

00343
6 I



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS**

CARACTERIZACION Y DIFERENCIACION SISTEMÁTICA DE
ESPECIES MEXICANAS DEL GENERO *Gnathostoma* (NEMATODA:
SPIRURIDA: GNATHOSTOMATOIDEA) PARASITAS DE MAMÍFEROS
CARNÍVOROS DE LA PARTE BAJA DE LA CUENCA DEL RÍO
PAPALOAPAN, OAXACA-VERACRUZ

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA ANIMAL)

PRESENTA

MIGUEL ÁNGEL MOSQUEDA CABRERA

DIRECTOR DE TESIS:
DR. ROBERTO JAVIER ALMEYDA ARTIGAS

MEXICO, D. F.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

JUNIO DE 2003



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

PAGINACIÓN DISCONTINUA

Lo correcto en la ciencia no es encontrar las respuestas correctas, sino plantear las preguntas en forma correcta.

La imaginación es más importante que el conocimiento.

Albert Einstein

la Dirección General de Bibliotecas de la
a digital en formato electrónico e impreso el
sido el trabajo recepcional.
CIBIRE: FIGURE ANGEL MESA FORA CARRERA
12 OF JUNIO DE 2003
MA: FIGURE ANGEL MESA FORA CARRERA C.

**Todos los días le arranco el aguijón
a la avispa negra del recuerdo;
la noche no podrá tocar tus ojos.**

SÍNODO

PRESIDENTE

Dr. Rafael Lamothe Argumedo,
Laboratorio de Helmintología,
Departamento de Zoología,
Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México

VOCAL

Dra. Rosaura Mayén Estrada,
Integrante del Comité Tutorial
Laboratorio de Invertebrados,
Facultad de Ciencias,
Universidad Nacional Autónoma de México

SECRETARIO

Dr. Roberto Javier Almeyda Artigas,
Director de la Tesis
Laboratorio de Sanidad Acuícola y Parasitología Molecular,
Departamento de El Hombre y su Ambiente
Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco

SUPLENTE

Dr. Guillermo Salgado Maldonado,
Laboratorio de Helmintología,
Departamento de Zoología,
Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México

SUPLENTE

Dr. Raúl Francisco Pineda López,
Integrante del Comité Tutorial.
Facultad de Ciencias Naturales-Biología,
Universidad Autónoma de Querétaro

DEDICATORIAS

**Al Laboratorio de Sanidad Acuícola y Parasitología Molecular,
A sus miembros en tonos azul,**

A mis alumnos.

AGRADECIMIENTOS

Valoro infinitamente a todas las personas que me apoyaron directa e indirectamente antes o durante la realización de esta tesis. Todas ocupan un lugar en mis pensamientos y en mi corazón. Me resulta imposible encajonarlas en rubros o categorizar su contribución, por muy pequeña o grande que sea, para mí significa bastante. No pretendo ofender a nadie o dar la impresión de ser informal, sólo dejo testimonio de mi eterna gratitud para mis amigos y familiares que me saben y sienten y que me han acompañado a lo largo de este vericuetto — si alguien se me escapa le pido mil disculpas de antemano y prometo solemnemente hacerlo notar en la fe de erratas— :

Adelaido Cabrera †, Alejandro Palma Ramos, Alexander Antonio Cabrera, Alicia Miranda Sánchez, Alma Delia Moreno Sánchez, Ana María Espinosa García, Andrés Aguilar Galindo, Ángela Irene Antonio Hernández, Angélica Ocampo Jaimes, Artemia Cabrera Girón, Atxel Antonio Cabrera, Bertha García Rodríguez, Carlos Estrada Mariche, Claudia Verónica Mendoza García, Darwin Antonio Cabrera, David Acevedo Ruiz, David Martínez Espinosa, Delfina Amaya Huerta, Diana Cárdenas González, Diana Jesús Lira Reyes, Edmundo Sánchez Núñez, Edwards Antonio Cabrera, Elizabeth Sánchez Miranda, Encarnación Alcolea Herrera, Erika Soto Arteaga, Fabián Correa Morales, Felipe de Jesús Vargas Antonio †, Fernando Mosqueda Rosas †, Francisco Balbuena Medina, Fredesminda Girón Núñez, Gabriel Rivera Fentanes, Gabriel Vizcaino Soto, Gregory Arjona, Griselda Saldaña Martínez, Guadalupe Ramírez Eslava, Guillermo Salgado Maldonado, Héctor Andrés Rojas Carrizales, Héctor Ernesto Ortiz Nájera, Hermenegilda Aquino Hernández †, Iris González Santana, Ismael Cruz Molina, Israel Bautista, Jaime Alberto Cruz, Javier Almeyda Artigas, Javier Lira, Javier Solís Rojas, Jesús Sánchez Robles, Joan Antonio Cabrera, José Joaquín Delfín Reyes, José Olguín Islas, Juan Manuel Zarrabal, Julia Gamboa Camacho, Laura Alemán Palma, Laura Carranza Calderón, Laura Estela Castrillón Rivera, Leonel Alonzo Díaz, Leopoldina Aguirre, Litzieé Fresnedo Álvarez, Lourdes Reyes Cámara, Magali Espinosa Castilla, Marco Antonio Mosqueda García, María del Rosario Mosqueda García, María Fernanda Mosqueda Cabrera, María Isabel Flores Rea, María Reyes Cámara, Mario Castañeda Sánchez, Martha Elena Hernández Viciconti, Martín Reyes Monte, Maurilio Gamboa, Miguel Ángel Mosqueda García, Patricia Juárez-Montiel, Rafael Lamothe Argumedo, Raúl Pineda López, Roberto Bolaños, Roberto López Flores, Rosalía Mosqueda García, Rosaura Mayén Estrada, Rubén Gamboa Camacho, Samuel Marañón Herrera, Sandra Castillo Leo, Saúl Cortes Suárez, Selenia Fonseca Negrete, Shaila Antonio Cabrera, Sofía Reyes Monte, Verónica Velasco Rodríguez, Víctor Antonio Acosta Hernández, Víctor Gamboa Camacho, Víctor Gamboa Aldama, Víctor Rosales Pérez, Víctor Manuel Vidal Martínez, Victoria Valencia †, Vladimir Antonio Cabrera, Yannete Ramírez Arias, Yolanda Ornelas Orozco, Zayra Castillejos Cabrera.

Esta tesis también fue posible gracias a una beca del CONACYT No. 121516 y al Laboratorio de Sanidad Acuática y Parasitología Molecular y a la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco por el apoyo para la impresión de la misma.

ÍNDICE

	Pag.
<i>Dedicatorias</i>	iv
<i>Agradecimientos</i>	v
<i>Índice</i>	vi
<i>Resumen</i>	ix
1. Antecedentes	1
1.1. En el mundo	1
1.2. En América y México	1
1.3. <i>Gnathostomosis humana</i>	2
1.3.1. En el mundo	3
1.3.2. En América y México	3
1.3.3. Situación actual en México	4
1.4. <i>Gnathostomosis animal</i>	5
1.5. Antecedentes relevantes de las especies de <i>Gnathostoma</i> registradas en México	6
1.5.1. De marsupiales	6
1.5.2. De felinos	7
1.5.3. De mapaches	9
1.6. Características distintivas de las larvas del género <i>Gnathostoma</i>	9
1.7. Ciclo de vida experimental	12
2. Fundamentación	13
3. Objetivos	14
4. Materiales y métodos	15
4.1. Campo	15
4.1.1. Recolección, revisión y aislamiento de hospederos	15
4.1.1.1. Primeros hospederos intermediarios (Copepoda)	15
4.1.1.2. Segundos hospederos intermediarios y paraténicos	16
Peces	16
Anfibios y reptiles	17
Aves	17
4.1.1.3. Hospederos definitivos	17
4.1.2. Registro de datos merísticos de hospederos	18

4.1.3. Fijación, conservación y transporte de parásitos	18
4.2. Laboratorio	18
4.2.1. Diseño de infestaciones experimentales	19
4.2.2. Secciones transversales intestinales de formas larvarias y adultas inmaduras	19
4.3. Estadísticos	20
4.3.1. Comparación de medias	20
5. Resultados	21
5.1. De campo	21
5.1.1. Parte baja de la Cuenca del río Papaloapan (inmediaciones de Temascal, Oaxaca y Tlacotalpan, Veracruz)	21
5.1.1.1. Primeros hospederos intermediarios	21
5.1.1.2. Segundos hospederos intermediarios y paraténicos	21
5.1.1.3. Hospederos definitivos	22
5.1.2. Otras localidades	26
5.1.2.1. Nayarit	26
5.1.2.2. Valle de Amilcingo, Tepoztlán, Morelos	27
5.2. De laboratorio	27
5.2.1. Caracterización de formas naturales	27
5.2.1.1. Larva de tercer estadio avanzado	27
5.2.1.2. Formas adultas inmaduras y maduras	29
<i>G. turgidum</i>	29
<i>G. binucleatum</i>	29
<i>G. procyonis</i>	29
5.2.1.3. Descripciones de formas adultas maduras	30
<i>G. turgidum</i>	30
<i>G. procyonis</i>	33
<i>G. binucleatum</i>	36
5.2.1.4. Otros ejemplares estudiados	38
<i>G. procyonis</i>	38
<i>G. procyonis</i>	41
<i>G. turgidum</i>	44
5.2.2. Caracterización de formas experimentales	46
5.2.2.1. Huevo	46
Desarrollo embrionario	46
5.2.2.2. Larva de segundo estadio	48
5.2.2.3. Larva de tercer estadio temprano	49
<i>Gnathostoma procyonis</i>	49
<i>Gnathostoma turgidum</i>	51

<i>Gnathostoma binucleatum</i>	53
5.2.2.4. Larva de tercer estadio avanzado	53
<i>Gnathostoma procyonis</i>	53
<i>Gnathostoma turgidum</i>	54
<i>Gnathostoma binucleatum</i>	55
5.2.3. Caracterización histológica de células intestinales de ejemplares naturales y experimentales	58
5.2.3.1. Formas larvarias	58
<i>G. procyonis</i>	58
<i>G. binucleatum</i>	58
5.2.3.2. Formas adultas inmaduras	59
<i>G. procyonis</i>	59
<i>G. turgidum</i>	59
5.3. Estadísticos	60
5.3.1. Prueba de hipótesis	60
5.3.2. Resultado del Análisis de Varianza para cada hilera del bulbo cefálico usando los datos de la Tabla 15	61
5.3.3. Resultado de la prueba de comparación múltiple Newman-Keuls para cada hilera del bulbo cefálico aplicada a los datos de la Tabla 15	62
5.3.4. Conclusiones estadísticas	63
6. Discusión	64
6.1. Huevo y L ₂	64
6.2. Primer hospedero intermediario y EaL ₃	65
6.3. Segundos hospederos —intermediarios y paraténicos— y AdvL ₃	67
6.3.1. Histológicas	68
6.3.2. Morfológicas	70
6.3.2.1. Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico	70
De hospederos de la parte baja de la Cuenca del río Papaloapan	70
De hospederos del estado de Nayarit	71
6.3.2.2. Forma y tamaño de los ganchos de las hileras del bulbo cefálico	72
6.3.3. Estadísticas	74
6.4. Hospederos definitivos y formas adultas	74
6.5. Aspectos generales del ciclo de vida de las especies mexicanas de <i>Gnathostoma</i>	82
7. Conclusiones	84
8. Referencias bibliográficas	86

Resumen: En México se ha documentado la presencia de tres especies del género *Gnathostoma*, a saber: *G. turgidum*, *G. binucleatum* y *G. procyonis*. En el presente estudio, la obtención de sus fases de desarrollo mediante procedimientos experimentales y naturales permitió caracterizar a las tres especies durante sus historias de vida —huevo, larva de segundo estadio, larva de tercer estadio temprano, larva de tercer estadio avanzado, formas adultas inmaduras y adultas maduras— empleando distintos enfoques [ecológico, morfométrico (con microscopía convencional y electrónica de barrido) e histológico], lo que constituye el objetivo de esta investigación, lo cual redundó en la aportación de criterios taxonómicos fundamentales para la identificación de las *Gnathostomiasis* animal y humana a lo largo y ancho del país. Así, el huevo de *G. turgidum* además de ser la única especie que presenta tapones en ambos extremos, es diferente al de *G. binucleatum* y *G. procyonis* por la presencia de cavidades en su cáscara (ausentes en las otras dos); la larva de tercer estadio temprano y de tercer estadio avanzado de *G. turgidum* presenta menor cantidad de ganchos en las cuatro hileras del bulbo cefálico además de ser la especie más pequeña en su tamaño corporal durante el tercer estadio avanzado fase de desarrollo en la que la forma de los ganchos y la cantidad de núcleos en las células intestinales de *G. procyonis* (células con tres núcleos como máximo) y *G. binucleatum* (células hasta con diez núcleos) son los caracteres más importantes de diferenciación. Las fases adultas inmaduras de *G. procyonis* y *G. turgidum* son las únicas que presentan una estancia prolongada en la musculatura e hígado de sus hospederos, respectivamente. Las formas adultas maduras presentan una elevada especificidad hospedatoria: *G. binucleatum* utiliza a perros *Canis familiaris* y gatos *Felis catus*, *G. turgidum* a tlacuaches *Didelphis* spp. y *G. procyonis* a mapaches *Procyon lotor hernandezii*; además, la forma de las escamas cuticulares inmediatas al bulbo cefálico son el carácter más importante de diferenciación entre las tres, siendo *G. turgidum* la que presenta escamas hasta con 16 puntas, mientras que *G. binucleatum* no presenta más de cinco y *G. procyonis* hasta seis. Por otra parte, la obtención de larvas de tercer estadio avanzado de *G. procyonis* de la musculatura de guavinos *Gobiomorus dormitor* permite pensar que, además de *G. binucleatum* —único agente etiológico demostrado del padecimiento en humanos—, también pueda estar involucrada; descartando a las larvas de tercer estadio avanzado de *G. turgidum* al no utilizar a peces (transmisores demostrados de la infección hacia los humanos) como segundos hospederos intermedarios en su ciclo de vida. La comparación de formas adultas maduras de *G. procyonis* aisladas de mapaches mexicanos con respecto a aquellas de *G. procyonis* de mapaches de EE UU, además de las fases larvarias obtenidas de manera experimental, demostró sin lugar a dudas que pertenecen a especies diferentes. Por último, se presenta una actualización de su distribución geográfica y de las investigaciones que sobre el tema se han realizado en México en los últimos años.

Palabras Clave: Caracterización taxonómica, *Gnathostoma binucleatum*, *G. turgidum*, *G. procyonis*, México.

1. ANTECEDENTES

1.1. EN EL MUNDO

El género *Gnathostoma*, erigido por Owen en 1836, tiene como especie-tipo a *Gnathostoma spinigerum*. Este nemátodo espirúrido fue descubierto en el estómago de un tigre de Bengala muerto en el Zoológico de Londres. A partir de entonces, se han descrito 23 formas más en diversos taxa de mamíferos de varios países del mundo, de las cuales se consideran como válidas únicamente a 12. Además de *G. spinigerum*, parásito del intestino de cánidos y félidos, las otras cinco especies del Viejo Mundo (principalmente de Asia) son: *G. hispidum* Fedchenko, 1872 y *G. doloresi* Tubangui, 1925, de jabalíes y cerdos (estómago); *G. nipponicum* Yamaguti, 1941, de comadreja (esófago); *G. malaysiae* Miyazaki y Dunn, 1965, de roedores (estómago) y *G. vietnamicum* Le-Van-Hoa, 1965, de nutrias (riñón).

1.2. EN AMÉRICA Y MÉXICO

En el Continente Americano se han registrado seis especies, exhibiendo en su fase adulta una altísima especificidad hospedatoria: *G. miyazakii* Anderson, 1964, en tejido fibroso renal de *Lontra canadensis* (nutria) de Canadá y EE UU; *G. procyonis* Chandler, 1942, en tumores gástricos de *Procyon lotor* ssp. (mapache) del sureste de EE UU y de la parte baja de la Cuenca del Río Papaloapan, Veracruz; *G. turgidum* Stossich, 1902, redescrita por Travassos (1925) del estómago de *Didelphis aurita* (tlacuache) de Brasil, en México (Oaxaca, Veracruz, Colima, Jalisco, Morelos, Tabasco y Chiapas), Centroamérica (Panamá, = *G. didelphis*) y Sudamérica (Argentina y Brasil, = *G. brasiliense* Ruiz, 1952); *G. binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991, en tumores estomacales de *Leopardus pardalis* (ocelote) y *Felis catus* (gato feral) de México (Cuenca del Río Papaloapan) y de Ecuador (Cuenca del Río Guayas); *G. americanum* Travassos, 1925, con idéntica localización en *L. tigrinus* (gato tigrino) de Sudamérica (Brasil), y *G. sociale* (Leidy, 1858), de la pared estomacal de *Mustela vison* (visón) de EE UU.

Gnathostoma spinigerum ha sido citada en este continente como parásito de mamíferos (tlacuaches, mapaches, ocelotes y visones); sin embargo, debido a que las diagnósis de los gusanos son breves, carecen de detalles importantes o a que algunos ejemplares se encuentran

en mal estado, Almeyda-Artigas (1991) consideró que no existe evidencia aceptable que demuestre la existencia de esta especie en América.

Sin embargo, Ollague *et al.* (1988a, b), concluyeron que la especie responsable de infestaciones naturales de peces dulceacuícolas nativos de Ecuador con larvas de tercer estadio avanzado (AdvL₃) era *G. spinigerum*, mediante la infestación experimental de un gato doméstico con 12 de éstas y la confirmación específica de adultos obtenidos de un tumor estomacal.

En México se han registrado cuatro especies de *Gnathostoma*, a saber: *G. spinigerum* (Caballero y Caballero, 1958) del estómago de *Didelphis marsupialis* (= *D. m. tabascensis*) de Jaltenango, Chiapas [Ash (1962b), Peláez y Pérez-Reyes (1970) y Almeyda-Artigas (1991) pusieron en duda tal asignación específica de estos ejemplares; de acuerdo con Almeyda-Artigas *et al.* (1991) y Lamothe-Argumedo *et al.* (1998), pertenecen en realidad a *G. turgidum* Stossich, 1902]; *G. turgidum* de *D. virginiana* y *D. marsupialis* de Temascal, Oaxaca (Almeyda-Artigas *et al.*, 1991; Lamothe-Argumedo *et al.*, 1998); *G. binucleatum* de tumores estomacales de *L. pardalis* y *F. catus* de Temascal, Oaxaca (Almeyda-Artigas, 1991) y a *G. procyonis* de *P. lotor hernandezii* de la parte baja de la Cuenca del Papaloapan, Veracruz (Almeyda-Artigas *et al.*, 1994).

1.3. GNATOSTOMIASIS HUMANA

Este padecimiento, conocido en algunas partes del mundo como edema del Río Yangtze, enfermedad consular (Nankung), reumatismo de Shangai, paniculitis eosinofílica migratoria nodular (Ecuador) o Woodbury bug (Australia), debe ser considerado en la diagnosis diferencial de eosinofilia en pacientes que cuenten en su historial con viajes al sureste de Asia, Sudamérica y México (Rusnak y Lucey, 1993). Actualmente, sólo cinco especies han sido encontradas como agentes etiológicos *G. spinigerum*, *G. doloresi*, *G. nipponicum* y *G. hispidum*, éstas cuatro originarias de Asia y la restante, *G. binucleatum*, de América.

La enfermedad es adquirida por la ingestión de carne cruda o insuficientemente cocida de peces dulceacuícolas y estuarinos que albergan AdvL₃ en su musculatura. Su manifestación clínica más obvia es el edema intermitente migratorio que inicia poco después de la ingestión de las AdvL₃. La migración de las larvas hacia el hígado, a través de la pared intestinal y de la cavidad abdominal, suele producir dolor, náuseas, vómitos y falta de apetito, debidos probablemente a la acción mecánica del gusano y quizás también a la secreción de toxinas y a alteraciones hepáticas. Después la larva puede dirigirse a cualquier parte del cuerpo, de manera errática y azarosa. La sintomatología dependerá de la región afectada. Otras

manifestaciones menos frecuentes son las oftalmológicas, viscerales y neurológicas. En cuanto a estas últimas, el parásito penetra primero el conducto raquídeo y luego la cavidad craneana, probablemente a través del orificio occipital, provocando a su paso lesiones necróticas y hemorrágicas en la médula y el encéfalo. Los síntomas incluyen dificultad para deglutir, parálisis facial, nistagmo, cefalalgia, fiebre, disartría, confusión, coma y la muerte (Peláez y Pérez-Reyes, 1970). Al parecer, en la mayoría de los casos la larva emigra a los tejidos subcutáneos sin alcanzar la madurez sexual (Miyazaki, 1960). Entre los países endémicos para esta especie están Tailandia, Japón, China, India, Filipinas, Malasia, Sri Lanka, República Democrática Popular de Laos, Indonesia, Australia, Camboya, Vietnam, Birmania, México y Ecuador. A la fecha, no se han registrado casos de gnatostomiasis humana adquiridos dentro de EE UU. Sin embargo, tanto en este como en otros países no endémicos los casos han proliferado en proporción directa al aumento de los viajes internacionales.

1.3.1. EN EL MUNDO

En el pasado, la gran mayoría de los casos de gnatostomiasis en Japón se habían atribuido sólo a una de las tres especies nativas, *G. spinigerum*; el hombre la adquiere por ingestión de carne cruda de *Ophicephalus argus* (Pisces: Channidae), muy apreciada preparada en sashimi (Almeyda-Artigas, 1991). Sin embargo, a partir de 1976 se presentó un aumento considerable de casos humanos, presumiblemente por ingestión de otra especie de pez *Misgurnus anguillicaudatus*, importada de China continental, en la que no se detectaron AdvL₃ de *G. spinigerum* (Akahane *et al.*, 1986); los autores estimaron que la mayoría de los casos habían sido causados por *G. hispidum* —responsable también de la enfermedad pero registrada previamente sólo en dos ocasiones—, aunque no la pudieron identificar con certeza, por la dificultad para hallar a las larvas en biopsias cutáneas. Sin embargo, de las otras dos especies japonesas, *G. doloresi* (Ogata *et al.*, 1988; Nawa *et al.*, 1989) y *G. nipponicum* (Ando *et al.*, 1988, 1990), sí fue posible confirmar los primeros casos de gnatostomiasis, con fundamento en los caracteres morfológicos de los ganchos del bulbo cefálico y en la distribución nuclear de células epiteliales intestinales de AdvL₃.

1.3.2. EN AMÉRICA Y MÉXICO

Peláez y Pérez-Reyes (1970) registraron en México entre 1965 y 1967 los primeros dos casos de gnatostomiasis en México, estos fueron también para América. Los pacientes, de 25 y 27 años de edad, eran de sexo masculino. El primero, habitante de la Ciudad de México, era portador de una AdvL₃ alojada en la pared abdominal; el segundo, residente en varios estados, ingirió pescado preparado en cebiche en Guanajuato un mes antes de que se iniciaran los

síntomas. De la cámara anterior de su ojo izquierdo se extrajo otra AdvL₃. Con base en la observación de cortes histológicos, en su descripción y medidas, los autores concluyeron que "... pudiera corresponder a la especie *G. spinigerum*, ya que es bien diferente en sus características a la AdvL₃ de *G. procyonis*, aunque cabe la posibilidad de que pertenezca a alguna otra de las descritas de América o quizás a una nueva forma...". Por otro lado, desde 1975 se empezó a observar en ciudades de la parte baja de la Cuenca del Papaloapan (principalmente en Temascal, Oaxaca y en Tierra Blanca, Veracruz), un incremento en enfermos con edemas migratorios (Martínez-Cruz *et al.*, 1989). Ésta se relacionó con la ingestión de carne insuficientemente cocida de peces cíclidos introducidos (tilapias *Oreochromis* spp.) de la presa "Presidente Miguel Alemán", Temascal, Oaxaca, preparada en cebiche y se suponía causada por AdvL₃. Los autores concluyeron que "... la especie implicada, aunque aun no identificada con absoluta seguridad, debe ser muy cercana a *G. spinigerum*...".

Aunque el tercer hallazgo en el continente data de 1980, en Ecuador, fue entre 1985 y 1988 que Ollague y colaboradores (Ollague *et al.*, 1988a, b), confirmaron que la presencia de la gnatostomiasis en ese país (y al parecer también en América) se debía a *G. spinigerum*. Debido a la deficiencia con la que presentaron el examen taxonómico, se duda de la autenticidad de dicha identificación (Almeyda-Artigas, 1991). La naturaleza exotítica de los tumores gástricos de felinos silvestres y su distribución geográfica, entre otras características, hacen pensar que más bien se trata de *G. binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991, agente causal en la parte baja de la Cuenca del Papaloapan, Oaxaca-Veracruz, México, lo que constituye el cuarto hallazgo en América (Almeyda-Artigas, 1991; Almeyda-Artigas *et al.*, 1994). Además de Ecuador, también se han registrado casos en otras zonas de Sudamérica, en Colombia (Zuluaga *et al.*, 1988) y Argentina (Kaminsky *et al.*, 1989).

1.3.3. SITUACIÓN ACTUAL EN MÉXICO

Junto con los primeros registros de gnatostomiasis registrados por Martínez-Cruz *et al.* (1989) en los poblados de Temascal y Tierra Blanca, hasta 1997 Lamothe-Argumedo y Osorio-Sarabia (1998) mencionaron la existencia de más de 1,000 casos en otras zonas endémicas de la República Mexicana. De manera somera, a continuación se mencionan algunos:

Para el estado de Guerrero se han registrado casos a partir del último decenio (Heras-Martini *et al.*, 1991; Pérez-Polito *et al.*, 1995; Vargas-Ocampo *et al.*, 1998; Rojas-Molina *et al.*, 1999), principalmente asociados a la laguna de Tres Palos y a la ciudad de Acapulco.

En el estado de Nayarit, Messina-Robles y Bustamante (1996) realizaron un estudio retrospectivo de los expedientes clínicos dermatológicos de pacientes del Hospital General de

Tepic con gnatostomiasis, en el periodo comprendido entre junio de 1988 y mayo de 1996. De 554 pacientes atendidos 368 correspondieron al sexo femenino y 176 al masculino. Las lesiones en orden de frecuencia afectaron: tronco, miembros superiores, miembros inferiores y cabeza. La mayoría de los casos correspondían a los municipios de Tepic. En todos los casos existió el antecedente de ingesta de mariscos crudos (cebiche de pescado y camarón). Vargas-Ocampo *et al.* (1998) dieron cuenta de un caso más.

En el estado de Sinaloa, Díaz-Camacho *et al.* (1996) dieron a conocer la presencia del padecimiento en 231 pacientes (86 hombres y 145 mujeres) con manifestaciones cutáneas y un caso ocular en Culiacán. Los autores registraron, además, la presencia de 12 AdvL₃ de *Gnathostoma* en las aves *Ardea alba* (9), *Pelecanus erythrorhynchos* (2) y *P. occidentalis* (1). También revisaron 1,780 peces de ríos y presas (*Tilapia* spp., *Oreochromis* spp., *Ictalurus* spp. y *Micropterus* spp.), todos negativos a la infección por *Gnathostoma*.

Por otra parte, Kuri-Con (1996), en un estudio clínico-patológico dio a conocer los primeros 50 casos observados en Tampico, Tamaulipas: 28 pacientes femeninos y 22 masculinos con antecedentes de ingesta de pescado crudo, 90% cebiche y 10% comidas orientales. Las lesiones predominaron en tronco (45%), miembros superiores (29%), miembros inferiores (15%) y en cabeza y cuello (11%). La forma profunda ocupó el 75%, mientras que la forma superficial el 25% con formas alternantes frecuentes.

Los registros anteriores son suficientes para demostrar que la gnatostomiasis humana está ampliamente distribuida en el país y que, además de la primera zona endémica (Cuenca del Papaloapan), es altamente probable que el ciclo de vida del género *Gnathostoma* se encuentre en otras regiones; así, es necesario identificar al o a los agentes etiológicos y hospederos involucrados en la transmisión del padecimiento a humanos en esos lugares y proponer medidas profilácticas adecuadas para su contención.

1.4. GNATOSTOMIASIS ANIMAL

Todas las especies del género *Gnathostoma* cuyo ciclo de vida ha sido determinado (con excepción de *G. hispidum* que se comporta de una manera muy particular), presentan un esquema o patrón muy similar al mostrado por la especie-tipo del género (*G. spinigerum*). El ciclo de vida de *Gnathostoma* spp. se inicia cuando los huevos fecundados son arrojados junto con las heces, por mamíferos que actúan como hospederos definitivos (HD) y que defecan cerca de cuerpos de agua lénticos al bajar a beber agua de sus orillas. Una vez en el agua, en su interior se desarrolla una larva de primer estadio (L₁), que muda para dar origen a la larva de segundo estadio (L₂), envuelta en una delicada vaina y armada con un diente apical, la cual

mide aproximadamente 0.3 mm. Dos semanas después abandona el huevo y serpentea incesantemente hasta por 15 a 20 días. Si en este lapso es ingerida por un copépodo Cyclopoida [primer hospedero intermediario (PHI)], atraviesa la pared de su intestino y se establece en el celoma. Diez días después se transforma en larva de tercer estadio temprano (EaL₃) y mide alrededor de 0.5 mm. Cuando los copépodos son ingeridos por Peces y Amphibia [segundos hospederos intermediarios (SHI)], la larva migra generalmente a su musculatura, sitio en el que se convierte, un mes después, en larva de tercer estadio avanzado (AdvL₃). Si alguno de estos peces infestados es comido por otro vertebrado carnívoro (peces, reptiles, aves o mamíferos) [hospederos paraténicos (HP)], tiene la capacidad de atravesar el aparato digestivo y establecerse de nueva cuenta en su musculatura y enquistarse, hábitat en el que puede sobrevivir varios años. Cuando los SHI u HP son ingeridos por un mamífero propicio, migran al hígado, por tejidos y musculatura, para posteriormente penetrar el estómago desde afuera. En su interior forman de uno a varios tumores (dependiendo de la especie), dentro de los cuales pueden llegar a vivir más de 40 gusanos. Una vez fecundadas las hembras, los huevos alcanzan primero la luz en del estómago y después el intestino, a través de un pequeño orificio en el tumor (Almeida-Artigas *et al.*, 1995).

1.5. ANTECEDENTES RELEVANTES DE LAS ESPECIES DE *Gnathostoma* REGISTRADAS EN MÉXICO

1.5.1. DE MARSUPIALES

Gnathostoma turgidum se describió originalmente a partir de dos hembras muy deterioradas recuperadas de un sitio de infección no especificado de un tlacuache (*Didelphis azarae*) de Argentina (Stossich, 1902). El cuerpo, con una longitud de 23 mm, era cilíndrico y grueso, armado con un bulbo céfálico cubierto con 10 a 12 hileras transversales de ganchos y labios relativamente grandes y escamas corporales de formas variadísimas dispuestas en hileras transversales. Más tarde Travassos (1925), redescubrió la especie y presentó figuras y medidas de huevos obtenidos del gusano, lo cual constituye junto con los adultos las únicas fases del ciclo biológico que se conocen. Existe también el registro de Foster (1939), quien al realizar diversos estudios parasitológicos de otro marsupial americano *Caluromys derbianus* (= *Philander laniger pallidus*), extrajo del estómago de uno de Panamá varios helmintos (= *G. didelphis* Chandler, 1932). Por otra parte, Dikmans (1931), obtuvo del estómago de un tlacuache *D. virginiana* de Jeanerette, Louisiana, EE UU, un ejemplar macho que identificó como *G. turgidum* de acuerdo con Travassos (1925).

Chandler (1932), revisando el hígado de *D. virginiana* de Houston, Texas, EE UU, encontró varios ejemplares del nemátodo; al compararlos con la redesccripción de Travassos (1925),

observó diferencias que consideró significativas y decidió llamarlos *G. didelphis*. Concluyó, además, que el ejemplar estudiado por Dikmans (1931) también pertenecía a la misma especie. Alden (1995) presentó una recopilación de registros de *G. turgidum* (= *G. Didelphis*) en mamíferos norteamericanos.

