

Variaciones morfológicas y morfométricas de *Syphacia peromysci* parásito de *Peromyscus*

Morphological and morphometric variations of *Syphacia peromysci* parasite of *Peromyscus*

M. F. Aquino-Camacho ^a, P. Octavio Aguilar ^b, J. Falcón-Ordaz ^{a,*}

^a Laboratorio de Morfología Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 42001, Pachuca, Hidalgo, México.

^b Laboratorio de Genética, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 42001, Pachuca, Hidalgo, México.

Resumen

Syphacia peromysci es considerada una especie de nematodo oligoxeno de *Peromyscus*, pero inconsistencias morfológicas y su amplia distribución en EUA y México generan duda sobre su taxonomía. En el presente estudio se revisaron morfológica y morfométricamente 57 hembras identificadas como *S. peromysci* provenientes de cinco especies de *Peromyscus* (*P. boylii*, *P. difficilis*, *P. gratus*, *P. maniculatus* y *P. melanotis*) provenientes de Chihuahua y Veracruz. Con los datos morfométricos se realizó un análisis multivariado de Coordenadas Principales comparando los organismos de Chihuahua con los ejemplares de Veracruz identificados como *S. peromysci*. Como resultado se obtuvieron dos poblaciones (Chihuahua y Veracruz), identificando dentro de los roedores de Chihuahua tres morfotipos, gracias a las diferencias encontradas en la ultraestructura de las placas cefálicas.

Palabras clave: Roedores, Nematoda, Análisis multivariados.

Abstract

Syphacia peromysci is considered a species of *Peromyscus* oligoxene nematode, but morphological inconsistencies and its wide distribution in the USA and Mexico raise doubts about its taxonomy. In the present study, 82 females identified as *S. peromysci* from five *Peromyscus* species (*P. boylii*, *P. difficilis*, *P. gratus*, *P. maniculatus* and *P. melanotis*) from Chihuahua and Veracruz were morphologically and morphometrically reviewed. With the morphometric data, a multivariate analysis of Principal Coordinates was carried out, comparing the organisms from Chihuahua with the specimens from Veracruz identified as *S. peromysci*. As a result, two populations were obtained (Chihuahua and Veracruz), identifying within the Chihuahua rodents three morphotypes thanks to the differences found in the ultrastructure of the cephalic plates.

Keywords: Rodents, Nematodes, Multivariate analysis.

1. Introducción

Syphacia peromysci Harkema, 1936 es un nemátodo que parasita el ciego intestinal de roedores del género *Peromyscus*. Gloher, 1841, este helminto tiene una amplia distribución, desde el sur del Ártico canadiense hasta la frontera Colombiana de Panamá (Bedford & Hoekstra, 2015). Entre las características de importancia taxonómica de esta especie de nemátodo se encuentra la forma de la placa cefálica, la cual es alargada lateralmente con dos pares de papilas submedias próximas a los anfidios (Quentin, 1971). Los

machos se caracterizan por la presencia de tres mamezones en la región ventral, una estructura accesoria en la región caudal, con cinco ornamentaciones quitinosas y un par de alas cervicales. Por otro lado, en las hembras la vulva se encuentra protuberante, la forma del oviyector es curva desde la porción anterior hacia la media y poseen un par de alas cervicales (Harkema, 1936), (Kruidenier *et al.*, 1961).

Debido a la amplia distribución de los hospederos y a que *S. peromysci* ha sido considerado como un parásito oligoxeno,

*Autor para la correspondencia: profe_7864@uaeh.edu.mx

Correo electrónico: aq420254@uaeh.edu.mx (Mitzi Fabiola Aquino Camacho), pablo_aguilar9900@uaeh.edu.mx (Pablo Octavio Aguilar), profe_7864@uaeh.edu.mx (Jorge Falcón-Ordaz).

porque parasita a hospederos estrechamente relacionados a nivel de género (Kim, 2006), en este caso a *Peromyscus*, se ha generado un sesgo en cuanto a su revisión morfológica, por lo tanto, se cuestiona su actual situación taxonómica. Además, diversos estudios morfológicos han presentado inconsistencias con respecto a la descripción de dicha especie de nematodo. Por ejemplo, se menciona la ausencia de alas cervicales tanto en machos y hembras (Quentin, 1971) así como la ausencia de alas cervicales únicamente en machos (Quentin & Kinsella 1972), lo cual contradice lo descrito previamente por Harkema, (1936) y Kuidenier *et al.*, (1961); quienes afirmaron la presencia de estas en ambos sexos.

