *Daphnia* parasite model system. *Current Opinion in Microbiology*. 11: 290–301.
- Erskine, D.J. y V.H. Hutchison. 1982. Reduced thermal tolerance in an amphibian treated with melatonin. *Journal of Thermal Biology*, 7(2), 121-123.
- Fenner, A. y C. Bull. 2008. The impact of nematode parasites on the behavior of an Australian lizard, the gidgee skink *Egernia stokesii*. *Ecological Research*. 23: 897-903.

- Foletto, V. R. S.; F. Vanz; L. Gazarini; C.A.J. Stern y C.R. Tonussi. 2015. Efficacy and security of ivermectin given orally to rats naturally infected with *Syphacia* spp., *Giardia* spp. and *Hymenolepis nana*. *Laboratory animals*, 49(3), 196-200.
- Gallardo, J.M., 1987. *Anfibios de Argentina, Guía para su Identificación*. Biblioteca Mosaico. 98.
- Gibbons, L. 2010. *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates. Supplementary Volume*. CAB International. The Natural History Museum, Wallingford, United Kingdom.
- Goater, C.P. y P.I. Ward. 1992. Negative effects of *Rhabdias bufonis* (Nematoda) on the growth and survival of toads (*Bufo bufo*). *Oecologia* 89: 161–165.
- Goater, T.M. y C.P. Goater. 2001. Ecological monitoring and assessment network (EMAN) protocols for measuring biodiversity: Parasites of amphibians and reptiles. Parasitology Module Steering Committee, Parasitology Section. Canadian Society of Zoologists. 1-59.
- González C.E. y M.I. Hamann. 2015. Checklist of nematode parasites of amphibians from Argentina. *Zootaxa*, 3980(4): 451-476
- González, C.E.; L.B. Quiroga y E.A. Sanabria. 2014. First survey of nematode parasites in introduced American Bullfrogs (*Lithobates catesbeianus*) in Argentina. *Comparative Parasitology*, 81(2), 284–287.
- González, C.E.; L.B. Quiroga; D. Moreno y E.A. Sanabria. 2013a. Primer registro de *Aplectana hylambatis* (Nematoda, Cosmocercidae) para anfibios de la Provincia de San Juan. *Cuadernos de Herpetología.*, 27 (2), 155–159.

- González, C.E.; E.A. Sanabria y L.B. Quiroga. 2013b. *Falcaustra sanjuanensis* sp. Nov. (Nematoda: Kathlaniidae) from *Odontophrynus* cf. *barrioi* (Anura: Cycloramphidae) from Argentina. *Acta Parasitologica*, 58 (1), 119–125.
- Haenen, O.L.M y A. Davidse. 2001. First isolation and pathogenicity studies with *Pseudomonas anguilliseptica* from diseased European eel *Anguilla anguilla* (L.) in The Netherlands. *Aquaculture* 196:27–36
- Hamann, M.I. y C.E. González. 2015. Helminth parasites in the toad *Rhinella major* (Bufonidae) from Chaco region, Argentina. *Acta Herpetologica*, 10(2): 93-101.
-
- Heyer, W.R.; M.A. Donnelly; R.W. McDiarmid; L.C. Hayek y M.S Foster. 2001. *Medición y Monitoreo de la Diversidad Biológica, Métodos Estandarizados para Anfibios*. Editorial Universitaria de la Patagonia, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Pp 348.
- Huey, R.B. y R.D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist*. 19: 357–366.
- Hutchison, V.H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. *Physiological Zoology*, 2:92-125.
- Hutchison, V.H. y M.R. Ferrance. 1970. Thermal tolerances of *Rana pipiens* acclimated to daily temperature cycles. *Herpetologica*, 1-8.
- Irschick, D.J. y T. Garland. 2001. Integrating function and ecology in studies of adaptation: investigations of locomotor capacity as a model system. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32, 367–396.