Por su parte, Ruiz (1952) describió una nueva especie —*G. brasiliense*— a partir de ejemplares del hígado de la cuica *Lutreolina crassicaudata* de Brasil. Sin embargo, Miyazaki (1960) consideró a los ejemplares inmaduros de Chandler y Ruiz como sinónimos de la especie descrita por Stossich. De igual manera, Boero y Klusas de Boehringer (1967) consideraron a los gusanos maduros aislados del estómago de cuicas de Argentina como pertenecientes a *G. turgidum*. Al parecer, esta especie está ampliamente distribuida en Sudamérica, como lo sugiere el registro de Uyema (1974) para el Perú.

La literatura para esta especie de *Gnathostoma* muestra que sólo se han descrito formas adultas inmaduras y adultas maduras y que existen problemas de sinonimia. Almeyda-Artigas y colaboradores abordaron aspectos experimentales sobre su ciclo de vida (Almeyda-Artigas *et al.*, 1991; Mosqueda-Cabrera, 1992; Sánchez-Miranda, 2001).

1.5.2. DE FELINOS

Gnathostoma binucleatum fue registrada por primera vez por Almeyda-Artigas en 1991 como agente causal de la gnatostomiasis humana en México. Su ciclo de vida experimental fue descrito cuatro años más tarde (Almeyda-Artigas *et al.*, 1995). Los huevos miden 64/38 μm de largo y ancho respectivamente, presentan un solo tapón y cáscara lisa [no porosa, sin cráteres, a diferencia de los de *G. spinigerum* (Koga *et al.*, 1991)]. Después de 10 días post-incubación (dpc) los huevos eclosionan dando origen a una L₂ que mide 213 por 2 μm , las cuales maduran en copépodos ciclopoideos (*Eucyclops agilis*, *E. macrurus*, *E. prasinus*, *Mesocyclops edax*, *M. leuckarti*, *M. tenuis*, *Macrocyclus albidus* y *Cyclops bicuspidatus*) a 27°C por espacio de 8 días post-infestación (dpi) a EaL₃ que miden 531 por 48 μm . El número promedio de ganchos en las cuatro hileras del bulbo cefálico (I, II, III, IV) es 38.3, 41.7, 44.1 y 47.9, respectivamente.

Las AdvL₃ (fase infectiva para la especie humana) utilizan como SHI a peces de la Familia Cichlidae que adquieren la infección al ingerir copépodos con EaL₃. Las formas adultas utilizan como HD a felinos silvestres y domésticos (*Leopardus pardalis* y *Felis catus*, respectivamente). Cuando alguno de estos vertebrados se alimenta de un SHI u HP infestado, las larvas migran temporalmente al hígado para de ahí migrar por tejidos y tiempo después penetrar al estómago desde afuera. En su interior forman un nódulo en forma de cráter de paredes gruesas y naturaleza fibrosa dentro del cual pueden llegar a vivir más de 40 gusanos.

La mitad anterior de los adultos se encuentra embebida en las capas submucosa y *muscularis*, mientras que la posterior se proyecta hacia la luz del nódulo. Una vez que los machos fecundan a las hembras, los huevos alcanzan primero el estómago (a través de un pequeño orificio en el nódulo), y después el intestino. La superficie corporal, tanto de los machos como de las hembras está cubierta en su totalidad con numerosas escamas cuticulares dispuestas en hileras transversales (Almeyda-Artigas, 1991). Con base en la forma, densidad y arreglo espacial de las escamas cuticulares corporales es posible diferenciar a *G. binucleatum* de cinco de las otras 11 especies válidas del género: *G. hispidum*, *G. doloresi*, *G. nipponicum*, *G. malaysiae* y *G. vietnamicum* (Almeyda-Artigas, 1991).

En la Tabla 1 se muestran las características más importantes (con excepción de la forma y la distribución de las escamas corporales) en las que se han basado otros autores para separar especies (Miyazaki, 1960), que permiten distinguir a *G. binucleatum* de las especies americanas conocidas y de la forma asiática más importante.

Tabla 1.- Características distintivas para la fase adulta de las seis especies americanas y la forma asiática más importante, pertenecientes al género *Gnathostoma*.

ESPECIE	No. DE HILERAS DE GANCHOS EN EL BULBO CEFÁLICO	% DEL CUERPO CUBIERTO POR ESCAMAS CUTICULARES	No. DE TAPONES POLARES EN EL HUEVO	ESPECIE DEL HOSPEDERO DEFINITIVO	DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA
<i>G. sociale</i> (Leidy, 1858)			—	<i>Mustela vison</i>	EE UU
<i>G. turgidum</i> Stossich, 1902	10-12	50	2	<i>Didelphis</i> spp.	Sudamérica, Panamá, México y EE UU
<i>G. miyazakii</i> Anderson, 1964	7-11	50	1	<i>Lontra c. canadensis</i>	Canadá y EE UU
<i>G. americanum</i> Travassos, 1925	8	75	2	<i>Leopardus tigrinus</i>	Brasil
<i>G. spinigerum</i> Owen, 1836	6-11	100	1	<i>Panthera tigris</i> , <i>Felis catus</i> , <i>Canis familiaris</i>	Asia y Oceanía
<i>G. procyonis</i> Chandler, 1942	—	100	1	<i>Procyon lotor fuscipes</i>	EE UU y México
<i>G. binucleatum</i> Almeyda-Artigas, 1991	8-10	100	1	<i>L. pardalis</i> y <i>F. catus</i>	México y Ecuador

1.5.3. DE MAPACHES

Los caracteres morfológicos detallados de las formas adultas de *G. procyonis* han sido descritos por Chandler (1942) de mapaches *P. lotor fuscipes* de Texas, EE UU. Tanto su desarrollo larvario en PHI y SHI así como su migración y desarrollo en el HD han sido estudiados por Ash (1962a, b). En México, *G. procyonis* fue registrada por vez primera por Almeyda-Artigas *et al.* (1994) en nódulos estomacales de mapaches (*P. lotor hernandezii*) de regiones pantanosas aledañas a Tlacotalpan, Veracruz. Asimismo, presentaron una recopilación de registros de esta especie en carnívoros norteamericanos.

1.6. CARACTERÍSTICAS DISTINTIVAS DE LAS LARVAS DEL GÉNERO *Gnathostoma*

Además del tamaño, de la cantidad de tapones polares del huevo y la textura de su superficie, existen caracteres de diagnóstico específicos utilizados para la diferenciación de las etapas larvarias de *Gnathostoma* spp., a saber: en la etapa de L₂, es muy difícil la diferenciación, ya que las variaciones morfológicas son mínimas, la longitud total del cuerpo el único carácter variable, aunque no es suficiente para hacer una diferenciación específica confiable (Tabla 2).

Tabla 2.- Dimensiones de *Gnathostoma* spp. de huevo, larva de segundo estadio y tercer estadio temprano.

ESPECIE	DIMENSIONES DEL HUEVO	NÚMERO DE TAPONES EN EL HUEVO	DIMENSIONES DE LAS LARVAS	
			SEGUNDO ESTADIO	TERCERO TEMPRANO
<i>G. doloresi</i> ¹	0.059 x 0.033	2	0.213 x —	0.315 x —
<i>G. procyonis</i> ¹	0.071 x 0.039	1	0.276 x 0.019	0.401 x 0.048
<i>G. spinigerum</i> ²	0.069 x 0.039	1	0.269 x —	0.505 x 0.054
<i>G. hispidum</i> ³	0.066 x 0.038	1	— x —	0.530 x 0.050
<i>G. nipponicum</i> ⁴	0.074 x 0.042	1	0.280 x 0.013	0.520 x 0.051
<i>G. binucleatum</i> ⁵	0.064 x 0.038	1	0.231 x 0.012	0.530 x 0.052

¹ Miyazaki (1954, 1960).

² Ash (1962a).

³ Daengsvang (1972).

⁴ Ando *et al.* (1989).

⁵ Almeyda-Artigas *et al.* (1995).

— Dato no disponible.

Para la diferenciación de la EaL_3 es importante la presencia del parásito en su PHI, siendo las larvas de las distintas especies diferentes entre sí por el número de hileras de ganchos en el bulbo cefálico (generalmente cuatro); la distancia entre cada una y la cantidad de ganchos en cada hilera, además de la diferencia en el promedio entre las hileras cuarta y primera (IV-I) (Tabla 3); la forma y el tamaño de los ganchos de cada hilera; la cantidad de hileras transversales de espinas corporales; el tamaño y la densidad de las espinas por hileras y por último, la longitud total de la larva (Miyazaki, 1960; Daengsvang, 1981).

Tabla 3.- Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico y sus promedios en EaL_3 de *Gnathostoma* spp.

ESPECIE	Hileras del bulbo cefálico				
	I	II	III	IV	IV-I
<i>G. doloresi</i> ¹	34-42 (37.6)	35-43 (37.9)	33-39 (36.5)	33-41 (37.0)	-0.6
<i>G. procyonis</i> ²	(31.7)	(36.2)	(39.5)	(44.6)	12.9
<i>G. spinigerum</i> ³	40-47 (43.2)	37-49 (44.8)	42-52 (46.7)	48-58 (52.3)	9.1
<i>G. hispidum</i> ⁴	33-45 (38.0)	36-45 (39.8)	35-49 (41.6)	39-50 (44.7)	6.7
<i>G. nipponicum</i> ⁵	29-36 (32.2)	30-37 (35.0)	35-41 (38.5)	—	—
<i>G. binucleatum</i> ⁶	37-41 (38.3)	39-44 (41.7)	41-47 (44.1)	44-53 (47.9)	9.6

¹ Miyazaki (1954), basadas en las medidas de 15 larvas.

² Ash (1962a), 5 larvas.

³ Miyazaki (1954), 23 larvas.

⁴ Takakura, *et al.* (1985), 18 larvas.

⁵ Miyazaki (1954), 6 larvas.

⁶ Almeyda-Artigas *et al.* (1995), 23 larvas.

— Esta especie solo presenta 3 hileras en su bulbo cefálico.

Las $AdvL_3$ pueden distinguirse más fácilmente entre sí que las EaL_3 (Tabla 4), ya que además de los criterios utilizados en la diferenciación de estas últimas, existen otros caracteres de diagnóstico importantes, tales como: la presencia o ausencia de un quiste fibroso envolviendo a la larva (el diámetro y la posición que adopta la larva dentro del mismo), el color del fluido celómico y la ubicación de las papilas cervicales y del poro excretor en el cuerpo.

Tabla 4.- Cantidad de ganchos en las cuatro hileras del bulbo cefálico y sus promedios en larvas de tercer estadio avanzado de *Gnathostoma* spp.

ESPECIE	HILERAS DEL BULBO CEFÁLICO				
	I	II	III	IV	IV-I
<i>G. doloresi</i> ¹	34-38 (35.7)	33-40 (35.7)	39-37 (33.4)	29-37 (33.8)	-1.9
<i>G. procyonis</i> ²	29-36 (32.7)	32-40 (36.6)	37-45 (41.0)	42-47 (45.0)	12.3
<i>G. spinigerum</i> ³	39-49 (44.3)	42-54 (47.3)	45-56 (49.6)	45-58 (52.0)	7.7
<i>G. hispidum</i> ⁴	31-42 (38.5)	34-44 (38.6)	37-45 (41.6)	41-49 (44.3)	5.8
<i>G. nipponicum</i> ⁵	24-36 (32.0)	30-37 (35.0)	31-41 (37.0)	—	—
<i>G. binucleatum</i> ⁶	35-44 (38.7)	38-47 (42.4)	40-49 (44.7)	43-52 (48.2)	9.5

¹ Miyazaki (1954), basadas en las medidas de 10 larvas.

² Ash (1962a), 15 larvas.

³ Miyazaki (1954), 26 larvas.

⁴ Takakura *et al.* (1985), 10 larvas.

⁵ Koga e Ishii (1981), 9 larvas.

⁶ Almeyda-Artigas (1991), 30 larvas.

— Esta especie sólo presenta 3 hileras en su bulbo cefálico.

La histología, a través de cortes transversales del intestino de AdvL₃ ha demostrado ser una herramienta de diferenciación taxonómica específica útil cuando los caracteres arriba señalados no son suficientes para discernir entre especies. Akahane *et al.* (1986) encontraron que, además de los rasgos morfológicos de los ganchos del bulbo cefálico, la cantidad de núcleos en las células del epitelio intestinal era útil para diferenciar a *G. hispidum*, *G. doloresi* y *G. spinigerum*. Respecto a *G. binucleatum*, Almeyda-Artigas (1991) observó que su pared intestinal estaba compuesta por células por lo general polinucleadas, alargadas y de epitelio columnar simple. En su región anterior existían entre 17 y 21 (19) por circunferencia, mientras que en el resto se hallaban entre 22 y 25 (23). La mayoría de éstas tenían entre 1 y 4 núcleos (90%), siendo muy escasas aquellas con menos de uno o más de cuatro, nunca más de siete. La Tabla 5 muestra las diferencias en las células intestinales de cinco especies que producen gnatosomiasis humana. Cabe señalar que *G. binucleatum* es la única especie mexicana que cuenta con un estudio completo sobre la distribución de núcleos en células del epitelio intestinal. Aquí la importancia de caracterizar en este nivel a las otras formas mexicanas.

Tabla 5.- Diferencias morfológicas de la región intestinal de larvas de tercer estadio avanzado para las cinco especies que producen gnathostomiasis humana.

Especie	No. de células musculares (1/4 circunferencia)	No. de células intestinales	Morfología de las células	No. de núcleos en las células (*)	Tamaño de los núcleos (µm)
<i>G. doloresi</i> ¹	11 - 15	18 - 28	esféricas	0-3 (2)	3.1 x 3.8
<i>G. spinigerum</i> ²	10 - 15	21 - 29	columnares	0-7 (3 a 7)	2.9 x 3.2
<i>G. hispidum</i> ²	11 - 15	19 - 31	esféricas	0-2 (1)	3.0 x 3.8
<i>G. nipponicum</i> ³	10 - 14	10 - 14	columnares	0-4 (50% con 1)	3.8 x 5.0
<i>G. binucleatum</i> ⁴	10 - 15	17 - 25	columnares	0-7 (90% con 1-4; 32% con 2)	1.5 x 3.5

¹ Akahane *et al.* (1986).

² Akahane y Mako (1987).

³ Ando *et al.* (1990).

⁴ Almeyda-Artigas (1991).

(*) la mayoría.

1.7. CICLO DE VIDA EXPERIMENTAL

Miyazaki (1954) realizó una comparación morfológica sobre la evolución de los primeros estadios larvarios de las tres especies japonesas de *Gnathostoma* —*G. spinigerum*, *G. doloresi* y *G. nipponicum*, las cuales tienen como PHI experimental a copépodos de agua dulce o géneros afines (*Mesocyclops leuckarti*, *Eucyclops serrulatus*, *Cyclops strennus* y *C. vicinus*)—, además de que éstas son fácilmente distinguibles, no sólo por su estadio adulto, sino también por sus estadios larvarios. Actualmente, sólo se conoce con detalle el desarrollo larvario de seis de las doce especies válidas, a saber: *G. spinigerum* (Prommas y Daengsvang 1933, 1936), *G. doloresi* (Ishii, 1956), *G. nipponicum* (Arita, 1953; Mabuchi, 1956, 1957), *G. procyonis* (Ash, 1962a), *G. hispidum* (Daengsvang, 1972) y *G. binucleatum* (Almeyda-Artigas *et al.*, 1995).

2. FUNDAMENTACIÓN

Los nemátodos del Orden Spirurida son organismos parásitos que viven en estado adulto en toda clase de vertebrados y utilizan por regla general a un HI invertebrado (generalmente un artrópodo) en su ciclo vital. Dentro de este orden, las especies del *Gnathostoma* (Gnathostomatidae) son particularmente interesantes en razón de su amplia distribución, su peculiar biología y por ser frecuentemente parásitos de humanos. En América se reconocen seis especies del género *Gnathostoma*. De ellas, tres han sido registradas en México (*G. turgidum* Stossich, 1902, *G. binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991 y *G. procyonis* Chandler, 1942). Si bien son parásitos de animales silvestres y causantes de zoonosis, *G. binucleatum*, por ejemplo, se encuentra relacionada con casos humanos de gnathostomiasis. A la fecha, se ha podido caracterizar completamente su ciclo de vida en la parte baja de la Cuenca del Río Papaloapan, incluyendo todos los hospederos (SHI, HP y HD) que intervienen (Almeyda-Artigas, 1991, 1995; Almeyda-Artigas *et al.*, 1994, 1995).

Un año después de que *G. procyonis* fuera registrada para México por Almeyda-Artigas *et al.* (1994), se desarrolló su ciclo de vida experimental (datos no publicados). Los resultados hasta ahora obtenidos, han revelado diferencias significativas en el huevo y en detalles morfométricos de EaL₃ y AdvL₃ con respecto a los datos consignados por Ash (1962a), lo que hace indispensable una investigación a fondo para dilucidar si se trata de diferencias (i) intraespecíficas (poblacionales) o bien (ii) interespecíficas. Sobre *G. turgidum* se han abordado diversos aspectos de su ciclo de vida, particularmente los que involucran cuestiones experimentales (Almeyda-Artigas *et al.*, 1991; Mosqueda-Cabrera, 1992; Sánchez-Miranda, 2001).

Por lo anterior, esta investigación pretende definir —a niveles ecológico, morfométrico (mediante microscopía convencional y electrónica de barrido) e histológico— la sistemática de las especies mexicanas de *Gnathostoma* (*G. turgidum*, *G. binucleatum* y *G. procyonis*), situándose, en lo posible, dentro del contexto de otras especies del género, a través ya sea de la comparación bibliográfica disponible o de observaciones propias.

3. OBJETIVOS

- Caracterizar y diferenciar taxonómicamente (en todas las fases de desarrollo) a las tres especies de *Gnathostoma* que habitan en la zona endémica del Río Papaloapan, Oaxaca-Veracruz (*G. binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991; *G. turgidum* Stossich, 1902 y *G. procyonis* Chandler, 1942); mediante el empleo de métodos diversos (ecológicos, morfométricos e histológicos).
- Determinar la magnitud real de las gnatostomiasis animal y humana en nuestro país, mediante el conocimiento de los ciclos de vida natural y experimental; la dinámica de la infección y el espectro de segundos hospederos intermediarios, hospederos paraténicos y hospederos definitivos de las especies de *Gnathostoma* antes mencionadas.
- Identificar a la(s) especie(s) de *Gnathostoma* responsable(s) del padecimiento en aquellos focos de infestación descubiertos, distintos al detectado en la zona endémica —parte baja de la Cuenca del Río Papaloapan.
- Discernir si *G. procyonis* registrada por Almeyda-Artigas *et al.* (1994) constituye una especie distinta de *G. procyonis* Chandler, 1942 del sureste de EE UU o sólo una variación poblacional.
- Determinar la distribución actual de la gnatostomiasis animal en el territorio nacional empleando a los peces como indicadores de la presencia/ausencia de larvas de tercer estadio avanzado, en cuencas hidrológicas distintas a la del Río Papaloapan.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. CAMPO

4.1.1. RECOLECTA, REVISIÓN Y AISLAMIENTO DE HOSPEDEROS

El material biológico estudiado fue recolectado en cuatro estados de la República Mexicana: (1) Oaxaca [Temascal: en las inmediaciones de la presa "Presidente Miguel Alemán" (18°14'17" N, 96°25'10" W) se realizaron recolectas de materia fecal de perros, compra de SHI y captura de HP, además de la captura de HD (18°14'17" N, 96°25'26" W)]; (2) Veracruz [Tlacotalpan: en las lagunas "La Virgen" (18°38'50" N, 95°39'19" W) y "El Jobo" (18°37'58" N, 95°39'29" W) se recolectaron PHI y SHI y en sus inmediaciones se capturaron HP y HD, en la ribera del río Papaloapan (18°36'48" N, 95°39'29" W) se compraron SHI y en la ciénega "El Pichal" (18°35'10" N, 95°41'15" W) se capturaron HD]; (3) Morelos [Tepoztlán: en el valle de Amilcingo (18°56'31" N, 99°05'13" W) se capturaron HD]; y (4) Nayarit [San Blás: en el "Pozo del Ahogado" (21°33'24" N, 105°16'18" W) se recolectaron HP y en el "Vado de Chacalillas" (21°37'14" N, 105°16'00" W) se capturaron PHI, SHI y HD].

4.1.1.1. Primeros hospederos intermediarios (Copepoda)

Las recolectas se realizaron en las orillas de charcas temporales, particularmente en las que se tenían antecedentes de captura de hospederos definitivos positivos a la infección por *Gnathostoma* spp. Para tal fin se utilizó una red de plancton, para ser transferidos inmediatamente a recipientes para su transporte y revisión posterior en el laboratorio. Se separaron con pipetas Pasteur y se colocaron en portaobjetos excavados para su revisión directa utilizando un microscopio compuesto. Los copépodos que fueron revisados y resultaron negativos se fijaron con formol al 10% en frascos pequeños. Se tuvo cuidado especial en aislar a las hembras, ya que en ellas recae mucho la identificación de las especies. El criterio para realizar lo anterior fue la presencia de sacos ovígeros.

4.1.1.2. Segundos hospederos intermediarios y hospederos paraténicos

Peces. El método utilizado para su recolecta está relacionado con la talla del organismo y los sitios de captura. Para aquellos que se presentaban en charcas temporales con profundidades menores a 1 m se utilizaron redes de cuchara. Los organismos de menos de 5 cm de longitud se transfirieron inmediatamente a recipientes con aireadores que los mantenían vivos para trasladarlos al laboratorio. Los peces de tallas grandes generalmente fueron adquiridos en cooperativas pesqueras en Tlacotalpan, Ver., también se pescaron con anzuelos. Antes de proceder a la revisión de los ejemplares se registraron los datos merísticos (talla, peso) y sexo. Los ejemplares capturados en las charcas se decapitaron y sus cuerpos se colocaron en vasos de precipitados que contenían jugo gástrico artificial (6 gr de pepsina, 10 ml de HCl concentrado, 3 gr de NaCl y 1 lt de dH₂O), metiéndolos en una estufa a 38-40°C durante 5 hs. Transcurrido este tiempo los vasos se retiraron de la estufa y su contenido se decantó compensando el volumen retirado con solución salina isotónica (0.6%). Después de 10 min se decantó nuevamente el sobrenadante y se añadió el mismo volumen de solución salina. Este proceso se repitió hasta por cinco veces. Por último, el sedimento fue vertido en cajas de Petri de 10 cm de diámetro y revisado cuidadosamente bajo un microscopio estereoscópico en busca de AdvL₃ libres en el fondo de la caja. Los peces de talla grande se revisaron por compresión de la musculatura del organismo entre dos vidrios gruesos y revisándola a contra luz (Almeyda-Artigas, 1991). Una vez localizadas las larvas, su ubicación fue registrada (filete izquierdo o derecho: cuadrantes A, B, C, D, E o F, ver Fig. 1). Las larvas aisladas se colocaron temporalmente en cajas de Petri con solución salina al 0.6% con ayuda de pinceles o pipetas Pasteur. Las larvas recuperadas por el segundo método fueron desenquistadas bajo un microscopio estereoscópico, utilizando agujas y pinzas finas.

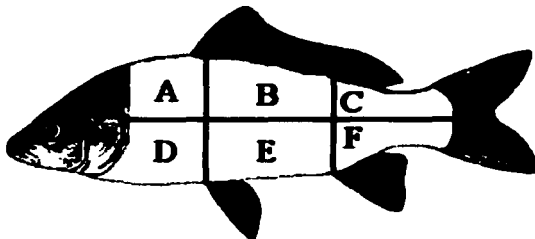


Figura 1.- Representación esquemática de la ubicación de larvas de tercer estadio avanzado en el primer hospedero intermediario.

Anfibios y Reptiles. Fueron capturados renacuajos, sapos y ranas en charcas temporales con redes de cuchara y trasladados vivos al laboratorio. Después de tomar los datos merísticos y ser sacrificados; los sapos y ranas fueron liberadas de su piel y el músculo junto con el esqueleto se sumergieron en jugo gástrico artificial como en el caso de los peces de talla menor; los renacuajos se sumergieron en jugo gástrico, previa muerte por asfixia. Las culebras de agua y tortugas se capturaron utilizando anzuelos con pequeños peces comúnmente llamados nacas *Dormitator maculatus* como carnada, los cuales permanecieron durante toda la noche en ríos y charcas y revisadas al día siguiente.

Aves. Las aves se obtuvieron mediante la caza utilizando una escopeta calibre 16 (con el apoyo de un cazador de la región). La musculatura del ave se colocó en vasos de precipitados con jugo gástrico artificial etiquetándolos de acuerdo al órgano de procedencia; posteriormente se digirió en una estufa para incubación a 38-40°C durante 8 hs. Transcurrido este tiempo, los vasos se retiraron de la estufa examinando el fondo en busca de larvas libres; el tejido que no se logró digerir se desgarró con dos agujas de disección para la búsqueda de más larvas. Las AdvL₃ así aisladas fueron colocadas temporalmente en solución salina al 0.85%.

4.1.1.3. Hospederos definitivos

Los hospederos definitivos se obtuvieron con la ayuda de un cazador (con escopeta) y con trampas Tomahawk que fueron colocadas durante la noche y revisadas al día siguiente. Por otra parte, se obtuvieron heces frescas de las inmediaciones de la presa "Presidente Miguel Alemán" de Temascal Oaxaca, por recolecta de materia fecal en "campo abierto", colocando las muestras en bolsas de plástico etiquetadas para su transporte al laboratorio; o bien obteniendo la muestra de manera directa del organismo —sujetándolo firmemente e introduciendo el dedo índice, cubierto con un guante de látex, por la abertura anal hasta obtener la cantidad suficiente de materia fecal. Se realizó un examen coproparasitológico de Faust de flotación con solución saturada de NaCl (peso específico 1.18) (Faust *et al.*, 1975). Los organismos capturados en las trampas, así como aquellos que eran detectados positivos en las heces fueron tranquilizados con una inyección muscular de Rompúm y sacrificados con una sobredosis de Anestésal directa al corazón. Para la disección se realizó una incisión en la región ventral del hospedero desde la zona final del esternón hasta poco antes de los órganos genitales. Se aislaron el estómago y el hígado y se colocaron en cajas de Petri con solución salina al 0.85%. La revisión de los órganos se efectuó bajo un microscopio estereoscópico con la ayuda de tijeras y pinzas de disección cortando el tejido y teniendo un cuidado extremo de no cortar a los vermes sumergidos en los tumores formados en el estómago. Cuando se localizaron hembras y eran grávidas, se colocaron en tubos de ensayo con

rosca con solución nutritiva de Locke (9 gr de NaCl, 0.42 gr de KCl, 0.25 gr de CaCl₂ anhidro, 0.20 gr de NaHCO₃, 2.5 gr de glucosa y 1 lt de dH₂O) que las mantenía vivas por espacio de tres días con la finalidad de obtener la mayor cantidad posible de huevos. La musculatura de los hospederos se revisó por compresión entre dos vidrios y a contraluz en busca de larvas enquistadas.

4.1.2. REGISTRO DE DATOS MERÍSTICOS DE HOSPEDEROS

Se elaboraron tablas de registro para cada uno de los seis grupos de organismos capturados, en los que se anotaban los siguientes datos previa disección: localidad, lugar de recolecta, nombre común, nombre científico, fecha, hora de recolecta y de aislamiento de los gusanos, colector, método de captura, características relevantes del hospedero y observaciones. Para cada grupo en particular, además de la cantidad de organismos capturados se hacían las siguientes anotaciones: Copépodos: sexo; Peces: talla, peso, sexo; Anfibios: talla, peso, sexo; Reptiles: talla, peso, sexo, coloración; Aves: envergadura de las alas, longitud total, peso y sexo; Mamíferos: longitud total, longitud de la cola, escotadura de la oreja, longitud de la pata trasera, sexo y peso.

4.1.3. FIJACIÓN, CONSERVACIÓN Y TRANSPORTE DE PARÁSITOS

Todas las fases de desarrollo de *Gnathostoma* spp. aisladas fueron fijadas en etanol al 70% a 80°C, cuando su destino era su estudio morfométrico; con posterioridad fueron conservadas en etanol al 70% frío en frascos especiales. Se utilizó formol al 10% para la preservación de las larvas destinadas a estudios histológicos. Los huevos obtenidos de las hembras grávidas se colocaron en tubos de plástico de 100 ml con agua de clorinada con gentamicina (50 µg/ml), para su transporte al Laboratorio de Sanidad Acuícola y Parasitología Molecular (LSAyPM) de la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco (UAM-Xochimilco).

4.2. LABORATORIO

Previo al estudio morfométrico de las larvas y formas adultas, los helmintos se transparentaron con Lactofenol de Amman (1 parte de fenol en cristales, 2 partes de glicerina neutra, 1 parte de ácido láctico y 1 parte de agua destilada) por 24 hs para las larvas y 48 hs para las formas adultas. Las mediciones se realizaron con un microscopio compuesto con ocular micrométrico calibrado. Todas las medidas están dadas en milímetros, especificándose el intervalo y entre paréntesis el promedio; el valor seguido del símbolo ± hace referencia a la

desviación estándar. Las microfotografías fueron hechas con un microscopio Nikon Optiphot 2 equipado con una cámara fotográfica y Microflex.

Una vez examinados, se conservaron en etanol al 70 % y se depositaron en la Colección Helmintológica de la UAM-Xochimilco (resguardada por el LSAYPM).

4.2.1. DISEÑO DE INFESTACIONES EXPERIMENTALES

Los huevos obtenidos de las hembras grávidas de *Gnathostoma* spp. se colocaron en cajas de Petri con agua de clorinada con gentamicina (50 µg/ml) removida diariamente hasta antes de que ocurriera la eclosión. Una vez que los huevos eclosionaron, las larvas de segundo estadio se utilizaron para infestar copépodos; se colocaron cinco larvas por cada tres copépodos en frascos pequeños de plástico, 24 hs después los copépodos se revisaron bajo el microscopio compuesto para confirmar la infección. Los copépodos infectados se aislaron en frascos con agua de clorinada y se mantuvieron en la estufa de incubación a 27°C aproximadamente durante diez días para permitir el desarrollo al tercer estadio temprano. Se registró el número de copépodos expuestos a la infección, el número de copépodos infestados, la fecha de infección y el número de copépodos que sobrevivieron después de ocurrido el desarrollo completo. Por otra parte, cada 24 hs se aislaron diez larvas para registrar el cambio morfométrico. Los copépodos infestados con Eal₃ completamente desarrollados se utilizaron para infestar diferentes grupos de hospederos intermediarios experimentales potenciales por cualquiera de los dos siguientes métodos: (a) infestación directa con copépodos y (b) infestación indirecta, en la cual las larvas se acumularon primero en un hospedero (principalmente guppies) y éstos a su vez se utilizaron como alimento para el siguiente hospedero (ranas, ajolotes y crías de tilapia). Así mismo, fueron empleados copépodos parasitados para infestar por vía directa (oral) a hospederos definitivos potenciales (principalmente tlacuaches).