Por lo expresado anteriormente, es importante realizar un análisis minucioso en cuanto a las características morfológicas de la especie *S. peromysci*. El objetivo de este trabajo es contribuir a la caracterización de la especie mencionada mediante un análisis morfológico y morfométrico de ejemplares de dos localidades de México, y con esto comprobar si las poblaciones pertenecen a la misma especie.

1.1. Análisis estadísticos multivariados

En parasitología se ha empleado el uso de análisis multivariados para comparar variaciones morfológicas entre poblaciones de parásitos debido a que se consideran distintas variables de manera simultánea, lo que permite realizar interpretaciones que no son posibles con estadística univariada, debido a la complejidad de las interacciones biológicas (James & McCulloh, 1990), (Jousson & Bartoli, 2001), (Chibwana & Nkwengulila, 2009), (Caffara *et al.*, 2016), (García-Sánchez *et al.*, 2019). El uso de estos análisis junto con técnicas moleculares, pueden formular una conclusión más robusta para la clasificación taxonómica. Por otro lado, si solo se cuenta con caracteres morfológicos, los análisis multivariados pueden ser una alternativa para los casos en los que no es posible hacer uso de herramientas moleculares.

Los análisis estadísticos multivariados conforman una rama de la estadística que establece las relaciones entre un conjunto de variables (las cuales pueden ser continuas, discontinuas o una mezcla de ambas) y las entidades que estas soportan (Ochoa de la Rosa, 1993).

Existen distintas técnicas de clasificación, como son los análisis de gradientes, ordenación, etc. En este caso la *ordenación* hace referencia al conjunto de técnicas multivariadas que representan las relaciones entre muestras en el menor espacio dimensional. Algunos de los métodos de ordenación son:

- *Análisis de coordenadas principales (PcoA)*: Es un método de análisis estadístico que permite representar en un gráfico de dos a tres dimensiones, objetos descritos por una matriz, para preservar en la medida de lo posible la distancia de las relaciones entre entidades en un espacio euclidiano (Ochoa de la Rosa, 1993).

- *Análisis de componentes principales (ACP)*: Es una técnica utilizada para ordenar y representar datos multivariados continuos a través de un conjunto de combinaciones lineales ortogonales de las variables originales que explican la variabilidad existente en los datos (Balzarini *et al.*, 2015).
- *Análisis discriminante*: Permite describir las relaciones entre dos o más grupos de observaciones multivariadas de manera que las diferencias entre estos se maximicen, creando un modelo predictivo para la pertenencia al grupo. Este análisis suele aplicarse con fines relacionados a la clasificación de poblaciones u observaciones sobre las cuales no se conocen grupos (Balzarini *et al.*, 2015).

2. Materiales y métodos

2.1. Revisión morfológica

Con la ayuda de un microscopio óptico se observaron 82 hembras previamente identificadas como *S. peromysci*, encontradas en cinco especies de roedores del género *Peromyscus*, cuatro del Área de Protección de Flora y Fauna Cerro del Mohinora en el estado de Chihuahua (*P. boylii*, *P. gratus*, *P. maniculatus* y *P. melanotis*) y una del Frijol Colorado, Perote, Veracruz (*P. difficilis*), México (Falcón-Ordaz *et al.*, 2016), (Preisser y Falcón-Ordaz, 2019). Todas las muestras se solicitaron a la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología en la UNAM, se tomaron medidas de 13 estructuras de importancia taxonómica como la longitud total, ancho del cuerpo, longitud y ancho del esófago, dimensiones del bulbo esofágico, longitud del ala cervical, entre otras.

Para observar la ultraestructura de caracteres de importancia taxonómica se prepararon ejemplares de nematodos por cada hospedero para ser analizados con microscopía electrónica de barrido (MEB) siguiendo el protocolo establecido donde los ejemplares se deshidrataron gradualmente mediante el uso de alcoholes a distintas concentraciones (70%, 80%, 95%) hasta llegar a la deshidratación en alcohol absoluto (100%), posteriormente las muestras fueron secadas hasta punto crítico (CPD) utilizando dióxido de carbono con el propósito de conservar la forma y estructura celular, después los nematodos fueron montados y recubiertos con una mezcla de oro y paladio (González & Noguez, 2006), observándose en un microscopio electrónico Hitachi Stereoscan S-2469 N a 15KV.