- IUPS, 2001. Glossary of terms for thermal physiology, Jpn. J. Physiol., pp. 245-280.
- Jackson, J. y R. Tinsley. 2002. Effects of environmental temperature on the susceptibility of *Xenopus laevis* and *X. wittei* (Anura) to *Protopolystoma xenopodis* (Monogenea). Parasitology research, 88(7), 632-638.
- Kluger, M.J. 1979. Fever in ectotherms: evolutionary implications. American Zoologist, 19(1), 295-304.
- Kluger, M.J. 1977. Fever in the frog *Hyla cinerea*. Journal of Thermal Biology. 2: 79-81.
- Kluger, M.J.; W. Kozak; C.A. Conn; L.R. Leon y D.Soszynski. 1998. Role of fever in disease. Annals of the New York Academy of Sciences. 856: 224–233.
- Kobayashi, T.; T. Shiino y T. Miyazaki. 1999. The effect of water temperature on rhabdoviral dermatitis in the Japanese eel, *Anguilla japonica* Temminck and Schlegel. Aquaculture 170:7– 15.
- Köhler, A.; J. Sadowska; J. Olszewska; P. Trzeciak; O. Berger-Tal y C.R. Tracy. 2011. Staying warm or moist? operative temperature and thermal preferences of common frogs (*Rana temporaria*), and effects on locomotion. The Herpetological Journal 21,17–26.
- Kristan, D.M. y K.A. Hammond. 2004. Morphological plasticity varies with duration of infection: evidence from lactating and virgin wild-derived House Mice (*Mus musculus*) infected with an intestinal parasite (*Heligmosomoides polygyrus*: Nematoda). Journal of Experimental Biology. 207: 2351–2360.

- Langford, G.; B. Willobee y L. Isidoro. 2013. Transmission, host specificity, and seasonal occurrence of *Cyrtosomum penneri* (Nematoda: Atractidae) in lizards from Florida. *Journal of Parasitology* 99(2): 241-246.
- Letcher, J. y M. Glade. 1992. Efficacy of ivermectin as an anthelmintic in leopard frogs. *JAVMA*. 200(4): 537-538.
- Light, P.; W. Dawson; V. Shoemaker y A.R. Main. 1966. Observation on the thermal relations of Western Australian Lizards. *Copeia* 1966: 97-110
- Lillywhite, B.H.; P. Licht y P. Chelgren. 1973. The role of behavioral thermoregulation in the growth energetics of the toad, *Bufo boreas*. *Ecology*. 54: 375–383.
- Lochmiller, R.L. y C. Deerenberg. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *Oikos*. 88: 87–98.
- Madelaire C.B.; R.J. da Silva y F.R. Gomes. 2013. Calling Behavior and Parasite Intensity in Treefrogs, *Hypsiboas prasinus*. *Journal of Herpetology*. 47(3): 450-455.
- Malewski, T.; W. Bogdanowicz; E. Durska; M. Łoś; M. Kamiński y K. Kowalewska. 2015. Expression profiling of heat shock genes in a scuttle fly *Megaselia scalaris* (Diptera, Phoridae). *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 10: 704-713.
- Marvin, G. 2003. Aquatic and terrestrial locomotor performance in a semiaquatic plethodontid Salamander (*Pseudotriton ruber*): Influence of aquatic temperature, thermal acclimation and body size. *Copeia*. 704–713.

- Møller, A.P. 2008. Flight distance and blood parasites in birds. *Behavioral Ecology*. 19: 1305–1313.
- Moretti, E.H.; C.B. Madelaire; R.J. Silva; M.T. Mendonça y F.R. Gomes. 2014. The Relationships between Parasite Intensity, Locomotor Performance, and Body Condition in Adult Toads (*Rhinella icterica*) from the Wild. *Journal of Herpetology*. 48(3): 277-283.
- Murphy, P.J.; S. St-Hilaire y P.S. Corn. 2011. Temperature, hydric environment, and prior pathogen exposure alter the experimental severity of chytridiomycosis in boreal toads. *Diseases of aquatic organisms*, 95(1), 31-42.
- Myhre, K.; M. Cabanac y G. Myhre. 1977. Fever and behavioural temperature regulation in the frog *Rana esculenta*. *Acta Physiologica Scandinavica*. 101: 219–229.
- Navas, C.A.; F.R. Gomes y J.E. Carvalho. 2008. Review: Thermal relationship and exercise physiology in anuran amphibians: integration and evolutionary implications. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 151: 344–362.
- Panchal, M.; K. Rawat; G. Kumar; K.M. Kibria; S. Singh; M. Kalamuddin; A. Mohmmmed; P. Malhotra y R. Tuteja. 2014. *Plasmodium falciparum* signal recognition particle components and anti-parasitic effect of ivermectin in blocking nucleo-cytoplasmic shuttling of SRP. *Cell death & disease*, 5(1), e994.
- Piñeiro, M.D.; C.E. González y E.A. Sanabria. 2017. A new species of Aplectana (Nematoda: Cosmocercidae) parasite of *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae) from the Monte desert, Argentina, with a key to Neotropical species of the genus *Aplectana*. *Zootaxa*. En prensa.