4.2.2. SECCIONES TRANSVERSALES INTESTINALES DE FORMAS LARVARIAS Y ADULTAS INMADURAS

Se utilizaron formas adultas maduras e inmaduras (diagnosticado de acuerdo al sitio de localización en el hospedero), para la obtención de secciones transversales del intestino (4-6 µm, según el caso). La obtención de las formas larvarias (AdvL₃) fue, por un lado, de diversos organismos infestados de manera experimental con cada una de las especies de *Gnathostoma* en estudio, y por otra parte, de los hospederos intermediarios y/o paraténicos examinados en el campo. Una vez que se contó con el material suficiente para realizar el estudio, todos los

ejemplares fueron retirados de los frascos donde se encontraban conservados en etanol al 70% para hidratarlos y posteriormente post-fijarlos en formol al 10% inmersos en un pequeño tejido de hígado de cerdo. Se deshidrataron en una serie gradual de alcohol etílico (10-30-50-70-96), hasta alcanzar el absoluto (100%) y xileno. Se realizó su inclusión en parafina líquida a 56°C con el extremo anterior dirigido hacia la parte inferior del bloque de manera que al realizar los cortes, posterior a los obtenidos de la región del esófago y sacos cervicales, se obtuvieran en primer lugar los del primer tercio del intestino. Los bloques se etiquetaron cada uno con claves convencionales. Los cortes histológicos se obtuvieron usando un microtomo de rotación y con la asistencia del histopatólogo Gregory Arjona en el CINVESTAV del IPN (Unidad Mérida). Los cortes de 4-6 μm , se procesaron utilizando las técnicas de rutina. Después de cortar se colocaron en baño maría de donde fueron recuperadas usando un portaobjetos y se colocaron en cajas de vidrio Coplin que se introducían a una estufa a 60°C para eliminar el exceso de parafina. Transcurridas 24 hs, las cajas que contenían a los portaobjetos se retiraron de la estufa. Se eliminó el exceso de parafina con xileno. Para la hidratación se pasaron en alcoholes a diferentes concentraciones utilizando alcoholes de mayor a menor concentración hasta terminar en agua. Para la tinción se empleó hematoxilina de Harris y eosina amarillenta para la contratinción. Después de la deshidratación, se utilizó xileno como aclarador paso previo al montaje usando resina sintética. Las preparaciones fueron etiquetadas de acuerdo al bloque de parafina de procedencia y transportados a la Ciudad de México para su estudio.

4.3. ESTADÍSTICOS

4.3.1. COMPARACIÓN DE MEDIAS

Para la comparación de medias de los datos morfométricos (principalmente en la cantidad de ganchos de las hileras del bulbo cefálico de AdvL₃), se realizó un análisis de la varianza (ANOVA). A este respecto, el resultado del análisis de varianza de una vía sólo nos dice si existen o no diferencias significativas entre las medias de los grupos de una serie de datos pero no señala en qué consisten las diferencias (= qué medias son diferentes unas de otras). Para ello necesitaríamos realizar una comparación entre ellas después de que el análisis básico sea realizado. Para los propósitos de este estudio y siguiendo la recomendación de Day y Quinn (1989), se aplicó la prueba de comparación múltiple (Newman-Keuls). En particular, las medias poblacionales (número de ganchos promedio para cada hilera del bulbo cefálico), provienen de las larvas obtenidas de manera experimental. Se excluyen de las comparaciones la información de larvas obtenidas de forma natural porque éstas podrían corresponder a más de una media poblacional (en un hospedero intermedario y/o paraténico es factible encontrar poblaciones de especies diferentes de *Gnathostoma*).

5. RESULTADOS

5.1. DE CAMPO

5.1.1. PARTE BAJA DE LA CUENCA DEL RIO PAPALOAPAN (INMEDIACIONES DE TEMASCAL, OAXACA Y TLACOTALPAN, VERACRUZ)

5.1.1.1. Primeros hospederos intermediarios

Se examinaron más de 10,000 copépodos considerados como primeros hospederos intermediarios del ciclo de vida natural de *Gnathostoma* spp. Aunque las recolectas de estos organismos se realizó, en las charcas cercanas y márgenes de cuerpos de agua donde fueron capturados los diferentes hospederos definitivos, no se tuvo éxito de encontrar larvas de segundo estadio o en alguna etapa de su desarrollo hacia el tercer estadio temprano.

5.1.1.2. Segundos hospederos intermediarios y hospederos paraténicos

Se revisaron 7,713 organismos (3,168 peces; 4,480 anfibios; 27 reptiles y 38 aves), de los cuales 110 se encontraron parasitados con 1,127 AdvL₃ de *G. binucleatum* (Tabla 6). Los parámetros de infección para cada especie de hospedero examinada están indicados en la Tabla 7.

Los valores más elevados en los parámetros ecológicos de la infección de AdvL₃ de *G. binucleatum* fueron observados de guavinos *Gobiomorus dormitor* comprados en una sociedad cooperativa pesquera de Tlacotalpan, 85.7% para la prevalencia, 1-10 de intensidad, 3.8 de intensidad y 3.2 de abundancia (Tabla 8).

Tabla 6.- Morfometrías de AdvL₃ de *G. binucleatum* de los diferentes grupos de hospederos intermediarios examinados (*: entre hileras transversales de espinas corporales).

Grupo de hospedero	Dimensiones corporales		Ubicación de la pepita cervical*	Ubicación del paro excretor*	Dimensiones del bulto cefálico		Cantidad de ganchos en las hileras del bulto cefálico				
	Longitud	Anchura			Longitud	Anchura	I	II	III	IV	IV-I
PISCES¹	2.934-4.635 (3.917)	0.301-0.400 (0.342)	(10-17)	(25-35)	0.086-0.255 (0.113)	0.108-0.270 (0.231)	35-42 (39.0)	39-46 (41.6)	40-49 (44.0)	42-53 (46.8)	7.8
REPTILIA²	3.024-5.403 (4.530)	0.262-0.418 (0.346)	(10-18)	(26-39)	(0.141)	0.189-0.308 (0.252)	35-47 (39.9)	38-48 (43.4)	42-50 (45.8)	48.1	8.2
AVES³	3.510-6.195 (4.785)	0.325-0.466 (0.142)	(11-17)	(26-35)	0.115-0.168 (0.134)	0.240-0.300 (0.267)	35-44 (39.7)	37-49 (42.7)	40-52 (45.1)	48.3	8.7
MAMMALIA⁴	3.140-5.575 (4.055)	0.315-0.381 (0.345)	(9-16)	(20-32)	0.115-0.185 (0.156)	0.238-0.288 (0.249)	38-41 (40.2)	43-45 (44.2)	47-51 (49.2)	52-55 (53.8)	13.6
MAMMALIA⁵	4.300-5.300 (4.839)	0.320-0.365 (0.350)	(11-16)	(24-31)	0.090-0.130 (0.110)	0.220-0.275 (0.242)	38-39 (38.2)	40-45 (41.8)	42-45 (43.6)	44-48 (46.6)	8.4

¹ Basado en las medidas de 13 AdvL₃ aisladas de la musculatura de *G. dormitor*.

² de 11 AdvL₃ aisladas de la musculatura de *Nerodia rhombifera*

³ 58 AdvL₃ aisladas de la musculatura de *Caracara plancus*.

⁴ cinco AdvL₃ aisladas de la musculatura de *Procyon lotor hernandezii*.

⁵ cinco AdvL₃ larvas aisladas de la musculatura de *Lontra longicaudis*.

5.1.1.3. Hospederos definitivos

De 72 estudios coproparasitoscópicos realizados (67 de perros, uno de gato y cuatro de cerdo), seis muestras pertenecientes a cánidos resultaron positivas. De un perro se aislaron siete formas adultas (dos machos y cinco hembras), las cuales se hallaban inmersas en un nódulo gástrico endofítico supurante que media 50 x 20 mm.

Los parámetros ecológicos de la infección de formas adultas maduras, inmaduras y AdvL₃ de *G. procyonis* encontradas en mapaches de Tlacotalpan, Ver. y los registros de *G. turgidum* en *D. virginiana* y *D. marsupialis* de Temascal, Oax. y Tlacotalpan, Ver. se muestran en la Tabla 9. Los mapaches, además de formas adultas presentaron formas adultas inmaduras y larvianas, actuando como HD y HP a la vez. Tal es el caso de uno de ellos al que se le encontraron ocho formas adultas (cuatro hembras y cuatro machos) distribuidos individualmente en tumores gástricos endofíticos con diámetro no mayor de 1 cm; tres adultos inmaduros que se encontraban migrando en el tejido muscular, uno de ellos mudando con cuatro hileras transversales de espinas propias de la fase anterior de desarrollo; dos AdvL₃ migrando en el tejido muscular y 380 AdvL₃ de *G. binucleatum* enquistadas en la superficie estomacal y mesenterio (Tabla 10). Para este caso particular, el mapache actuaba como HD de *G. procyonis* y como HP de *G. binucleatum* registrada por Almeyda-Artigas *et al.* (1994) de guavinos *G. dormitor* en la misma zona de estudio.

Tabla 7.- Parámetros ecológicos de infección de Adv₃ de *G. binucleatum* aisladas de SHI y HP pertenecientes a cuatro grupos de vertebrados superiores capturados en la Cuenca del Papaloapan.

ESPECIE DE HOSPEDERO	HOSPEDEROS REVISADOS (*)	No. DE LARVAS OBTENIDAS	PREVALENCIA (%)	INTENSIDAD PROMEDIO	ABUNDANCIA	
PECES	<i>Synbranchus marmoratus</i>	2(1)	6	50.0	6.0	3.0
	<i>Petenia splendida</i>	88(8)	9	9.0	1.1	0.10
	<i>Gobiomorus dormitor</i>	213(61)	108	28.6	1.7	0.51
	<i>Dormitator maculatus</i>	182(0)	-	-	-	-
	<i>Gambusia sexradiata</i>	250(1)	1	0.4	1.0	0.004
	<i>Poecilia mexicana</i>	2,407(4)	4	0.2	1.0	0.002
	<i>Centropomus parallelus</i>	26(2)	2	7.7	1.0	0.08
	TOTAL	3,168(77)	130			
ANFIBIOS	<i>Renacuajos</i>	4,316(0)	-	-	-	-
	<i>Bufo marinus</i>	78(0)	-	-	-	-
	<i>Rana sp.</i>	62(0)	-	-	-	-
	<i>Salientia berlandieri</i>	34(0)	-	-	-	-
	TOTAL	4,480(0)	-			
REPTILES	<i>Trachemys scripta</i>	3(1)	1	33.3	1.0	0.33
	<i>Staurotypus triporcatus</i>	2(1)	10	50.0	10.0	5.0
	<i>Kinosternon integrum</i>	4(2)	2	50.0	1.0	0.5
	<i>Thamnophis eggus</i>	1(0)	-	-	-	-
	<i>Claudius angustatus</i>	4(0)	-	-	-	-
	<i>Nerodia rhombifera</i>	11(4)	26	36.4	6.5	2.4
	<i>Boa constrictor</i>	2(1)	53	50.0	53.0	26.5
	TOTAL	27(8)	92			
AVES	<i>Ardea alba</i>	4(2)	13	50.0	6.5	3.3
	<i>Cathartes aura</i>	1(1)	1	100.0	1.0	1.0
	<i>Coragyps atratus</i>	5(3)	9	60.0	9.0	1.8
	<i>Plegadis chihi</i>	3(1)	1	33.3	1.0	0.33
	<i>Botaurus lentiginosus</i>	1(1)	36	100.0	36.0	36.0
	<i>Butorides striatus</i>	7(6)	80	85.7	13.3	11.4
	<i>Eudocimus albus</i>	1(1)	1	100.0	1.0	1.0
	<i>Busarellus nigricollis</i>	1(0)	-	-	-	-
	<i>Cathartes burrovianus</i>	3(3)	205	100.0	68.3	68.3
	<i>Pelecanus erythrorhynchus</i>	1(0)	-	-	-	-
	<i>Tigrisoma mexicanum</i>	1(0)	-	-	-	-
	<i>Egretta caerulea</i>	1(1)	4	100.0	4.0	4.0
	<i>Egretta thula</i>	3(1)	3	33.3	3.0	1.0
	<i>Grulla grus</i>	1(0)	-	-	-	-
	<i>Caracara plancus</i>	5(5)	552	100.0	110.4	110.4
TOTAL	38(25)	905				

Tabla 8.- Parámetros ecológicos de la infección de AdvL₃ de *G. binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991 y su ubicación en la musculatura de guavinos *G. dormitor* del río Papaloapan.

Hospederos revisados	Hospederos infestados (+/-)	No. de larvas encontradas	Ubicación	
			Izquierdo	Derecho
1	-			
2	+	2	B	E
3	+	10	C,B,A,B,C	A,C,B,A,A
4	+	2	E,B	
5	-			
6	+	1		A
7	+	1	C	
8	+	8	D	B,C,D,E,E,E,E
9	+	1	C	
10	+	3	B,F,E	
11	+	3	C	D,E
12	+	3	D,E	F
13	+	10	B,B,B	A,B,B,E,D,D,A
14	+	2	B	B
TOTAL	12	46	21	25
Prevalencia (%)	85.7			
Intensidad	1-10			
Intensidad promedio	3.8			
Abundancia	3.2			

Tabla 9.- Parámetros ecológicos de la infección de formas adultas de *G. turgidum* y *G. procyonis* en sus HD capturados en zonas aledañas a Tlacotalpan, Veracruz y Temascal, Oaxaca (*) (AM: adultos maduros, AI: adultos inmaduros, ME: mesenterio, SE: superficie estomacal, ES: Estómago, HI: Hígado, MU: musculatura).

HOSPEDERO	No.	HOSPEDEROS REVISADOS (+)	Cantidad de helmintos			SITIO	HEMBRAS GRAVIDAS
			AM (♂/♀)	AI (♂/♀)	Advl.		
<i>D. marsupialis</i>	1*	1 (1)	3 (1/1)	1 (1/0)	—	ES/HI/—	
	2	1 (1)	—	1 (1/0)	—	—/HI/—	
TOTALES	2	2 (2)	3 (1/1)	2 (2/0)	—	—	
<i>D. virginiana</i>	1-2	2 (0)	—	—	—	—	
	3	1 (1)	—	3 (3/0)	—	—/HI/—	
	4	1 (0)	—	—	—	—	
	5	1 (1)	—	3 (0/3)	—	—/HI/—	
	6	1 (0)	—	—	—	—	
	7	1 (1)	4 (1/3)	—	—	ES/—/—	3
	8	1 (1)	8 (4/4)	1 (1/0)	—	ES/HI/—	4
	9*	1 (1)	1 (0/1)	—	—	ES/—/—	
	10*	1 (0)	—	—	—	—	
	11*	1 (0)	—	—	—	—	
	12	1 (1)	1 (0/1)	—	—	ES/—/—	
	13	1 (0)	—	—	—	—	
	14	1 (1)	—	1 (1/0)	—	—/HI/—	
	15	(0)	—	—	—	—	
	TOTALES	15	15 (7)	14 (5/9)	8 (5/3)	—	—
<i>P. lotor</i>	1	1 (1)	8 (4/4)	3 (2/1)	380	ES/MU/SE y ME	1
	2	1 (0)	—	—	54	—/—/SE y ME	
	3-8	6 (1)	—	—	15	—/—/ME	
	9-10	2 (0)	—	—	—	—	
	11	1 (1)	2 (1/1)	—	1	ES/—/MU	
	12	1 (1)	1 (1/0)	—	—	ES/—/—	
	13	1 (0)	—	—	—	—	
TOTALES	13	13 (4)	11 (6/5)	3 (2/1)	450	—	

ESPECIE	Temascal		Tlacotalpan	
	<i>G. turgidum</i>	<i>G. procyonis</i>	<i>G. procyonis</i>	<i>G. turgidum</i>
Prevalencia(%)	50.0	-	31.0	47.0
Intensidad	1-3	-	1-11	1-9
Int. Promedio	2.0	-	3.5	3.1
Abundancia	1.0	-	1.1	1.5

Tabla 10.- Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico en Adv₃ de *G. procyonis* recuperadas natural y experimentalmente en diferentes hospederos y su comparación con respecto a *G. binucleatum*.

Especie	Hospedero	Localización	Cantidad de ganchos				
			I	II	III	IV	IV-I
<i>G. procyonis</i> ¹	<i>Agkistrodon piscivorus leucostoma</i>	Musculatura	29-36 (32.7)	32-40 (36.6)	37-45 (41.0)	42-47 (45.0)	12.3
<i>G. procyonis</i> ²	<i>Poeciliopsis gracilis</i> , <i>Rana</i> sp. y <i>Ambystoma tigrinum</i>	Musculatura	36-42 (39.3)	39-43 (41.9)	42-47 (43.3)	45-50 (47.6)	8.3
<i>G. procyonis</i> ³	<i>Procyon lotor</i>	Musculatura	41	41	46	47	6
<i>G. binucleatum</i> ⁴	<i>P. lotor</i>	Superficie estomacal	35-43 (39.4)	40-48 (42.7)	41-50 (44.9)	44-52 (47.8)	8.1
<i>G. binucleatum</i> ⁵	<i>Petenia splendida</i>	Musculatura	35-44 (38.7)	38-47 (42.4)	40-49 (44.7)	43-52 (48.2)	9.5

¹ Ash (1962a), basado en las medidas de 15 larvas.

² Presente estudio, de siete larvas obtenidas experimentalmente.

³ Presente estudio, una larva mudando hacia una fase adulta inmadura.

⁴ Presente estudio, 12 larvas.

⁵ Almeyda-Artigas (1991), 30 larvas.

5.1.2. OTRAS LOCALIDADES

Actualmente, además de en la cuenca del Papaloapan, se han registrado casos de gnatostomiasis humana en otros estados del país (Sinaloa, Guerrero, Tamaulipas y Nayarit).

5.1.2.1. Nayarit

En el estado se examinaron a diversos organismos de diferentes localidades como posibles hospederos intermediarios, paraténicos o definitivos de *Gnathostoma*, a saber: (a) Písces [*Centropomus robalito* constantino (51); *Sphyræna ensis* picuda (9); *Cynoscion reticulatus* curvina (3); *Bagre panamensis* bagre chihuil (3); *Ariopsis guatemalensis* bagre cuatete (1); *Eucinostomus dowii* mojarra (25); *Lutjanus* sp. pargo (11); *Gobiomorus maculatus* dormilón manchado (4); *Poecilia* sp. topote (87); *Oreochromis niloticus* mojarra tilapia (5); *Eleotris picta* dormilón del Pacífico (1) y *Dormitator latifrons* puyeco (630)], (b) Aves [*A. alba* garzón blanco (3); *Pelecanus occidentalis* pelicano pardo (2); *Eudocimus albus* ibis blanco (3); *Egretta thula* garza dedos dorados (1); *Botaurus lentiginosus* garza nortea de tular (1) y *Nycticorax nycticorax* garza nocturna coroninegra (1)] y (c) Mammalia [*Procyon lotor mexicanus* mapache (2)]. De los anteriores se aislaron Adv₃ de *G. binucleatum* de: (a) Písces; todas las especies de peces examinadas hasta el momento resultaron negativas a la infección por larvas Adv₃ excepto que, de la compra de un kilogramo de carne para preparar cebiche fue aislada una Adv₃; (b) Aves; dos garzones blancos —*C. albus*— se encontraron infestados con 11 (cinco y

seis) AdvL₃ y (c) de Mammalia; de un mapache —*P. lotor hernandezii*— se recobraron otras tres. La larva aislada de la carne de pescado se encontraba libre sobre la musculatura; las aisladas de los dos ardeidos estaban libres o enquistadas en los tejidos conectivo y muscular, mientras que las del mamífero se hallaron inmersas en la hipodermis y envueltas por un quiste fibroso. Por otra parte, de una paciente del municipio de Tepic fue obtenida una larva aislada por la misma paciente (haciendo presión de su piel con sus dedos), cuando ésta se encontraba migrando (Tabla 11).

5.1.2.2. Valle de Amilcingo, Tepoztlán, Morelos

Dos tlacuaches *Didelphis virginiana* fueron capturados en el Valle de Amilcingo Tepoztlán, Morelos, estos estaban infectados con formas adultas (uno con una ♀ el otro con un ♂) de *G. turgidum*. Se examinaron 150 renacuajos de *Bufo* sp. como posibles segundos hospederos intermediarios pero todos resultaron negativos a la infección por larvas de *Gnathostoma*.

5.2. DE LABORATORIO

5.2.1. CARACTERIZACIÓN DE FORMAS NATURALES

5.2.1.1. Larva de tercer estadio avanzado

Las larvas se encontraron embebidas en la musculatura de los hospederos intermediarios y paraténicos revisados (Tabla 7), por lo general enroscadas y enquistadas (Fig. 2) —excepto las aisladas de *P. splendida* de Temascal, Oax. El fluido celómico, en las obtenidas de organismos poiquilotermos, variaron desde el incoloro hasta el rojo; en las obtenidas de organismos homeotermos, la coloración fue más intensa. Aunque se encontraron AdvL₃ en la musculatura de 14 guavinos *G. dormitor*



Figura 2.- Larva de tercer estadio avanzado enquistada en la musculatura de *G. dormitor*.

(Tabla 8), esto no indicó una localización preferencial en el hospedero. La información presentada en la Tabla 6, sobre aspectos morfométricos de las larvas aisladas de los distintos SHI y HP, muestra que las larvas aisladas de organismos homeotermos (aves y mamíferos), fueron ligeramente más grandes que las obtenidas en organismos poiquilotermos. Lo anterior, aunado al desarrollo evidente de los primordios genitales, apuntan a la existencia de un cuarto estadio en vertebrados homeotermos (Frantisek Moravec, com. pers., 1994).

Tabla 11. - Morfometrías de Advl₃ de *G. binucleatum* aisladas de hospederos infestados de forma natural en el estado de Nayarit.

Observaciones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Longitud total	5.042	5.351	5.145	4.836	5.454	5.145	4.066	4.633	4.568	4.593		5.207	4.795	
Ancho máximo	0.350	0.387	0.346	0.366	0.346	0.358	0.324	0.372	0.370	0.374		0.324	0.340	
Longitud del Esófago (%)	1.338 (26.5)	1.646 (30.8)	1.297 (25.2)	1.585 (32.8)	1.605 (29.4)	1.441 (28.0)	1.296 (31.9)	1.361 (29.4)	1.571 (34.4)	1.393 (30.3)		1.482 (28.5)	1.399 (29.2)	
Ubicación de la Papila cervical	14-15; 14-15	14-15	14-15; 15-16	14-15; 13-14	15-16; 17-18	13-14; 13-14	11-12; 13-14		16	14-15	13-14; 14-15		14-15; 16-17	14-15; 14-15
Ubicación del Para excretor	30	29	27-28; 25-26	28	29	29-30	27	27	32	27		29	27	
Ubicación de la vulva (%)	---	3.396 (64)	3.159 (61.4)	---	2.997 (55.0)	2.957 (57.5)	2.552 (62.8)	3.151 (68.0)	2.454 (53.7)	2.924 (63.7)				
Número de hielos En el cuerpo	263	266	245	270	269	264	260	278	255	288		258	259	
Ubicación de la Papila caudal							1.239		2.114	1.482				
Longitud del Bulbo Cervical (BC)	0.163	0.151	0.163			0.143	0.106	0.102	0.126	0.126			0.154	
Ancho del BC	0.244	0.285	0.261	0.252	0.256	0.260.5	0.298	0.236	0.269	0.248		0.243	0.235	
No. de ganchos BC														
I	37		38	40	37	37	36	34	39	36	39	36	40	
II	41		40	43	40	40	43	39	41	38	40	42	48	
III	41		39	45	42	44	44	40	44	42	47	42	47	
IV	46		45	49	44	49	51	43	48	43	51	45	49	
IV-I	9		7	9	7	12	15	9	9	7	12	9	9	
Longitud de sacos Cervicales (%)	(48)	(52)	(56)	(57)	(49)		(43)	(50)	(50)	(57)		(50)	(57)	
1	0.632	0.851	0.680	0.811	0.802		0.567	0.664	0.778	0.810		0.705	0.823	
2	0.591	0.867	0.664	0.891	0.883		0.607	0.705	0.770	0.759		0.689	0.823	
3	0.672	0.826	0.834	0.875	0.810		0.486	0.672	0.778	0.778		0.794	0.803	
4	0.664	0.907	0.745	1.053	0.794		0.591	0.697	0.802	0.793.8		0.761	0.762	
Longitud de Ganchos en el BC (µm)														
1	15.2-16.6	16.6	18.0	16.6-19.3	16.6-20.7		14.2-16.2	16.2	16.2	16.2	18.3		14.2	
2	16.6-18.0	18.0	19.3	18.0-19.3	19.3-20.7		18.3	16.2	16.2	18.3	18.3-20.3		16.2	
3	16.6-18.0	18.0	19.3	16.6-18.0	19.3		18.3	16.2-20.3	16.2-18.3	18.3	18.3		16.2	
4	13.8-19.2	19.2	19.2	15.2	16.6-19.3		12.2-14.2	12.2-14.2	14.2-16.2	16.2	14.2		14.2	
En el cuerpo														
Inicio	8.3		11.0-14	11.0	11.0-12.4		14.2	10.2	12.2-14.2	10.2	8.1-14.2			
Medio	2.8-4.1						4.1-6.1	4.1	4.1-6.1	4.06				
Final	1.4						2.0	2.0	2.03	2.03				

¹ Obtenida de carne de curvina para preparar cebiche en el mercado municipal de Tepic.

^{2,4} de la musculatura de una garza blanca *Camerothus albus* de las inmediaciones de San Blas.

^{7,11} de una garza blanca *Camerothus albus* en las inmediaciones de San Blas.

^{12,13} de la musculatura de un mapache *Procyon lotor* del vado de Chacalillas.

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

Las larvas presentan cuatro hileras transversales de espinas en su bulbo cefálico, características del estadio anterior. Por otro lado, la cantidad de espinas en las cuatro hileras de las larvas obtenidas de los diferentes hospederos examinados presenta un estrecho parecido con la especie registrada en tenguayacas *P. splendida* [*G. binucleatum* (Almeyda-Artigas, 1991)] y con *G. procyonis* obtenida de manera experimental en este trabajo, siendo evidentes las diferencias con respecto a *G. turgidum*.

5.2.1.2. Formas adultas inmaduras y maduras

Las formas adultas encontradas estaban alojadas en tumores gástricos cuya forma, tamaño y proyección tienen relevancia específica importante.

G. turgidum. Las formas inmaduras de esta especie presentan un paso obligatorio por el hígado de los tlacuaches antes de llegar a su destino final, el estómago. Se encontraron completamente inmersas en el tejido hepático, el cual presentó lesiones de apariencia blanquecina en los sitios en que se alojaron, mismas que al ser rasgadas con las agujas de disección delataron la presencia de los parásitos. El fluido celómico de dichas formas tuvo una coloración roja intensa; en general, fueron menores en tamaño respecto a las formas adultas (Fig. 3).



Figura 3.- Formas adultas de *G. turgidum* entre las capas estomacales de *D. virginiana*.

G. binucleatum. De la disección de un perro que resultó positivo a huevos de *Gnathostoma* en el análisis coproparasitoscópico se encontró en su pared estomacal un tumor supurante que medía 50 x 20 mm de proyección endofítica y con siete vermes en su interior (2 ♀ y 5 ♂) (Fig. 4).



Figura 4.- Tumor endofítico formado por formas adultas de *G. binucleatum* en la pared estomacal de *C. familiaris*.

G. procyonis. En un mapache se localizaron en el estómago ocho parásitos alojados en múltiples tumores endofíticos, excepto un macho y una hembra que compartían el mismo tumor que

medía 1 cm de diámetro. La mitad anterior se encontraba inmersa en el tumor mientras que la



otra parte colgaba libre en la luz del estómago por donde son liberados los huevos que más tarde salen al exterior junto con las heces. Los gusanos presentaban coloración parda-rojiza *in vivo* debido a la intensidad del fluido celómico y del intestino (Fig. 5). Las formas inmaduras fueron encontradas migrando en la musculatura del mapache, presentaban más de cuatro hileras transversales de ganchos en su bulbo cefálico y que más tarde se habrían de convertir en formas adultas en el estómago.

Figura 5.- Tumor endofítico formado por formas adultas de *G. procyonis* en la pared estomacal de *P. lotor hernandezii*.

Por otro lado, después de haber realizado la disección y descubierta la cavidad torácica, se observaron formas adultas en proceso de migración, del hígado hacia el estómago, el extremo anterior de los vermes se encontró insertado desde la parte exterior a la parte interior del estómago, formando túneles sinuosos. Generalmente dos terceras partes del cuerpo de las formas adultas se encontraron inmersas entre las capas submucosa y *muscularis* aunque en ocasiones se observaron completamente inmersos entre dichas capas, en ambos casos ocasionando ulceraciones en el estómago. La cópula, observada en una ocasión, ocurre cuando, en su desplazamiento entre las capas referidas del estómago, las partes posteriores de los vermes de ambos sexos (las cuales descansan en la luz del estómago) entran en contacto; el macho introduce una de las dos espículas en la vulva de la hembra y deposita el semen. Los huevos son fecundados en el útero y expulsados hacia la luz estomacal por la acción del ovoyector; posteriormente son liberados al exterior junto con las heces del hospedero, que dará inicio a un nuevo ciclo vital.

5.2.1.3. Descripciones de formas adultas maduras

Gnathostoma turgidum

General: Gusanos robustos con el cuerpo provisto de estriaciones transversales. Boca provista de dos labios grandes y gruesos. Bulbo cefálico, armado con 9 a 11 (10) hileras de ganchos pequeños y cónicos, mide de 0.530-0.630 (0.580) de largo y de 0.940-1.330 (1.240) de ancho. La boca se continúa con un vestíbulo que ocupa la porción globular; esófago largo y claviforme dividido en una faringe anterior. Cutícula de ambos sexos provista con escamas de formas muy

variadas distribuidas densamente en la región anterior del cuerpo y desaparecen aproximadamente a la mitad del mismo. Inmediatamente por detrás del bulbo cefálico la gruesa porción basal de la escama mide (0.035) de ancho, mientras que la delgada se proyecta, es relativamente corta y muy ancha: su extremo distal truncado, que mide (0.047) de ancho, está provisto de 8 a 12 (en ocasiones hasta 16) dientes pequeños e irregulares (Fig. 6a, b y c). Unas cuantas hileras después, en la región media del esófago, la hoja empieza a alargarse en su centro y presenta entre siete y ocho grandes dientes (Fig. 6d). Algunas de estas escamas poseen puntas de hasta (0.116) de longitud aspecto que prevalece en la intersección esófago-intestino (Fig. 6e). Muy cerca del ecuador las escamas reducen su forma, semejante a una mano con cinco puntas de tamaño regular (Fig. 6f); después a escamas con tres, después a dos y las últimas hileras presentan espinas con un diminuto diente (Fig. 6g-i). En la región del esófago las hileras de escamas se encuentran distanciadas entre sí (0.050), mientras que aquellas localizadas por detrás del esófago están menos distanciadas y más cerca unas de otras de la misma hilera. Los dos pares de sacos cervicales tienen una longitud cercana a la mitad del esófago.

Macho: Longitud de 58.000-77.000 (68.800) y 2.900-3.800 (3.600) de ancho. Bursa cubierta con diminutas espinas en la región ventral, excepto inmediatamente por detrás de la abertura cloacal. Cuatro pares de papilas largas laterales pedunculadas, con la siguiente distribución: dos pares (1 y 2) preanales, uno (3) adanal y uno (4) post anal, el par posterior más corto que los anteriores; y cuatro papilas sésiles ventrales dispuestas como sigue: un par (a) preanal, dos pares (b y c) adanales y uno (d) post anal (Fig. 7). Espículas fuertes, desiguales; la derecha es corta, y se adelgaza gradualmente, finalizando en una punta redondeada; la izquierda es de dos a tres veces más larga, también se adelgaza gradualmente y termina en una punta redondeada casi truncada.

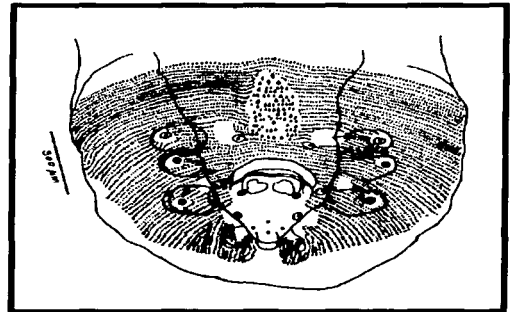


Figura 7.- Extremo posterior de un macho de *G. turgidum*.

Hembra: Longitud de 95.000-110.000 (101.000) por 3.100-4.100 (3.800) de anchura máxima. Cola redondeada, ligeramente aplanada ventralmente en vista lateral; ano subterminal. Un par de papilas laterales grandes situadas cerca del final de la cola le confiere a la terminación del cuerpo una apariencia trilobulada. Anfidelfas con dos ovarios; opistodelfas. Vulva situada ligeramente por detrás de la región media.