2.2. Procesamiento de datos morfométricos

El análisis de los datos morfométricos se realizó con el programa estadístico *Past 4* (Paleontological Statistics, Hammer *et al.*, 2001) y la elaboración de los gráficos con *STATISTICA* v. 10.0 (StatSoft, 2011).

Para analizar la información se elaboró una matriz de datos que incluyó las medidas de 11 caracteres de importancia taxonómica (longitud total, ancho medio, anillo nervioso, poro excretor, longitud del esófago, longitud del bulbo esofágico, ancho del bulbo esofágico, longitud del ala

cervical, distancia del ala cervical a la región anterior, vulva y ano), provenientes de 57 hembras pertenecientes a las cinco especies de hospederos de las dos localidades consideradas en este estudio. Se ortogonalizaron los datos utilizando la fórmula (1) con el objetivo de estandarizar los datos.

$$z = (x - \mu)/\sigma \quad (1)$$

Se realizó una prueba de Mardia (Mardia, 1970) para comprobar la multinormalidad de los datos, obteniendo una $P < 0.05$ ($P = 0.003197$), es decir, no son normales; por lo tanto, se sometieron todas las variables a una prueba de permanova de una vía, con permutación a 9999 pasos, obteniendo una $F = 12.24$ y $P = 0.0001$. Se repitió este proceso con los 11 rasgos morfológicos, donde se fueron eliminando y reemplazando atributos con la finalidad de encontrar aquellos que aportan mayor información. Los caracteres informativos fueron aquellos que se obtuvieron con un valor menor a $F = 12.24$ (Tabla 1). Una vez identificados los atributos informativos, se realizó un análisis de coordenadas principales (PcoA).

Cabe mencionar que las hembras de *Syphacia* registradas en *P. difficilis* (Veracruz) cuentan con la descripción tanto de machos como de hembras y las características coinciden con las mencionadas por Harkema, (1936) y Kruidenier *et al.*, (1961); por lo que únicamente se tomaron como grupo de comparación para conocer la existencia de relación entre las hembras de Chihuahua con las de Veracruz.

Tabla 1: Caracteres informativos de acuerdo al ONE-WAY PERMANOVA.

Caracter	Valor de F	P
Todos	12.24	0.0001
Longitud total	11.41	0.0001
Ancho medio	11.7	0.0001
Longitud esófago	11.97	0.0001
Longitud bulbo esofágico	12.18	0.0001
Ancho bulbo esofágico	10.51	0.0001
Longitud ala cervical	12.19	0.0001

3. Resultados

En el PcoA (Figura 1) se observan diferencias significativas de las poblaciones entre las localidades estudiadas, formándose conjuntos con elipses de confianza del 95%, lo que indica que existe una probabilidad del 0.95 de que los individuos estudiados se encuentren en dos grupos: uno con tres morfotipos de Chihuahua y el segundo con los ejemplares de Veracruz, siendo la longitud total del cuerpo el carácter con un mayor peso informativo ya que presenta un eigenvalue de 191.73 con un porcentaje de 57.05, seguido del ancho medio, con un valor de 60.73 y 18.07%.

En cuanto al análisis morfológico con ayuda de fotografías de microscopía electrónica de barrido (MEB), se observó la ultraestructura de la placa cefálica (Figura 2). En lo que se refiere a las hembras encontradas en *P. difficilis* de la localidad de Veracruz, los ejemplares coinciden con las características de la descripción original de la especie *S. peromysci* por lo que únicamente se describen algunas de las características observadas. La longitud total del cuerpo es menor en los ejemplares mexicanos, oscila entre 0.895 a 2.34 mm contra 4.00 mm y 2 a 3.2 mm en organismos reportados

por Harkema (1936) y Kruidenier *et al.*, (1961) respectivamente. En lo que se refiere a la placa cefálica, es elongada y redondeada en el centro con los laterales muy prominentes, no se aprecian las papilas submedias (Figura 2, A).

Se encontraron diferencias morfológicas en la placa cefálica entre las hembras de *Syphacia* provenientes de Chihuahua de los distintos hospederos, por lo que se separaron en morfotipos que a continuación se describen:

Morfotipo 1: Hembras encontradas en *P. boylii* con placa cefálica de forma redondeada, poco alargada, observándose las papilas submedias (Figura 2, B).

Morfotipo 2: Hembras presentes en *P. gratus* tienen una placa cefálica alargada de forma rectangular y las papilas submedias están presentes (Figura 2, C).

