



# INTERACCIÓN ENTRE *ASCARIS SUUM* Y *METASTRONGYLUS APRI* EN EL PORCINO IBÉRICO

Eva María Frontera<sup>1\*</sup>, María Alcaide<sup>1</sup>, David Reina<sup>1</sup>, José Luis Domínguez,<sup>2</sup>  
María Jesús Rodríguez<sup>1</sup> e Ignacio Navarrete<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Parasitología y Enfermedades Parasitarias, Facultad de Veterinaria, Universidad de Extremadura, España

<sup>2</sup> Parasitología, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Mérida, Yucatán, México

## RESUMEN

Se ha llevado a cabo un estudio con un total de 28 cerdos de raza Ibérica, con el fin de determinar el grado y el modo de interacción entre *Ascaris suum* y *Metastrongylus apri* cuando son inoculados simultáneamente en condiciones experimentales. Desde el punto de vista clínico, varios de los animales infectados con *M. apri* presentaron sintomatología respiratoria, siendo más precoz (días 11-15 postinfección) e intensa en los animales con infección simple que los de infección mixta (día 21 postinfección). Desde el punto de vista parasitológico, los animales con infección simple presentaron mayor número de formas larvarias y adultos, tanto de *A. suum* como de *M. apri* en los diversos órganos analizados. Estos resultados demuestran el efecto antagónico que ejerce una especie sobre la otra, posiblemente debido a la mayor respuesta orgánica del hospedador en fases tempranas de la infección, y que podría ser una de las razones de la sobredispersión de muchas parasitosis observadas en condiciones naturales.

## ABSTRACT

A study has been carried out with twenty-eight Iberian pigs, in order to determine the interaction between *Ascaris suum* and *Metastrongylus apri* in experimental conditions. Respecting the clinical results, the animals only infected with *M. apri* presented earlier and more intense respiratory symptoms (day 11-15 postinfection) than animals with mixed infection (day 21 postinfection). The parasitological results showed that animals with single infection had great number of larvae and adult parasites (*A. suum* and/or *M. apri*) than animals with concomitant infection. These results demonstrate the antagonistic effect between the two parasites, probably due to a higher organic response of the pig in early time of infection. This fact also could explain the sobredispersión of the parasitosis observed in natural conditions.



## INTRODUCCIÓN

**L**os animales que viven en sistemas de explotación extensivos están sujetos a infecciones por una amplia gama de parásitos. El cerdo ibérico es un ejemplo perfecto de este sistema de vida en las dehesas del oeste y sur de España y alimentado en parte con bellotas y pasto. Sin embargo, este manejo extensivo favorece la infección por distintos parásitos como *Metastrongylus apri* (figura 1) al tener fácil acceso a su hospedador intermediario: la lombriz de tierra (figura 2). Por otro lado, la prevalencia del parásito intestinal *Ascaris suum* (figura 3) en el cerdo ibérico es muy elevada, encontrándose alrededor del 37% en la región extremeña (Pérez-Martín, 1991). En este contexto, García-Vallejo, en 1999 encontró que de 675 cerdos Ibéricos analizados, el 17,7% presentaban infección de una sola especie, mientras que el 32,7% fueron infectados por dos géneros distintos y más del 40% por tres o más géneros de parásitos. A pesar de esto, la coexistencia de distintos parásitos en un

Los estudios experimentales con infecciones mixtas han demostrado que la carga de uno o de los dos parásitos puede aumentar, disminuir o puede favorecer la multiplicación de uno de ellos y disminuir la del otro (Colmes, 1972, Christensen, 1997 y Cox, 2001). Estos parásitos pueden pertenecer a géneros o especies relacionadas filogenéticamente (Dash, 1981; Christensen, 1997; Dobson y Barnes, 1995) o entre especies no relacionadas viviendo en los mismos órganos de un hospedador (Campbell, 1977; Kloosterman y Frankena, 1988). La mayoría de los estudios en parasitaciones concomitantes entre los helmintos se han centrado en ratones, hámsters, vacuno y ovino (Borgsteede, 1981; Dash, 1981; Reineke, 1982; Christensen, 1987; Satrija y Nansen, 1993; Dobson y Barnes, 1995; Cox, 2001), mientras que hay pocos trabajos que se han centrado en infecciones mixtas del cerdo. En 1999, Helwich examinó en cerdo las interacciones entre *A. suum* y *Oesophagostomum dentatum*, indicando el bajo nivel de interacción entre las dos especies de parásitos investigados.

En el presente trabajo, examinaremos la interacción en la infección experimental con

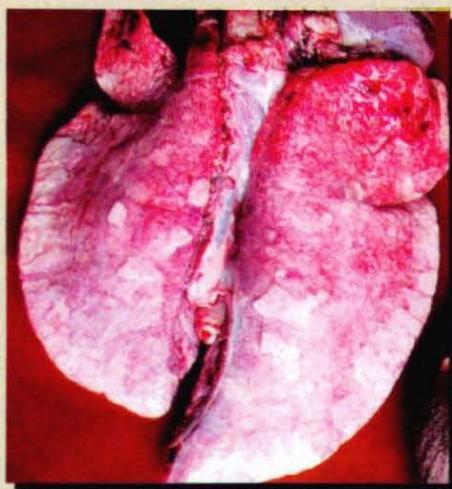


Figura 1. Lesiones características debido a la infección por *Metastrongylus apri* en el cerdo.



Figura 2. Hospedador intermediario de *Metastrongylus apri*. En este caso son lombrices de tierra del género *Lumbricus* terrestres en el momento en el que van a ser infectadas por huevos larvados del parásito.

mismo hospedador, ha sido ignorada por los parasitólogos a lo largo de la historia, pero actualmente se ha aceptado que estas infecciones mixtas son la regla y no la excepción (Roberts, 1940; Buck, 1978; Ajayi, 1988; Roepstorff, 1989; Petney y Andrews, 1998; Cox, 2001).