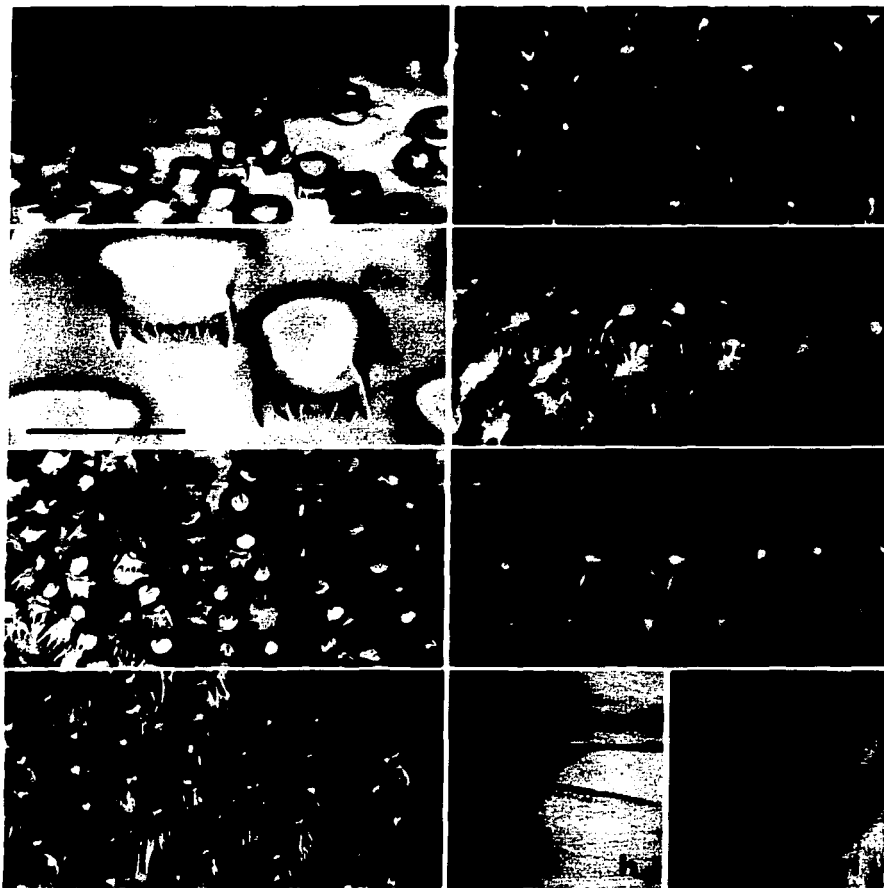


Figura 6.- Arreglo de escamas cuticulares de formas adultas de *G. rugosum* (Temascal, Oaxaca). (a y b) Inmediatamente después del bulbo genitálico, (c) región que ocupan las papilas cervicales, (d) la región media del esófago, (e) intersección esófago-intestino, (f - i) el resto de superficie escamada. Barras en todas las figuras = 100 μ m.

Resumen taxonómico

Hospedero: *Didelphis virginiana*

Sitio de infección: Estómago

Localidad: Inmediaciones de Temascal, Oaxaca.

Depósito de ejemplares: G072 hembras y G061 machos.

Gnathostoma procyonis

General: El bulbo cefálico está comprimido en sus extremos y se encuentra armado con nueve a diez hileras de ganchos dispuestos en hileras transversales. Cuerpo cubierto hasta su parte media de escamas dispuestas en hileras transversales que le dan una apariencia estriada; la primera mitad con escamas dispuestas en hileras transversales, mientras que la segunda parte con escamas simples que están pobremente representadas.

Superficie corporal cubierta por hileras transversales de escamas cuticulares, con las siguientes características: inmediatamente después del bulbo cefálico, escamas anchas con tres a seis puntas (más frecuentes las de cuatro y cinco), con puntas de longitud irregular, excepto las inmediatas al bulbo cefálico cuyas puntas son muy cortas, escamas con tallos primarios con dos subdivisiones del mismo tamaño (Fig. 8a); en la región que ocupan las papilas cervicales, con cuatro a seis puntas (con cinco las más frecuentes y raras las de seis), generalmente con puntas de igual longitud proyectándose —las puntas centrales— hacia adelante, quedando las laterales hacia atrás (Fig. 8b); cinco hileras después de esta región, las escamas presentan un tallo central más largo y grueso que las puntas laterales (dos y dos o una y dos puntas de cada lado), con la punta del tallo central frecuentemente bifurcado; en la región media del esófago escamas largas con tres puntas cuya central es ligeramente más gruesa que las dos puntas laterales cortas, usualmente con una o más dentaciones menores; ocasionalmente una de las dentaciones menores se alarga más dando origen a escamas con cuatro puntas en vez de tres (Fig. 8c); en la intersección esófago-intestino de la misma forma que las anteriores excepto el tallo central en ocasiones está bifurcado (Fig. 8d); en el resto de la superficie escamada conserva la apariencia de las dos regiones anteriores aunque son menos largas y las tres puntas tienen igual tamaño, posteriormente las escamas se hacen más delgadas y la punta central reduce su longitud drásticamente hasta quedar como escamas con dos puntas gruesas del mismo tamaño, que a su vez reducen su longitud dando la apariencia de "punta de flecha" con el ápice bifurcado —que posteriormente se fusionan— y van reduciendo su grosor.

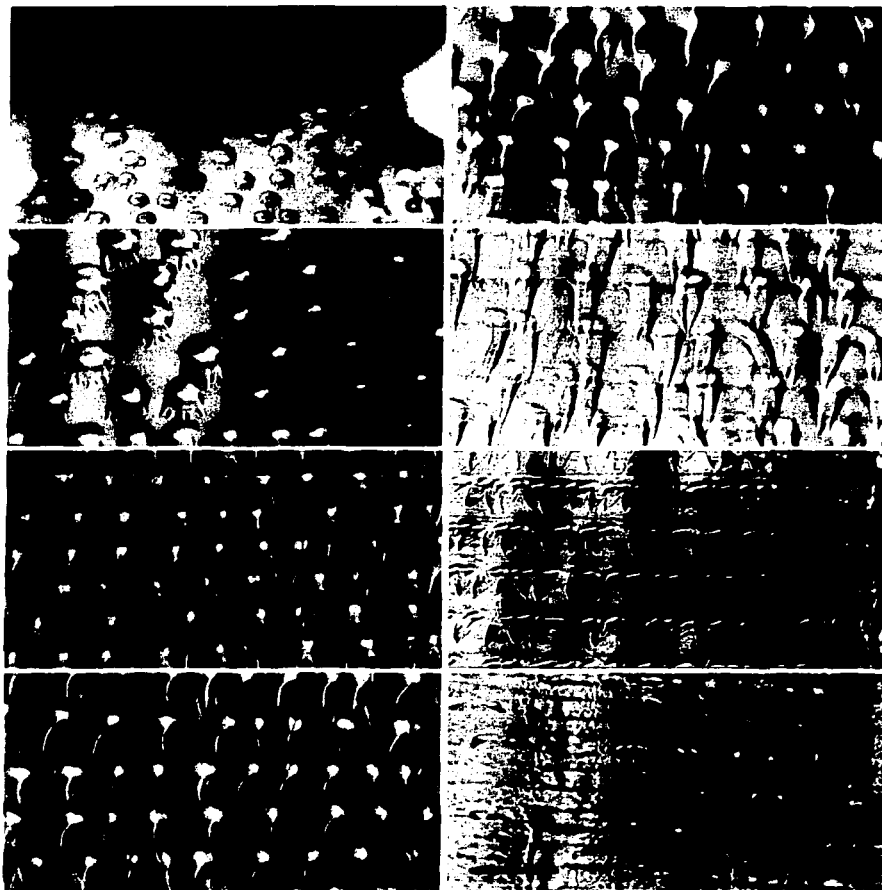


Figura 8.- Arreglo de escamas cuticulares de formas adultas de *G. procyonis* (Tlaxotalpan, Veracruz). (a) Inmediatamente después del bulbo cefálico, (b) región que ocupan las papilas cervicales, (c) la región media del esófago, (d) intersección esófago-intestino, (e - h) el resto de superficie escamada. Barras = 50 μ m (e-g) y 20 μ m (h).

En el resto del cuerpo, a partir de su parte media, se observan escamas simples muy dispersas y entre ellas se observan surcos transversales, independientes de las estriaciones serradas, con una separación de 0.050 a 0.100, dándole a la cutícula en esta región una apariencia corrugada: la cutícula en la porción posterior del cuerpo se encuentra inflada, brindándole al cuerpo una apariencia hinchada irregular.

Macho: Con una longitud de 30.677 y 0.774 de ancho (en la intersección esófago-intestino, porción donde la cutícula no se encuentra hinchada), la máxima anchura al inicio del tercer tercio es de 1.2002. El cuerpo está cubierto con escamas en un 54% de su longitud. La papila cervical localizada en la décimoprimerá hilera de escamas del cuerpo. Con cuatro sacos cervicales que se proyectan desde la base del bulbo cefálico hacia atrás y miden —en promedio— 1.574 y cubren el 44% del esófago. El esófago mide 3.585 de longitud por 0.590 en la intersección con el intestino. Las espículas son desiguales, con ápices redondeados; la larga (izquierda) mide 1.469 y la corta (derecha) 0.497 de longitud (ratio: 1.0:3.0). El extremo caudal, con diminutas espinas dirigidas hacia el extremo anterior; con ocho pares de papilas caudales, dispuestas de la siguiente manera: cuatro pares de papilas largas laterales pedunculadas, dos pares (1 y 2) preanales, uno (3) adanal y uno (4) post anal, el par posterior más corto que los anteriores. Con cuatro papilas sésiles ventrales dispuestas como sigue: un par (a) preanal, dos (b y c) adanales y uno (d) post anales (Fig. 9).

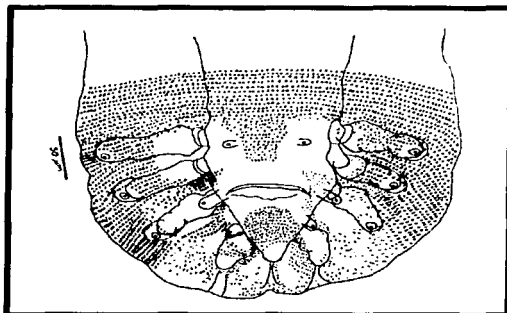


Figura 9.- Extremo posterior de un macho de *E. procyonis*.

Hembra: Presenta una longitud de 20.040 y un diámetro máximo de 1.230 (no incluye la porción hinchada de la cutícula). El bulbo cefálico mide de 0.672 de ancho y 0.283 de largo, con 9 hileras completas de ganchos. El esófago de 2.940 de largo y 0.470 de ancho. La papila cervical se localiza en la décimo primera hilera de escamas inmediatas al bulbo cefálico. La vulva está ubicada a 12.680 del extremo anterior.

Resumen taxonómico

Hospedero: *Procyon lotor hernandezii*

Sitio de infección: Estómago

Localidad: Inmediaciones de Tlacotalpan, Veracruz.

Depósito de ejemplares: 6393 hembra, 6401 macho.

Gnathostoma binucleatum

General: El bulbo cefálico subglobular, con dos labios trilobulados con dos pares de papilas y entre ellas un pequeño anfidio; armado con nueve hileras de ganchos cuyas puntas se encuentran dirigidas hacia la parte posterior; las papilas cervicales están ubicadas en la hilera 14 de escamas corporales transversales. El esófago está dividido en una región muscular anterior y una glandular posterior. La superficie corporal se encuentra cubierta en su totalidad con numerosas escamas cuticulares dispuestas en hileras transversales. La forma, tamaño, densidad y arreglo espacial de las escamas varía de acuerdo a su posición relativa en el cuerpo. Las que se encuentran en las primeras cuatro hileras inmediatas al bulbo cefálico presentan entre uno y dos dientes, escamas las de tres (Fig. 10a); inmediatamente después y antes de la región en la que se ubica la papila cervical, presentan de dos a tres puntas, siendo más frecuentes las de tres y raras las de cuatro (Fig. 10b). En la región que ocupa la papila cervical, las escamas presentan tres puntas iguales, en ocasiones la central es ligeramente más larga que las laterales (Fig. 10c), inmediatamente escamas con tres puntas con el diente central más largo que los dos laterales; en la mitad de la región esofágica las escamas son iguales en tamaño que las de la región anterior, presentan dos puntas cortas y de igual tamaño (Fig. 10d) e irán reduciendo su tamaño (Fig. 10e); poco antes de la intersección esófago-intestino, se observan escamas simples muy espaciadas que decrecen en tamaño y densidad a lo largo del resto del cuerpo (Fig. 10f-h).

Macho: El cuerpo es cilíndrico con 28.400 de longitud. La máxima anchura se ubica en la intersección esófago-intestino con 1.276. El bulbo cefálico es subglobular y mide 0.284 de largo y 0.689 de ancho. Con cuatro sacos cervicales que se proyectan desde la base del bulbo cefálico hacia atrás y miden —en promedio— 1.456 y cubren el 37% del esófago. El esófago mide 3.951 de longitud. Las espículas son desiguales, con ápices redondeados; la larga (izquierda) mide 1.409 y la corta (derecha) 0.405 de longitud (ratio: 1.0:3.5). La parte posterior y la cloaca —subterminal— están cubiertos de diminutas espinas cónicas densamente dispuestas en hileras transversales sobre la superficie ventral y proyectadas hacia la parte anterior (zona en forma de "Y" sin espinas, ausente) (Fig. 11).

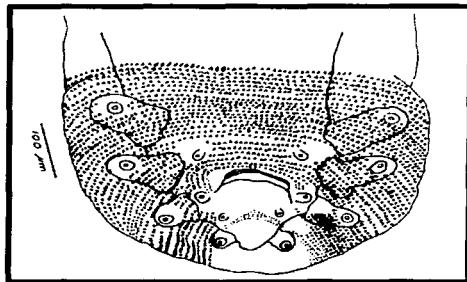


Figura 11.- Extremo posterior de un macho de *G. binucleatum*.

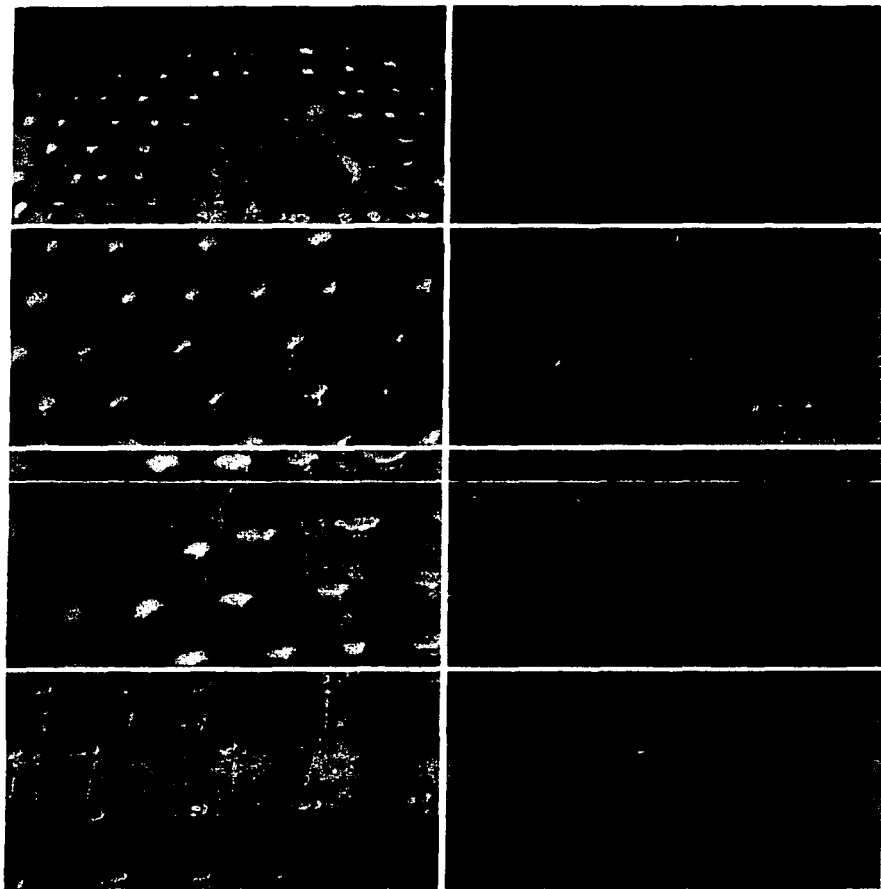


Figure 10.- Arreglo de escamas cuticulares de formas adultas de *G. binucleatum*. (a) Inmediatamente después del bulbo cefálico, (b) antes de la región que ocupan las papilas cervicales, (c) región que ocupan las papilas cervicales, (d) la región media del esófago, (e - h) resto de la superficie escamada. Barras = 50 μ m (a) y 20 μ m (b-h).

Hembra: Longitud 28.092; anchura: en la región de los sacos cervicales 1.338; la máxima es de 2.326. El bulbo cefálico de 0.446 de largo x 0.956 de ancho. El esófago 5.083 de longitud y 0.988 de anchura máxima. Los cuatro sacos cervicales alcanzan su longitud promedio a 1.806 (36%). Anfidelfas. La vulva es postecuatorial y está situada a 16.279 del extremo anterior (58 %).

Resumen taxonómico

Hospedero: *Canis familiaris*.

Sitio de infección: Estómago.

Localidad: Inmediaciones de Temascal, Oaxaca.

Depósito de ejemplares: G005 machos, G406 y G066 hembras.

5.2.1.4. Otros ejemplares estudiados

Gnathostoma procyonis

General: El bulbo cefálico subglobular, con dos labios trilobulados con dos pares de papilas y entre ellas un pequeño anfidio. El esófago está dividido en una región muscular anterior y una glandular posterior. La superficie corporal se encuentra cubierta en su totalidad con numerosas escamas cuticulares dispuestas en hileras transversales. La forma, tamaño, densidad y arreglo espacial de las escamas varía de acuerdo a su posición relativa en el cuerpo. Las que se encuentran entre las siete primeras hileras inmediatas al bulbo cefálico presentan entre dos y cinco puntas (son más comunes las de cuatro y cinco), irregulares de tamaño, escamas con tallos primarios con dos subdivisiones generalmente de la misma longitud, en las siguientes tres hileras escamas con cuatro y cinco puntas de las cuales una (no siempre la central) es ligeramente más larga y gruesa que las otras puntas laterales, inmediatamente escamas con tres puntas, la central es más larga y gruesa que las laterales (Fig. 12a); en la región en la que se ubica la papila cervical, presentan tres puntas, la central con un tallo más grueso y largo que las laterales (Fig. 12b); en la región media del esófago las escamas son iguales a las de la región anterior, con tres puntas con la central más larga y gruesa, en ocasiones con una punta menor entre el tallo central y una de las puntas laterales igual que las dos regiones anteriores excepto que éstas son más largas y la dentición menor está ubicada en la parte media del tallo central (Fig. 12c); aproximadamente diez hileras después el tallo central se bifurca; en el resto de la superficie escamada la punta central de las escamas se va reduciendo hasta alcanzar el tamaño de las puntas laterales siendo ligeramente menos anchas que las anteriores hasta

convertirse en escamas de dos puntas y más tarde con una, al principio largas y más tarde cortas fusionadas y dispuestas en hileras transversales en todo el cuerpo dándole una apariencia serrada (Figs. 12d-h).

Macho: El cuerpo es cilíndrico con 20.350 de longitud por 0.540 de anchura en la región media del esófago, la máxima anchura se ubica a la mitad del cuerpo con 0.822. El bulbo cefálico es subglobular y mide 0.242 de largo por 0.556 de ancho. El esófago mide 1.290 de longitud por 0.605. Las dos papilas cervicales están ubicadas en la hilera 15 de escamas del cuerpo. Las espículas son desiguales, con ápices redondeados; la larga (izquierda) mide 1.836 y la corta (derecha) 0.612 de longitud (ratio: 1.0:3.0). La parte posterior y la cloaca —subterminal— están cubiertos de diminutas espinas cónicas densamente dispuestas en hileras transversales sobre la superficie ventral y proyectadas hacia la parte anterior (Fig. 13).

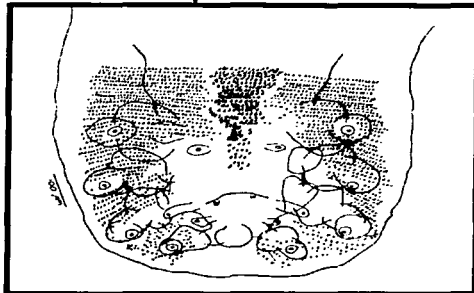


Figura 13.- Extremo posterior de un macho de *E. procyonis* (Carolina del Sur, EE UU.).

Hembra: Longitud 26.746; anchura, en la región media del esófago 0.957; la máxima anchura a la mitad del cuerpo con 1.487. El bulbo cefálico de 0.339 de largo por 0.766 de ancho, armado con 9 hileras completas de ganchos simples. El esófago 4.481 de longitud y 0.725 de anchura máxima. Dos papilas cervicales dorsales una ubicada en la hilera 14 y la otra en la 16. Anfidelfas. La vulva es post-ecuatorial.

Resumen taxonómico

Hospedero: *Procyon lotor solutus*.

Sitio de infección: Estómago.

Localidad: Carolina del Sur, EE UU.

Depósito de ejemplares: G269 (hembras y machos).

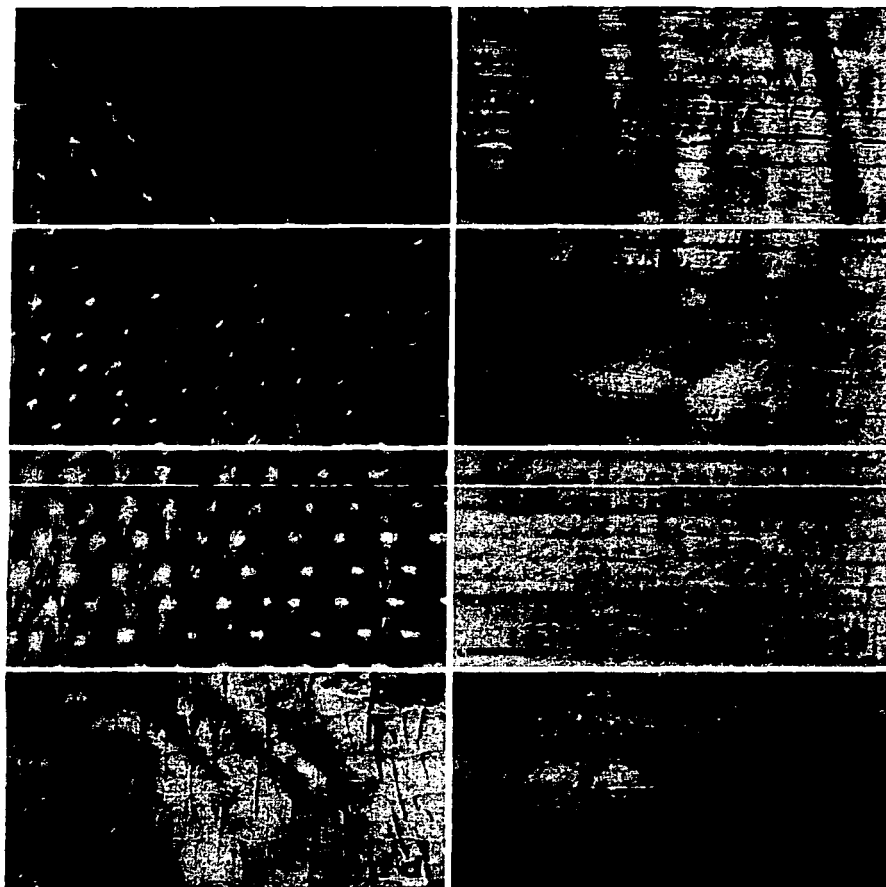


Figura 12.- Arreglo de escamas cuticulares de formas adultas de *G. procyonis* (Carolina del Sur, EE UU.). (a) Inmediatamente después del bulbo cefálico, (b) región que ocupan las papilas cervicales, (c) la región media del esófago, (d - h) el resto de superficie escamada. Barras = 50 μ m (a-f) y 20 μ m (g-h).

Gnathostoma procyonis

General: Extremo posterior más ancho que el extremo anterior. Cutícula totalmente cubierta con escamas dispuestas en hileras transversales. El extremo caudal cubierto por una delgada cutícula —provista de estructuras parecidas a ganchos dirigidas hacia la parte anterior del cuerpo— con una apariencia corrugada y marcadamente inflada en el extremo posterior del cuerpo, brindándole a éste una apariencia hinchada e irregular. Inmediatamente después del bulbo cefálico escamas más largas que anchas, con tres a cinco puntas (más frecuentes las de cuatro y cinco), con puntas de longitud irregular, excepto las inmediatas al bulbo cefálico, cuyas puntas son muy cortas (Fig. 14a); en la región que ocupan las papilas cervicales con cuatro a seis puntas (con cinco las más frecuentes y raras las de seis), generalmente con puntas de igual longitud, proyectándose las puntas centrales hacia adelante, quedando las laterales hacia atrás (Fig. 14b); cinco hileras después de esta región, las escamas presentan un tallo central más largo y grueso que las puntas laterales (dos y dos o una y dos puntas de cada lado), con la punta del tallo central frecuentemente bifurcado; en la región media del esófago escamas largas, al inicio de su último cuarto, con tres puntas cuya central es ligeramente más gruesa que las laterales y en ocasiones con una dentición menor en su parte media (Fig. 14c); en la intersección esófago-intestino de la misma forma que las anteriores excepto que no se observan las denticiones en el tallo central; en el resto de la superficie escamada conservan la apariencia de las dos regiones anteriores aunque son menos largas y las tres puntas tienen igual tamaño (Fig. 14d), posteriormente las escamas se vuelven más delgadas y su punta central reduce su longitud drásticamente hasta quedar como escamas con dos puntas gruesas del mismo tamaño, las cuales reducen su longitud dando la apariencia de una "punta de flecha" con el ápice bifurcado —que posteriormente se fusiona— y más delgada. En el resto del cuerpo, a partir de su parte media, se observan escamas simples con un tallo largo y delgado, cuya parte terminal presenta una punta ligera, aspecto que prevalece en el resto del cuerpo (Figs. 14e-h).

Hembra: Longitud de 22.387 y anchura de 0.917 en la región media del esófago y de 1.731 de anchura máxima (en la mitad del cuerpo). El bulbo cefálico mide de 0.339 de largo y 0.717 de anchura máxima, está armado con diez hileras completas de ganchos. El esófago mide 4.828 de largo por 0.613 de ancho, y ocupa el 21.6% de la superficie total del cuerpo. Dos papilas cervicales fueron encontradas, una en la hilera 11 y la otra en la 12 de escamas transversales del cuerpo. La vulva se encontró distante 11.529 del bulbo cefálico (51.5% respecto a la longitud del cuerpo). La parte final del cuerpo está cubierta con una cutícula holgada que midió 2.648 (12%) más de la longitud del cuerpo.

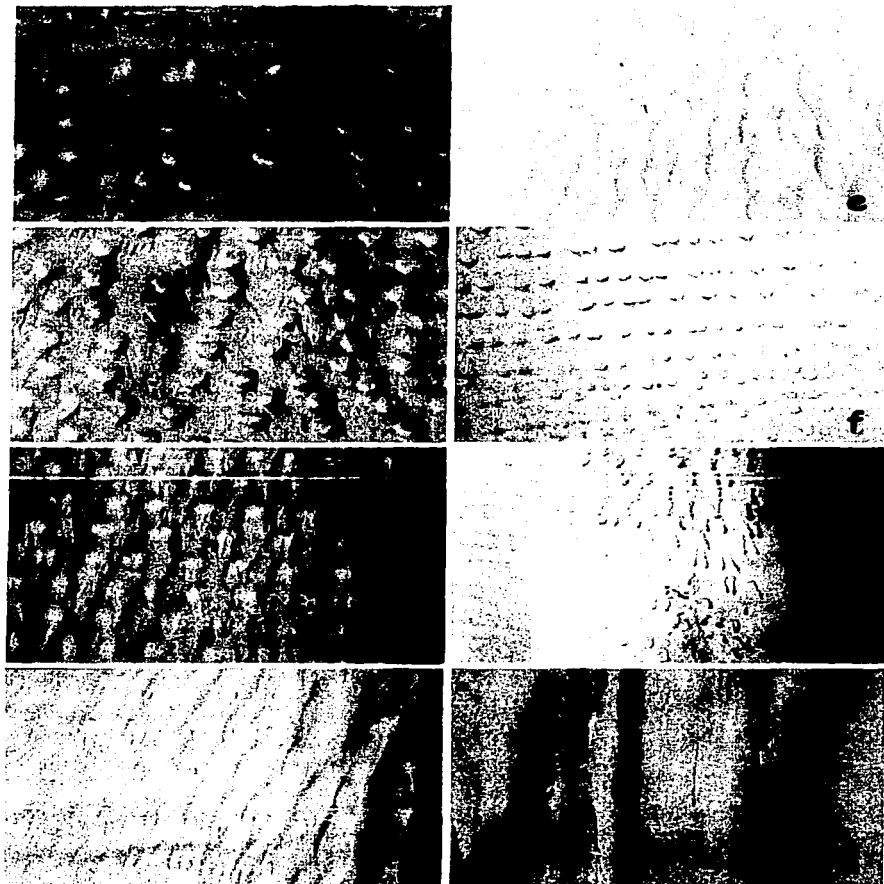


Figura 14.- Arreglo de escamas cuticulares de formas adultas de *G. procyonis* (Roessdale, Louisiana, EE UU.). (a) Inmediatamente después del bulbo cefálico, (b) región que ocupan las papilas cervicales, (c) la región media del esófago, (d) intersección esófago-intestino, (e - h) el resto de superficie escamada. Barra = 50 μ m.

Macho: Presentó una longitud de 21.042 por 1.263 de ancho en la región media del esófago y una anchura máxima de 0.713 (en la intersección esófago-intestino). El bulbo cefálico presenta nueve hileras completas de ganchos y mide 0.266 de largo por 0.661 de ancho máximo. El esófago presenta una longitud de 3.361 (16% con respecto a la longitud del cuerpo) y 0.540 de ancho máximo. Las dos papilas cervicales fueron encontradas en la hilera nueve en ambos lados del cuerpo. El extremo caudal presenta ocho pares de papilas caudales, dispuestos de la siguiente manera: cuatro pares de laterales, grandes y pedunculadas, dos pares (el # 1 y 2) preanales, un par adanal (# 3) y el otro par (# 4) postanal, el posterior ligeramente más pequeño que los anteriores, que guardan entre sí dimensiones más o menos similares; cuatro pares de papilas

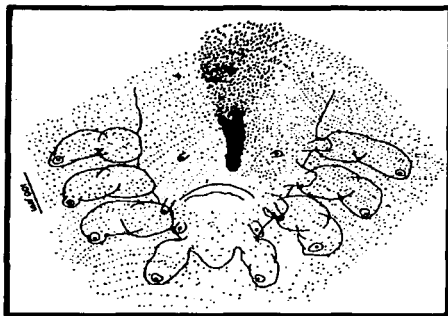


Figura 15.- Extremo posterior de un macho de *G. procyonis* (Rosedale, Louisiana, EE UU).

ventrales, pequeñas y sésiles: un par (el "a") preanal, dos más ("b" y "c") adanales y el otro ("d") postanal. Cabe hacer notar que el primer par adanal (el "b") es el más pequeño de los ventrales —en ocasiones ausente, pasado por alto o no visible, quizás por una transparentación inadecuada— y se presenta en la región media, exactamente por debajo de la abertura cloacal, mientras que el segundo adanal (el "c"), se ubica en la base del par adanal de papilas laterales pedunculadas (el # 3). Esta región está densamente poblada en su superficie ventral de ganchos con la punta dirigida al extremo anterior, sólo ausentes en la región cloacal (ausencia de la región inerte en forma de "Y" propia de la descripción de Chandler, 1942); además, se observan ganchos más gruesos que los anteriores, agregados en un "surco" que inicia en la parte superior de la abertura cloacal y que se proyecta entre el par preanal de papilas sésiles, para inmediatamente después dispersarse y dar forma a un cono invertido y desaparecer 500 μ m por encima del primer par de papilas pedunculadas laterales (Fig. 15). Sólo fue observada una de las dos espículas (la derecha), que midió 0.395. La parte final del cuerpo cubierto por una cutícula que midió 1.630 (8%) más de la longitud del cuerpo.