Morfotipo 3: Hembras que parasitan a *P. maniculatus* y *P. melanotis*, la placa cefálica es alargada con forma rectangular en las regiones laterales y circular en la parte media, en el labio superior se forma un pliegue con forma de hendidura muy marcada, observándose las papilas submedias en la parte lateral (Figura 2, D y E).

4. Discusión

Los análisis de estadística multivariada han sido utilizados en estudios con nematodos con la finalidad de diferenciar especies (Beveridge *et al.*, 2021), (Di Deco *et al.*, 1994), (Digiani *et al.*, 2015) y corroborar la variabilidad morfológica (Borba *et al.*, 2021) (González *et al.*, 2019) (Souza *et al.*, 2022).

Al encontrarse parasitando diferentes hospederos en distintas áreas geográficas, dichos estudios se basan en características y medidas tanto de huevos, así como de otras estructuras corporales en hembras y machos.

El PcoA muestra la separación de las hembras de *Syphacia peromysci* en dos grupos, uno formado por los organismos provenientes de Chihuahua y el otro por los de Veracruz. El análisis multivariado indica que la longitud total, ancho medio,

longitud del esófago, largo y ancho del bulbo esofágico y longitud del ala cervical son características informativas para la separación de los organismos en los dos grupos. Sin embargo, al analizar las medidas morfométricas de las hembras (Tabla 2) no es posible observar diferencias significativas, ya que existe un solapamiento en los rangos de las medidas entre las hembras de los distintos hospederos, donde las hembras de Veracruz presentan un menor tamaño en cuanto a la longitud total, contrario al morfotipo 4 que presenta organismos con una mayor longitud total, de hasta 5.02 mm en comparación con las demás. No obstante, la media de las medidas antes mencionadas son diferentes

En cuanto a los ejemplares del área de Protección de Flora y Fauna Cerro del Mohinora, las fotografías de las ultraestructuras mostraron diferencias entre las hembras que se encontraron en los distintos hospederos diferenciando tres morfotipos.

El uso de ultraestructuras como caracteres para diferenciar entre especies se ha utilizado en diferentes trabajos. En este