- Poblete, G.A. y J.L. Minetti. 1999. Configuración Espacial del Clima de San Juan. CD Síntesis del Cuaternario de la Provincia de San Juan. INGENIO Universidad Nacional de San Juan.
- Pough, F.H. y R.E. Wilson. 1970. Natural daily temperature stress, dehydration, and acclimation in juvenile *Ambystoma maculatum* (Shaw) (Amphibia: Caudata). *Physiological Zoology*, 43(3), 194-205.
- Ramallo, G.; C.R. Bursey; S.R. Goldberg; G. Castillo y J.C. Acosta. 2016. *Leptodactylus latrans* (Creole Frog). Endoparasites. *Herpetology Review*, 47, 279–280.
- Richards-Zawacki, C.L. 2010. Thermoregulatory behaviour affects prevalence of chytrid fungal infection in a wild population of Panamanian golden frogs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*. 277(1681): 519-528.
- Rome L.C.; E.D. Stevens y H.B. John-Alder. 1992. The influence of temperature and thermal acclimation on physiological function. Pp. 183–205 in W.W. Burggren, ed. *Environmental Physiology of the Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.
- Rome, S.; L. Barbot; E. Windsor; N. Kapel; V. Tricottet; J.F. Huneau, J.F y D. Tomé. 2002. The regionalization of PepT1, NBAT and EAAC1 transporters in the small intestine of rats are unchanged from birth to adulthood. *The Journal of nutrition*. 132(5): 1009-1011.
- Rosset, S.D.; D.P. Ferraro; L. Alcalde y N.G. Basso. 2007. A revision of *Odontophrynus barrioi* (Anura: Neobatrachia): morphology, osteology,

vocalizations, and geographic distribution. South American Journal of Herpetology, 2(2), 97-106.

- Sanabria E.A.; L.B. Quiroga y J.C. Acosta. 2005. Termorregulación de adultos de *Bufo arenarum* (Anura: Bufonidae) en diferentes microhábitat en los humedales de Zonda, San Juan, Argentina. Revista Española de Herpetología. 19: 127-132.
- Sanabria, E. y L. Quiroga. 2011a. Change in the thermal biology of tadpoles of *Odontophrynus occidentalis* from the Monte desert, Argentina: Responses to photoperiod. Journal of Thermal Biology. 36(5): 288-291.
- Sanabria, E. y L. Quiroga. 2011b. Thermal parameters changes in males of *Rhinella arenarum* (Anura: Bufonidae) related to reproductive periods. Revista de Biología Tropical (Int. J. Trop. Biol.) Vol. 59 (1): 347-353.
- Sanabria, E.; C. Rodríguez; C. Vergara; E. Ontivero; M. Banchig; A. Navas; M. Herrera-Morata y L. Quiroga. 2015. Thermal ecology of the post-metamorphic Andean toad (*Rhinella spinulosa*) at elevation in the Monte Desert, Argentina. Journal of Thermal Biology. DOI: 10.1016/j.jtherbio.2015.05.006.
- Sanabria, E.; L. Quiroga y A. Martino. 2012a. Seasonal Changes in the Thermal Tolerances of the Toad *Rhinella arenarum* (Bufonidae) in the Monte Desert of Argentina. Journal of Thermal Biology. 37: 409-412.
- Sanabria, E.; L. Quiroga y A. Martino. 2012b. Variation in the thermal parameters of *Odontophrynus occidentalis* in the Monte desert, Argentina: Response to the environmental constraints. Journal of Experimental Zoology, part A: Ecological, Genetics and Physiology. 317(3): 185-193.

- Sanabria, E.; L. Quiroga y A. Martino. 2013b. Seasonal Changes in the Thermal Tolerances of *Odontophrynus occidentalis* (Berg, 1896) (Anura: Cycloramphidae). Belgian Journal of Zoology. 143(1): 23-29.
- Sanabria, E.; L. Quiroga; E. Gonzalez; D. Moreno y A. Cataldo. 2013a. Thermal Parameters and Locomotor Performance in Juvenile of *Pleurodema nebulosum* (Anura: Leptodactylidae) from the Monte Desert. Journal of Thermal Biology. 38(7): 390-395.
- Sanabria, E.; M. Vaira.; L. Quiroga; M. Akmentis y L. Pereira. 2014. Variation of thermal parameters in two different color morphs of a diurnal poison toad, *Melanophryniscus rubriventris* (Anura: Bufonidae). Journal of Thermal Biology. 41: 1-5.
- Schwanz, L.E. 2006. Schistosome infection in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): impacts on host physiology, behavior and energetics. Journal of Experimental Biology. 209: 5029–5037.
- Sherman, E.; L. Baldwin; G. Fernandez y E. Deurell. 1991. Fever and thermal tolerance in the toad *Bufo marinus*. Journal of Thermal Biology. 16: 297-301.
- Servicio Meteorológico Nacional. Consultado en <http://www.smn.gov.ar> (Octubre, 2016).
- Smyth J.P. y M.M Smyth. 1980. Frogs as Host-Parasite Systems I. An introduction to Parasitology through the Parasites of *Rana temporaria*, *R. esculenta* and *R. pipiens*. The Macmillan Press Ltd.
- Stebbins, R.C. y W.N. Cohen.1995. Temperature characteristics. In: A natural history of amphibians: 89-101, Princeton University Press.

- Stjernman, M.; L.R Berg y J. Nilsson. 2008. Maximum host survival at intermediate parasite infection intensities. PloS One 3:e2463.
- Sultan, K.; W. Elmonir y Y. Hegazy. 2016. Gastrointestinal parasites of sheep in Kafrelsheikh governorate, Egypt: Prevalence, control and public health implications. Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences, 5(1), 79-84.
- Thatcher, V.E. 2006. Amazon Fish Parasites. 2nd. Edition. Adis, J., Arias, J.R., Rueda-Delgado, G. y Wantzen, K.M. (Editores). Pensoft Publisher. Sofia, Bulgaria.
- Tierney, J.F.; F.A. Huntingford y D.W. Crompton. 1993. The relationship between infectivity of *Schistocephalus solidus* (Cestoda) and anti-predator behaviour of its intermediate host, the threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus*. Animal Behaviour. 46: 603–605.
- Tinsley, R.C.; J. Cable y R. Porter. 2002. Pathological effects of *Pseudodiploorchis americanus* on the lung epithelium of its host, *Scaphiopus couchii*. Parasitology. 125: 143–153.
- Tracy, C.R. y K.A. Christian. 1986. Ecological relations among space, time, and thermal niche axes. Ecology, 609-615.
- Tracy, R.C. 1976. A model of the dynamic exchange of water and energy between a terrestrial amphibian and its environment. Ecological Monographs. 46: 293-326.

- Tracy, R.C.; K.A. Christian; M.P. O'Connor y C.R. Tracy. 1993. Behavioral thermoregulation by *Bufo americanus*: the importance on the hydric environment. *Herpetologica*. 49: 975-382.
- Viscor, G.; J.R. Torrella; V. Fouces y T. Pagés. 2003. Hemorheology and oxygen transport in vertebrates. A role in thermoregulation? *Journal of Physiology and Biochemistry*. 59: 277–286.
- Wells, K.D.; T.L. Taigen y J.A. O'Brien. 1996. The effect of temperature on calling energetics of the spring peeper (*Pseudacris crucifer*). *Amphibia- Reptilia*. 17: 149–158.
- Witters, L.R. y L. Sievert. 2001. Feeding causes thermophily in the woodhouse's toad (*Bufo woodhousii*). *Journal of Thermal Biology*. 26: 205–208.
- Wright, K. M. 1996. Amphibian husbandry and medicine. In: Mader DR, ed. *Reptile Medicine and Surgery*. Philadelphia: W.B. Saunders. 436-459.
- Wygoda, M. 1988. Adaptive control of water loss resistance in an arboreal frog. *Herpetologica* 44, 251–257.
- Xiao, W. H.; J.G. Wang y L.X. Li. 2002. Taxonomic studies of parasitic nyctotherans from chinese Anura amphibians III. *Wichtermania. Zoological studies-taipei-*, 41(1), 69-76.
- Yamaguti, S. 1961. *Systema Heminthum*. Vol. 3. The nematodes of vertebrate. Interscience New York.
- Youssef, M; M. Essa; H. Sadaka; M. Eissa y A. Rizk. 1996. Effect of ivermectina on combined intestinal protozoal infection (giardiasis and cryptosporidiosis). *Journal of the Egyptian Society of Parasitology*. 26:543–53.

- Zug, G.R.; L. Vitt y J.P. Caldwell. 2001. Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press.