*A. suum* y *M. apri*, en aspectos parasitológicos, de cerdos ibéricos infectados por estos parásitos. Esto permitirá conocer la influencia de un parásito en el otro al principio y al final de la infección, comparando dicha respuesta con la producida por infecciones puras en parámetros como la carga de larvas en hígado



**Figura 3.** Típica lesión hepática conocida como "mancha de leche" debido a la migración orgánica de las larvas de *Ascaris suum*.

do y pulmón, manchas de leche en hígado, carga de adultos y eosinofilia en sangre a través del experimento.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Diseño experimental

Un total de veintiocho cerdos ibéricos fueron distribuidos en cuatro grupos como se des-

cribe en la **tabla 1**. Los cerdos del grupo 1 fueron infectados con 5.000 huevos infectantes de *A. suum*; el grupo 2 recibió simultáneamente 5.000 huevos infectantes de *A. suum* y 5.000 larvas 3 de *M. apri*; el grupo 3 recibió 5.000 larvas 3 de *M. apri* y el grupo 4 incluyó los animales no infectados (control). Todas las infecciones fueron administradas vía oral. Cuatro cerdos de cada grupo fueron sacrificados 7 días postinfección (dpi) y los tres cerdos restantes fueron sacrificados a los 28 dpi. Las muestras fecales fueron analizadas individualmente una vez por semana, para determinar el establecimiento de la infección y para certificar que no hubo contaminación cruzada entre los grupos. Las muestras de sangre también se tomaron cada 7 días para medir la presencia de eosinófilos en sangre.

### Animales

Veintiocho cerdos ibéricos libres de parásitos fueron distribuidos en cuatro grupos según la camada de procedencia, sexo y peso (**figura 4**). Los cerdos fueron criados en una granja certificada en la que habían sido desparasitadas las madres y se hacían controles fecales repetidos de los animales para asegurar que no presentaban ningún elemento de diseminación. Los cerdos tenían una edad de ocho semanas al principio del experimento y un peso corporal medio de  $11,76 \pm 3,11$  kg. Cada grupo fue distribuido en corrales independientes. Se tomaron precauciones suficientes para evitar la contaminación cruzada entre los cerdos. En este experimento, los cer-

**TABLA 1**

**ESQUEMA DEL DISEÑO EXPERIMENTAL DEL ESTUDIO EN EL QUE SE INDICAN LOS GRUPOS EXISTENTES, NÚMERO DE ANIMALES POR GRUPO, MODO Y DOSIS DE INFECCIÓN, ASÍ COMO LOS DÍAS DE SACRIFICIO Y NÚMERO DE ANIMALES SACRIFICADOS EN CADA UNO DE DICHS DÍAS**

Grupo	Número de animales	Infección	Cantidad de parásitos	Sacrificio (días p.i.)
1	7	Simple	5000 <i>Ascaris suum</i> *	7 (n=4), 28 (n=3)
2	7	Mixta	5000 <i>Ascaris suum</i> * 5000 <i>Metastrongylus apri</i> **	7 (n=4), 28 (n=3)
3	7	Simple	5000 <i>Metastrongylus apri</i> **	7 (n=4), 28 (n=3)
4	7	No infectados	Control	7 (n=4), 28 (n=3)

(\*) La infección con *A. suum* se produjo con huevos infectantes después de tres meses en cultivo *in vitro*.

(\*\*) La infección con *M. apri* se produjo tras digestión artificial de lombrices infectadas con larvas 3.



## INTERACCIÓN ENTRE *ASCARIS SUUM* Y *METASTRONGYLUS APRI* EN EL PORCINO IBÉRICO



**Figura 4.** Detalle de las instalaciones y de los cerdos ibéricos utilizados para el desarrollo del estudio.

dos tenían acceso libre al agua y recibían una ración estándar de alimento según su peso corporal. Los animales fueron observados diariamente para comprobar signos clínicos de parasitación.

### Material infectante

Los huevos de *A. suum* fueron recogidos de los úteros de hembras adultas obtenidas de un matadero local. Estos huevos maduraron durante dos meses en 100 ml de NaOH 0,1N a 20°C a la máxima concentración de 20.000 huevos por ml y aireados diariamente. La infectividad de los huevos fue probada en un cerdo ibérico de ocho semanas, en el que un 34% de los huevos inoculados fueron recuperados como larvas migratorias en el pulmón 7 días postinoculación. Las larvas 3 infectantes de *M. apri* fueron obtenidas mediante la digestión artificial de lombrices rojas (*Eisenia foetida*) previamente infectadas con huevos de adultos de *M. apri* y criadas en una caja de madera durante dos meses después de la infección.

### Carga parasitaria en pulmón e intestino y manchas de leche en hígado

La carga larvaria en el pulmón fue determinada, en primer lugar, mediante la utilización de un 25% del tejido pulmonar utilizando el método de Baermann a 25°C durante 24 horas. Seguidamente, este trozo de tejido se sometió a digestión con pepsina y HCl como describió Serrano, 1992, para recuperar restos de larvas de *A. suum* que no fueron

recogidas previamente. El mismo método fue establecido para recoger las larvas migratorias en el hígado. Las larvas migratorias de *M. apri* fueron primeramente aisladas del 50% del pulmón mediante lavados broncoalveolares con 300 ml de suero salino fisiológico a 4°C. Posteriormente, los bronquios y los bronquiolos se abrieron cuidadosamente y la luz se lavó con 200 ml de suero salino. Este material se filtró con tamices de 125 y 63  $\mu\text{m}$  y el contenido se recogió en placas de petri. Las lesiones hepáticas fueron registradas mediante el recuento de las manchas de leche en la superficie del hígado en los días 7 y 28 postinfección. El contenido del intestino delgado, del intestino grueso y del ciego fue examinado por separado para registrar la presencia de parásitos intestinales macroscópicos. El contenido junto a los lavados de las muestras fueron filtrados por tres filtros de 2, 0,125, 0,063 mm, respectivamente y se examinó a continuación por separado para recoger los parásitos que hubiera en el intestino.