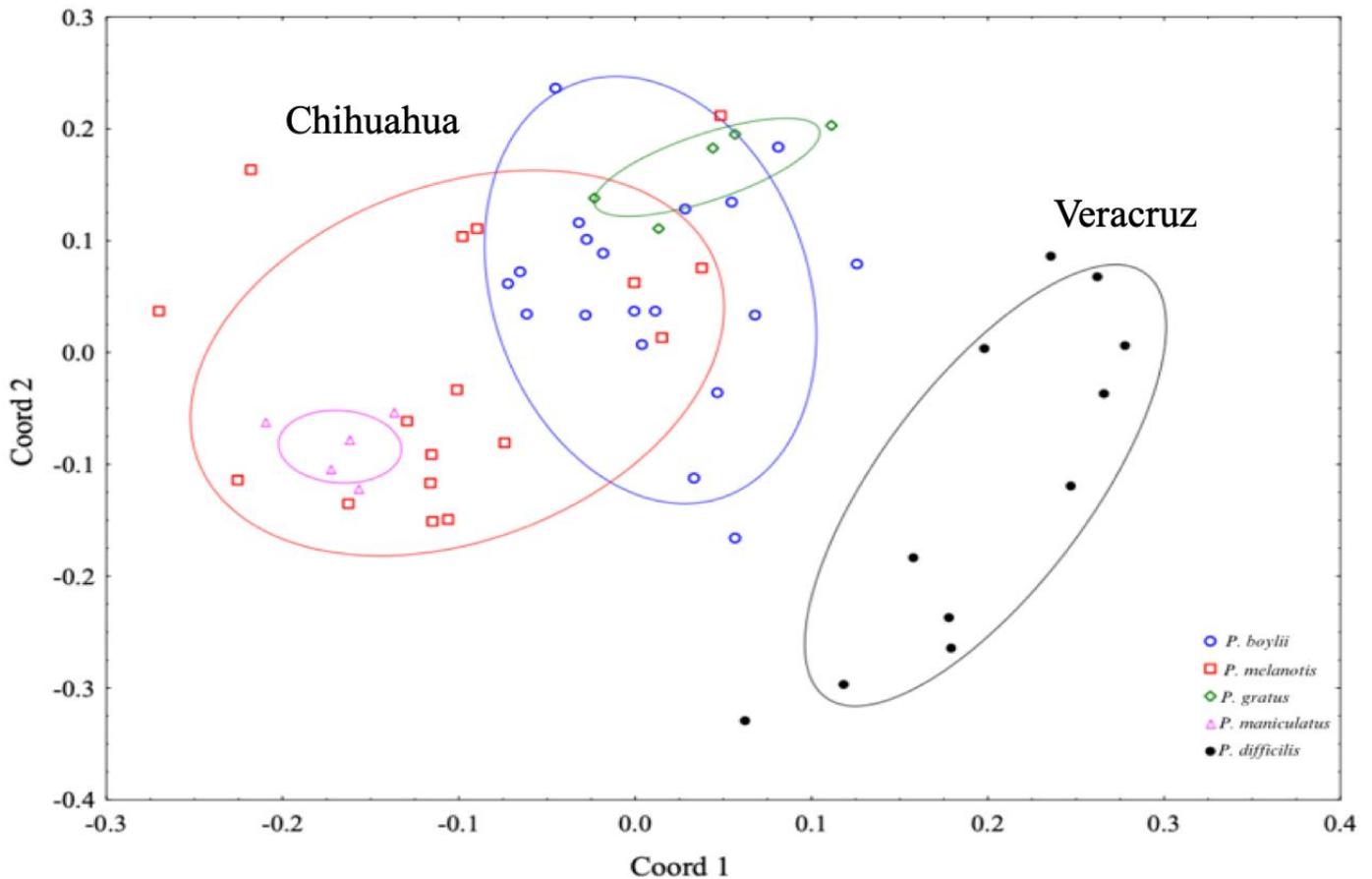


Figura 1: Grupos formados por el análisis PcoA con los datos morfológicos de 57 hembras identificadas como *S. peromysci* provenientes de Chihuahua y Veracruz, definiendo dos poblaciones.

caso, al realizar comparaciones morfológicas entre especies del género *Syphacia*, se observaron diferencias consistentes en la forma de la placa cefálica (Dewi, 2016), (Quentin, 1971); sin embargo, respecto a esta última es necesario realizar una revisión más profunda de la ultraestructura (ornamentaciones cuticulares en diferentes partes del cuerpo), porque hay inconsistencias en las descripciones, además de la incorporación de nuevas especies.

La identificación como *S. peromysci* de los ejemplares de cuatro especies de *Peromyscus* provenientes de Chihuahua, mencionados en el trabajo de Preisser y Falcón-Ordaz (2019) es errónea, debido a que se pueden diferenciar tres

morfotipos en las cuatro especies de hospederos gracias a los resultados obtenidos en el PcoA y por las diferencias en las placas cefálicas.

5. Conclusiones

Los resultados obtenidos muestran que las hembras del género *Syphacia* poseen características morfológicas que han pasado desapercibidas, un ejemplo es la placa cefálica.

El uso de análisis multivariados, por sí solos o acompañados de otras técnicas como MEB, son capaces de mostrar diferencias entre poblaciones de la misma especie.