Resumen taxonómico

Hospedero: *Procyon lotor varius*.

Sitio de infección: Estómago.

Localidad: Rosedale, Louisiana, EE UU.

Depósito de ejemplares: G268 (hembras y machos).

Gnathostoma turgidum

General: Mitad anterior del cuerpo (60%) con cutícula densamente cubierta de escamas multidentadas y de tamaño irregular cuya forma, densidad y arreglo espacial varían con relación a su ubicación relativa: inmediatamente después del bulbo cefálico, dispuestas en hileras transversales con cuatro a 11 puntas (con siete y nueve las más frecuentes), irregulares y de longitudes diferentes; en las cuatro primeras hileras, las puntas laterales más gruesas y largas que las internas, inmediatamente después la longitud de las puntas es igual; escamas con tallos primarios con dos y tres subdivisiones generalmente del mismo tamaño (Fig. 16a); en la región que ocupan las papilas cervicales con cinco a diez puntas (con siete y ocho las más frecuentes), de igual tamaño, a partir de este punto crecen longitudinalmente y las puntas laterales aparecen por detrás de las internas, posteriormente, estas últimas darán lugar a un tallo central (Fig. 16b); en la región media del esófago con dos o tres puntas a cada lado de un tallo central largo y grueso con subdivisiones variadas, siendo la longitud de sus puntas mayor al de las laterales; en la intersección esófago-intestino de la misma forma que las anteriores aunque ligeramente más anchas y con el tallo central reducido a la mitad de su longitud (Fig. 16c); en el resto de la superficie escamada con la misma apariencia que en las dos regiones anteriores aunque menos anchas, la tendencia es la reducción de la longitud del tallo central hasta que éste desaparece y en su lugar queden escamas con cuatro a seis puntas de igual tamaño (Fig. 16d) y el tamaño y longitud de sus puntas se reduce en sentido antero-posterior hasta quedar con una sola punta y con menor densidad en la cutícula (Figs. 16e y f). En la transición de escamas con dos a una punta se observa —entre las hileras de escamas— la presencia de estriaciones cuticulares que se hacen más evidentes tan pronto como desaparecen las escamas; éstas están presentes en la mitad posterior del cuerpo (no escamado). En la región de la cola (ventral), aparecen numerosas espinas pequeñas dispuestas en hileras transversales dirigidas hacia la región anterior, ausentes en las inmediaciones de la cloaca y entre los límites internos de los cuatro pares de grandes papilas laterales pedunculadas.

Macho: Longitud del cuerpo (no registrada), con 2.078 de anchura máxima en el extremo anterior. Bulbo cefálico 0.330 por 0.774, con 9 hileras vistas en su parte central y lateral; con un par de papilas cervicales ubicadas en la hilera 12 del cuerpo; el esófago que se proyecta desde la base del bulbo mide 6.844 de largo por 1.080 de ancho. La longitud de cada una de las espículas es de 3.055 y de 0.701 (ratio 1.00:4.36). El extremo caudal, con diminutas espinas dirigidas hacia el extremo anterior; con ocho pares de papilas caudales, dispuestas de la siguiente manera: cuatro pares de papilas grandes laterales pedunculadas, dos pares (1 y 2) preanales, uno (3) adanal y uno (4) post anal, el par posterior más corto que los anteriores; con cuatro papilas sésiles ventrales dispuestas como sigue: un par (a) preanal, dos (b y c) adanales y uno (d) post anal.

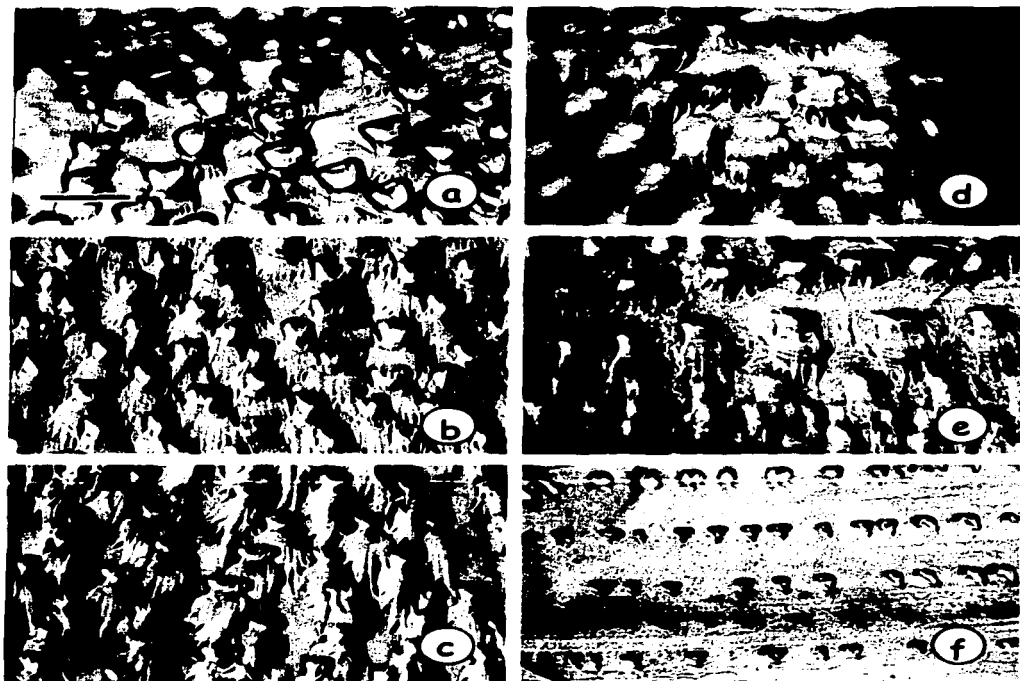


Figura 16.- Arreglo de escamas cuticulares de *G. turgidum*. (a) Inmediatamente después del bulbo cefálico, (b) región que ocupan las papilas cervicales, (c) la región media del esófago, (d - f) después de la intersección esófago intestinal. Barra = 100 μ m.

Hembra: Presentan una longitud de 73.576 y una anchura máxima de 2.180; el bulbo cefálico mide 0.388 de largo y 1.008 ancho, armado con 9 hileras vistas en su parte central y lateral; un par de papilas cervicales están ubicadas en las hileras 13 y 11 respectivamente; el esófago, se inicia desde la base del bulbo cefálico y cubre el 11% de la superficie corporal, mide 8.148 por 1.426 de largo y ancho respectivamente; la vulva está situada en el 67% de la longitud del cuerpo (48.990 distante del bulbo cefálico).

Resumen taxonómico

Hospedero: *Didelphis virginiana*

Sitio de infección: Estómago

Localidad: Valle de Amilcingo Tepoztlán, Morelos.

Depósito de ejemplares: G270 macho y hembra.

5.2.2. CARACTERIZACIÓN DE FORMAS EXPERIMENTALES

De las hembras grávidas de las tres especies estudiadas se obtuvieron huevos los cuales fueron utilizados en la fase experimental (desarrollo del ciclo de vida), con la finalidad de caracterizar a cada una de las especies en las diferentes fases de desarrollo de su ciclo vital y conocer a los posibles hospederos naturales potenciales.

5.2.2.1. Huevo

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El ciclo de vida inicia cuando los huevos son arrojados al exterior junto con la materia fecal húmeda, y se prolonga cuando al ser arrastrados por las corrientes fluviales alcanzan un cuerpo de agua: si las condiciones de salinidad, pH, temperatura, profundidad e hidrodinámica, entre otras, son las adecuadas, el desarrollo se completa y la eclosión se presenta, dando paso a una L₂ de vida libre. Los huevos aislados de *G. turgidum* son de forma ovoide y presentaron dos tapones, uno en cada extremo (Fig. 17a), la superficie de la cáscara fue porosa, lo que le confiere un aspecto granuloso. Al momento de ser arrojados, en su interior se observó una masa celular sin división. Las medidas de diez huevos fueron 0.062-0.070 (0.065) por 0.033-0.037 (0.034). Por otra parte, los de *G. procyonis* son semejantes, en apariencia, a los anteriores excepto que tienen sólo un tapón en uno de sus extremos (Fig. 17b), por donde la L₂ completamente desarrollada es liberada al momento de la eclosión y en que la superficie de la cáscara carece de cráteres; miden de 0.060-0.070 (0.065) por 0.039-0.045 (0.041). No existe diferencia aparente entre los huevos de *G. procyonis* y *G. binucleatum*, excepto que los de la segunda son ligeramente más pequeños (Fig. 17c) —la medida de 20 huevos fue de 0.064-0.068 (0.066) por 0.035-0.039 (0.036).

Desarrollo embrionario. Al momento de ser arrojados los huevos por las hembras, en todos los casos, en su interior se observó una masa celular sin división. El desarrollo embrionario de las tres especies de *Gnathostoma* está estrechamente relacionado con la temperatura de incubación. Las fases de desarrollo se alcanzan en momentos diferentes, indistintamente de la especie de que se trate. Al inicio, los huevos presentan una masa celular que durante las 24

horas siguientes y hasta el Día 3 presentan las principales divisiones en tasas y ritmos diferentes. El estado blastular inicia con 16 células del embrión y es en este momento cuando se presenta un blastocele. La gastrulación se observó hacia finales del Día 3 y a inicios del Día 4 las células mantuvieron su posición relativa, presentando una gastrulación epibólica cinética. Cinco días después, la larva de primer estadio presenta movimientos en la cavidad del huevo que van disminuyendo conforme se aproxima la eclosión. Los huevos eclosionan al inicio del Día 8 y hasta tres días después, dando origen a una L₂. (Fig. 18).



Figura 17.- De izquierda a derecha, huevos de *G. turgidum*, *G. procyonis* y *G. binucleatum*. Barra = 20 μ m.

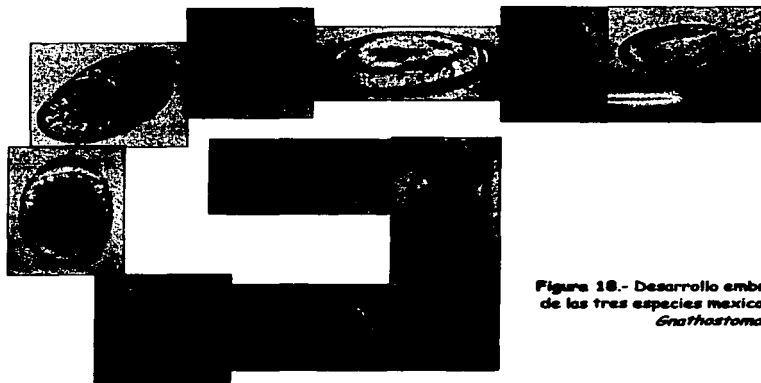


Figura 18.- Desarrollo embrionario general de las tres especies mexicanas del género *Gnathostoma*.

5.2.2.2. Larva de segundo estadio

Independientemente de la especie en cuestión, en el agua y a una temperatura de 27°C y con un fotoperiodo determinado, en el interior del huevo se desarrolló una larva de segundo estadio que fue liberada al momento de ocurrir la eclosión (Fig. 19). Una vez en el medio acuático, las L₂ —que se encuentran envueltas en una vaina transparente, delicada y holgada—, nadan intensamente mediante movimientos ondulatorios corporales característicos.



Figura 19.- Larva de segundo estadio en el momento de la eclosión del huevo después de ocho días de desarrollo embrionario. Barra = 50 μm.

En la región anterior se observa un diente larvario que emplea en primera instancia para liberarse de la vaina y posteriormente para atravesar el aparato digestivo del primer hospedero intermediario cuando es ingerido por éste. Las larvas de segundo estadio de *G. turgidum* miden 0.178 de largo y 0.009 de ancho (0.243/0.021 longitud promedio de la vaina) y para *G. procyonis* 0.325 de largo por 0.013 de ancho (0.369/0.024).

Sin embargo, se observaron larvas que mantuvieron la vaina en el interior del intestino de los copépodos momentos después de haberlas ingerido e incluso larvas envainadas en su hemocele. Lo anterior sugiere que la larva pierde la vaina, o por acción del aparato masticador cuando es comida por el copépodo, o en el momento en que ésta atraviesa su aparato digestivo. Por otro lado, se observó que los copépodos expulsan de su interior —minutos después de haber ingerido a las L₂— a larvas mediante movimientos de contracción del intestino hacia el exterior por la abertura anal. Lo anterior sugiere que la L₂ rompe inmediatamente el aparato digestivo del hospedero para protegerse en su cavidad celómica donde continúa con su desarrollo.

Las larvas de *G. turgidum* y *G. procyonis* se desplazan de manera particular en el agua. Mientras que la primera lo hace la mayor parte del tiempo mediante movimientos ondulatorios serpenteantes; la segunda, además de lo anterior, tiende a desplazarse uniendo rápidamente sus dos extremos, lo que resulta en una especie de una letra gamma griega intermitente.

5.2.2.3. Larva de tercer estadio temprano

Gnathostoma procyonis

Tres horas después de ser ingeridas las L₂ (Fig. 20a) por los copépodos (*Eucyclops agilis*, *E. macrurus*, *Mesocyclops leuckarti* y *M. edax*), éstas se alojaron en su cavidad celómica quedando libre de la vaina que la protegía, sus movimientos fueron rápidos y serpenteantes. El cambio morfológico más evidente ocurrió en el extremo anterior en el que se perdió el diente larvario característico y en su lugar apareció una estructura globular que dará origen más tarde al bulbo cefálico (Fig. 20b). Un día después en el extremo anterior se desarrollaron dos labios grandes y carnosos de tamaño desigual que dan forma, junto con el cuerpo, a una vaina lisa y transparente dentro de la cual se desarrolló hasta EaL₃; el extremo posterior con forma puntiaguda, la vaina conservó esta apariencia y el cuerpo fue redondeándose dentro de ésta a medida que fue desarrollándose (Figs. 20c-f). A partir de este día su crecimiento fue rápido, alcanzando 0.265 por 0.026 de longitud y ancho respectivamente, al final del tercer día dentro del intestino se observó como una agrupación de células que ocupan la segunda mitad del cuerpo; aún no existe evidencia del bulbo cefálico, sin embargo los labios, que son menos anchos que el resto del cuerpo comenzaron a retraerse (Fig. 20d).

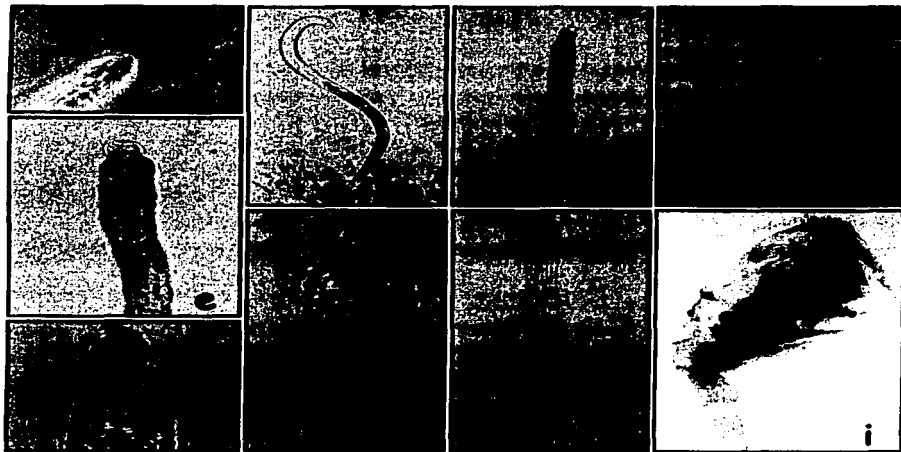


Figura 20.- Desarrollo de *G. procyonis* en el primer hospedero intermediario. De larva de segundo estadio a larva de tercer estadio temprano.

El máximo crecimiento se presentó entre el Día 4 y Día 5. La longitud se incrementó de 0.282 para el día cuatro a 0.399 al final del día cinco, la larva estaba casi desarrollada y bajo la cutícula del bulbo cefálico aparecieron diminutos ganchos rudimentarios. A partir de éste momento el bulbo se distingue del cuerpo y es notoria la presencia de cuatro sacos cervicales (Figs. 20f y g). En el sexto día ocurrió un pequeño crecimiento que va de (0.404) de largo por (0.041) de ancho, además el extremo posterior es ahora de forma redondeada y aún conserva parte de la vaina, el bulbo cefálico se empieza a diferenciar (Fig. 20g), midiendo en promedio de (0.025) de largo por (0.043) de ancho. Desde este día el bulbo cefálico es ligeramente más ancho que el cuerpo de la larva. Al octavo día, el extremo posterior fue más ancho y redondeado, con un espacio claro entre la pared del cuerpo y la cutícula transparente e inflada; sus movimientos dentro del copépodo fueron lentos. Entre los días ocho y nueve después de haber sido ingerida la L₂ por el copépodo mudó a Eal₃ (Figs. 20h-i), se encontraba completamente cubierta de hileras transversales de ganchos de una sola punta; midió de 0.384 a 0.487 (0.434) de largo y de 0.039 a 0.049 (0.043) de ancho máximo (Tabla 12).

Tabla 12.- Medidas de L₂ de *G. procyonis* en desarrollo a Eal₃ aisladas del primer hospedero intermediario experimentalmente infestado.

DPI	Dimensiones			
	Cuerpo		Bulbo Cefálico	
	Longitud	Ancho	Longitud	Ancho
0	0.177-0.236 (0.199)	0.008-0.016 (0.013)		
1	0.0226-0.282 (0.251)	0.014-0.021 (0.017)		
2	0.236-0.275 (0.256)	0.021-0.023 (0.022)		
3	0.224-0.331 (0.265)	0.023-0.027 (0.026)		
4	0.250-0.304 (0.282)	0.027-0.031 (0.029)		
5	0.357-0.423 (0.399)	0.035-0.043 (0.039)		
6	0.351-0.478 (0.403)	0.035-0.045 (0.041)	0.023-0.027 (0.025)	0.037-0.039 (0.043)
7	0.363-0.478 (0.410)	0.039-0.047 (0.042)	0.018-0.031 (0.023)	0.041-0.043 (0.045)
8	0.359-0.476 (0.411)	0.041-0.047 (0.045)	0.016-0.023 (0.020)	0.039-0.043 (0.047)
9	0.384-0.487 (0.434)	0.039-0.049 (0.043)	0.016-0.037 (0.024)	0.041-0.051 (0.045)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

El extremo anterior presenta un bulbo cefálico que mide de 0.016 a 0.037 (0.024) de longitud y de 0.041 a 0.051 (0.044) de ancho máximo, el cual está provisto de cuatro hileras de ganchos que miden en promedio 0.003 para las de la primera y 0.004 de la segunda a la cuarta y cuyo número varía de acuerdo a su posición. Así, en la primera hilera se presentan de 37 a 43 (39.7); en la segunda, de 39-45 (41.7); en la tercera, de 40-48 (43.5) y en la cuarta de 43-50 (47.3). La diferencia entre los promedios de las hileras cuarta y primera (IV - I) es de 7.7 para 23 ejemplares examinados (Fig. 21). La papila cervical se encontró ubicada entre las hileras 8 y 14. En su interior se observan un esófago (con terminación pre-ecuatorial) que mide de 0.158 a 0.228, un intestino y dos pares de sacos cervicales que son casi iguales en tamaño a la longitud del esófago, el primer par mide (0.179) y (0.156) el segundo.

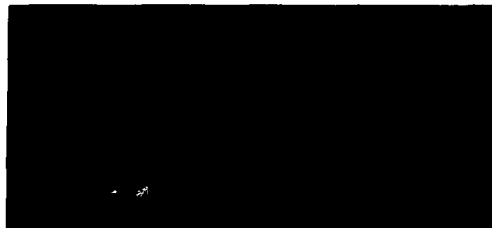


Figura 21.- Bulbo cefálico de la larva de tercer estadio temprano de *G. procyonis*. Barra = 10 μ m.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Gnathostoma turgidum

Transcurridas 24 hs después de que el copépodo ingirió las larvas, éstas se vuelven ligeramente más cortas; el cambio morfológico más evidente ocurrió en el extremo anterior, en el que se pierde el diente larvario y se desarrollaron dos labios grandes de tamaño desigual. A partir del Día 1 el crecimiento fue muy rápido alcanzando al final del Día 4 dimensiones de 0.280 por 0.024. El máximo crecimiento ocurrió entre el Día 5 y Día 6, incrementándose a 0.316 durante Día 5 y a 0.360 al final del Día 6. Los labios continúan expandiéndose; por detrás de esa área y comienzan a aparecer dos grupos pequeños de células que proliferan los cuales representan los primordios de los sacos cervicales. Tanto el esófago como el intestino iniciaron como una región de grandes gránulos. El extremo posterior se adelgaza, siendo el ano subterminal. Al Día 8, el extremo posterior es más ancho y redondeado, con un espacio claro entre las paredes del cuerpo y la cutícula transparente y holgada. El extremo anterior es más bulboso en apariencia y los labios se vuelven proporcionalmente más pequeños. La cutícula, posterior al futuro bulbo cefálico, está ornamentada con ganchos pequeños y rudimentarios. Los sacos cervicales se extienden al nivel del anillo nervioso. El esófago y el intestino son menos granulares y más tubulares; durante este periodo las larvas miden en promedio 0.364 por 0.036. Hacia el final del Día 8 y durante el Día 9 en el copépodo (Fig. 22a), las larvas terminan su desarrollo y mudan al tercer estadio temprano; miden 0.358-0.400 (0.380) por 0.034-0.048 (0.038). La fase temprana del desarrollo final está marcada por la aparición de

un bulbo cefálico característico y armado de ganchos; sin embargo, existe evidencia de la formación de dichos ganchos al inicio del Día 8. Después de la tercera muda, el bulbo mide 0.021 por 0.036 y está provisto de cuatro hileras de ganchos y un par de prominentes labios laterales (Fig. 22b). El número de ganchos de las cuatro hileras (anterior a posterior), se incrementa gradualmente (en promedio, 30.3, 33.0, 36.2 y 38.1 respectivamente, para 13 larvas examinadas). Los ganchos son muy puntiagudos —simulando uñas de gato— y tienen una base rectangular siendo iguales en tamaño, 0.035 por 0.002, excepto los de la primer hilera que son más pequeños, 0.025 por 0.001. La papila cervical (Fig. 22c) está ubicada en la décimo segunda hilera transversal de espinas corporales y es evidente la presencia del poro excretor en la hilera 21 (Fig. 22d). Los cuatro sacos cervicales, ya totalmente desarrollados (0.155 de largo), se extienden como estructuras tubulares con un gran núcleo distal (Fig. 22e), de los cuales dos se extienden hasta dos tercios de la longitud del esófago —fuertemente muscular—, siendo el segundo par ligeramente más largo que el esófago (0.063 en promedio). El fluido celómico es incoloro, mientras que el intestino de una coloración amarillenta. Toda la superficie del cuerpo está cubierta, en promedio, con 193 hileras transversales de diminutas espinas. El ano es ventral y muy evidente (Fig. 22f). Una vez que la larva alcanza la madurez, no muestra cambios posteriores en cuanto a morfología, aún cuando se mantenga en copéodos hasta 22 días. El movimiento de la larva dentro de la cavidad corporal del hospedero —al principio es muy activo y va disminuyendo gradualmente a medida que ésta envejece— se vuelve casi imperceptible en esta fase, con excepción de desplazamientos lentos ocasionales de su extremo anterior.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

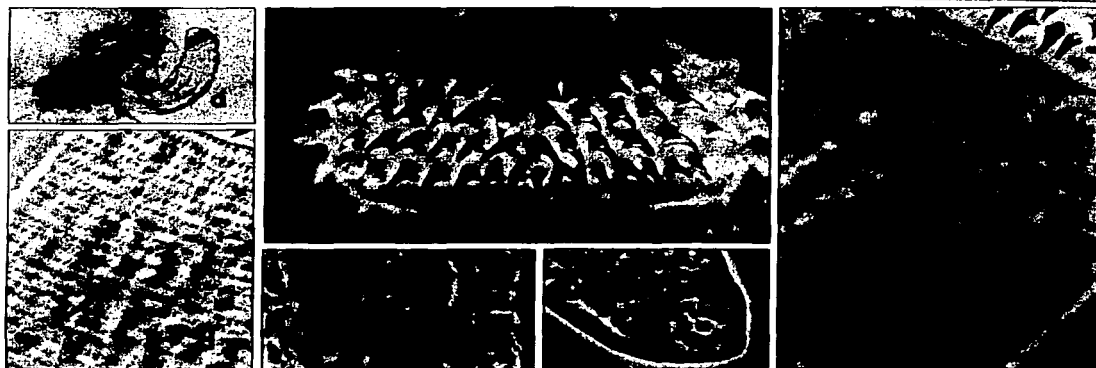


Figura 22.- Larva de tercer estadio temprano de *G. fuscicornis*: (a) en el hospedero, (b) bulbo cefálico, (c) papila cervical, (d) poro excretor, (e) saco cervical y núcleo distal, y (f) extremo posterior. Barra en (b) = 10 μ m.

Gnathostoma binucleatum

El desarrollo larvario es idéntico al de las otras dos especies. Después de ocho días la larva de segundo estadio muda al tercer estadio temprano. La siguiente descripción está basada en la observación de 33 organismos. Las larvas miden 0.399-0.518 (0.460) de largo por 0.049-0.061 (0.054) de anchura máxima. Todo el cuerpo está cubierto de diminutos ganchos dispuestos en hileras transversales (262 hileras), presentan un par de papilas cervicales una entre las hileras 13-23 (14.7) y la otra entre 13-20 (16.0) del cuerpo; el poro excretor se localiza entre las hileras 26-33 (29.4). El esófago, que inicia en la intersección con el bulbo cefálico mide 0.167-0.301 (0.241) de largo por 0.026-0.039 (0.032) de ancho y se extiende en promedio hasta el 52% de la superficie corporal. Los cuatro sacos cervicales se proyectan al igual que el largo del esófago y cubren en promedio el 87%. En el extremo anterior presentan un bulbo cefálico con las siguientes dimensiones: 0.026-0.047 (0.039) de largo por 0.047-0.057 (0.052) de anchura máxima; presenta cuatro hileras transversales de ganchos que incrementan su cantidad en sentido antero posterior, 31-41 (36.5), 33-45 (40.0), 36-49 (42.2) y 38-51 (45.9) de la primera a la cuarta hilera respectivamente (Fig. 23).

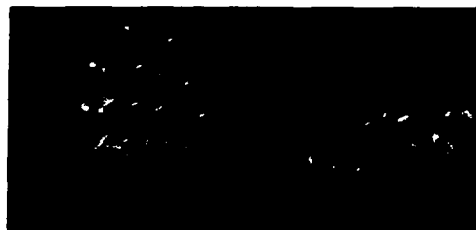


Figura 23.- Bulbo cefálico de la larva de tercer estadio temprano de *G. binucleatum*. Barra = 10 μ m.

5.2.2.4. Larva de tercer estadio avanzado

Gnathostoma procyonis

Se recuperaron siete AdvL₃ de los organismos utilizados como segundos hospederos intermediarios experimentales. Las AdvL₃ se encontraron encapsuladas en la musculatura y sus dimensiones fueron variables de acuerdo a los días post-infestación transcurridos. Las dimensiones de cuatro larvas totalmente desarrolladas se presentan en la Tabla 12.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

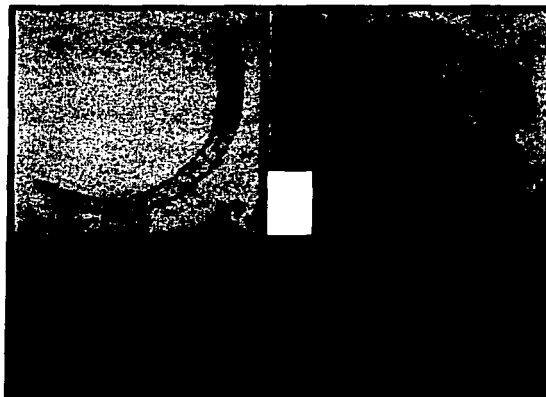


Figura 24.- Larva de tercer estadio avanzado de *G. procyonis*. (a) cuerpo, (b) bulbo cefálico vista frontal, (c) bulbo cefálico vista apical y (d) papila caudal. Barras = 500 μ m (Fig. a) y 50 μ m (Figs. b y c).

El cuerpo está completamente cubierto de hileras transversales de espinas de una sola punta que se originan inmediatamente después del extremo posterior del bulbo cefálico donde miden de 0.004 a 0.010 (0.006) de largo y (0.002) para el resto del cuerpo; el número promedio de hileras es de 242 (Fig. 24a). El extremo anterior es similar al de las *Eal*₃, con un bulbo cefálico armado de cuatro hileras de ganchos (Figs. 24b y c). En general, no hubo cambio en el número de ganchos respecto de la fase de desarrollo anterior, presentando 36-42 (39.3) en la primera hilera, 39-43 (41.9) en la segunda, 42-47 (43.3) en la tercera y 45-50 (47.6) en la última. El tamaño de los ganchos del bulbo cefálico varió de acuerdo a su posición: 0.007 × 0.004 en la primera hilera, 0.008 × 0.005 en la segunda, 0.009 × 0.007 en la tercera y en la cuarta 0.010 × 0.007 de largo y ancho, respectivamente. Un par de papilas cervicales se localizan entre las hileras 8 y 13 mientras que el poro excretor de forma elipsoidal se encontró entre las hileras 21 y 28. Al inicio del último tercio del cuerpo, en promedio en la hilera 162 del cuerpo, fue localizada otro par de papilas bilaterales a las primeras (Fig. 24d).

Tabla 12.- Datos morfométricos de larvas de AdvL₃ de *G. procyonis* aisladas de hospederos poiquilotermos infestados en el laboratorio.

Hospedero	DPI	Dimensiones		Ubicación		Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico				
		Corporales	Bulbo Cefálico	de la papila cervical	del poro excretor	I	II	III	IV	IV-I
<i>P. gracilis</i>	17	2.878 × 0.164	0.072 × 0.148	8-9	21	40	43	43	49	9.0
	17	2.764 × 0.143	0.049 × 0.123	8	21	42	43	44	47	5.0
	17	1.921 × 0.131	—	12	21	36	42	43	45	9.0
<i>Rana sp</i> ¹	59	4.403 × 0.196	0.090 × 0.189	12-13	28	39	42	42	50	11.0
	78	—	—	—	—	38	39	42	46	8.0
	78	—	—	—	—	39	41	47	46	7.0
<i>A. tigrinum</i>	97	—	—	—	—	41	43	42	50	9.0

¹El cuerpo de esta larva fue destinado para realizar cortes histológicos.