### Adultos de *M. apri* en pulmón

Los bronquios y bronquiolos de los pulmones se abrieron cuidadosamente y la luz fue lavada con suero salino para recoger los parásitos visibles. Los especímenes aislados se contaron y se mantuvieron en etanol al 70% con glicerol.

### Contaje de huevos en heces

El contaje de huevos en heces se llevó a cabo mediante el uso de la técnica McMaster modificada descrita por Roepstorff y Nansen (1998).

### Eosinófilos

El número de eosinófilos en sangre periférica fue determinado por contaje manual de 100 células blancas en cuatro preparaciones distintas del mismo animal.

### Cálculos y análisis estadísticos

Las diferencias entre grupos se analizaron mediante el análisis de la varianza (ANOVA) y después se hicieron comparaciones de pares de grupos utilizando el test múltiple de Ryan-Einot-Gabriel-Welsch (Day & Quinn 1989) utilizando un nivel de significación de  $p < 0,05$ . La correlación entre las distintas variables se estimó mediante el coeficiente de correlación lineal de Pearson. Todos los cálculos se recogieron en una tabla de SPSS 11.0 de software.



## RESULTADOS

### Evaluación clínica de los cerdos

Los animales que fueron infectados con *A. suum* (grupo 1) o los animales del grupo control (grupo 4) no presentaron signos clínicos durante todo el experimento. Uno de los cerdos que recibió infección mixta de *A. suum* y *M. apri* presentó claros síntomas respiratorios el día 21 postinfección, especialmente al comer o hacer un poco de ejercicio. Los síntomas respiratorios más intensos (disnea, congestión, hipersecreción nasal, etc.) fueron observados en dos cerdos infectados con *M. apri* (grupo 3). Estos síntomas comenzaron los días 11-15 postinfección y fueron observados durante todo el experimento, sobre todo en el momento en el que comían o hacían algo de ejercicio. Los cerdos tuvieron una ganancia media de peso de  $5,6 \pm 1,8$  kg (grupo 1),  $4,9 \pm 1,0$  kg (grupo 2),  $5,3 \pm 1,8$  kg (grupo 3) y  $5,1 \pm 0,9$  kg (grupo 4) en el día 28 postinfección, pero no se encontraron diferencias significativas en la ganancia en peso entre grupos.

### Resultados parasitológicos

El conteo de larvas de *A. suum* y *M. apri* en el pulmón el día 7 postinfección se representa en la **figura 5A** y **5B**, respectivamente. El número de larvas migratorias de *A. suum* recogidas el día 7 postinfección fue mayor en animales que recibieron infección simple de *A. suum* ( $1057 \pm 511,6$ ) que los cerdos que recibieron infección mixta por ambos parásitos ( $958,7 \pm 569,2$ ). Sin embargo, las diferencias no fueron estadísticamente significativas. Resultados similares se encontraron en el conteo de larvas migratorias de *M. apri* en el pulmón el día 7 postinfección, donde los animales con infección simple tenían más cantidad de larvas de *M. apri* que los cerdos del grupo 2 con infección mixta no existiendo diferencias estadísticamente significativas ( $p = 0,07$ ). Respecto al número de larvas de *A. suum* encontradas en el intestino (delgado y grueso) el día 28 postinfección, los animales con infección simple (grupo 1) tenían significativamente mayor número que aquellos que recibieron infección mixta (grupo 2). El número de manchas de leche los días 7 y 28 postinfección se muestran en la **figura 6A** y **6B**, respectivamente. Las diferencias estadísticamente significativas se encontraron en el número de manchas de leche el día 7 postinfección, entre el grupo 1 y el grupo 3 (infección simple con *A. suum* y *M. apri*, respectivamente) y los cerdos del grupo 2 (infección mixta). Los animales con infección mixta tenían  $219 \pm 145,4$  manchas de leche como media en los conteos

del hígado, mientras que el grupo 1 tenía  $30,25 \pm 14,4$  y el grupo 3 tenía  $37,5 \pm 69,7$ . El número de manchas de leche el día 28 postinfección, alcanzó el valor más alto en animales que solo fueron infectados con *A. suum* ( $39,33 \pm 489$ ) pero no hubo diferencias significativas con el número de manchas de leche en cerdos de los grupos 2 y 3. El número de adultos de *M. apri* recogidos en pulmón el día 28 postinfección se presenta en la **figura 7**. Hubo un número significativamente alto de parásitos adultos en los animales del grupo 3 que recibió infección simple ( $1190 \pm 482,03$ ) comparado con los cerdos que recibieron infección mixta ( $376 \pm 157,1$ ). El número de parásitos adultos fue correlacionado con el conteo de huevos en heces ( $r = 0,88$ ;  $p < 0,01$ ). No hubo huevos de *A. suum* en heces en ninguno de los cerdos y se observaron huevos de *M. apri* solamente el día 28 postinfección en ambos grupos 2 y 3. Los cerdos con infección simple presentaron un mayor número de huevos por gramo de heces ( $440 \pm 491,5$ ) que los animales con infección mixta del grupo 2 ( $26,67 \pm 11,5$ ), pero aquellas diferencias no fueron estadísticamente significativas.