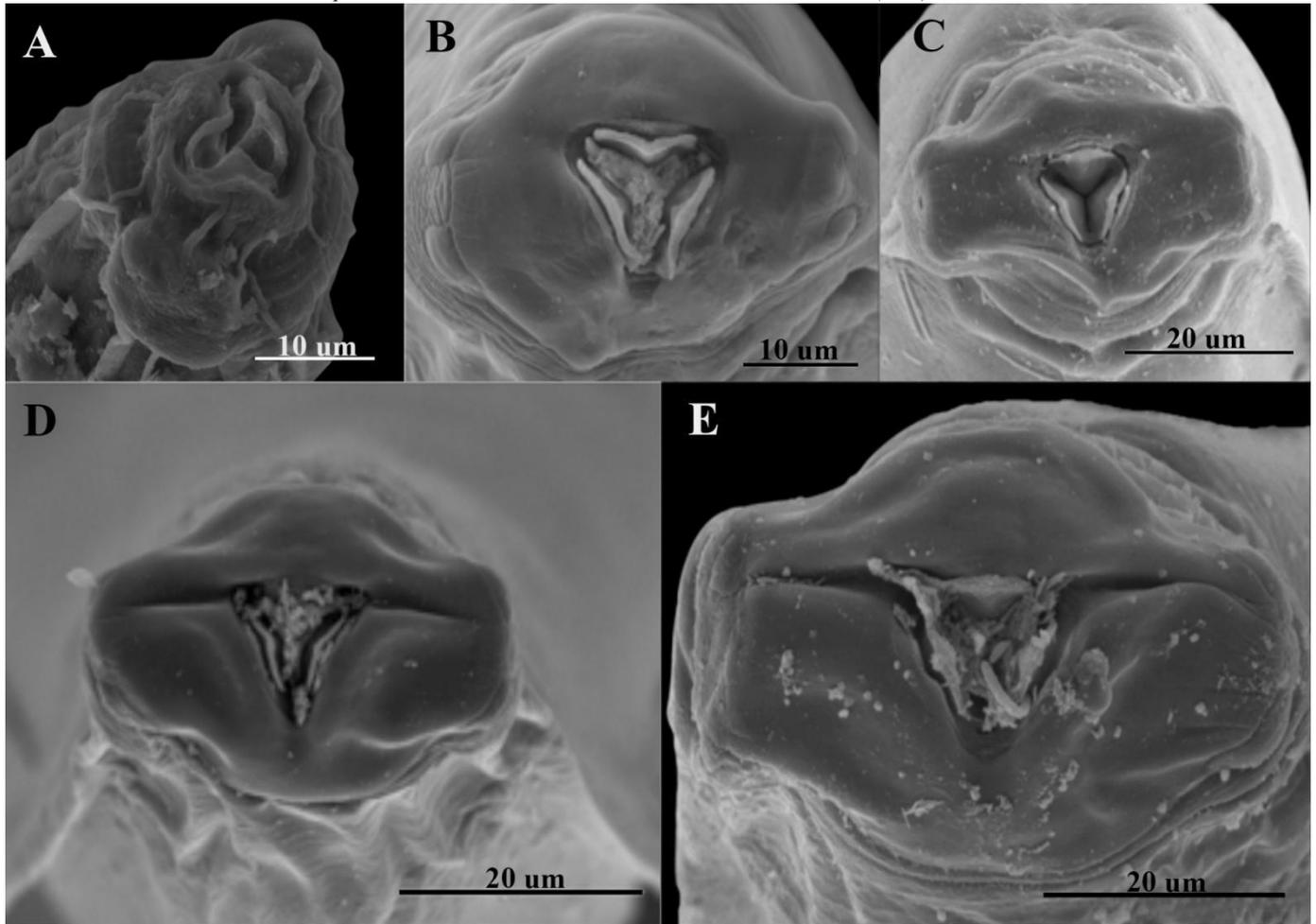


Figura 2: Fotografías MEB, placas cefálicas. A) *S. peromysci* de *P. difficilis*. B) Morfotipo 1. C) Morfotipo 2. D y E) Morfotipo 3.

Tabla 2: Medidas en micrómetros de estructuras morfométricas con importancia taxonómica de hembras identificadas como *Syphacia peromysci*.

	<i>P. difficilis</i>	<i>P. boylii</i>	<i>P. gratus</i>	<i>P. maniculatus</i>	<i>P. melanotis</i>
LT	0.895 - 2.34	1 - 3.54	2.52 - 3.3	4 - 4.47	2.64 - 5.02
mm	(1.51 ± 0.44)	(2.32 ± 0.67; n= 41)	(2.91 ± 0.38; n= 5)	(4.24 ± 0.28; n= 5)	(3.69 ± 0.81; n= 20)
AM	62.5-125 (98 ± 17)	100-180 (135.60 ± 20.62; n= 41)	120-160 (148 ± 17.88; n= 5)	140-200 (172 ± 22.80; n= 5)	100-220 (162 ± 30.36; n= 20)
AN	62.5-132 (99 ± 19)	45-140 (104.30 ± 21.03; n= 36)	90-150 (121 ± 22.47; n= 5)	120-150 (131 ± 11.40; n= 5)	100-155 (123.15 ± 16.17; n= 19)
PE	282.5-562.5 (349 ± 86; n= 20)	165-470 (325.46 ± 83.58; n=38)	300-450 (382 ± 65.63; n= 5)	450-575 (512 ± 46.44; n= 5)	275-565 (443.92 ± 79.99; n= 15)
LE	112-255 (176 ± 37)	210-340 (286.21 ± 35.20; n= 41)	265-305 (287 ± 20.18; n= 5)	315-360 (339 ± 17.10; n= 5)	290-410 (333 ± 29.96; n= 20)
LBE	42-80 (65 ± 9)	42.5-130 (72.37 ± 14.44; n= 41)	65-80 (72 ± 6.70; n= 5)	90-135 (102 ± 18.90; n= 5)	42.5-130 (72.37 ± 14.44; n= 41)
ABE	No se observó	30-85 (66.46 ± 9.88; n=41)	60-75 (69 ± 5.57; n= 5)	75-85 (79 ± 6.51; n= 5)	60-90 (78.5 ± 12.68; n= 20)