— Datos no disponibles.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Gnathostoma turgidum

Las AdvL₃ recuperadas de los hospederos experimentales utilizados presentaron un cambio palpable con respecto a la fase anterior —un aumento ligero del tamaño y un incremento en la cantidad de ganchos en cada una de las cuatro hileras del bulbo cefálico. Las larvas midieron 0.530 de largo y 0.047 ancho máximo. En la parte anterior, la larva presentó un bulbo cefálico armado con cuatro hileras de ganchos que en apariencia son diferentes a los que presenta la fase anterior; mide 0.024 de largo y 0.045 de ancho máximo. La cantidad de ganchos en cada una de las hileras fue de 28-35 (31.44) en la primera hilera; de 31-37 (34.56) en la segunda;

34-39 (37.11) en la tercera y 40-46 (41.38) para la cuarta hilera (Fig. 25a y b). Los ganchos de las dos primeras hileras midieron de 0.002 a 0.003, siendo las dos últimas ligeramente más largas, de 0.003 a 0.004; midieron 0.002 de ancho en todas las hileras. Los cuatro sacos que se proyectan desde la base del bulbo cefálico fueron más cortos que el esófago, que midió en promedio 0.240 (Fig. 25c). La papila cervical se encuentra en la décimo segunda hilera, mientras que el poro excretor en promedio en la hilera 21 (Fig. 25d). El cuerpo está cubierto por ganchos diminutos (en promedio 200), dispuestos en hileras transversales y cuyo tamaño disminuye de la región anterior a la posterior. En numerosas ocasiones después del día 11 post-infestación los organismos resultaron negativos a la infección, lo que sugiere que los organismos utilizados (*Hyla* sp., *Oreochromis niloticus* y renacuajos de *Physalaemus pustulatus*), no actúan como hospederos intermediarios adecuados en condiciones experimentales.

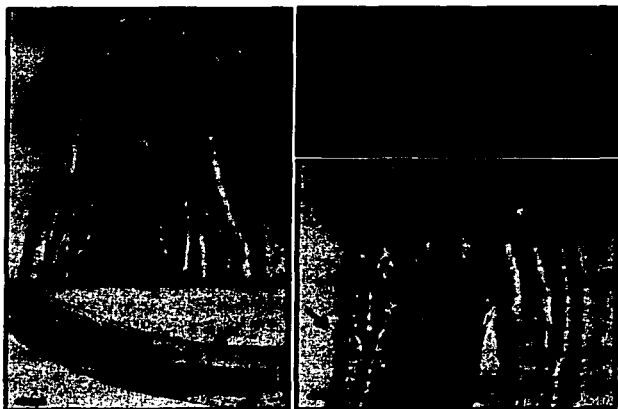


Figura 25.- Larva de tercer estadio avanzado de *G. turgidum*. (a) extremo anterior, (b) bulbo cefálico, (c) sacos cervicales y esófago, y (d) poro excretor. Barra = 50 μ m.

Gnathostoma binucleatum

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Transcurridos 33-46 DPI se aislaron AdvL₃ completamente desarrolladas en crías de *Oreochromis* sp. (Fig. 26a). Las larvas se encontraron enroscadas —en ocasiones formando un quiste fibroso— en la musculatura e hígado del hospedero (Fig. 26b); el color del fluido celómico varió de intensidad, desde un ligero tono anaranjado hasta un rojo intenso. Las dimensiones derivadas de la observación de 12 larvas (nueve hembras y tres machos) son las siguientes: 4.334-5.191 (4.725) de largo por 0.322-0.379 (0.347) de anchura máxima; el esófago, que nace en la base del bulbo cefálico, midió de 1.256-1.820 (1.541) y alcanza el 33% de la longitud total del cuerpo; su parte terminal es más ancha que la anterior, alcanzando 0.228-0.326 (0.274) de ancho (Fig. 26a). La papila cervical se encontró entre las hileras 12-14 (13.3) (Fig. 26c), mientras que el poro excretor entre las hileras 27-31 (28.6) (8% de la superficie del cuerpo); la distancia al extremo anterior es 0.289-0.414 (0.359) (Fig. 26d). Cuatro sacos cervicales cubren el 54% de la longitud del esófago. El bulbo cefálico midió 0.102-0.147 (0.119) de longitud por 0.216-0.259 (0.246) de ancho. El número

de ganchos en cada hilera del bulbo cefálico fue: en la primera 36-43 (39.4), en la segunda 39-49 (43.6), en la tercera 43-49 (45.9) y en la cuarta 43-56 (50.3); la diferencia de número de ganchos entre la cuarta y la primera hilera (IV-I) es de 5-14 (10.8) (Tabla 13) (Fig. 26e y f). Cabe hacer notar que en cuatro instancias (25% del total) se observaron patrones distintos a los valores promedio consignados: (i) menor cantidad de ganchos en la cuarta hilera respecto de la tercera (38, 41, 44 y 43), (ii) menor cantidad en la tercera respecto de la segunda (40, 47, 46 y 53), (iii) menor cantidad en las hileras tercera y cuarta respecto de la segunda (40, 49, 48 y 48) y (iv) menor cantidad en la segunda respecto de la primera (40, 39, 45 y 50). El primordio genital (sólo visible en las hembras a manera de una vagina incipiente) se situó a 57% del extremo anterior del cuerpo, de 2.462-2.949 (2.694) (Fig. 26g). Una papila caudal fue localizada a 139-175 (159.8) hileras del cuerpo, 39% distante del extremo posterior, a 1.288-2.347 (1.819).

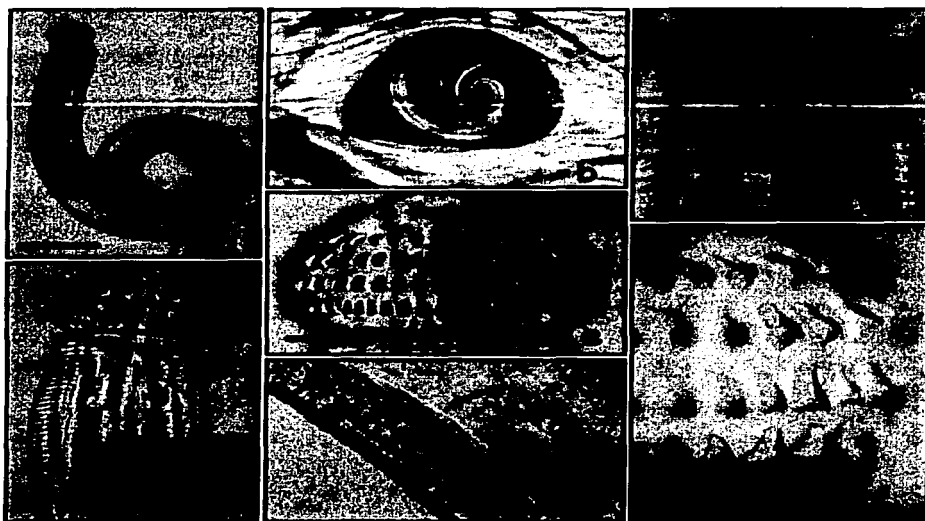


Figura 26.- Larva de tercer estadio avanzado de *G. binucleatum*. (a) larva desenquistada, (b) enquistada en la musculatura, (c) papila cervical, (d) poro excretor, (e) bulbo cefálico, (f) ganchos en las hileras del bulbo cefálico, y (g) primordio genital. Barras = 500 μ m (Figs. a y b) y 50 μ m (Figs. d, e y f).

Tabla 13.- Morfometrías de Adv₃ de *G. binucleatum* obtenidas de manera experimental de crías de *Oreochromis* sp. a partir de huevos recuperados de formas adultas aisladas de *Canis familiaris* de las inmediaciones de la presa Presidente Miguel Alemán en Temascal, Oaxaca.

Observaciones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	Intervalo (promedio)
DPI*	34	34	33	33	34	34	34	41	41	46	46	46	
Longitud total	4.334	5.119	4.520	4.698	4.453	5.191	4.674	4.593	4.829	4.957	4.446	4.884	4.334-5.191 (4.725)
Ancho máximo	0.324	0.322	0.346	0.326	0.334	0.376	0.352	0.379	0.352	0.356	0.352	0.346	0.322-0.379 (0.347)
Longitud del esófago	1.434	1.628	1.256	1.515	1.355	1.820	1.551	1.539	1.510	1.652	1.520	1.717	1.256-1.820 (1.541)
Porcentaje	0.033		0.028	0.032	0.030	0.035	0.033	0.034	0.031	0.033	0.034	0.035	0.028-0.035 (0.033)
Ancho máximo del esófago	0.228	0.260	0.236	0.326	0.232	0.292	0.269	0.309	0.287	0.285	0.274	0.285	0.228-0.326 (0.274)
Ubicación de la papila cervical	12	12	14	13	14	14	14	12	14	13	13	14	12-14 (13.3)
Ubicación del poro excretor	27	29	29	29	28	29		28	28	29	28	31	27-31 (28.6)
Distancia al extremo anterior	0.289	0.326	0.387	0.366	0.313	0.362		0.374	0.414	0.397	0.362	0.358	0.289-0.414 (0.359)
Porcentaje	6.7	6.4	8.6	7.8	7.0	7.0		8.2	8.6	8	8.1	7.3	6.4-8.6 (7.6)
Ubicación de la vulva			2.462	2.641		2.895	2.771	2.487		2.940	2.699	2.657	2.462-2.940 (2.694)
Porcentaje			54.5	56.2		55.8	59.3	54.1		59.3	60.7	54.4	54.1-60.7 (56.8)
Ubicación de la papila caudal	139		163	170	145	167	175	168		147	159	165	139-175 (160)
Dist. ext. posterior	2.011		1.377	1.580		2.109	2.347	1.288		2.284	1.810	1.563	1.288-2.347 (1.819)
Porcentaje	46.4		30.5	33.6		40.6	50.2	28.0		46.1	40.7	32.0	28.0-50.2 (38.7)
Sexo	♂	♀	♀	♀	♂M	♀	♀H	♀H	♂	♀	♀	♀	9♀ + 3♂ = 12
Longitud del bulbo cerático (B.C.)	0.106	0.114	0.102	0.126	0.147	0.118	0.103	0.130	0.123	0.122	0.115	0.122	0.102-0.147 (0.119)
Anchura del B.C.	0.236	0.252	0.240	0.244	0.216	0.256	0.259	0.256	0.248	0.256	0.241	0.252	0.216-0.259 (0.246)
No. de ganchos en las hileras del B.C.													
I	37	36	38	42	39	43	40	40	40	40	39	39	36-43 (39.42)
II	41	40	41	45	42	47	43	47	49	39	44	45	39-49 (43.58)
III	44	43	44	48	44	49	45	46	48	45	48	47	43-49 (45.92)
IV	45	50	43	55	48	56	50	53	48	50	52	53	43-56 (50.25)
IV - I	8	14	5	13	9	13	10	13	8	10	13	14	5-14 (10.83)

TESIS CON
 FALLA DE ORIGEN

5.2.3. CARACTERIZACIÓN HISTOLÓGICA DE CÉLULAS INTESTINALES DE EJEMPLARES NATURALES Y EXPERIMENTALES

5.2.3.1. Formas larvarias

G. procyonis

Descripción basada en AdvL₃ de *G. procyonis* obtenidas de la musculatura de *Rana* sp. 59 días después de haber sido infestada experimentalmente con EaL₃. El intestino presentó 17-24 (19) células columnares, sin variación significativa en su número a lo largo del intestino. Las células presentaron de cero a tres núcleos: el mayor porcentaje (49.5), con dos núcleos; (30.4%) con un núcleo y (11.3%) con cero núcleos mayor que las que cuentan con tres con (8.8%) (Tabla 14). En general cada célula del intestino presentó 1.6 núcleos y 1.8 eliminando a las células con cero núcleos. Los núcleos fueron redondos con 0.003-0.004 de diámetro (Fig. 27).



Figura 27.- Sección transversal del intestino de AdvL₃ de *G. procyonis* (contraste de fases, Barra = 10 μ m).

G. binucleatum

Descripción basada en 16 secciones transversales de AdvL₃ aisladas de la musculatura de *G. dormitor* del río Papaloapan. El intestino presentó 23-36 (28) células con 0-10 núcleos. El 50% de las células con dos a tres núcleos: (26.4%), con dos núcleos; (23.7%) con tres; (22.2%) con cuatro; (11.2%) con uno; (9.8%) con cinco; (3.8%) con seis y más —1.79% con seis, 0.89% con siete, 0.45% con ocho y nueve, y 0.22% con diez— y (2.91%) con cero núcleos (Tabla 14). Las células presentaron 3.0 núcleos en promedio (incluyendo las de cero núcleos). Los núcleos fueron ligeramente ovales, 0.003 x 0.002 de largo y ancho respectivamente (Fig. 28).

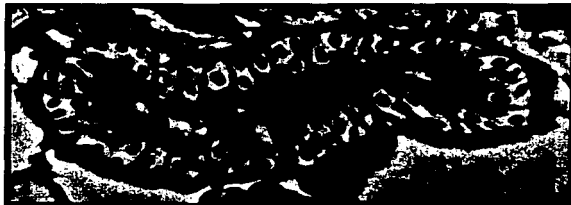


Figura 28.- Sección transversal del intestino de AdvL₃ de *G. binucleatum* (contraste de fases, Barra = 10 μ m).

5.2.3.2. Formas adultas inmaduras

G. procyonis

La siguiente descripción está basada en la observación de 13 secciones transversales del intestino de una forma inmadura aislada de la musculatura de *P. lotor hermandezii* capturado en las inmediaciones de Tlacotalpan, Veracruz. De 12 a 21 (15) células por circunferencia a lo largo del intestino sin mostrar diferencias significativas en el número en las diferentes regiones del intestino examinadas. Las células fueron polinucleadas y de forma variada más largas que anchas. El intestino midió 0.293 de largo por 0.175 de ancho. Las células presentaron 0-11 núcleos: el 68% de las células con 2-5 núcleos; (19.2) con cuatro núcleos; (18.7%) con dos; (15.7%) con tres; (14.1%) con cinco; (9.6%) con seis; (8.6%) con uno; (4.0%) con siete; (3.5%) con ocho; (2%) con nueve y cero; (1.5%) con 10 y (1.0%) con 11 (Tabla 14). Los núcleos fueron ovales y grandes, en promedio midieron 0.008 por 0.004.

G. turgidum

Descripción basada en la observación de 11 secciones transversales de vermes inmaduros aislados del hígado de *D. virginiana* de Temascal, Oaxaca. Las células fueron más anchas que largas, polinucleadas con 0 a 6 núcleos: (65.7%) con uno y dos núcleos; (34.8) con un núcleo; (31.0%) con dos; (17.4%) con cero; (11.0%) con tres; (4.1%) con cuatro; (1.3%) con cinco y (0.5%) con seis (Tabla 14). Los núcleos fueron ligeramente ovales y midieron 0.003 por 0.004.

Tabla 14.- Distribución de núcleos en células intestinales de *Gnathostoma* spp. de la parte baja de la Cuenca del Río Papaloapan.

Especie de <i>Gnathostoma</i>	Cantidad de núcleos											Cantidad de núcleos/célula	
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10		11
Formas Larvianas (AdvL₃)													
<i>G. binucleatum</i> ¹	2.91	11.19	26.40	23.71	22.15	9.84	1.79	0.89	0.45	0.45	0.22	0	2.99
<i>G. procyonis</i> ²	11.34	30.41	49.48	8.76	0	0	0	0	0	0	0	0	1.57
<i>G. binucleatum</i> ³	0	8.19	40.51	20.69	22.41	0	5.17	3.01	0	0	0	0	2.3
Formas adultas inmaduras													
<i>G. procyonis</i> ⁴	2.02	8.59	18.69	15.66	19.19	14.14	9.60	4.04	3.54	2.02	1.52	1.01	3.98
<i>G. turgidum</i> ⁵	17.39	34.78	30.95	11.00	4.09	1.28	0.51	0	0	0	0	0	1.55

¹ Basado en la observación de 16 secciones transversales de AdvL₃ aisladas de *G. dormitor* del Río Papaloapan.

² 10 secciones transversales de AdvL₃ obtenidas de manera experimental de *Rana* sp. con 59 días de post-infestación.

³ tres secciones de una AdvL₃ aislada de la musculatura de *P. opossum* capturado en las inmediaciones de Tlacotalpan, Ver.

⁴ una forma adulta inmadura aislada de la musculatura de *P. lotor hermandezii* capturado en las inmediaciones de Tlacotalpan, Ver.

⁵ 11 secciones transversales de vermes aislados de hígado de *D. virginiana* de Temascal, Oax.

5.3. ESTADÍSTICOS

Con la información generada (número de ganchos en las hileras del bulbo cefálico), de las AdvL₃ obtenidas de manera experimental, se realizó un análisis de la varianza entre las medias de todos los grupos —entre las especies de *Gnathostoma* aquí presentadas y aquellas en la que la información fuera disponible— (Tabla 15).

Tabla 15.- Grupo de medias y desviaciones estándar de ganchos en cada hilera del bulbo cefálico de cinco grupos de AdvL₃ de *Gnathostoma* spp.

Especie	No. de ganchos en las hileras del bulbo cefálico (media±std)			
	I	II	III	IV
<i>G. binucleatum</i> ¹	39.4±1.9	43.6±3.1	45.9±2.0	50.3±3.9
<i>G. binucleatum</i> ²	38.7±1.9	42.3±2.5	44.7±1.9	48.2±2.5
<i>G. procyonis</i> ³	39.3±2.0	41.9±1.5	43.3±1.8	47.6±2.1
<i>G. spinigerum</i> ⁴	44.3±2.9	47.3±3.2	49.6±3.2	52.0±3.4
<i>G. turgidum</i> ⁵	31.4±2.5	34.6±2.4	37.1±1.8	41.4±2.3

¹Presente estudio, de 12 AdvL₃ aisladas de manera experimental de *P. gracilis* y *P. mexicana*

²Almeyda-Artigas (1991), de 30 AdvL₃ aisladas de tenguayacas *P. splendida* en Temascal, Oaxaca

³Presente estudio, de siete AdvL₃ aisladas de manera experimental de *P. gracilis*, *Rana* sp. y *A. tigrinum*

⁴Miyazaki (1954), basado en el análisis de 26 AdvL₃ aisladas de *O. argus*

⁵Mosqueda-Cabrera (1992), de ocho AdvL₃ aisladas de manera experimental de crías de *O. niloticus* y renacuajos *P. pustulatus*.

5.3.1. PRUEBA DE HIPÓTESIS

H₀ (hipótesis de nulidad): $\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \mu_4 = \mu_5$

H_A (hipótesis alterna): el número promedio de ganchos en cada una de las cuatro hileras del bulbo cefálico no es el mismo en los cinco grupos comparados

Criterio: rechazar la H₀ si la probabilidad (P) es menor o igual a su valor crítico con $\alpha = 0.001$

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5.3.2. RESULTADO DEL ANÁLISIS DE VARIANZA PARA CADA HILERA DEL BULBO CEFÁLICO USANDO LOS DATOS DE LA TABLA 15

Hilera I

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrados Medios	F	P
Total	1479.81	83			
Tratamiento	1057.61	4	264.40	48.85	<.001
Error	422.20	79	5.41		

Hilera II

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrados Medios	F	P
Total	1616.88	83			
Tratamiento	1018.25	4	254.56	33.17	<.001
Error	598.63	79	7.67		

Hilera III

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrados Medios	F	P
Total	1474.23	83			
Tratamiento	1025.19	4	256.30	44.52	<.001
Error	449.04	79	5.76		

Hilera IV

Fuente	Suma de Cuadrados	Gl	Cuadrados Medios	F	P
Total	1451.81	83			
Tratamiento	746.85	4	186.71	20.66	<.001
Error	704.97	79	9.04		

Dado a que en todas las comparaciones se rechaza la hipótesis de nulidad se concluyó que existen diferencias significativas entre los grupos de medias comparados y por lo tanto es necesario conocer qué igualdad es la que no se cumple en cada uno de los casos aplicando una prueba de comparación múltiple Newman-Keuls bajo la siguiente prueba de hipótesis:

$$H_0: \mu_B = \mu_A; \mu_B - \mu_A = 0$$

$H_A: \mu_B \neq \mu_A; \mu_B - \mu_A \neq 0$; alguna igualdad no se cumple

Criterio: rechazar H_0 si el valor de Q es mayor o igual al valor de q (intervalo estudentizado).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

5.3.3. RESULTADO DE LA PRUEBA DE COMPARACIÓN MÚLTIPLE NEWMAN-KEULS PARA CADA HILERA DEL BULBO CEFÁLICO APLICADA A LOS DATOS DE LA TABLA 15

HILERA I

Comparación (B vs. A)	Diferencia	P	Q	Nivel crítico de q (0.05)
4 vs. 5	12.3942	5	18.634	3.959 *
4 vs. 2	5.5359	4	12.559	3.721 *
4 vs. 3	4.9835	3	7.114	3.386 *
4 vs. 2	4.8526	2	8.452	2.820 *
1 vs. 5	7.5417	4	10.044	3.721 *
1 vs. 2	0.6833	3	1.216	3.386
1 vs. 3	0.1310	(No fue probado)		
3 vs. 5	7.4107	3	8.704	3.386 *
3 vs. 2	0.5524	(No fue probado)		
2 vs. 5	6.8583	2	10.477	2.820 *

HILERA II

Comparación (B vs. A)	Diferencia	P	Q	Nivel crítico de q (0.05)
4 vs. 5	12.3461	5	15.589	3.959 *
4 vs. 3	5.4890	4	6.580	3.721 *
4 vs. 2	4.9795	3	9.487	3.386 *
4 vs. 1	3.7628	2	5.504	2.820 *
1 vs. 5	8.5833	4	9.600	3.721 *
1 vs. 3	1.7262	3	1.853	3.386
1 vs. 2	1.2167	(No fue probado)		
1 vs. 5	7.3667	3	9.451	3.386 *
2 vs. 3	0.5095	(No fue probado)		
3 vs. 5	6.8571	2	6.764	2.820 *

HILERA III

Comparación (B vs. A)	Diferencia	P	Q	Nivel Crítico de q (0.05)
4 vs. 5	12.2404	5	17.845	3.959 *
4 vs. 3	6.3297	4	8.762	3.721 *
4 vs. 2	4.9487	3	10.886	3.386 *
4 vs. 1	3.6987	2	6.247	2.820 *
1 vs. 5	8.5417	4	11.030	3.721 *
1 vs. 3	2.6310	3	3.261	3.386
1 vs. 2	1.2500	(No fue probado)		
2 vs. 5	7.2917	3	10.801	3.386 *
2 vs. 3	1.3810	(No fue probado)		
3 vs. 5	5.9107	2	6.731	2.820 *

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

HILERA IV

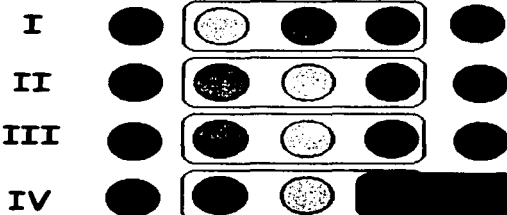
Comparación (A vs. B)	Diferencia	P	Q	Nivel crítico de q (0.05)
4 vs. 5	10.5865	5	12.318	3.959*
4 vs. 3	4.3901	4	4.850	3.721*
4 vs. 2	3.7949	3	6.662	3.386*
4 vs. 1	1.7115	2	2.307	2.820
1 vs. 5	8.8750	4	9.147	3.721*
1 vs. 3	2.6786	3	2.649	3.386
1 vs. 2	2.0833	(No fue probado)		
2 vs. 5	6.7917	3	8.029	3.386*
2 vs. 3	0.5952	(No fue probado)		
3 vs. 5	6.1964	2	5.632	2.820*

*= las medias de los grupos comparadas son estadísticamente diferentes.

5.3.4. CONCLUSIONES ESTADÍSTICAS

La muestra 5 (en las cuatro hileras) proviene de una población que tiene una media diferente de cualquiera de las otras poblaciones; así como también la media de la población de la cual proviene la muestra 4 que es diferente de cualquiera de las otras medias poblacionales, excepto en la hilera cuatro donde es similar a la muestra 1; por otra parte las muestras 2,3, y 1 provienen de poblaciones que tienen medias idénticas (Fig. 29).

Hilera



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 29.- Representación gráfica de la comparación múltiple Newman-Keuls. Con 0.05 de nivel de significancia, los grupos abarcados por el mismo cuadro no son significativamente diferentes [*G. binucleatum**; *G. trilineatum* (Almeyda-Artigas, 1991); *G. procyonis**; *G. turgidum** y *G. spinigerum* (Miyazaki, 1954)]; * = presente estudio.

6. DISCUSIÓN

6.1. HUEVO Y L₂

Después de ocurrida la cópula los huevos caen al estómago y viajan a través del intestino hasta ser expulsados al exterior junto con las heces, a partir de este momento inicia el desarrollo embrionario. Se esperaría que los hospederos definitivos defecaran en las inmediaciones de los cuerpos de agua cuando buscan su alimento de tal forma que cuando las lluvias ocurren, las heces —junto con los huevos— son arrastradas hacia los cuerpos de agua. En el laboratorio, después de que el desarrollo embrionario concluyó, en las tres especies de *Gnathostoma*, el momento de la eclosión dependió del fotoperiodo al que los huevos estuvieron expuestos —en muchas ocasiones se obtuvieron L₂ hasta 100 días después de haber finalizado el desarrollo embrionario. Con respecto a lo anterior y en particular para *G. binucleatum* es importante señalar la conducta de defecación que presenta la mayoría de los felinos —cubrir con tierra sus heces después de defecar—, lo cual explicaría los resultados obtenidos en el laboratorio: al estar cubierta la materia fecal que contiene a los huevos con la tierra, se retrasaría la eclosión hasta que los huevos alcanzan los cuerpos de agua. No existen diferencias significativas en el tamaño de los huevos de las tres especies, ésta radica en la cantidad de tapones polares —*G. turgidum* presenta dos mientras que *G. binucleatum* y *G. procyonis* sólo uno— y en la superficie de la cáscara —es muy evidente la porosidad de la cáscara en *G. turgidum* respecto de las otras dos especies, donde es prácticamente imposible diferenciarlas utilizando este criterio.

La única forma de diferenciar a la L₂ de las tres especies es por su tamaño siendo *G. procyonis* la más grande siguiendo *G. binucleatum* y por último *G. turgidum* (Tabla 16).

La capacidad infectiva de las L₂ al primer hospedero intermediario está condicionada por: (i) la profundidad y dinámica del cuerpo de agua; (ii) la salinidad; (iii) la temperatura; (iv) el pH; (v) la transparencia; (vi) la densidad poblacional, hábitos alimenticios y especie del hospedero y (vii) el tiempo como forma de vida libre que transcurra en el agua. Será más probable que una L₂ alcance el primer hospedero en cuerpos de agua poco profundos que se ubiquen dentro del hábitat del hospedero definitivo —por ejemplo, los márgenes de lagos, brazos de río y cuerpos de agua temporales serían más apropiados para tal efecto.

Tabla 16.- Comparación morfométrica de las tres especies de *Gnathostoma* registradas en México en sus fases de huevo y L₂ con respecto a otras especies del mismo género.

Especie	Dimensiones del huevo	Número de taponos en el huevo	Dimensiones de la L ₂
<i>G. doloresi</i> ¹	0.059 x 0.033	2	0.213 x —
<i>G. procyonis</i> ²	0.071 x 0.039	1	0.276 x 0.019
<i>G. spinigerum</i> ³	0.069 x 0.039	1	0.269 x —
<i>G. hispidum</i> ⁴	0.066 x 0.038	1	— x —
<i>G. nipponicum</i> ⁵	0.074 x 0.042	1	0.280 x 0.013
<i>G. binucleatum</i> ⁶	0.064 x 0.038	1	0.231 x 0.012
<i>G. binucleatum</i> ⁷	0.066 x 0.036	1	— x —
<i>G. turgidum</i> ⁸	0.065 x 0.034	2	0.178 x 0.009
<i>G. procyonis</i> ⁹	0.065 x 0.041	1	0.325 x 0.013

¹ Miyazaki (1954, 1960).

² Ash (1962a).

³ Miyazaki (1954, 1960).

⁴ Daengsvang (1972).

⁵ Ando *et al.* (1989).

⁶ Almeyda-Artigas *et al.* (1995).

⁷ Presente estudio, basado en las medidas de 20 huevos.

⁸ Presente estudio, de 10 huevos.

⁹ Presente estudio, de 10 huevos.

— Dato no disponible.

6.2. PRIMER HOSPEDERO INTERMEDIARIO Y EaL₃

Una amplia gama de especies de copépodos actúan como los primeros hospederos intermediarios de las tres especies de *Gnathostoma* aquí estudiadas, siendo más susceptibles a la infección en la etapa de copepodito —la infección de copépodos de edad avanzada no garantizarían que la L₂ completara su desarrollo. En esta etapa del desarrollo no existe especificidad hospedatoria.

Se cree que la infección del copépodo, por los resultados obtenidos en el laboratorio, debe ocurrir durante el día —cuando los copépodos se encuentran en el fondo de la columna de agua y la actividad motriz de la L₂ es mayor.

No se observa diferencia palpable en el desarrollo de las tres especies de L₂ a EaL₃ en el copépodo. El tiempo en que alcancen el desarrollo dependerá directamente de la temperatura del agua y de la cantidad de larvas que albergue el hospedero. Si un copépodo infestado con larvas que aún no completan el total de su desarrollo a EaL₃ es ingerido por un pez, éste no se infectará.

Las diferencias entre las tres especies se presentan en el tamaño de las Eal₃, siendo *G. binucleatum* la más grande, le sigue *G. procyonis* y por último *G. turgidum* (Tabla 16). No existe otra diferencia evidente más que la cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico. Al respecto, no se observan diferencias entre *G. binucleatum* y *G. procyonis* siendo *G. turgidum* contundentemente diferentes a estas dos (Tabla 17).

Tabla 17.- Comparación de la cantidad de ganchos en las cuatro hileras del bulbo cefálico y sus promedios de larvas de tercer estadio temprano de las tres especies de *Gnathostoma* registradas en México con respecto a otras especies del mismo género.

ESPECIE	Dimensiones de la Eal ₃	Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico				
		I	II	III	IV	IV-I
<i>G. doloresi</i> ¹	0.315 x —	34-42 (37.6)	35-43 (37.9)	33-39 (36.5)	33-41 (37.0)	-0.6
<i>G. procyonis</i> ²	0.401 x 0.048	— (31.7)	— (36.2)	— (39.5)	— (44.6)	12.9
<i>G. spinigerum</i> ³	0.505 x 0.054	40-47 (43.2)	37-49 (44.8)	42-52 (46.7)	48-58 (52.3)	9.1
<i>G. hispidum</i> ⁴	0.530 x 0.050 *	31-40 (37.0)	33-41 (36.0)	34-40 (38.0)	40-45 (43.0)	6.0
<i>G. nipponicum</i> ⁵	0.520 x 0.051	— (34.8)	— (36.1)	— (39.7)	**	**
<i>G. binucleatum</i> ⁶	0.530 x 0.052	37-41 (38.3)	39-44 (41.7)	41-47 (44.1)	44-53 (47.9)	9.6
<i>G. binucleatum</i> ⁷	0.460 x 0.054	37-41 (38.3)	34-44 (41.7)	41-47 (44.1)	44-53 (47.9)	9.6
<i>G. turgidum</i> ⁸	0.380 x 0.038	28-33 (30.3)	30-35 (33.1)	33-39 (36.2)	35-42 (38.1)	7.8
<i>G. procyonis</i> ⁹	0.434 x 0.043	37-43 (39.7)	39-45 (41.7)	40-48 (43.5)	43-50 (47.3)	7.7

¹ Miyazaki (1954), basado en las mediciones de 15 larvas.

² Ash (1962a), de cinco larvas.

³ Miyazaki (1954, 1960), 23 larvas.

⁴ Kaga *et al.* (1987), 25 larvas.

⁵ Ando *et al.* (1989), 10 larvas.

⁶ Almeyda-Artigas *et al.* (1995), 23 larvas.

⁷ Presente estudio, 33 larvas.

⁸ Presente estudio, 13 larvas.

⁹ Presente estudio, 23 larvas.

* Daengswang (1972).

— Dato no disponible.

** El bulbo cefálico de esta especie está armado con tres hileras.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Si en condiciones naturales se llegara a encontrar un copépodo infectado con Eal₃ sería prácticamente imposible identificarla como larva de *G. binucleatum* o *G. procyonis* y reconocerla fácilmente como *G. turgidum* —si en las cuatro hileras de su bulbo cefálico presentara menos de 40 ganchos— (Tabla 17).

Por ultimo, un copépodo infectado es menos móvil que uno que no lo está y generalmente tiende a permanecer en el fondo del cuerpo de agua.