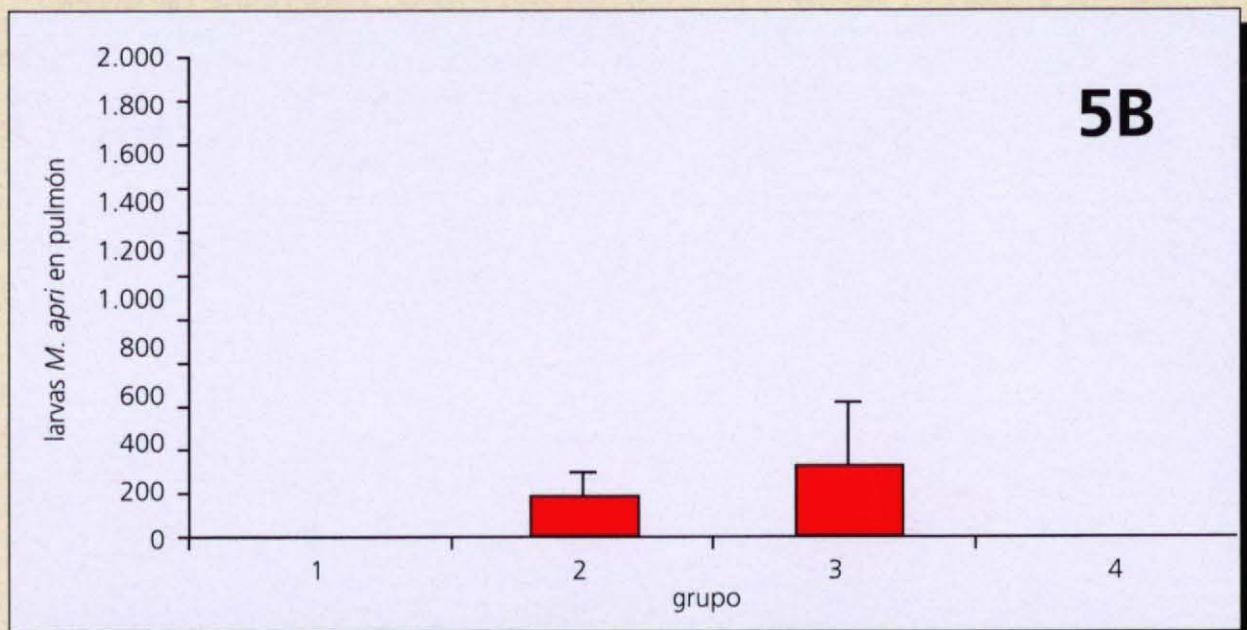
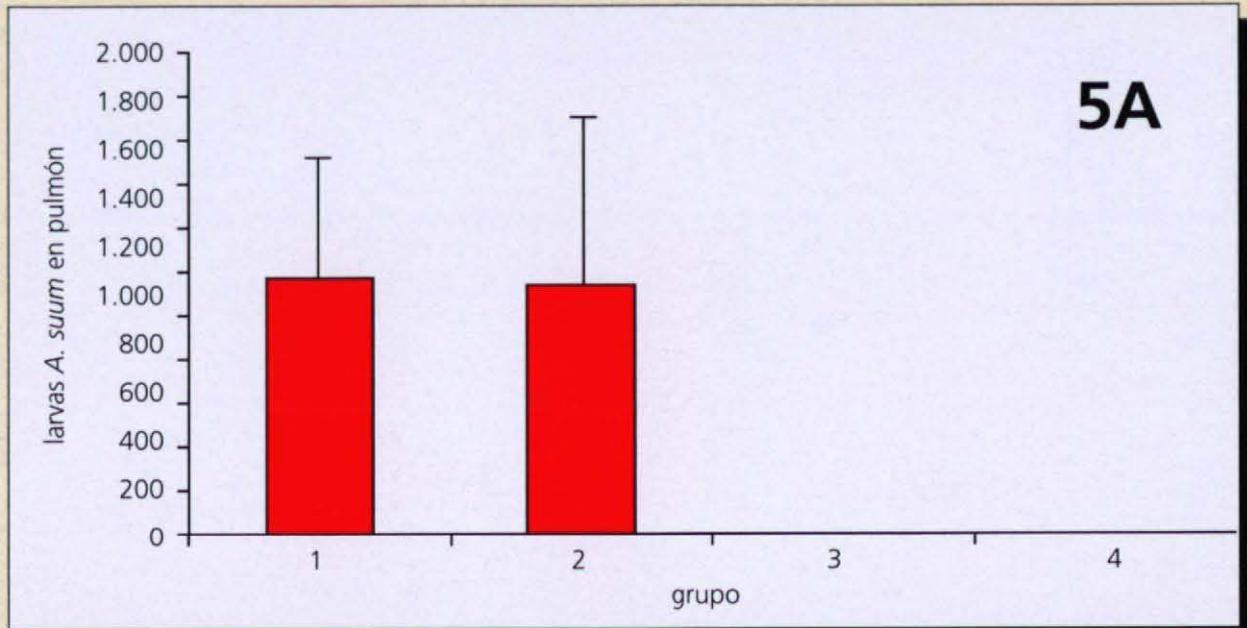
El porcentaje de eosinófilos que se observó durante el experimento se muestra en la **figura 8**. Todos los cerdos tenían una media de  $1,26 \pm 1,4\%$  de eosinófilos al principio del experimento. El día 7 postinfección el porcentaje de eosinófilos fue aumentando en los animales con infección mixta ( $7 \pm 5,6\%$ ) comparado con el resto de grupos, pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. El máximo porcentaje de eosinófilos se alcanzó el día 14 postinfección en todos los grupos. El grupo 1 (infección simple con *A. suum*) alcanzó el máximo de  $17,7 \pm 7,6\%$ , mostrando diferencias estadísticamente significativas respecto a los animales del grupo 2 ( $10 \pm 4,6\%$ ) y grupo 3 ( $6,3 \pm 1,5\%$ ). Hubo una disminución progresiva de eosinófilos en todos los grupos infectados desde el día 14 postinfección hasta el final del experimento.

## DISCUSIÓN

Se ha realizado un estudio para comprobar el tipo de interacción existente entre dos de los parásitos más frecuentes e importantes en el porcino ibérico, cuando infectan simultáneamente en dicha especie animal. Según nuestros estudios, se ha demostrado que en infecciones mixtas, llegan a pulmón un menor número de larvas migratorias de *A. suum* y de *M. apri* que en infecciones simples. Esto puede ser debido a que ambos parásitos interactúan entre sí antagonicamente, es decir, interfieren el



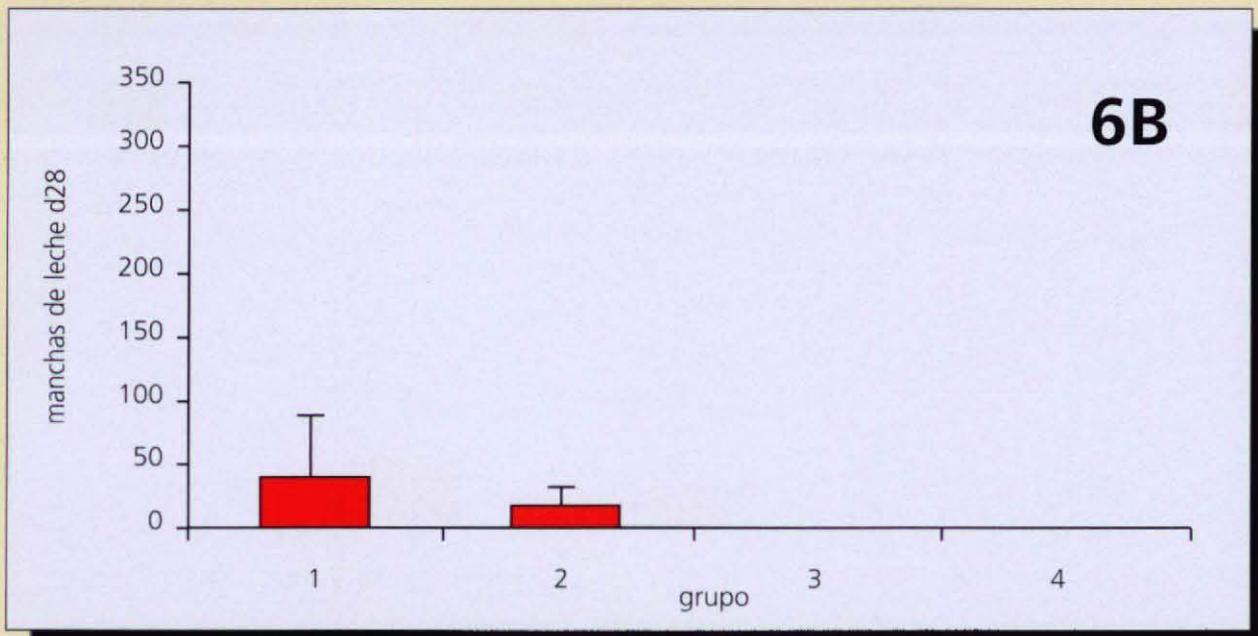
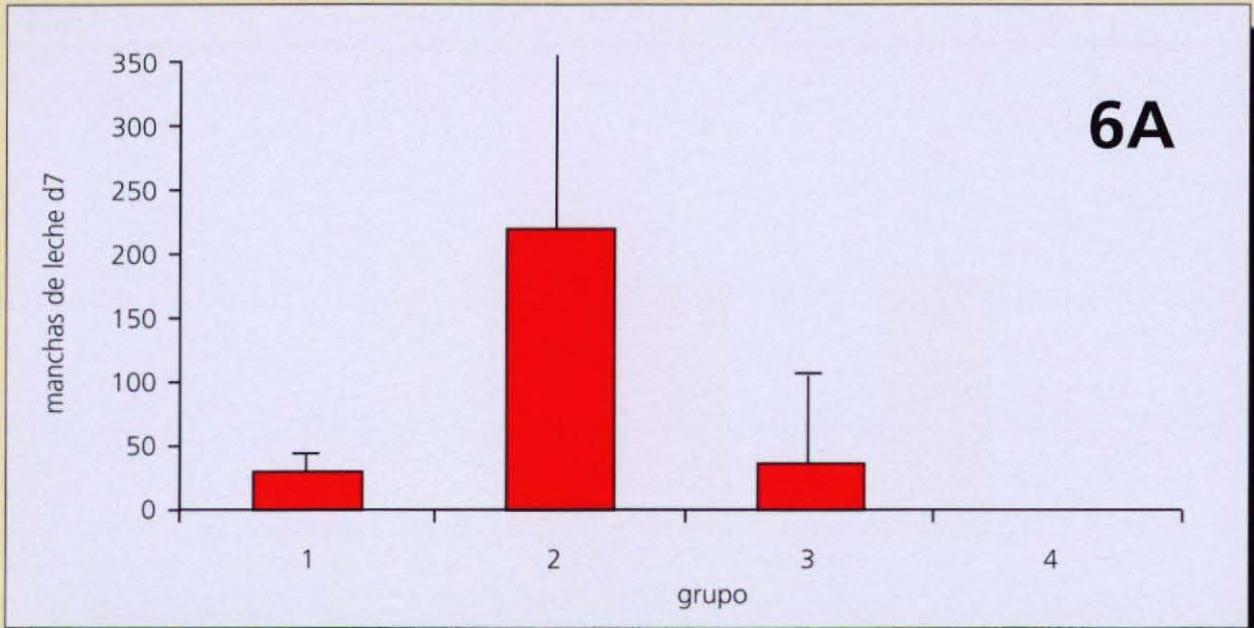
## INTERACCIÓN ENTRE *ASCARIS SUUM* Y *METASTRONGYLUS APRI* EN EL PORCINO IBÉRICO



**Figura 5A y 5B.** Número de larvas de *Ascaris suum* (A) y de *Metastrongylus apri* (B) encontradas en el pulmón al día 7 postinfección en cada uno de los grupos de estudio.

uno sobre el otro de tal manera que disminuyen las posibilidades de supervivencia de los dos parásitos. Existen varias teorías para poder explicar este fenómeno. Las larvas de *A. suum* penetran la mucosa intestinal a través del intestino grueso (revisado por Jungersen, 2002) y, si bien aún se desconoce el lugar exacto por el que migran las larvas de *M. apri* en el intestino, podría pensarse que ambos géneros podrían

“luchar” por los mismos lugares de migración y/o por los mismos recursos nutricionales (Holmes, 1973) durante su fase migratoria. Otra teoría ya postulada por otros autores (Christensen et al., 1987) sería que una especie podría producir productos tóxicos metabólicos para la segunda y/o viceversa. Por último, podrían existir factores inmunomediados que desencadenaran inmunidad cruzada en el hospedador, de



**Figura 6A y 6B.** Número de manchas de leche aparecidas en el hígado al día 7 (A) y día 28 (B) en cada uno de los grupos de estudio.

tal forma que una respuesta inmune desarrollada por el hospedador frente a una especie parásita, podría ser efectiva contra la segunda. Desgraciadamente, no tenemos resultados concluyentes que permitan determinar la veracidad de cada una de dichas teorías, si bien el antagonismo observado entre *A. suum* y *M. apri* en el porcino ibérico podría deberse incluso a la suma de todas ellas.

En la bibliografía no hemos encontrado trabajos que se basen en el estudio de la interacción entre parásitos pulmonares y gastrointestinales en la especie porcina, si bien, varios autores han estudiado dichas interacciones en la especie ovina y bovina. Así, Kloosterman y Frankena (1988) determinaron que existe un alto grado de resistencia contra parásitos del pulmón (*Dyctiocaulus viviparus*) en animales



## INTERACCIÓN ENTRE *ASCARIS SUUM* Y *METASTRONGYLUS APRI* EN EL PORCINO IBÉRICO

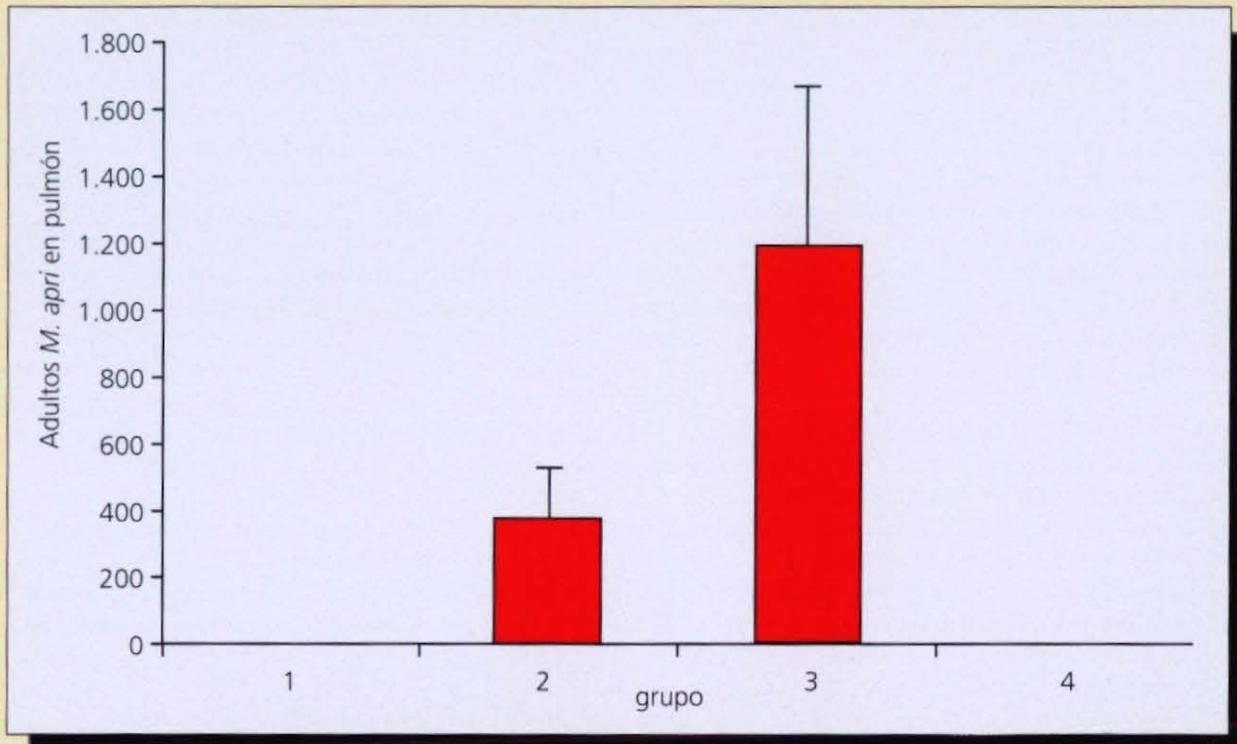


Figura 7. Número medio de adultos de *Metastrongylus apri* localizados en los bronquios y bronquiolos de los pulmones en los animales experimentales de cada uno de los grupos de estudio.