IAC	No se observó	162.5 – 590 (315 ± 110.96; n=26)	15-27.5 (23.75 ± 5.95; n=4)	20-40 (28.5 ± 7.41; n=5)	12.5-50 (27.87 ± 7.91; n=20)
LAC	No se observó	87.5-495 (335.90 ± 223.33; n=11)	225-425 (296.87 ± 88.01; n=4)	400-505 (471 ± 42.04; n=5)	187.5-550 (414.86 ± 99.80; n=19)
V	187-412 (293 ± 75; n=15)	130-615 (431.64 ± 119; n=41)	375-590 (487 ± 87.36; n=5)	705-860 (766 ± 61.37; n=5)	465-800 (587.22 ± 116.34; n=18)
LH	No se observó	81.5-98.5 (88.01 ± 6.71; n=24)	85-95 (84.58 ± 6.78; n=5)	81.66-91.25 (85.98 ± 4.08; n=5)	76.26-90 (84.61 ± 4.10; n=14)
AH	No se observó	21-30.5 (26.43 ± 2.9; n=24)	22.5-30 (27.08 ± 3.32; n=5)	23.75-28.25 (26.35 ± 1.89; n=5)	19.37-28.92 (25.28 ± 2.41; n=14)
A	No se observó	87.5-495 (335.90 ± 223.33; n=11)	237.5-375 (304.16 ± 68.84; n=3)	450-635 (560 ± 83.96; n=5)	210-660 (473.18 ± 126.65; n=11)

LT: longitud total; AM: ancho medio; AN: anillo nervioso; PE: poro excretor; LE: largo esófago; LBE: largo bulbo esofágico; ABE: ancho bulbo esofágico; LAC: largo ala cervical; IAC: inicio ala cervical; V: vulva; LH: largo huevo; AH: ancho huevo; A: Ano

Referencias

- Balzarini, M., Bruno, C., Córdona, M., & Teich, I. (2015). Herramientas en el análisis estadístico multivariado. Facultad de Ciencias Agripecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Bedford, N. L., & Hoekstra, H. E. (2015). The natural history of model organisms: *Peromyscus* mice as a model for studying natural variation. *eLife*, 1-13. DOI: <https://doi.org/10.7554/eLife.06813>
- Beveridge, I., Sukee, T., & Jabbar, A. (2021). Redescription of *Rugopharynx australis* (Mönnig, 1926) and the description of *R. moennigi* n. sp. (Nematoda: Strongyloidea) from Kangaroos (Marsupialia: Macropodidae) in Australia. *Systematic Parasitology*, 98, 679–695.
- Borba, V. H., Martin, C., Machado-Silva, J. R., Xavier, S. C., de Mello, F. L., & Iñiguez, A. M. (2021). Machine learning approach to support taxonomic species discrimination based on helminth collections data. *Parasites & Vectors*, 1, 230. DOI: <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04721-6>
- Caffara, M., Locke, S. A., Cristanini, C., Davidovich, N., Markocich, M. P., & Fioravanti, M. L. (2016). *Journal of Parasitology*, 102(2), 239–248.
- Chibwana, F. D., & Nkwengulila (2009). Variation in the morphometrics of Diplostomid Metacercarie (Digenea: trematode) infecting the catfish, *Clarias gariepinus* in Tanzania. *Journal of Helminthology*, 84, 61–70.
- Dewi, K., Hasegawa, H., & Asakawa, M. (2016). A review of the genus *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from Murine rodents in Southeast Asia to Australia with special references to Indonesia. *Terubia*, 43, 79–104.
- Di Deco, M. A., Orecchia, P., Paggi, L., & Petrarca, V. (1994). Morphometric stepwise discriminant analysis of three genetically identified species within *Pseudoterranova decipiens* (Krabbe, 1878) (Nematoda: Ascaridida). *Systematic Parasitology*, 29, 81–88.
- Digiani, M. C., Notarnicola, J., & Navone, G. T. (2015). Rediscovery and new morphological data on two *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonellidae) coparasitic in the marsh rat *Holohilus chacarius* (Rodentia: Cricetidae) from Argentina. *Journal of Parasitology*, 101(5), 556–564.
- Falcón-Ordaz, J., Fernández, J. A., & Ruiz-Vázquez, B. A. (2016). Distribution extension of *Syphacia* (Seuratoxyuris) *peromysci* Harkema, 1936 (Nematoda, Syphacinae) parasitizing the Rock Mouse, *Peromyscus difficilis* (J. A. Allen, 1891) (Rodentia, Neotominae) in central Mexico. *Check List*, 12(3), 1–4.
- García-Sánchez, A. M., Rivero, J., Callejón, R., Zurita, A., Reguera-Gomez, M., & Valero, M. A. (2019). Differentiation of *Trichuris* species using a morphometric approach. *IJP: Parasites and Wildlife*, 9, 218–223.
- GBIF Secretariat. (2023). *Peromyscus* Gloger, 1841. GBIF Backbone Taxonomy. Recuperado de <https://www.gbif.org/es/species/2437961>
- González, C. E., Gómez, V. I., & Hamann, M. I. (2019). Morphological variation of *Aplectana hylambatis* (Nematoda: Cosmocercidae) from different anuran hosts and localities in Argentina. *Annals of the Brazilian Academy of Sciences*, 91(3), e20171028. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/0001-3765201920171028>
- González, M. G., & Noguez, A. Ma. (2006). Principios de microscopía electrónica de barrido y microanálisis por Rayos X característicos. Facultad de química, Universidad Autónoma de México, México, D.F.
- Hammer, O. Harper, D. A. T., & Ryaan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4, 9.
- Harkema, R. (1936). The parasites of some North Carolina Rodents. *Ecological Monographs*, 6(2), 151–232.
- James, F. C., & McCulloch, C. E. (1990) *Multivariate Analysis in Ecology and Systematics: Panacea or Pandora's Box?* *Annual Review of Ecology and Systematics*, 21, 129–166.
- Jousson, O., & Bartoli, P. (2001). Molecules, morphology and morphometrics of *Cainocreadium labracis* and *Cainocreadium denticis* n. sp. (Digenea: Opecoelidae) parasitic in marine fishes. *International Journal for Parasitology*, 31, 706–714.
- Kim, K. C. (2006). Blood-sucking lice (Anoplura) of small mammals: True parasites. En: Morand, S. B., Krasnov, R. y Poulind, R. (Eds), *Micromammals and Macroparasites. From Evolutionary Ecology to Management*. Springer, Japan, pp. 141–142.
- Kruidenier, F. J., Mehra, K. N., & Herkema, R. (1961). Comparative studies of *Syphacia peromysci* and *S. sarmodini* (Nematoda: Oxyuridae). *The Journal of Parasitology*, 47(1) 47–51.
- Mardia, K. V. (1970). Measures of multivariate skewness and kurtosis with applications. *Biometrika*, 57, 519–530.
- Ochoa de la Rosa, G. (1993). *Coordenadas principales, una herramienta de análisis estadístico multivariado aplicable a estudios biológicos* (tesis de licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.
- Preisser, W. C., & Falcón-Ordaz, J. (2019). A checklist of the parasitic helminths of cricetid and heteromyid rodents in Mexico. *THERYA*, 10(3), 329–341. DOI: <http://dx.doi.org/10.12933/therya-19-787>
- Quentin, J. C. (1971). Morphologie comparée des structures céphaliques et génitales des Oxyures du genre *Syphacia*. *Annales de Parasitologie*, 1, 15–60.
- Quentin, J. C., & Kinsella, J. M. (1972). Etude de trois espèces d'Oxyures *Syphacia* parasites de Rongeurs Cricétidés nord-américains. *Annales de Parasitologie*, 5, 717–733.
- Souza, R., do Val Vilela, R., Gentile, R., Lopes-Torres, E. J., Cordeiro-Estrela, P., Moratelli, R., da Costa-Neto, S. F., Cardoso, T., Varella, K., & Junior, A. M. (2022). Population genetic structure and morphological diversity of *Cruzia tentaculata* (Nematoda: Ascaridida), a parasite of marsupials (Didelphinae), along the Atlantic Forest on the eastern coast of South America. *Parasitology*, 149, 1487–1504. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0031182022000981>
- Statsoft Inc. (2011). *STATISTICA* (data analysis software system). Version 10.0, USA. <http://www.statsoft.com>