6.3. SEGUNDOS HOSPEDEROS INTERMEDIARIOS/HOSPEDEROS PARATÉNICOS Y AdvL₃

Los parámetros ecológicos de la infección por AdvL₃ más altos se presentan en las especies de peces que ocupan los niveles superiores en la cadena alimenticia, tal es el caso del guavino *G. dormitor* cuyas poblaciones estudiadas llegan a presentar prevalencias mayores al 80% e intensidades promedio de 3.8 (Tabla 8).

Muy probablemente también los niveles de infección más altos están relacionados con las conductas alimenticias de la especie de pez —buscar su alimento en el fondo de los cuerpos de agua donde existen más copépodos infectados o en los márgenes de ríos y charcas temporales alimentándose de peces pequeños previamente infestados al ingerir copépodos parasitados.

En todas las ocasiones que se infectaron peces en el laboratorio, se observó una estancia temporal por el hígado de éstos. Las larvas de *G. procyonis* obtenidas de manera experimental se encontraban enquistadas, aspecto que fue observado en las otras dos especies. Las AdvL₃ aisladas de tenguayacas *P. splendida* de la presa "Presidente Miguel Alemán" de Temascal, Oaxaca, nunca fueron encontradas enquistadas en la musculatura del hospedero lo que si ocurrió en las AdvL₃ encontradas en *G. dormitor* del río Papaloapan. Sin embargo, de la superficie estomacal de un mapache las 380 AdvL₃ que se encontraban sobre la superficie estomacal y mesenterio identificadas como *G. binucleatum* —por los aspectos discutidos en párrafos anteriores— se encontraban enquistadas mismo que no concuerda con el planteamiento anterior.

Cuando un hospedero intermediario que alberga AdvL₃ sirve de alimento a aves, reptiles y mamíferos, en los primeros dos grupos no se observan cambios palpables excepto un ligero incremento en el tamaño y cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico (Tabla 6).

La gran diversidad de alternativas alimenticias de los hospederos paraténicos le confieren a éstos la capacidad de albergar AdvL₃ de más de una especie de *Gnathostoma*. Los hospederos paraténicos como *C. plancus* entre otras aves, actuarían como hospederos paraténicos e intermediarios potenciales que conducen la infección hacia el hospedero definitivo. En éstos últimos, al alimentarse de la carne de los hospederos intermediarios y paraténicos que tengan AdvL₃ y si las condiciones que el hospedero les brinda son favorables, las AdvL₃ se desarrollan hasta alcanzar la fase adulta.

6.3.1. HISTOLÓGICAS

El agente causal de la gnatostomiasis humana en México es una larva de tercer estadio avanzado. Las técnicas más importantes para su diagnóstico son: (a) el clínico, derivado de la observación de edemas migratorios intermitentes en la piel, (b) inmunológico, por la detección de la reactividad antígeno-anticuerpos específicos, (c) el aislamiento e identificación del parásito, (d) la obtención de biopsias para la detección de la larva en secciones histológicas y (e) un estudio retrospectivo de los hábitos alimenticios del paciente en el que figure la ingesta de pescado de agua dulce crudo o insuficientemente cocido. En México, la última técnica mencionada ha sido utilizada con mucha frecuencia, por una parte como el tratamiento más eficiente y por la otra, para la erradicación de la enfermedad y diagnóstico específico —en muchas de las veces errado. En nuestro país, de las tres especies de *Gnathostoma* registradas, sólo ha sido demostrado que *G. binucleatum* actúa como el agente causal de padecimiento (Almeyda-Artigas, 1991). Sin embargo, es altamente probable —por los resultados experimentales y ecológicos del parásito aquí presentados— que *G. procyonis* también se encuentre involucrado como agente etiológico. De ser probable lo anterior, la mejor herramienta aquí propuesta para el diagnóstico específico descansaría en la observación de la distribución de núcleos en las células intestinales en cualquier sección transversal del intestino de la larva examinada. A este respecto, es contundente que mientras que AdvL₃ de *G. binucleatum* presentan células con hasta 10 núcleos, en las AdvL₃ de *G. procyonis* nunca se observarían células con más de tres núcleos (Fig. 30), además de la evidente mayor cantidad de núcleos en las células de la primera con respecto de la segunda.

Por otra parte, se descarta a las AdvL₃ de *G. turgidum* como agentes etiológicos del padecimiento en humanos bajo los siguientes argumentos: (i) ausencia de AdvL₃ en todos los segundos hospederos intermediarios examinados, (ii) baja capacidad de establecimiento y persistencia en los segundos hospederos utilizados experimentalmente y (iii) evidencia —por los registros de Amilcingo, Tepoztlán, Mor.— de la ausencia de peces como hospederos intermediarios en el ciclo de vida de esta especie.

Desde el punto de vista epidemiológico planteado en los párrafos anteriores, no existe fundamentación alguna para aplicar las diferencias en la distribución de núcleos en células intestinales entre las especies del género *Gnathostoma* en la fase adulta inmadura del desarrollo pero sí aquella que sirva para fines filogenéticos del grupo. Así, observamos un incremento significativo en la cantidad de núcleos en las células intestinales de AdvL₃ a forma adulta inmadura en *G. procyonis* —de 1.6 a 4.0 núcleos por célula— (Fig. 31). Por otra parte, la diferencia más importante entre *G. procyonis* y *G. turgidum* radica en que la primera presenta células polinucleadas con hasta 11 núcleos por célula mientras que la segunda el mayor porcentaje (66) de las células presentan entre uno y dos núcleos.

% de células

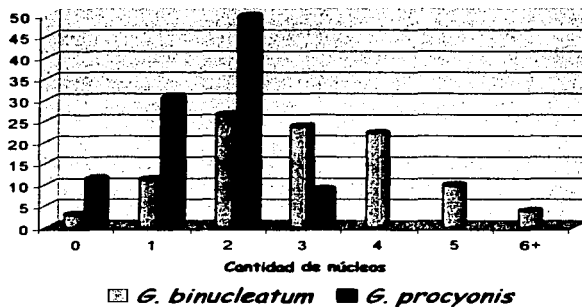


Figura 30.- Distribución de núcleos en células intestinales larvarias.

% de células

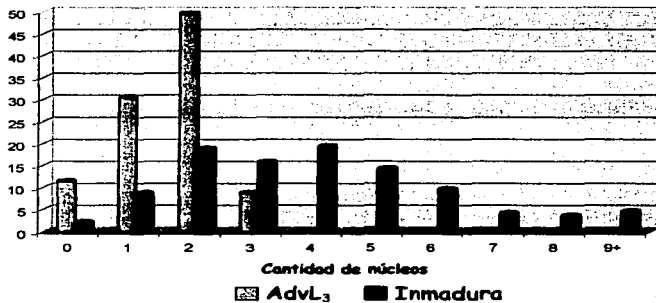


Figura 31.- Distribución de núcleos en células intestinales de *G. procyonis*.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6.3.2. MORFOLÓGICAS

6.3.2.1. Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico

De hospederos de la parte baja de la Cuenca del Papaloapan. Las diferencias más importantes entre *G. binucleatum* y *G. spinigerum* radican en el promedio de los ganchos, la segunda especie presenta en promedio cuatro ganchos más que la primera en todas las hileras: por otra parte, en *G. binucleatum* nunca se observan más de 50 ganchos en la segunda y tercera hileras como ocurre con frecuencia en *G. spinigerum* (Tabla 18). Sobre lo anterior es importante señalar que las AdvL₃ aisladas de *P. plancus* presentan un incremento en la cantidad de ganchos con respecto a las de *G. binucleatum* aisladas de *G. dormitor* y que podrían ser consideradas como *G. spinigerum* bajo el criterio del párrafo anterior. Cabe hacer mención que el paso de una AdvL₃ de un hospedero intermediario poiquilotermo a un hospedero paraténico homeotermo resulta en un ligero incremento en el tamaño y por consiguiente en la cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico (Tabla 6). [Además, de acuerdo con Frantisek Moravec (com. pers., 1994), las larvas de hospederos paraténicos (básicamente homeotermos) podrían ser consideradas como larvas de cuarto estadio (L₄) con base en la morfología y anatomía comparada con otros grupos de nemátodos. Para el caso de *Gnathostoma* spp., una evidencia de lo anterior lo constituye el mayor desarrollo de los primordios genitales (principalmente de las hembras) respecto de la fase anterior (AdvL₃)]. Por otra parte, prácticamente no se observan diferencias en la cantidad promedio de ganchos entre *G. binucleatum* y *G. procyonis*; sin embargo, la amplitud del intervalo (valores mínimo y máximo) es mayor en *G. binucleatum* con nueve ganchos en las cuatro hileras quedando *G. procyonis* dentro de éste con un promedio de cinco ganchos. Además, el valor máximo de *G. procyonis* en todas las hileras dista dos ganchos —excepto en la segunda hilera, con cuatro— del valor máximo de *G. binucleatum*. Lo anterior podría ser un argumento que permitiría dirigir la asignación específica hacia *G. binucleatum* por encima de *G. procyonis* cuando el valor de la segunda hilera fuera mayor a 43 ganchos (Tabla 18).

Es importante señalar que además de la diferencia palpable que existe entre *G. turgidum* respecto de *G. binucleatum* y *G. procyonis* en la cantidad promedio de ganchos en las cuatro hileras del bulbo cefálico, el valor máximo de la primera especie en las tres primeras hileras nunca se traslapa con el valor mínimo de las otras dos. Como se observa en la Tabla 18, las AdvL₃ aisladas de los hospederos intermediarios y/o paraténicos, no muestran diferencias palpables en la cantidad promedio de sus ganchos con respecto a *G. binucleatum* y *G. procyonis*.

Por último, los valores de tres de las 115 AdvL₃ estudiadas del caracara *C. plancus* presentaron estrecha similitud con *G. turgidum* (Tabla 18).

Tabla 18.- Comparación de ganchos en las cuatro hileras del bulbo cefálico y sus promedios de AdvL₃ de *Gnathostoma* spp. aisladas de diferentes hospederos de la parte baja de la cuenca del río Papaloapan con respecto a las tres especies reportadas en México y a la especie-tipo del género.

Especie de <i>Gnathostoma</i>	Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico				
	I	II	III	IV	IV-I
<i>G. spinigerum</i> ¹	39-49 (44.3)	42-54 (47.3)	45-56 (49.6)	45-58 (52.0)	7.7
<i>G. binucleatum</i> ²	35-44 (38.7)	38-47 (42.4)	40-49 (44.7)	43-52 (48.2)	9.5
<i>G. turgidum</i> ³	28-35 (31.8)	31-37 (35.0)	34-39 (37.4)	40-46 (41.4)	9.6
<i>G. procyonis</i> ⁴	36-42 (39.3)	39-43 (41.86)	42-47 (43.3)	45-50 (47.6)	8.3
<i>G. binucleatum</i> ⁵	35-42 (39.0)	39-46 (41-6)	40-49 (44.0)	42-53 (46.8)	7.8
<i>G. binucleatum</i> ⁶	31-44 (39.4)	37-50 (42.6)	40-52 (45.3)	45-58 (48.3)	8.9
<i>G. binucleatum</i> ⁷	35-47 (39.9)	38-48 (43.4)	42-50 (45.8)	37-53 (48.1)	8.2
<i>Gnathostoma</i> sp. ⁸	30-35 (33.0)	35-36 (35.7)	38-38 (38.0)	39-44 (41.0)	8.0

¹ Miyazaki (1954), basado en la observación de 26 larvas aisladas de *O. argus* en Japón.

² Almeyda-Artigas (1991), 30 larvas aisladas de *P. splendida*.

³ Mosqueda-Cabrera (1992), 8 larvas experimentalmente obtenidas.

⁴ Presente estudio, 7 larvas obtenidas experimentalmente de *P. gracilis*, *Rana* sp. y *A. tigrinum*.

⁵ Presente estudio, 13 larvas aisladas de la musculatura de *G. dormitor*.

⁶ Presente estudio, 112 larvas aisladas de la musculatura de *C. plancus*.

⁷ Presente estudio, 11 larvas aisladas de la musculatura de *N. rhombifera*.

⁸ Presente estudio, 3 larvas aisladas de la musculatura de *C. plancus*.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

De hospederos del estado de Nayarit. Las AdvL₃ aisladas de los hospederos intermediarios y paraténicos del estado de Nayarit (Tabla 19) corresponden a *G. binucleatum*, bajo los siguientes argumentos: (i) el hecho de haber encontrado AdvL₃ en la musculatura de mapache hace pensar del papel de éste como hospedero paraténico de *G. binucleatum* o de otra especie aún no descrita en la zona y no definitivo de *G. procyonis* de tal forma que las AdvL₃ no corresponderían con absoluta certeza a ésta última —las AdvL₃ con más de 43 ganchos en la segunda hilera es más probable que correspondan a *G. binucleatum* que a *G. procyonis*—; (ii) las AdvL₃ de los dos garzones y de la paciente tienen el mismo origen (peces), éstos registros concuerdan con la AdvL₃ encontrada de la carne de pescado para preparar cebiche razón por la que podrían ser considerados como un sólo grupo que tendría mayor similitud con *G. binucleatum* aunque no se descarta del todo la participación de *G. procyonis* o de otra(s) distinta(s) a las referidas.

Tabla 19.- Comparación de ganchos en las hileras del bulbo cefálico y sus promedios de AdvL₃ de *G. binucleatum* aisladas de diferentes hospederos en el estado de Nayarit con respecto a las tres especies reportadas en México y a la especie-tipo del género.

Especie de <i>Gnathostoma</i>	Cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico				
	I	II	III	IV	IV-I
<i>G. spinigerum</i> ¹	39-49 (44.3)	42-54 (47.3)	45-56 (49.6)	45-58 (52.0)	7.7
<i>G. turgidum</i> ²	28-35 (31.8)	31-37 (35.0)	34-39 (37.4)	40-46 (41.4)	9.6
<i>G. binucleatum</i> ³	35-44 (38.7)	38-47 (42.4)	40-49 (44.7)	43-52 (48.2)	9.5
<i>G. procyonis</i> ⁴	36-42 (39.3)	39-43 (41.86)	42-47 (43.3)	45-50 (47.6)	8.3
<i>G. binucleatum</i> ⁵	37 (37.3)	41 (40.4)	41 (43.0)	46 (47.0)	9
<i>G. binucleatum</i> ⁶	34-40 (37.3)	38-43 (40.4)	39-47 (43.0)	43-51 (47.0)	9.7
<i>G. binucleatum</i> ⁷	36-40	42-48	42-47	45-49	9.0
<i>G. binucleatum</i> ⁸	34	38	39	42	8.0

¹ Miyazaki (1954), basado en la observación de 26 larvas aisladas de *O. argus* en Japón.

² Mosqueda-Cabrera (1992), de 12 larvas experimentalmente obtenidas.

³ Almeyda-Artigas (1991), de 30 larvas aisladas de *P. splendida*.

⁴ Presente estudio, de siete larvas obtenidas experimentalmente de *P. gracilis*, *Rana* sp. y *A. tigrinum*.

⁵ Presente estudio, de una larva aislada de carne para preparar cebiche en un mercado de Tepic.

⁶ Presente estudio, de nueve larvas aisladas de la musculatura de dos garzones blancos *A. alba*.

⁷ Presente estudio, de dos larvas aisladas de la musculatura de un mapache *P. lotor mexicanus*.

⁸ Presente estudio, de una larva aislada de una paciente de Tepic, Nayarit.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

6.3.2.2. Forma y tamaño de los ganchos de las hileras del bulbo cefálico

Además de la cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico de las AdvL₃ como criterio de diferenciación específico, Miyazaki (1954) comenta que la forma de éstos es otro aspecto importante que permite diferenciar a las especies del género *Gnathostoma* cuando el primer argumento no es contundente. Las tres especies aquí estudiadas muestran diferencias significativas a este respecto en tres niveles: (i) la base del gancho en *G. binucleatum* y *G. turgidum* en general es más largo que ancho en cualquiera de las hileras mientras que en *G. procyonis* la base es de forma redonda; (ii) la diferencia entre *G. binucleatum* y *G. turgidum* radica en la punta del gancho, en la segunda especie es muy prominente con respecto a la primera; además, el tamaño de los ganchos de la cuarta hilera con respecto a la primera, los de *G. turgidum* son proporcionalmente más pequeño que los de *G. binucleatum* donde el tamaño de los ganchos se incrementan gradualmente de la primera a la cuarta hilera, y (iii) en *G. procyonis*, la punta emerge en la mayoría de las veces de la parte media del gancho mientras que en *G. binucleatum* y *G. turgidum* ocurre en la parte terminal de la base del gancho.

Finalmente, es casi imposible diferenciar a *G. binucleatum* de *G. spinigerum* utilizando este argumento y fácilmente reconocer de entre éstas a *G. procyonis* y *G. turgidum* (Fig. 32).

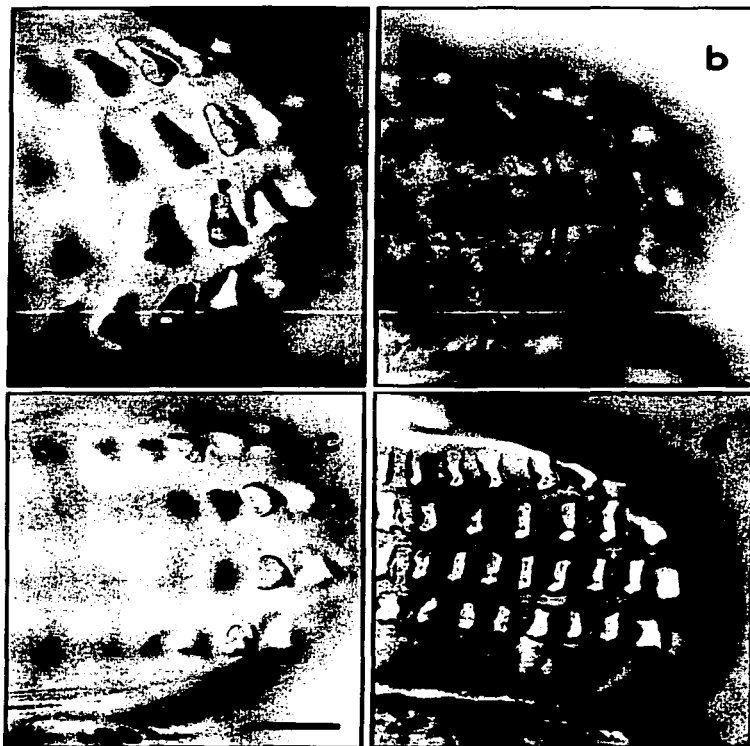


Figura 32.- Bulbo cefálico de larvas de tercer estadio avanzado de *G. binucleatum* (a), *G. spinigerum* (b), *G. procyonis* (c), y *G. turgidum* (d); Barras = 25 μ m (Figs. a, b y c) y 10 μ m (Fig. d).

6.3.3. ESTADÍSTICAS

De acuerdo con Miyazaki (1954), el mejor criterio para diferenciar a las AdvL₃ de *Gnathostoma* es la cantidad de ganchos en las cuatro hileras del bulbo cefálico. Para este propósito se realizó una comparación de medias entre las obtenidas de manera experimental contra *G. binucleatum* aisladas de tenguayacas infectadas naturalmente (Almeyda-Artigas, 1991) y la especie-tipo del género *G. spinigerum*. A este respecto, cabe hacer mención que la estadística como instrumento de diferenciación específica nos permite discernir (en el mejor de los casos), entre una u otra especie pero no cuando existen especies crípticas —con estrecha similitud morfológica pero identidades históricas y destinos evolutivos diferentes. Usando este criterio es posible diferenciar a *G. turgidum* y a *G. spinigerum* pero no a *G. binucleatum* de *G. procyonis* (Fig. 29).

6.4. HOSPEDEROS DEFINITIVOS Y FORMAS ADULTAS

Una vez infectado el HD, las formas adultas de las tres especies de *Gnathostoma* alcanzan el estómago después de su paso por el hígado, como fue el caso de *G. turgidum* en *D. virginiana* (tlacuache) o del tejido muscular para *G. binucleatum* en *C. familiaris* (perro doméstico), *L. pardalis* (ocelote) y *F. catus* (gato doméstico) y *G. procyonis* en *P. lotor hernandezii* (mapache). En el estómago se alojan en tumores de formas variadas que depende de la especie de parásito y del hospedero definitivo involucrado.

Para el caso de *G. binucleatum* encontrado en perros y gatos domésticos y silvestres, existe una diferenciación muy marcada al respecto —en los cánidos presentan una proyección endofítica mientras que en félidos es exofítica. Los vermes de *G. procyonis* se alojan en tumores pequeños múltiples e individuales y las hembras grávidas fueron aquellas que compartían el tumor con el otro sexo. La proyección de los tumores para esta especie fue endofítica y a diferencia de *G. binucleatum* —donde los gusanos están en el interior del tumor— en esta especie sólo el primer tercio anterior del gusano se encontró inmerso mientras que el resto del cuerpo se encuentra suspendido en la luz del estómago. En *G. turgidum* los vermes se alojan en ulceraciones formadas entre los dos paquetes que componen al estómago —la submucosa y la muscularis— aunque sólo la mitad anterior del cuerpo se encontró inmersa, la otra parte al igual que la especie anterior cuelga en la luz del estómago y al hacer contacto con el sexo opuesto ocurre la cópula (Tabla 20).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 20.- Características distintivas de las formas adultas de *Gnathostoma* spp. registradas en México y su comparación con respecto a la especie-tipo del género.

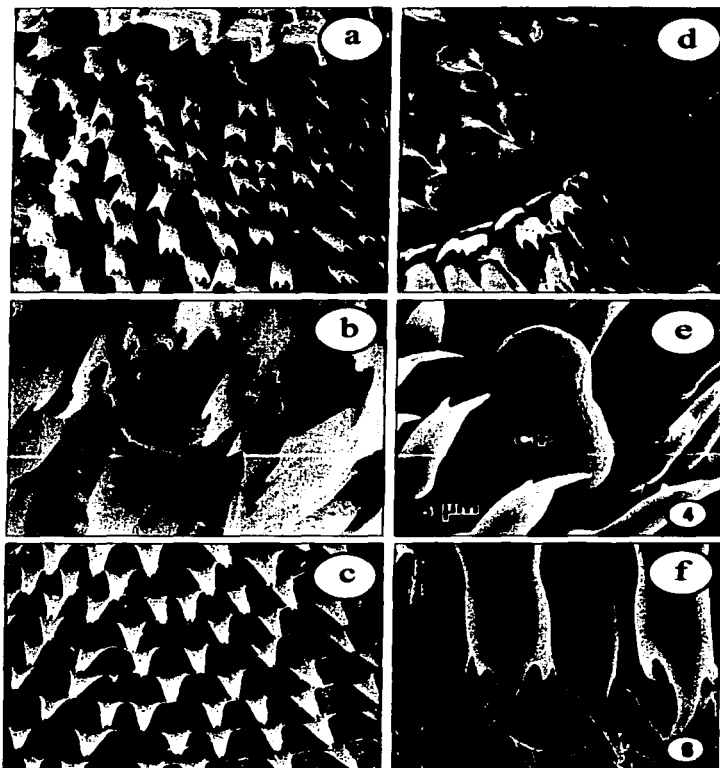
Especie de <i>Gnathostoma</i>	Hospedero definitivo	Localidad	Cantidad y naturaleza del tumor	% del cuerpo cubierto por escamas cuticulares	Dimensiones del huevo	Cantidad de tepones polares en el huevo
<i>G. spinigerum</i> (Miyazaki, 1960, 1966)	<i>Panthera tigris</i> , <i>F. catus</i> , <i>C. familiaris</i> , etc.	Asia y Oceanía.	Uno a dos (tres*), endofítico (en félicos*)	100	0.069 x 0.038	1
<i>G. binucleatum</i> (Almeyda-Artigas, 1991)	<i>L. pardalis</i> y <i>F. catus</i>		Único, exofítico	100	0.064 x 0.038	1
<i>Gnathostoma</i> sp. (Acevedo-Hernández et al., 1988)	<i>C. familiaris</i>	Temascal, Oaxaca, México.	--	--	0.069 x 0.039	1
<i>G. binucleatum</i> (presente estudio)	<i>C. familiaris</i>		Único, endofítico	100	0.066 x 0.036	1
<i>G. procyonis</i> (presente estudio)	<i>P. lotor</i> <i>hernandezii</i>	Cuenca del Papaloapan.	Múltiples endofíticos	50	0.065 x 0.041	1
<i>G. turgidum</i> (presente estudio)	<i>D. virginiana</i>	Oaxaca, Veracruz y Morelos.	Ulceraciones entre las capas submucosa y muscularis	60	0.065 x 0.034	2

* De acuerdo con Owen (1836).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Por lo anterior, existe una estrecha relación entre el hospedero, la naturaleza del tumor y la identidad específica que prácticamente sería difícil errar durante la identificación de las especies. En la parte baja de la Cuenca del Papaloapan donde las tres especies aquí estudiadas convergen y dada la amplia gama de SHI y HP que utilizan para cumplir con su desarrollo vital, es altamente probable que éstos, además de albergar formas adultas propias, también sirvan como HP de formas larvarias. Este aspecto sería una herramienta potencial para discernir la identidad de las AdvL₃ (una larva enquistada en la musculatura de un hospedero definitivo no pertenecería a la especie que éste alberga es su fase adulta).

Las tres especies de *Gnathostoma* presentan una distribución espacial, una densidad y número de puntas en sus escamas cuticulares muy particular. Las diferencias más importantes para diferenciar a *G. binucleatum* de *G. spinigerum* son: (a) el número de puntas en las escamas inmediatas al bulbo cefálico: en la primera especie son muy frecuentes las de dos y tres puntas y muy raras las de cuatro mientras que en la segunda son muy frecuentes las de tres y cuatro pero raras las de cinco —aspecto por el cual ha sido confundida con *G. procyonis*, aunque ambas especies son muy diferentes en sus escamas de los niveles siguientes—, (b) la densidad de las escamas es mayor en la segunda que en la primera y (c) en la parte terminal de la superficie escamada, la longitud de las escamas con dos puntas, son evidentemente mayores en la segunda que en la primera (Fig. 33).



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 33.- Armadura cuticular de formas adultas de *G. binucleatum* (a-c, presente estudio) y *G. spinigerum* (d-f, tomado de Koga *et al.*, 1991). (a y d) inmediatamente después del bulbo caudal, (b y e) región que ocupa la papila cervical y (c y f) región media del esófago (CP = papila cervical).

Otra diferencia entre *G. binucleatum* (Fig. 34b) y *G. spinigerum* es la ausencia de cavidades sobre la superficie de la cáscara el huevo en la primera especie y muy evidentes en la segunda, de acuerdo con Koga *et al.* (1999). Estas cavidades están presentes en el huevo de *G. turgidum* (Fig. 34a) y ausentes en *G. procyonis* de formas adultas de mapaches mexicanos

(Fig. 34c): sin embargo, los huevos observados en el presente estudio de *G. procyonis* de formas adultas de mapaches de Louisiana, EE UU presentan éstas cavidades (Fig. 34d).

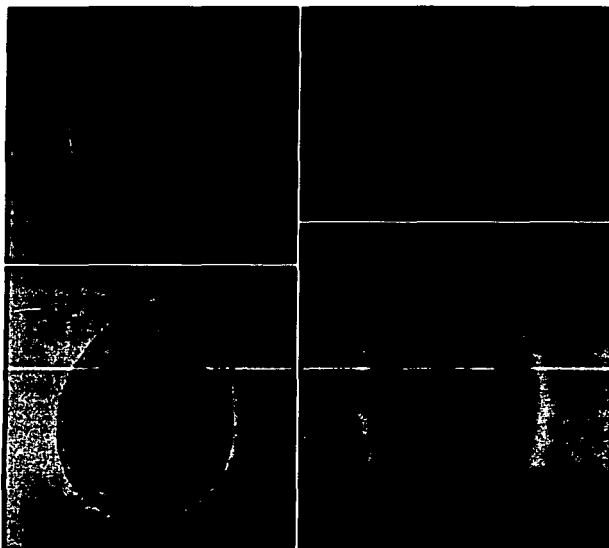


Figura 34.- Superficie de la cáscara del huevo de cuatro especies de *Gnathostoma*. a.- *G. turgidum*, b.- *G. binucleatum*, c.- *G. procyonis* (México) y d.- *G. procyonis* (EE UU). Barra: = 10 μ m.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Las diferencias entre *G. binucleatum* y *G. procyonis* se presentan en el número de puntas en las escamas ubicadas inmediatamente después del bulbo cefálico; son más anchas y con mayor número de puntas en la segunda que en la primera especie (Fig 10a y Fig. 8a, respectivamente); sin embargo, la diferencia contundente entre estas especies radica en la forma de las escamas de la región en que se ubica la papila cervical, mientras que en *G. binucleatum* son escamas de tres puntas más largas que anchas con la punta central ligeramente más larga, las de *G. procyonis* en promedio son escamas con seis puntas en promedio y más anchas que las de la primera especie (Fig. 10 y Fig. 8b). Por otra parte, *G. turgidum* es la especie con más puntas (hasta 16) en las escamas inmediatas al bulbo cefálico fácilmente distinguible de las otras dos (Fig. 6a y b).

Del estudio de *G. procyonis* de tres localidades diferentes (Tlacotalpan, Ver.; Carolina del Sur, EE UU y Rosedale, Louisiana, EE UU.), es importante resaltar lo siguiente. La forma de las escamas en el extremo anterior es la misma para los ejemplares de las tres localidades; sin embargo, se observan diferencias entre ellas en la segunda mitad del cuerpo: (i) las escamas de los ejemplares mexicanos (Fig. 8g) y de Rosedale (Fig. 14g), no coinciden con las de Carolina del Sur (*sensu* Chandler, 1942) [Chandler (1942) describe escamas simples que se fusionan y dan la apariencia de anillos serrados (Fig. 12e)]; (ii) son distintos los ejemplares de Rosedale y Carolina del Sur en la densidad y forma de los ganchos, los de la primera localidad presentan un tallo más largo no evidente en los de la segunda (Fig. 14h y Fig. 12h); (iii) existen diferencias en la extensión de las escamas entre los ejemplares de Tlacotalpan y Rosedale, siendo la de la primera localidad cercana al 50% —aunque en algunos ejemplares resulta difícil reconocer la presencia/ausencia de escamas en todo el cuerpo, en la mayoría se observó su presencia sólo en la mitad anterior; cuando la presencia de escamas en todo el cuerpo resultó notoria, éstas se presentaron muy ocasionalmente y bastante dispersas—, mientras que la de la segunda localidad prácticamente del 100% (Fig. 8h y Fig. 14h); (iv) el patrón de distribución de escamas en la bursa es diferente en las tres especies; sin embargo, los ejemplares de EE UU presentan un grupo de escamas distribuidas en la parte central a lo largo de un "surco" que inicia en la parte superior de la abertura cloacal y que se proyecta entre el par preanal de papilas sésiles, para inmediatamente después dispersarse y dar forma a un cono invertido (Fig. 13 y Fig. 15); por otra parte, no se observan diferencias en los ejemplares en cuanto a la cantidad y distribución de las papilas ventrales y laterales; (v) sólo los ejemplares de Rosedale presentan en la parte final del extremo posterior una cutícula larga y holgada, 10% más larga que la longitud corporal.

Por lo expuesto en el párrafo anterior, se desprende que los ejemplares estudiados de cada una de las localidades constituyen especies diferentes; por lo que, los ejemplares de Tlacotalpan, Veracruz y de Rosedale, Louisiana, EE UU, constituirían nuevas especies diferentes a los ejemplares de Carolina del Sur, EE UU (= *G. procyonis* Chandler, 1942).