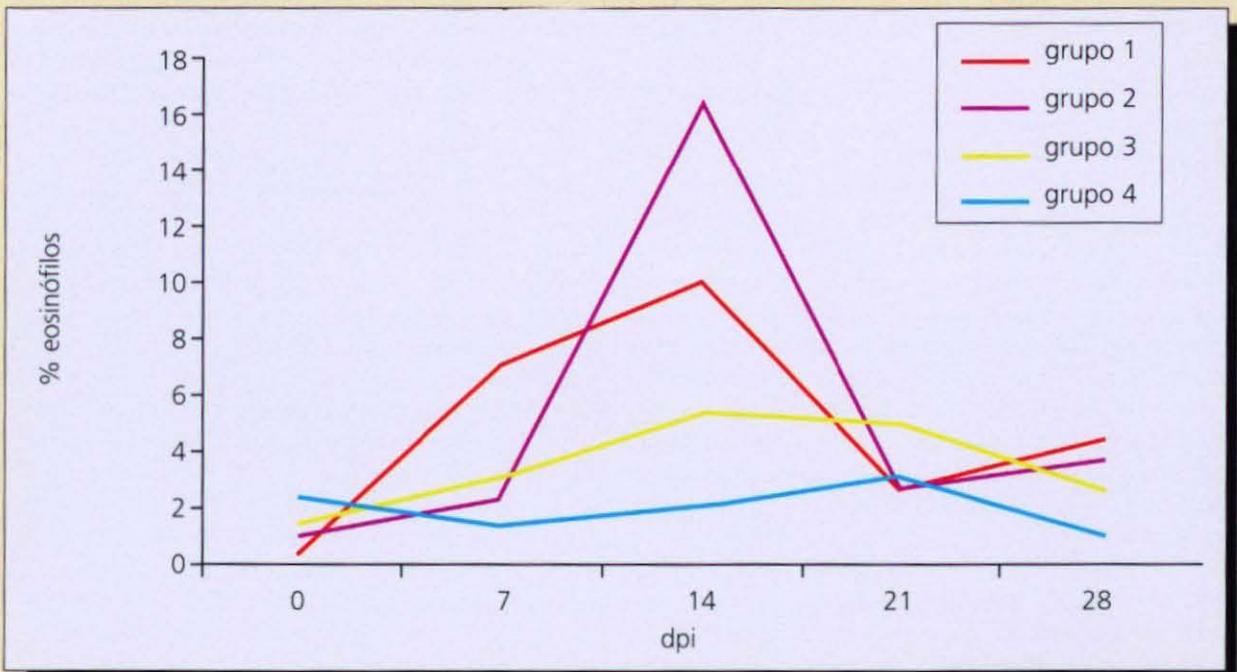


Figura 8. Evolución semanal del porcentaje de eosinófilos sanguíneos sobre el total de células blancas en cada uno de los grupos experimentales.



que habían sido previamente infectados con parásitos gastrointestinales (*Ostertagia ostertagi*, *Cooperia oncophora*) pero no viceversa. En el cerdo, se han realizado estudios basados en infecciones concomitantes entre parásitos gastrointestinales (Helwich et al., 1999) como *A. suum* y *Oesophagostomum dentatum*, encontrando una interacción antagonista entre ambos, similar a la encontrada por nosotros, de tal modo que cerdos que han sido infectados previamente con *A. suum* tuvieron menor número de huevos en heces de *O. dentatum* y de menor tamaño que los que habían sido infectados solo con *Oesophagostomum*.

A pesar de esta interacción antagónica, en nuestros estudios hemos observado una respuesta sinérgica en cuanto al número de manchas de leche en hígado al día 7 postinfección, ya que la infección concomitante desembocó en un mayor número de manchas de leche que la infección simple. Estos datos son concordantes con los observados por Helwich et al. (1999), que mostraron también un mayor número de manchas de leche en animales con infección mixta por *A. suum* y *O. dentatum* que con infección simple, pero no con los estudios de Helwich y Bogh (1998) quienes demostraron que animales previamente infectados con *Schistosoma japonicum* y retados con *A. suum* tuvieron menor número de manchas de leche que los infectados solamente con *A. suum*. La explicación de nuestros resultados es que existe una mayor respuesta orgánica del animal frente a la migración de las larvas de *A. suum* y/o *M. apri* cuando son administrados conjuntamente que es la responsable de la aparición de las manchas de leche (Roneus, 1966; Eriksen, 1981).

Precisamente, esa mayor respuesta orgánica del animal en fases tempranas cuando existe infección concomitante parece ser la causante de que, en fases más avanzadas, se encuentren menor número de adultos y larvas de *M. apri* en pulmón y menor número de larvas de *A. suum* en pulmón e intestino, en dicha infección mixta que en infección simple. No obstante, esta hipótesis debe ser estudiada más en profundidad mediante el estudio de la respuesta inmune específica y cruzada entre ambos parásitos a lo largo del estudio.

La interacción antagónica observada en la infección mixta, también provocó que un menor número de animales presentaran sintomatología respiratoria que los de infección simple por *M. apri*. Como ya han comentado otros autores (Christensen et al., 1987), existen multitud de limitaciones para poder

extrapolar los resultados obtenidos en condiciones experimentales, con lo que ocurre en el poliparasitismo natural. Este hecho, junto con la influencia que multitud de factores ecológicos ejercen sobre el patrón de las infecciones naturales mixtas, hacen que sea muy difícil predecir las consecuencias de infecciones concomitantes en condiciones naturales. No obstante, el efecto antagónico entre ambos parásitos, coincidente con otros estudios de similares características en otras especies, así como el hecho de que las infecciones mixtas representan la norma en la naturaleza y no la excepción, hacen posible postular que dicho efecto sea una de las razones por las que generalmente se observa una sobredispersión de las parasitosis en la naturaleza.

En resumen, podríamos indicar que nuestros resultados han mostrado una interacción antagónica entre *M. apri* y *A. suum* cuando son suministrados simultáneamente a cerdos ibéricos en condiciones experimentales.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo ha sido financiado íntegramente por la Consejería de Educación, Ciencia y Tecnología de la Junta de Extremadura a través del proyecto 2PR03A089. A la Granja Encinar de Cabezón, y en su nombre a D. Pedro Lancho, por su colaboración en la cesión de cerdos y cuidado de éstos en la primera edad. A Tomás de Sande, Encarnación Gutiérrez, Isabel Sáenz y Javier Fernández por su apreciable ayuda en el manejo de los animales.

## BIBLIOGRAFÍA

Ajayi JA, Arabs WL, Adeleye GA, 1988. Helminths and protozoa of pigs on the Jos plateau, Nigeria: Occurrence, age, incidence and seasonal distribution. Bull. Anim. Health Prod. Afr. 36, 47-54.

Borgsteede FHM, 1981. Experimental cross-reaction with gastrointestinal nematodes of sheep and cattle. Parasitol. Res. 65, 1-10.

Buck AA, Anderson RI, Macrae AA, Fain A, 1978. Epidemiology and poly-parasitism I. Occurrence, frequency and distribution of multiple infections in rural communities in Chad, Peru, Afghanistan and Zaire. Tropenmedizin und Parasitologie 29, 61-70.

Campbell NJ, Kelly JD, Townsend RB, Dineen JK, 1977. The stimulation of resistance in sheep to *Fasciola*



## INTERACCIÓN ENTRE *ASCARIS SUUM* Y *METASTRONGYLUS APRI* EN EL PORCINO IBÉRICO

- hepatica by infection with *Cysticercus tenuicollis*. Int. J. Parasitol. 7, 347-351.
- Christensen NO, Nansen P, Fagbemi BO, Monrad J, 1987. Heterologous antagonistic and synergistic interactions between helminths and between helminths and protozoans in concurrent experimental infection of mammalian hosts. Parasitol. Res. 73, 387-410.
- Cox FEG, 2001. Concomitant infections, parasites and immune responses. Parasitology 122, S23-S38.
- Dash KM, 1981. Interaction between *Oesophagostomum columbianum* and *Oesophagostomum venulosum* in sheep. Int. J. Parasitol. 11, 201-207.
- Dobson RJ, Barnes EH, 1995. Interaction between *Ostertagia circumcincta* and *Haemonchus contortus* infection on young lambs. Int. J. Parasitol. 25, 495-515.
- Eriksen L (1981). Host parasite relations in *Ascaris suum* infection in pigs and mice. Royal Veterinary and Agricultural University. commissioned by Carl F. Mortensen, Copenhagen.
- García-Vallejo TB, 1999. Endoparasitosis del porcino Ibérico en Extremadura (España): Epidemiología y control. Tesis Doctoral. Universidad de Extremadura, España.
- Helwich AB, Bogh HO, 1998. Recovery and distribution of *Ascaris suum* superimposed on a *Schistosoma japonicum* infection in pigs. Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health 29 (4), 723-729.
- Helwich AB, Christensen CM, Roepstorff, A, Nansen P, 1999. Concurrent *Ascaris suum* and *Oesophagostomum dentatum* infections in pigs. Vet. Parasitol. 82, 221-234.
- Holmes JC, 1961. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) I. General effects and comparison with crowding. J. Parasitol. 47, 209-216.
- Holmes JC, 1972. Site selection by parasitic helminths: Interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. Can. J. Zool. 51, 333-347.
- Holmes JC, 1973. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation and their importance to the development of the helminth communities. Can. J. Zool. 51, 333-347.
- Jungersen G, 2002. Immunity and immune responses to *Ascaris suum* in pigs. In: The geohelminths: *Ascaris*, *Trichuris* and Hookworm by Holland and Kennedy. Kluwer Academic Publishers, Boston, London, 105-124.
- Kloosterman A, Frankena K, 1988. Interactions between lungworms and gastrointestinal worms in calves. Vet. Parasitol. 26, 305-320.
- Monrad J, Christensen NO, Nansen P, Frandsen F, 1981. Resistance to *Fasciola hepatica* in sheep harbouring primary *Schistosoma bovis* infections. J. Helminthol. 55, 261-271.
- Pérez-Martín E, Serrano F, Reina D, Breña M, Navarrete, I., (1991). Efecto de la climatología sobre la parasitofauna del cerdo ibérico de montanera en el sur de Extremadura (España). En I congreso Internacional de las Asociaciones Suboccidental - Europeas de Parasitología (ed. Mas-Coma S, Esteban J G, Bargues M D, Valero M. A, & Galán-Puchades M T), p. 297. J. Aguilar Press, Valencia.
- Petney TN, Andrews RH, 1998. Multiparasite communities in animals and humans: frequency, structure and pathogenic significance. Int. J. Parasitol. 28, 377-393.
- Reinecke RK, de Villiers IL, Joubert G, 1982. The effect of pre-dosing calves with *Trichostrongylus axei* on subsequent challenge with *Haemonchus placei*. Onderstepoort J. Vet. Res. 49, 159-161.
- Roberts FHS, 1940. The incidence, prevalence and distribution of the helminths infecting the lungs and alimentary tract of the pigs in Queensland. Aust. Vet. J. 16, 259-266.
- Roepstorff A, Jorsal SE, 1989. Prevalence of helminth infections in swine in Denmark. Vet. Parasitol. 33, 231-239.
- Roneus O, 1966. Studies on the aetiology and pathogenesis of white spots in the liver of pigs. Acta Vet. Scand. 7 suppl, 16, 7-112.
- Satrija F, Nansen, 1993. Experimental concurrent infection with *Ostertagia ostertagi* and *Cooperia oncophora* in the calf. Res. Vet. Sci. 55, 92-97.