Estas aseveraciones son constatadas por la información obtenida a nivel del desarrollo larvario experimental en el presente estudio (Tabla 21), bajo las siguientes argumentaciones. Ash (1962a) describió por primera vez el ciclo de vida experimental y natural de *G. procyonis*; los ejemplares por el autor estudiados provenían de Louisiana, EE UU. Por otra parte, se tuvo oportunidad de estudiar en esta investigación a formas adultas provenientes de la misma localidad estudiada por Ash (1962b). Los resultados (no presentados) sobre el desarrollo de huevo, EaL₃ y AdvL₃ experimentales coinciden con los obtenidos por Ash (1962b); sin embargo, ambos resultados son completamente diferentes a los derivados de las formas adultas de Tlacotalpan, Veracruz.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

En 1994 Almeyda-Artigas y colaboradores registraron por primera ocasión la presencia de *Gnathostoma procyonis* en la Cuenca del Río Papaloapan, lo que constituyó el primer registro para México. Al comparar los ejemplares con *G. procyonis* (Chandler, 1942), los autores no pudieron aclarar si la presencia de anillos diferenciados y "bosses" en la mitad posterior del cuerpo de las formas adultas, eran el resultado de una serie de características de lo que podría ser una subespecie mexicana. En el presente trabajo se obtuvieron formas adultas en la misma zona de estudio y se lograron obtener hembras grávidas cuyos huevos fueron utilizados para desarrollo del ciclo experimental. Los resultados obtenidos (Tabla 21), indican una evidente diferenciación de las dos especies en todos los niveles.

Tabla 21.- Comparación sistemática de formas larvianas de *G. procyonis*.

Observaciones	<i>G. procyonis</i>		
	Ash (1962a) ¹	Presente estudio ²	
No. de tapones en el huevo	1	1	
Dimensiones del huevo	0.071 x 0.039	0.065 x 0.041	
Dimensiones larvianas	L ₂	0.276 x 0.019	
	EaL ₃	0.401 x 0.048	
	AdvL ₃	5.200 x 0.340	
Cantidad de ganchos	I	(31.7)	
	EaL ₃	II	37-43 (39.7)
		III	39-45 (41.7)
	IV	III	40-48 (43.5)
		IV	43-50 (47.3)
	AdvL ₃	I	29-36 (32.7)
		II	32-40 (36.6)
		III	37-45 (41.0)
IV		42-47 (45.0)	
		45-50 (47.6)	

¹ de *P. lotar varius* (zona Centro) y *P. l. megalodus* (zona Sur) de Louisiana, EE UU.

² de *P. lotar hernandezii* capturado en las inmediaciones de Tlacotalpan, Veracruz, México.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Las formas adultas de *G. turgidum* procedentes de Temascal, Oaxaca y Amilcingo, Morelos no muestran diferencias significativas entre sí.

Finalmente, el análisis comparativo del extremo posterior de los machos del género *Gnathostoma* reveló que todas las especies presentan ocho pares de papilas: cuatro de papilas grandes laterales pedunculadas —dos pares preanales, un adanal y un postanal— y cuatro de papilas pequeñas ventrales sésiles —un par preanal, dos adanales y un postanal— sin ninguna

ESTA TESIS NO CALIFICA
DE LA BIBLIOTECA

diferencia significativa en su ubicación. Sin embargo, las especies difieren significativamente en la distribución de los ganchos situados en esta región, mostrando patrones particulares específicos (Fig. 35).

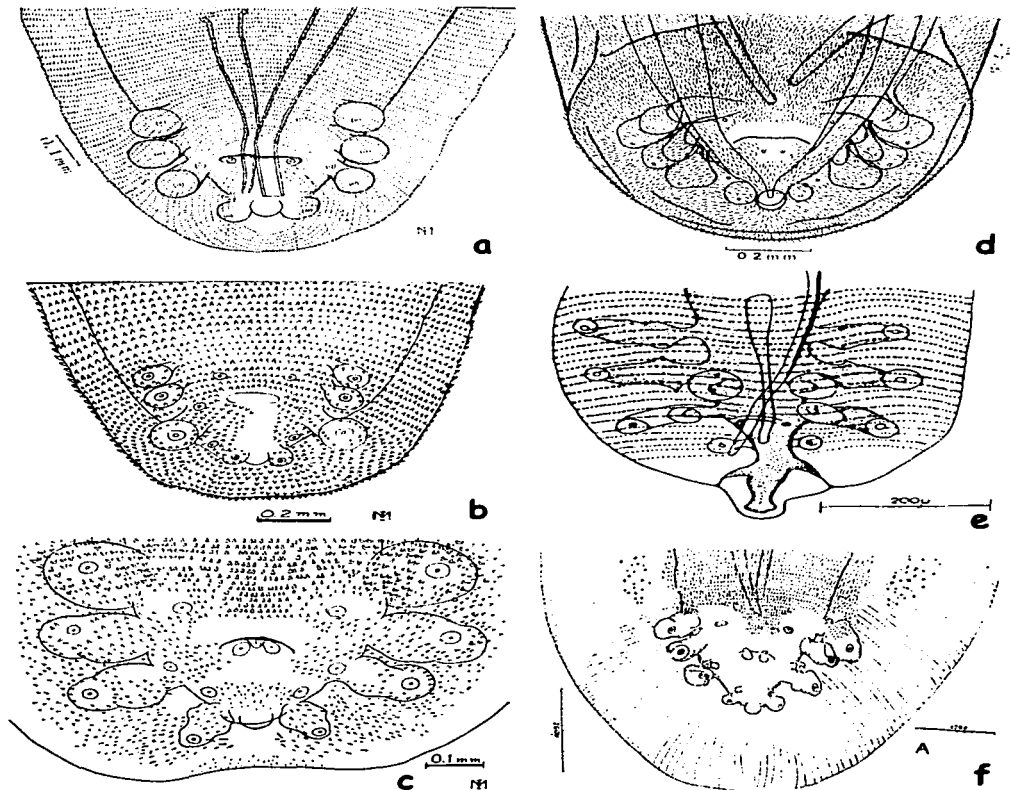
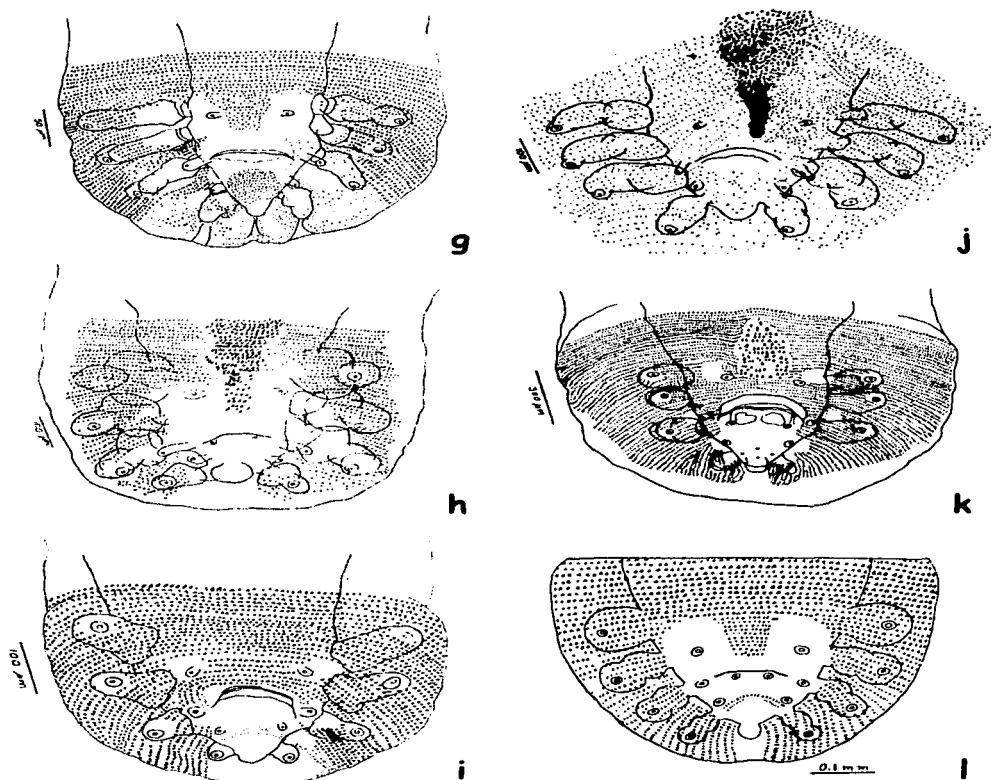


Figura 35.- Vista ventral de la porción terminal de machos de *Gnathostome* spp. (en algunos casos la espícula fue omitida). (a) *G. dolorosi* [Miyazaki, 1960]; (b) *G. malaysiae* [Miyazaki y Dunn, 1965]; (c) *G. nipponicum* [Miyazaki, 1960]; (d) *G. hispidum* [Akhona et al., 1982]; (e) *G. miyazaki* [Anderson, 1964]; (f) *G. vietnamicum* [Le-Van-Hoa, 1965].



TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Figura 35 (continuación).- (g) *G. procyonis* [presente estudio, Veracruz, México]; (h) *G. procyonis* [presente estudio, Carolina del Sur, EE UU]; (i) *G. binucleatum* [presente estudio, Oaxaca, México]; (j) *G. procyonis* [presente estudio, Rosedale, Louisiana, EE UU]; (k) *G. rufidum* [presente estudio, Oaxaca, México]; (l) *G. spinigerum* [Miyazaki, 1960].

6.5. ASPECTOS GENERALES DEL CICLO DE VIDA DE LAS ESPECIES MEXICANAS DE *Gnathostoma*

Las tres especies de *Gnathostoma* aquí estudiadas presentan el mismo patrón de ciclo de vida natural: emplean a copépodos ciclopoideos como PHI y a peces (generalmente dulceacuícolas), como SHI —excepto *G. turgidum*, que presenta aspectos muy peculiares que la apartan de *G. procyonis* y *G. binucleatum*.

Con relación a *G. turgidum*, en 1992 miembros del LSAYPM propusieron dos hipótesis en relación a dos posibles vías —posiblemente alternas—, por medio de las cuales los tlacuaches podrían estar adquiriendo la infección. La primera consistiría en una vía corta y directa en la cual los marsupiales adquirirían la infección al beber agua de la orilla de diversos cuerpos de agua junto con copépodos parasitados con EaL₃. La segunda involucraría a un SHI que primero adquiriría la infección de copépodos parasitados y posteriormente serviría de alimento a los tlacuaches. Los resultados obtenidos al infectar tlacuaches experimentalmente por la vía oral con copépodos parasitados, han sido negativos en todos los casos. Sin embargo, se logró obtener AdvL₃ de la musculatura de crías de tilapias *O. niloticus* y de renacuajos de *P. pustulatus*, aunque a los 10 dpi la infección desaparece. Lo anterior permite reflexionar que a pesar de esto y por el hecho de haber encontrado tres AdvL₃ en un ave *C. plancus* de Tlacotalpan, Ver. —con valores semejantes en la cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico a las que mostraban aquellas obtenidas de manera experimental—, nos inclina a pensar sobre un posible SHI involucrado, descartando de lo anterior a los peces —por los registros del Valle de Amilcingo, Mor., donde no existe un cuerpo de agua permanente ni temporal que sustente a poblaciones de peces y en donde los tlacuaches hasta el momento examinados han presentado formas adultas de *G. turgidum*. Son necesarios protocolos distintos que involucren infecciones experimentales de HD potenciales para dilucidar de una vez por todas el ciclo de vida de esta especie; además, el examen de renacuajos y formas adultas de sapos y ranas en el lugar donde habitan los tlacuaches sería útil para descartar o validar su papel en el ciclo de vida de la especie en cuestión.

Al respecto, recientemente Sánchez-Miranda (2001) presentó resultados con relación a las dinámicas de infección de tlacuaches con *G. turgidum*. Después de diferentes dpi y a partir de copépodos con EaL₃, obtuvo AdvL₃ completamente desarrolladas y enquistadas en la musculatura de los siguientes hospederos: *O. niloticus* (5 dpi), *P. mexicana* (30 dpi), *P. gracilis* (18 dpi), renacuajos de *P. pustulatus* (10 dpi), *Rana* spp. (33–232 dpi); además, recobró AdvL₃ de una tortuga *Kinosternon integrum* infectada de manera natural en las inmediaciones de la Laguna de Tres Palos, Guerrero, señalando la importancia de los anfibios sobre la de los peces en la transmisión de la infección al HD. Además de lo anterior, resalta la diferencia de las AdvL₃ de *G. turgidum* con cualquier otra especie en la misma fase de

desarrollo por su pequeño tamaño corporal [1,350.5-1,689.1 (1,493.8), una tercera parte respecto de las AdvL₃ aquí estudiadas (Tabla 8)].

Todas las AdvL₃ examinadas en el presente estudio procedentes de hospederos infestados de forma natural corresponden a *G. binucleatum*; sin embargo, durante la reexaminación de AdvL₃ procedentes de distintos hospederos de las localidades visitadas, posterior a la culminación de la fase experimental del presente estudio, se detectaron dos AdvL₃ de *G. procyonis* (por la forma inconfundible de los ganchos del bulbo cefálico) de un caracara *C. plancus* y una de un guavino *G. dormitor* de Tlacotalpan, Ver. Sin embargo, de ningún hospedero se obtuvieron AdvL₃ de *G. turgidum*, lo que concuerda con los resultados de infestaciones experimentales obtenidos por Sánchez-Miranda (2001) para el caso de peces (en donde las larvas rara vez sobreviven por más de dos semanas, contrario a lo que ocurre en los anfibios). Por lo anterior, se esperaría la misma situación en condiciones naturales; los resultados negativos de AdvL₃ en los hospederos examinados en el presente estudio apoyan dicho supuesto.

7. CONCLUSIONES

- Existe una marcada especificidad hospedatoria de las tres especies de *Gnathostoma* aquí estudiadas —a nivel de orden para el caso del primer hospedero intermediario y de género u orden para el caso del hospedero definitivo—, además de una diferenciación sistemática de las formas adultas en los siguientes niveles: (i) naturaleza del nódulo gástrico; (ii) superficie escamada de la cutícula y (iii) arreglo espacial, densidad y forma de las escamas.
- La especie *G. procyonis* registrada por primera vez por Almeyda-Artigas y cols. (1994), en mapaches *Procyon lotor hernandezii* de la parte baja de la Cuenca del Papaloapan es sistemáticamente una especie distinta a *G. procyonis* (*sensu* Chandler, 1942) de *Procyon lotor fuscipes* de EE UU. Las diferencias entre las dos especies radican en: (i) la localidad y la subespecie de los hospederos, (ii) la superficie escamada de cutícula de las formas adultas —segunda mitad del cuerpo—, (iii) la presencia/ausencia de cavidades sobre la cáscara del huevo, (iv) las dimensiones de la larva de segundo estadio y (v) la cantidad de ganchos en las hileras de las larvas de tercer estadio temprano y avanzado. Por lo anterior, se propone incluir a la forma mexicana como una nueva especie válida de género *Gnathostoma*.
- Los ejemplares de *G. procyonis* procedentes de Rosedale, Louisiana, EE UU, también constituyen una especie diferente de *G. procyonis* (*sensu* Chandler, 1942) y de la forma mexicana de mapaches.
- Es prácticamente imposible diferenciar a las larvas de tercer estadio avanzado de *G. binucleatum* y de *G. procyonis* utilizando como criterio la cantidad de ganchos en las hileras del bulbo cefálico; sin embargo, la forma de los ganchos bulbares y la distribución de núcleos en las células intestinales de dichas larvas constituyen herramientas sistemáticas contundentes para su diferenciación.
- Los resultados obtenidos en campo y laboratorio sugieren que existe un segundo hospedero intermediario que conduce la infección hacia el hospedero definitivo (tlacuaches), descartando a peces como actores del ciclo vital de *G. turgidum*, aspecto que ha sido confirmado por Sánchez-Miranda (2001).

-
- Por el momento, se descarta a *G. turgidum* como agente causal de gnatostomiasis humana en México.
 - A la fecha, no se ha demostrado que *G. spinigerum* actúe como agente causal natural de gnatostomiasis humana en México; sin embargo, se plantea la posibilidad de contagio por el consumo de carne cruda o insuficientemente cocida de peces importados de zonas endémicas del sureste de Asia.
 - Con base en su ciclo de vida, se considera a *G. procyonis* como agente etiológico potencial del padecimiento en México.
 - Los parámetros ecológicos de la infección por larvas de tercer estadio avanzado observados en la amplia gama de hospederos intermediarios y paraténicos y su papel en el ciclo de vida de *G. binucleatum*, sustentan la distribución de esta especie allende las fronteras de la Cuenca del Río Papaloapan.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acevedo-Hernández, A, MT Quintero y L Pérez-Xicoténcatl. 1988. Hallazgo de huevos de *Gnathostoma* sp. (Owen, 1836) en heces de perro y cerdo de Temascal, Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Parasitología*, 1: 35.
- Akahane, H, M Sano y T Mako. 1986. Morphological difference in cross sections of the advanced third-stage of *G. spinigerum*, *G. hispidum*, and *G. doloresi*. *Japanese Journal of Parasitology*, 35(5): 465-467.
- Akahane, H y T Mako. 1987. Morphological features of "large-type" larval *Gnathostoma* in loaches from mainland China. *Japanese Journal of Parasitology*, 36(6): 424-426.
- Akahane, H, K Iwata e I Miyazaki. 1982. Studies on *Gnathostoma hispidum* Fedchenko, 1872 parasitic in loaches imported from China. *Japanese Journal of Parasitology*, 31(6): 507-516.
- Alden KJ. 1995. Helminths of the opossum, *Didelphis virginiana*, in southern Illinois, with a compilation of all helminths reported from this host in North America. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 62(2): 197-208.
- Almeyda-Artigas, RJ. 1991. Hallazgo de *Gnathostoma binucleatum* n. sp. (Nematoda: Spirurida) en felinos silvestres y el papel de peces dulceacuícolas y oligohalinos como vectores de la gnatostomiasis humana en la cuenca baja del Río Papaloapan, Oaxaca-Veracruz, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México*, 18(2): 137-155.
- Almeyda-Artigas, RJ, MA Mosqueda-Cabrera y E Sánchez-Núñez. 1991. Ciclo de vida natural y experimental de *Gnathostoma turgidum* Stossich, 1902 (Nematoda Spiruroidea), parásito de marsupiales en Temascal, Oaxaca. In: *Memorias XI Congreso Nacional de Zología*, Mérida, Yuc., México.
- Almeyda-Artigas, RJ, VA Acosta-Hernández, L Alonzo-Díaz, M Castañeda-Sánchez y VR Zárate-Ramírez. 1994. First record of *Gnathostoma procyonis* Chandler, 1942 in Mexico, and a note on larval *G. binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991 (Nematoda: Spirurida). *Research and Reviews in Parasitology*, 54(2): 93-98.
- Almeyda-Artigas, RJ. 1995. *Sanidad Acuicola.- Gnatostomiasis animal y humana en la parte baja de la Cuenca del Río Papaloapan: I.- Presa "Presidente Miguel Alemán" y Temascal, Oaxaca: II.- Inmediaciones de Tlacotalpan y Laguna de Alvarado, Veracruz, México.* Informe técnico de actividades del proyecto N9201/D0280, patrocinado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. pp.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Almeyda-Artigas, RJ, MA Mosqueda-Cabrera, E Sánchez-Núñez, G Saldaña Martínez, ME Hernández-Viciconti y E Alcolea-Herrera. 1995. First description of the development of *Gnathostoma binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991 in its first intermediate experimental host. *Research and Reviews in Parasitology*, **55**(3): 189-194.
- Anderson, RC. 1964. *Gnathostoma miyazakii* n. sp. from the otter (*Lutra c. canadensis*) with comments on *G. sociale* (Leidy, 1858) of mink. *Canadian Journal of Zoology*, **42**(2): 249-254.
- Ando, K, H Tanaka, Y Taniguchi, M Shimizu y K Kondo. 1988. Two human cases of gnathostomiasis and discovery of a second intermediate host of *Gnathostoma nipponicum* in Japan. *Journal of Parasitology*, **74**(4): 623-627.
- Ando, K, H Tanaka e Y Chinzei. 1989. Influence of temperature on development of eggs and larvae of *Gnathostoma nipponicum* Yamaguti, 1941. *Japanese Journal of Parasitology*, **38**(1): 31-37.
- Ando, K, H Tokura e Y Chinzei. 1990. Morphological features in cross section of early and advanced third-stage larvae of *Gnathostoma nipponicum*. *Japanese Journal of Parasitology*, **39**(5): 482-487.
- Arita, M. 1953. Studies on two species of *Gnathostoma*, parasitic in the weasels. *Acta Medica*, **23**(1): 1729-1749.
- Ash, LR. 1962a. Development of *Gnathostoma procyonis* Chandler, 1942, in the first and second intermediate hosts. *Journal of Parasitology*, **48**(2): 298-305.
- Ash, LR. 1962b. Migration and development of *Gnathostoma procyonis* Chandler, 1942, in mammalian hosts. *Journal of Parasitology*, **48**(2): 306-313.
- Boero, JJ e I Klusas de Boehringer. 1967. El parasitismo de nuestra fauna autóctona. *Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias*, **21**: 147-160.
- Caballero y Caballero, E. 1958. Estudios helmintológicos de la región oncocercosa de México y de la República de Guatemala. Nematoda: 10ma. parte. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, **9**: 61-76.
- Chandler, AC. 1932. Notes on the helminth parasites of the opossum (*Didelphis virginiana*) in Southeast Texas, with descriptions for the new species. *Proceedings of the United States National Museum*, **81**(Art. 16): 1-15.
- Chandler, AC. 1942. The helminths of raccoons in East Texas. *Journal of Parasitology*, **28**(4): 255-268.
- Daengsvang, S. 1972. An experimental study on the life cycle of *Gnathostoma hispidum* Fedchenko, 1872, in Thailand, with special reference to the incidence and some significant morphological character of the adult and larval stages. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, **3**(3): 376-389.
- Daengsvang, S. 1981. Gnathostomiasis in Southeast Asia. *Southeast Asian Journal of Tropical Medicine and Public Health*, **12**(3): 319-332.

- Day, RW y GP Quinn. 1989. Comparisons of treatments after an analysis of variance in ecology. *Ecol. Monogr*, **59**: 433-463.
- Díaz-Camacho, SP, H Akahane, M Zazueta, E Ponce, I Osuna, S Bayliss, A Flores y R Castro. 1996. Epidemiología y Diagnóstico de gnathostomosis en la zona centro de Sinaloa, México. In: *Memorias XII Congreso Nacional de Zoología, Aguascalientes, Ags., México*.
- Dikmans, G. 1931. A new nematode worm, *Viannia burbobscura*, from the opossum, with a note on other parasites of the opossum. *Proceedings of the United States National Museum*, **79**(31): 1-4.
- Faust, EC, PF Russell y RC Jung. 1975. *Parasitología clínica de Craig y Faust*. Salvat Editores, S. A., México, D. F., México, 888 pp.
- Foster, AO. 1939. Some helminths of the woolly opossum in Panama. *Transactions of the American Microscopical Society*, **58**(2): 185-198.
- Heras-Martini R, N Rojas-Molina, L Sierra-López y A Pérez-Polito. 1991. Gnatostomiasis humana en el estado de Guerrero. *Medicina Interna de México*, **7**(4): 125.
- Ishii, Y. 1956. Studies on the life history of *Gnathostoma doloresi* Tubanguí, 1925 in Japan. *Fukuoka Acta Medica*, **47**(1): 1474-1,494.
- Kaminsky CA, AR de Kaminsky, S Elena Constantini y J Abulafia. 1989. Paniculitis nodular migratoria eosinofílica (gnathostomiasis humana). *Medicina Cutánea Ibero-Latinoamericana*, **17**(3): 158-162.
- Koga, M e Y Ishii. 1981. Larval gnathostomes found in reptiles in Japan and experimental life cycle of *Gnathostoma nipponicum*. *Journal of Parasitology*, **67**(4): 565-570.
- Koga, M, Y Ishii, WC Huang y BF Xia. 1987. Early Third-stage larvae of *Gnathostoma hispidum* in *Cyclops*. *Parasitology Research*, **74**(1): 69-72.
- Koga M, H Akahane e Y Ishii. 1991. Surface ultrastructure of adults and eggs of *Gnathostoma spinigerum* (Nematoda: Gnathostomatidae). *Transactions of the American Microscopical Society*, **110**(4): 315-320.
- Koga M, H Akahane, K Ogata, R Lamothe-Argumedo, D Osorio-Sarabia, L García-Prieto y JM Martínez-Cruz. 1999. Adult *Gnathostoma* cf. *binucleatum* obtained from dogs experimentally infected with larvae as an etiological agent in Mexican gnathostomiasis: external morphology. *Journal of the Helminthological Society of Washington*, **66**(1): 41-46.
- Kuri-Con, FJ. 1996. Gnathostomosis, correlación clínica patológica, a propósito de 50 casos (estudio preliminar). In: *Memorias XII Congreso Nacional de Zoología, Aguascalientes, Ags., México*.
- Lamothe-Argumedo, R y D Osorio-Sarabia. 1998. Estado actual de la gnatostomiasis en México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología*, **69**(1): 23-37.
- Lamothe-Argumedo R, H Akahane, D Osorio-Sarabia y L García-Prieto. 1998. Hallazgo de *Gnathostoma turgidum* en *Didelphis virginiana* de Temascal, Oaxaca, México. *Anales del*

Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología, 69: 225-229.

- Le-Van-Hoa. 1965. Étude d'un nouveau gnathostome *G. vietnamicum* n. sp., chez *Lutra elioti* du Viet-Nam. *Bulletin de la Société de Pathologie Exotique*, **58**: 228-235.
- Mabuchi, S. 1956. Study on the development of *G. nipponicum* eggs. *Acta School Med. Gifu*, **3(6)**: 452-458.
- Mabuchi, S. 1957. Studies on the development of the larva of *Gnathostoma nipponicum* in *Eucyclops serrulatus*. *Acta School Med. Gifu*, **4(6)**: 587-636.
- Martínez-Cruz, JM, R Bravo-Zamudio, A Aranda-Patracá y R Martínez-Marañón. 1989. La ganthostomiasis en México. *Salud Pública de México*, **31(4)**: 541-549.
- Messina-Robles, M y F Bustamante. 1996. Gnathostomosis en el Hospital General de Tepic de la SSA. In: *Memorias XII Congreso Nacional de Zoología, Aguascalientes, Ags., México.*
- Miyazaki, I. 1954. Studies on *Gnathostoma* occurring in Japan (Nematoda: Gnathostomidae). II.- Life history of *Gnathostoma* and morphological comparison of its larval forms. *Kyushu Memoirs of Medical Science*, **5(2)**: 123-139.
- Miyazaki, I. 1960. On the genus *Gnathostoma* and human gnathostomiasis, whit special reference to Japan. *Experimental Parasitology*, **9(3)**: 338-370.
- Miyazaki, I y EL Dunn. 1965. *Gnathostoma malaysiae* sp. n., from rats on Tioman Island (Nematoda: Gnathostomidae). *Journal of Parasitology*, **51()**: 382-384.
- Miyazaki, I. 1966. *Gnathostoma* and gnathostomiasis in Japan. In: *Progress in Medical Parasitology in Japan*, vol. 3, K Morishita, Y Komiya y H Matsudayashi (eds.), Meguro Parasitological Museum, Tokyo, Japan, pp. 529-586.
- Mosqueda-Cabrera, MA. 1992. Ciclo de vida natural y experimental de *Gnathostoma turgidum* Stossich, 1902 nemátodo parásito de marsupiales en Temascal, Oaxaca. I. Desarrollo embrionario, primero, segundo y tercer estadios larvarios experimentales. Informe de Servicio Social, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, 50 pp.
- Nawa, Y, J Imai, K Ogata y K Oztuka. 1989. The first record of a confirmed human case of *Gnathostoma doloresi* infection. *Journal of Parasitology*, **75(1)**: 166-169.
- Ogata, K, J Imai e Y Nawa. 1988. Three confirmed and five suspected human cases of *Gnathostoma doloresi* infections found in Miyazaki prefecture, Kyushu. *Japanese Journal of Parasitology*, **37(5)**: 358-364.
- Ollague, W, E Gómez y M Briones. 1988a. Infección natural de peces de agua dulce con el tercer estado larvario de *Gnathostoma spinigerum* y su dinámica de transmisión al hombre. Primer reporte en Ecuador y América. *Medicina Cutánea Ibero Latino Americana*, **16(4)**: 291-294.
- Ollague, W, E Gómez y M Briones. 1988b. Infección experimental de un gato doméstico adulto con el tercer estado larvario de *Gnathostoma spinigerum* procedente de un pez de agua dulce. *Medicina Cutánea Ibero Latino Americana*, **16(4)**: 295-297.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

- Owen, R. 1836. (*Gnathostoma spinigerum* n. sp.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, Pt. 4: 123-126.
- Peláez, D y R Pérez-Reyes. 1970. Gnathostomiasis humana en América. *Revista Latino-Americana de Microbiología*, 12: 83-91.
- Pérez-Polito, A, L Fariás-Mayén, G Chávez-López y RA Estrada. 1995. Gnathostomiasis humana. Informe de cuatro casos con confirmación histológica. *Dermatología Revista Mexicana*, 39(2): 77-80.
- Prommas, C y S Daengsvang. 1933. Preliminary report of a study on the life-cycle of *Gnathostoma spinigerum*. *Journal of Parasitology*, 19: 287-292.
- Prommas, C y S Daengsvang. 1936. Further report of a study on the life cycle of *Gnathostoma spinigerum*. *Journal of Parasitology*, 22: 180-186.
- Rojas-Molina N, S Pedraza-Sánchez, B Torres-Bilbaíno, H Meza-Martínez y A Escobar-Gutiérrez. 1999. Gnathostomosis, an emerging foodborne zoonotic disease in Acapulco, Mexico. *Emerging Infectious Diseases*, 5(2): 264-266.
- Ruiz JM. 1952. Sobre un novo *Gnathostoma* assinalado no Brasil (Nematoda: Gnathostomidae). *Memorias Instituto Butantan*, 24: 37-44.
- Rusnak, JM y DR Lucey. 1993. Clinical gnathostomiasis: case report and review of the English-language literature. *Clinical Infectious Diseases*, 16(1): 33-50.
- Sánchez-Miranda, E. 2001. Contribuciones a los ciclos de vida natural y experimental de *Gnathostoma turgidum* Stossich, 1902 (Nematoda: Spirurida) —de tlacuaches mexicanos— y cultivo de su estadio larvario tercero temprano. Informe de Servicio Social, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, 61 pp.
- Stossich, M. 1902. Sopra alcuni nematodi della collezione elmintologica del prof. dott. Corrado Parona. *Bolletino dei musei di Zoologia e Anatomia Comparata della R. Università di Genova*, 116: 1-16.
- Takakura, Y, Y Ohnishi, N Akao, K Kondo y H Yoshimura. 1985. Studies and experimental infection to the piglets with *Gnathostoma hispidum* larvae and morphology of the worms. *Japanese Journal of Parasitology*, 34(4): 211-218.
- Travassos, LP. 1925. Contribuções para o conhecimento da fauna helmintológica Brasileira. 18.- Sobre as especies brasileiras do genero *Gnathostoma* Owen, 1836. *Scientia Medica*, 3(8): 508-517.
- Tubangui, MA. 1925. Metazoan parasites of Philippine domesticated animals. *Philippine Journal of Science*, 28(1): 11-37.
- Uyema, N. 1974. Hallazgo de *Opisthorchis* Blanchard, 1895 (Trematoda: Opisthorchiidae) y *Gnathostoma* Owen, 1836 (Nematoda: Gnathostomidae) en el Perú. *Revista del Instituto de Zoonosis e Investigación Pecuaria*, 2: 113.
- Vargas-Ocampo, F, E Alarcón-Rivera y FJ Alvarado-Alemán. 1998. Human gnathostomiasis in Mexico. *International Journal of Dermatology*, 37: 441-444.

-
- Yamaguti, S. 1941. Studies on the helminth fauna of Japan. Part 35.- Mammalian nematodes (2). *Japanese Journal of Zoology*, 9(3):409-438.
- Zuluaga, AI, M Restrepo y A Mesa. 1988. Paniculitis migratoria con eosinofilia. ¿Primer caso de gnathostomiasis humana en Colombia? *Acta Médica de Colombia*, 13(3): 148-150.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN