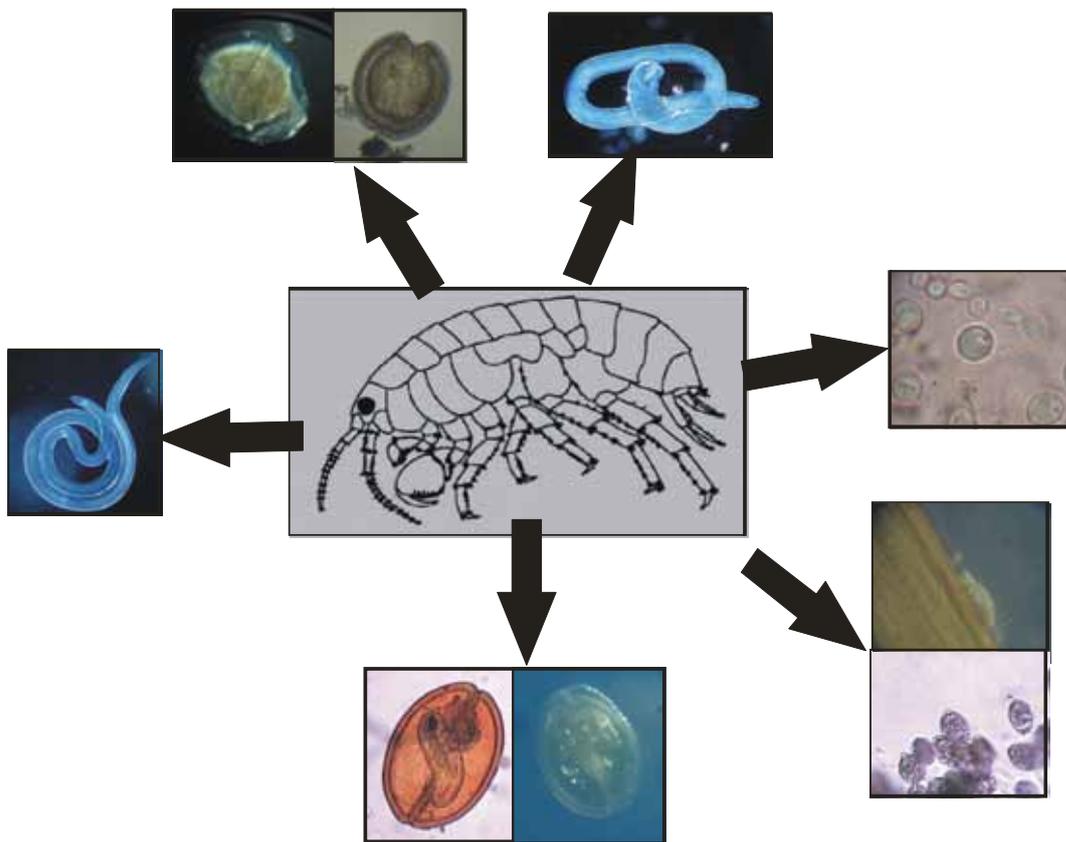


ESTRATEGIAS DE TRANSMISIÓN DE ACANTOCÉFALOS EN AMBIENTES ACUÁTICOS ANDINO PATAGÓNICOS



Licenciado Carlos Alejandro Rauque Pérez

Director: Doctora Liliana Semenas

Tesis para optar al grado de Doctor en Ciencias Biológicas

Doctorado en Biología - Universidad Nacional del Comahue

2007



Centro Regional
Universitario Bariloche

*Dedicado a mi esposa Irma
y a mi hijo Julián*

ÍNDICE ABREVIADO

Índice abreviado	I
Índice	II
Índice de figuras	VII
Índice de tablas	XII
Resumen	1
Abstract	5
Introducción general	8
Objetivos	12
Capítulo 1: Características generales de los acantocéfalos, del área de estudio y de los hospedadores.....	13
Capítulo 2: Metodología general.....	33
Capítulo 3: Alteraciones provocadas por acantocéfalos en los anfípodos.....	36
Capítulo 4: Interacciones entre los acantocéfalos larvales.....	67
Capítulo 5: Rol de <i>Galaxias maculatus</i> en los procesos de transmisión de <i>Acanthocephalus tumescens</i> y de <i>Pomphorhynchus patagonicus</i>	81
Capítulo 6: Dinámica de la infección de <i>Acanthocephalus tumescens</i> y de <i>Corynosoma</i> sp. en sus hospedadores intermediarios.....	95
Capítulo 7: Distribución, riqueza y similitud de los acantocéfalos y otros organismos asociados a los anfípodos en los ambientes patagónicos.....	129
Conclusiones	162
Referencias bibliográficas	166
Agradecimientos	186
Apéndice 1: Descripción de <i>Corynosoma</i> sp.....	187
Apéndice 2: Rauque, C. A. & L. Semenas, 2007. Infection pattern of two sympatric acanthocephalan species in the amphipod <i>Hyaella patagonica</i> (Amphipoda: Hyaellidae) from Lake Mascaridi (Patagonia, Argentina). Parasitology Research, 100: 1271-1276.....	197

ÍNDICE

Resumen	1
Abstract	5
Introducción general	8
Objetivos	12

CAPÍTULO 1: Características generales de los acantocéfalos, del área de estudio y de los hospedadores

1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS ACANTOCÉFALOS	13
2. ÁREA DE ESTUDIO	
Generalidades.....	15
Lago Mascardi.....	17
Laguna Fantasma.....	19
Laguna Los Juncos.....	20
Otros ambientes.....	22
3. HOSPEDADORES	
Generalidades	
Anfípodos.....	24
Peces.....	27
Aves.....	29
Hospedadores del lago Mascardi.....	29
Hospedadores de la laguna Fantasma.....	29
Hospedadores de la laguna Los Juncos.....	31

CAPÍTULO 2: Metodología general

1. TOMA DE MUESTRAS	
1.1. Anfípodos	33
1.2. Peces	34
2. TRATAMIENTO DE LAS MUESTRAS	
2.1. Anfípodos	34
2.2. Peces	34
3. ENSAYOS EXPERIMENTALES	
3.1. Anfípodos	34
3.2. Peces	35
4. TRATAMIENTO DE LOS DATOS	35

CAPÍTULO 3: Alteraciones provocadas por acantocéfalos en los anfípodos

Introducción	36
Objetivos	38
Materiales y métodos	39
1. ALTERACIONES EN LA LOCOMOCIÓN	39
1.1. Experiencia de reacción a la luz.....	39
1.2. Experiencia de medición de tasa de movimiento.....	40
2. ALTERACIONES EN LA COLORACIÓN	41
2.1 Coloración de los anfípodos y de los parásitos.....	41
2.2 Determinación de la concentración de los carotenoides.....	41
<i>Extracción de pigmentos</i>	41
3. ALTERACIONES EN LA MORFOLOGÍA EXTERNA Y EN LA SEXUALIDAD DE LOS ANFÍPODOS	42
4. ALTERACIONES EN LA REPRODUCCIÓN	42
4.1. Alteraciones en la formación de las parejas.....	42
<i>Análisis de las longitudes de los anfípodos apareados y no apareados</i>	42
<i>Análisis de la prevalencia de los anfípodos apareados y no apareados</i>	43
4.2. Modificaciones en el desarrollo gonadal de las hembras.....	43
Resultados	44
1. ALTERACIONES EN LA LOCOMOCIÓN	44
1.1. Experiencia de reacción a la luz.....	44
1.2. Experiencia de medición de la tasa de movimiento.....	45
2. ALTERACIONES EN LA COLORACIÓN	46
2.1. Coloración de los anfípodos y de los parásitos.....	46
2.1.1. Coloración de los anfípodos.....	46
2.1.2. Coloración de los parásitos.....	47
2.2. Determinación de la concentración de los carotenoides.....	47
3. ALTERACIONES EN LA MORFOLOGÍA EXTERNA Y EN LA SEXUALIDAD DE LOS ANFÍPODOS	48
4. ALTERACIONES EN LA REPRODUCCIÓN	54
4.1. Alteraciones en la formación de las parejas.....	54
<i>Análisis de las longitudes de los anfípodos apareados y no apareados</i>	54
<i>Análisis de la prevalencia de los anfípodos apareados y no apareados</i>	55
4.2. Modificaciones en el desarrollo gonadal de las hembras.....	57

Discusión	60
1. ALTERACIONES EN LA LOCOMOCIÓN.....	60
2. ALTERACIONES EN LA COLORACIÓN DE LOS ANFÍPODOS Y DE LOS PARÁSITOS.....	62
3. ALTERACIONES EN LA MORFOLOGÍA EXTERNA Y EN LA SEXUALIDAD DE LOS ANFÍPODOS.....	63
4. ALTERACIONES EN LA REPRODUCCIÓN.....	64
CAPÍTULO 4: Interacciones entre los acantocéfalos larvales	
Introducción	67
Objetivos	68
Materiales y métodos	69
Resultados	70
1. CARACTERÍSTICAS DE LA INFECCIÓN POR <i>CORYNOSOMA</i> SP.....	70
1.1. Distribución de la infección en la población de hospedadores.....	70
1.2. Variación del volumen de los cistacantos respecto de la categoría de infección.....	70
1.3. Variación mensual del volumen de los cistacantos.....	71
1.4. Variación del volumen de los cistacantos respecto de la longitud del hospedador.....	72
2. CARACTERÍSTICAS DE LA INFECCIÓN POR <i>ACANTHOCEPHALUS TUMESCENS</i>	73
2.1. Distribución de la infección en la población de hospedadores.....	73
2.2. Variación del volumen de los cistacantos respecto a la categoría de infección.....	74
2.3. Variación mensual del volumen de los cistacantos.....	74
2.4. Variación del volumen de los cistacantos respecto de la longitud del hospedador.....	75
3. COMPARACIÓN ENTRE LAS CARACTERÍSTICAS DE LAS INFECCIONES POR CISTACANTOS DE LAS DOS ESPECIES DE ACANTOCÉFALOS.....	76
Discusión	78
CAPÍTULO 5: Rol de <i>Galaxias maculatus</i> en los procesos de transmisión de <i>Acanthocephalus tumescens</i> y de <i>Pomphorhynchus patagonicus</i>	
Introducción	81
Objetivos	82
Materiales y métodos	83
<i>Infección de los peces</i>	83

<i>Características de los acantocéfalos</i>	84
<i>Tasa de transmisión</i>	84
1. TRANSMISIÓN DE <i>ACANTHOCEPHALUS TUMESCENS</i>	85
2. TRANSMISIÓN DE <i>POMPHORHYNCHUS PATAGONICUS</i>	88
Resultados	89
1. TRANSMISIÓN DE <i>ACANTHOCEPHALUS TUMESCENS</i>	89
2. TRANSMISIÓN DE <i>POMPHORHYNCHUS PATAGONICUS</i>	89
Discusión	91

CAPÍTULO 6: Dinámica de la infección de *Acanthocephalus tumescens* y de *Corynosoma* sp. en sus hospedadores intermediarios

Introducción	95
Objetivos	96
Materiales y métodos	97
<i>Toma de muestras</i>	97
Resultados	99
1. LAGO MASCARDI.....	99
1.1. Dinámica poblacional de <i>Hyaella curvispina</i>	99
1.2. Dinámica poblacional de <i>Corynosoma</i> sp. y de <i>Acanthocephalus tumescens</i>	102
2. LAGUNA FANTASMA.....	108
2.1. Dinámica poblacional de <i>Hyaella curvispina</i>	108
2.2. Dinámica poblacional de <i>Corynosoma</i> sp.....	111
3. LAGUNA LOS JUNCOS.....	115
3.1. Dinámica poblacional de <i>Hyaella curvispina</i>	115
3.2. Dinámica poblacional de <i>Corynosoma</i> sp.....	118
Discusión	122
1. DINÁMICA POBLACIONAL DE <i>HYALELLA CURVISPINA</i>	122
2. DINÁMICA POBLACIONAL DE INFECCIÓN DE LOS ACANTOCÉFALOS.....	123

CAPÍTULO 7: Distribución, riqueza y similitud de los acantocéfalos y otros organismos asociados a los anfípodos en los ambientes patagónicos

Introducción	129
Objetivos	130
Materiales y métodos	131
<i>Toma de muestras</i>	131
Resultados	133
1. AMBIENTES MUESTREADOS.....	133

2. ORGANISMOS ASOCIADOS A LOS ANFÍPODOS.....	135
2.1. Epibiontes.....	135
2.2. Endoparásitos.....	137
2.3. Acantocéfalos.....	141
3. DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS ORGANISMOS ASOCIADOS.....	143
3.1. Epibiontes.....	143
3.2. Endoparásitos.....	144
3.3. Acantocéfalos.....	146
4. RIQUEZA ESPECÍFICA Y SIMILITUD DE LOS AMBIENTES.....	148
4.1. Riqueza específica en relación con la latitud.....	148
4.2. Riqueza específica en relación con la longitud.....	149
4.3. Similitud de los ambientes.....	150
4.4. Discriminación entre los ambientes.....	152
Discusión.....	155
Conclusiones.....	162
Referencias bibliográficas.....	166
Agradecimientos.....	186
Apéndice 1: Descripción de <i>Corynosoma</i> sp.....	187
Apéndice 2: Rauque, C. A. & L. Semenas, 2007. Infection pattern of two sympatric acanthocephalan species in the amphipod <i>Hyaella patagonica</i> (Amphipoda: Hyaellidae) from Lake Mascardi (Patagonia, Argentina). Parasitology Research, 100: 1271-1276.....	197

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Fig. 1: Ciclo de vida generalizado de los acantocéfalos de agua dulce.....	14
Fig. 2: Área de estudio.....	15
Fig. 3: Ubicación de la bahía Verde en el lago Mascardi.....	18
Fig. 4: Aspecto de la bahía Verde del lago Mascardi.....	19
Fig. 5: Ubicación de la laguna Fantasma.....	19
Fig. 6: Aspecto de la laguna Fantasma.....	20
Fig. 7: Ubicación de la laguna Los Juncos.....	20
Fig. 8: Aspecto de la laguna Los Juncos.....	21
Fig. 9: Aspecto del lago Machónico (parque nacional Lanín).....	23
Fig. 10: Aspecto de la laguna Molle (parque nacional Laguna Blanca).....	23
Fig. 11: Espécimen del género <i>Hyaella</i>	24
Fig. 12: Gnatópodos de <i>Hyaella araucana</i>	25
Fig. 13: Espina del primer par de urópodos del macho.....	25
Fig. 14: Oostegitos de las hembras de <i>Hyaella curvispina</i>	25
Fig. 15: Ejemplar de <i>Galaxias maculatus</i>	28
Fig. 16: Ejemplar de <i>Percichthys trucha</i>	28
Fig. 17: Ejemplar de <i>Oncorhynchus mykiss</i>	28

CAPÍTULO 2

Fig. 18: Métodos de captura de especímenes.....	33
--	----

CAPÍTULO 3

Fig. 19: Diseño experimental.....	40
Fig. 20: Observaciones de la reacción a la luz de los anfípodos sanos e infectados con <i>Corynosoma</i> sp.....	44
Fig. 21: Observaciones de la reacción a la luz de los anfípodos sanos e infectados con <i>Acanthocephalus tumescens</i>	45
Fig. 22: Observaciones del movimiento de los anfípodos sanos e infectados con <i>Corynosoma</i> sp.....	45
Fig. 23: Ejemplar de <i>Hyaella curvispina</i>	46
Fig. 24: Cistacanto.....	47
Fig. 25: Valores de la absorbancia registrados para los anfípodos sanos e infectados por <i>Corynosoma</i> sp. en las distintas longitudes de onda.....	48
Fig. 26: Alteraciones en la morfología de los anfípodos.....	50
Fig. 27: Longitud de las hembras no apareadas y apareadas.....	54

Fig. 28: Longitud de los machos no apareados y apareados.....	54
Fig. 29: Prevalencia de las acantelas y de los cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> y de <i>Corynosoma</i> sp. en las hembras de <i>Hyalella curvispina</i>	56
Fig. 30: Prevalencia de las acantelas y de los cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> y de <i>Corynosoma</i> sp. en los machos de <i>Hyalella curvispina</i>	56
Fig. 31: Prevalencia de las infecciones con acantelas y con cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	57
Fig. 32: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados de las infecciones mixtas en la bahía Verde del lago Mascardi.....	58
Fig. 33: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados de las infecciones con cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	58
Fig. 34: Prevalencia de las acantelas y de los cistacantos de <i>Corynosoma</i> sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.....	59
Fig. 35: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados de las infecciones con cistacantos de <i>Corynosoma</i> sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.....	59
 CAPÍTULO 4	
Fig. 36: Volumen de los cistacantos de <i>Corynosoma</i> sp. en cada una de las categorías de infección.....	71
Fig. 37: Volumen promedio mensual (\pm DS) de los cistacantos de <i>Corynosoma</i> sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.....	72
Fig. 38: Volumen de los cistacantos de <i>Corynosoma</i> sp. en relación a la longitud de los anfípodos.....	73
Fig. 39: Volumen de los cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en cada una de las categorías de infección.....	74
Fig. 40: Volumen promedio mensual (\pm DS) de los cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	75
Fig. 41: Volumen de los cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en relación a la longitud de los anfípodos.....	76
 CAPÍTULO 5	
Fig. 42: Baño de inmersión para anestésiar a los peces blanco.....	83
Fig. 43: Infección experimental de los peces blanco.....	84
Fig. 44: Estados de maduración de las hembras de <i>Acanthocephalus tumescens</i>	86
Fig. 45: Tubo digestivo de <i>Galaxias maculatus</i> con <i>Acanthocephalus tumescens</i>	87
Fig. 46: Redes agalleras para la captura de ejemplares de <i>Percichthys trucha</i>	87

CAPÍTULO 6

Fig. 47: Captura de especímenes de <i>Hyaella curvispina</i>	97
Fig. 48: Longitud promedio mensual (\pm DS) de los anfípodos en la bahía Verde del lago Mascardi.....	99
Fig. 49: Longitud promedio mensual (\pm DS) de las hembras y de los machos de <i>Hyaella curvispina</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	100
Fig. 50: Longitud de las hembras y de los machos de <i>Hyaella curvispina</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	100
Fig. 51: Proporción mensual de sexos de <i>Hyaella curvispina</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	101
Fig. 52: Proporción mensual de hembras ingravidas y grávidas de <i>Hyaella curvispina</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	102
Fig. 53: Prevalencia mensual de las infecciones simples y mixtas de <i>Corynosoma</i> sp. y de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en <i>Hyaella curvispina</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	104
Fig. 54: Proporción mensual de <i>Hyaella curvispina</i> con infecciones simples y mixtas de <i>Corynosoma</i> sp. y de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en la bahía Verde del lago Mascardi..	105
Fig. 55: Prevalencia de las infecciones simples y mixtas de <i>Corynosoma</i> sp. y de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en los estados de desarrollo de <i>Hyaella curvispina</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	105
Fig. 56: Prevalencia de las infecciones simples y mixtas de <i>Corynosoma</i> sp. y de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en las clases de longitud de <i>Hyaella curvispina</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	106
Fig. 57: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	107
Fig. 58: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de <i>Corynosoma</i> sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.....	107
Fig. 59: Longitud promedio mensual (\pm DS) de los anfípodos en la laguna Fantasma.....	108
Fig. 60: Longitud promedio mensual (\pm DS) de las hembras y de los machos de <i>Hyaella curvispina</i> en la laguna Fantasma.....	109
Fig. 61: Longitud de las hembras y de los machos de <i>Hyaella curvispina</i> en la laguna Fantasma.....	109
Fig. 62: Proporción mensual de los sexos de <i>Hyaella curvispina</i> en la laguna Fantasma.....	110
Fig. 63: Proporción mensual de hembras ingravidas y grávidas de <i>Hyaella curvispina</i> en la laguna Fantasma.....	110
Fig. 64: Prevalencia mensual de <i>Corynosoma</i> sp. en <i>Hyaella curvispina</i> en la laguna	

Fantasma.....	112
Fig. 65: Prevalencia de <i>Corynosoma</i> sp. en los estados de desarrollo de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Fantasma.....	112
Fig. 66: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados en las infecciones con <i>Corynosoma</i> sp. en los estados de desarrollo de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Fantasma.....	113
Fig. 67: Prevalencia de <i>Corynosoma</i> sp. en las clases de longitud de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Fantasma.....	113
Fig. 68: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de <i>Corynosoma</i> sp. en la laguna Fantasma.....	114
Fig. 69: Longitud promedio mensual (\pm DS) de los ejemplares de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	115
Fig. 70: Longitud promedio mensual (\pm DS) de las hembras y de los machos de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	116
Fig. 71: Longitud de las hembras y de los machos de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	116
Fig. 72: Proporción mensual de los sexos de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	117
Fig. 73: Proporción mensual de hembras ingravidas y grávidas de <i>Hyalella curvispina</i> en laguna Los Juncos.....	117
Fig. 74: Prevalencia mensual de <i>Corynosoma</i> sp. en <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	119
Fig. 75: Prevalencia de <i>Corynosoma</i> sp. en los estados de desarrollo de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	119
Fig. 76: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados en las infecciones con <i>Corynosoma</i> sp. en los estados de desarrollo de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	120
Fig. 77: Prevalencia de <i>Corynosoma</i> sp. en las clases de longitud de <i>Hyalella curvispina</i> en la laguna Los Juncos.....	120
Fig. 78: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de <i>Corynosoma</i> sp en la laguna Los Juncos.....	121
 CAPÍTULO 7	
Fig. 79: Captura de <i>Hyalella</i> spp.....	131
Fig. 80: Epibiontes sobre el exoesqueleto de <i>Hyalella</i> spp.....	137
Fig. 81: Endoparásitos registrados en <i>Hyalella</i> spp.....	140

Fig. 82: Larvas de acantocéfalos en <i>Hyalella</i> spp.....	142
Fig. 83: Riqueza específica de los organismos asociados a <i>Hyalella</i> spp. versus la latitud.....	149
Fig. 84: Riqueza específica de los endoparásitos de <i>Hyalella</i> spp. versus la latitud.....	149
Fig. 85: Riqueza específica de los organismos asociados a <i>Hyalella</i> spp. versus la longitud.....	150
Fig. 86: Riqueza específica de los endoparásitos de <i>Hyalella</i> spp. versus la longitud.....	150
Fig. 87: Análisis de Agrupamiento para caracterizar a los ambientes por la presencia de organismos asociados en <i>Hyalella</i> spp.....	151
Fig. 88: Análisis de Agrupamiento para caracterizar a los ambientes por la presencia de endoparásitos en <i>Hyalella</i> spp.....	152
Fig. 89: Función discriminante entre los ambientes de la vertiente Atlántica y Pacífica.....	153
Fig. 90: Presencia de <i>Corynosoma</i> sp. entre los ambientes de la vertiente Atlántica y Pacífica.....	154
Fig. 91: Presencia de <i>A. tumescens</i> entre los ambientes de la vertiente Atlántica y Pacífica.....	154

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO 1

Tabla 1: Listado de otros ambientes muestreados.....	22
Tabla 2: Listado de taxones planctónicos y bentónicos registrados en la laguna Fantasma.....	30
Tabla 3: Listado de aves registradas en la laguna Fantasma.....	31
Tabla 4: Listado de aves registradas en la laguna Los Juncos y sus cercanías.....	32

CAPÍTULO 3

Tabla 5: Número de réplicas de anfípodos sanos e infectados con acantocéfalos.....	39
Tabla 6: Caracteres sexuales según estados de desarrollo de los anfípodos.....	42
Tabla 7: Sexo, caracteres sexuales y estatus de infección con acantocéfalos en los anfípodos con alteraciones morfológicas de la bahía Verde del lago Mascardi.....	49
Tabla 8: Presencia de gnatópodos normales y agrandados en hembras de anfípodos sanos e infectados con larvas de <i>Corynosoma</i> sp. en la laguna Fantasma.....	51
Tabla 9: Presencia de alteraciones morfológicas en anfípodos sanos e infectados con larvas de <i>Acanthocephalus tumescens</i> y de <i>Corynosoma</i> sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.....	53
Tabla 10: Datos de las infecciones con acantelas y con cistacantos de <i>Acanthocephalus tumescens</i> y de <i>Corynosoma</i> sp. en las hembras apareadas y no apareadas en la bahía Verde del lago Mascardi.....	55

CAPÍTULO 4

Tabla 11: Comparación de la distribución de la infección y del volumen y su variación estacional en los cistacantos de <i>Corynosoma</i> sp. y de <i>Acanthocephalus tumescens</i>	77
---	-----------

CAPÍTULO 5

Tabla 12: Cronograma de matanza.....	88
Tabla 13: Características de la infección del grupo control de <i>Galaxias maculatus</i> y del grupo blanco de <i>Percichthys trucha</i>	89
Tabla 14: Características de la infección del grupo fuente de <i>Galaxias maculatus</i> y del grupo blanco de <i>Oncorhynchus mykiss</i>	90

CAPÍTULO 6

Tabla 15: Datos mensuales de las infecciones simples y mixtas de <i>Corynosoma</i> sp. y de <i>Acanthocephalus tumescens</i> en la bahía Verde del lago Mascardi.....	103
Tabla 16: Datos de la infección mensual de <i>Corynosoma</i> sp. en la laguna Fantasma.....	111

Tabla 17: Datos de la infección mensual de <i>Corynosoma</i> sp. en la laguna Los Juncos....	118
---	------------

CAPÍTULO 7

Tabla 18: Listado de ambientes, provincias, tamaño de muestra, fecha de colección y vertiente.....	134
Tabla 19: Taxones, especies, tipo de asociación y sitio de infección de los organismos asociados a <i>Hyalella</i> spp.....	135
Tabla 20: Listado de epibiontes registrados por ambiente y por provincia.....	144
Tabla 21: Listado de endoparásitos (excluyendo los acantocéfalos) registrados por ambiente y por provincia.....	145
Tabla 22: Listado de los acantocéfalos registrados por ambiente y por provincia.....	146
Tabla 23: Codificación de las figuras, sitios utilizados y riqueza de endoparásitos y de organismos asociados a los anfípodos.....	148
Tabla 24: Coeficientes estandarizados de las funciones canónicas discriminantes.....	152
Tabla 25: Resumen de la discriminación de los lagos.....	152
Tabla 26: Correlación canónica y autovalores del análisis discriminante.....	153
Tabla 27: Nivel de significación de las funciones canónicas discriminantes.....	153

RESUMEN

La mayoría de los estudios sobre ecología de poblaciones y de comunidades de parásitos han sido realizados en los hospedadores definitivos, sin embargo existen escasos conocimientos acerca de los hospedadores intermediarios, incluyendo estudios sistemáticos, de los ciclos de vida y de la dinámica de las infecciones.

El ciclo de vida de los acantocéfalos acuáticos incluye a un crustáceo como hospedador intermediario y a un vertebrado (pez, ave o mamífero) como hospedador definitivo. Además puede existir piscivoría entre los hospedadores vertebrados, generando condiciones para que las larvas y los adultos del parásito puedan transmitirse por procesos de paratenia o de transmisión postcíclica. Adicionalmente, las larvas de acantocéfalos pueden provocar cambios comportamentales y/o morfológicos en el hospedador intermediario que facilitarían su transmisión hacia el hospedador definitivo. La co-ocurrencia de una o más especies de acantocéfalos en el mismo hospedador puede generar interacciones de naturaleza positiva (sinergia) o negativa (competencia).

En Patagonia, se ha registrado la presencia de dos especies de acantocéfalos, *Acanthocephalus tumescens* y *Pomphorhynchus patagonicus*, que utilizan a peces como hospedadores definitivos y a anfípodos del género *Hyaella* como hospedadores intermediarios. La distribución conocida de *A. tumescens* sería más amplia en la vertiente Pacífica mientras que en la Atlántica, ambas especies estarían similarmente distribuidas registrándose al este de la cordillera de los Andes sólo en cinco cuerpos de agua simultáneamente. Estudios previos en *A. tumescens* y en *P. patagonicus* abordaron distintos aspectos taxonómicos y ecológicos, centrándose sobre la dinámica de la infección en peces. No existen estudios sobre los anfípodos, que incluyan características de su ciclo de vida, de la dinámica de infección por acantocéfalos y la de sus organismos asociados.

El objetivo general de esta tesis es caracterizar las estrategias de transmisión de especies de acantocéfalos en ambientes acuáticos andino patagónicos.

Se capturaron anfípodos en seis ambientes transitorios y 37 permanentes localizados entre el lago Los Barriales (38°27'S - 68°44'O, Neuquén) y el lago Roca (54°55'S - 68°30'O Tierra del Fuego). Los ejemplares fueron colectados con diferente periodicidad y utilizados para estudios experimentales y ecológicos. Además, se colectaron en la naturaleza, especímenes de *Galaxias maculatus* (puyen) y de *Percichthys trucha* (perca) que junto con especímenes de *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris) de cultivo fueron utilizados con fines experimentales.

Los anfípodos presentaron un ciclo de vida estacional en los ambientes de la provincia de Río Negro (bahía Verde del lago Mascardi, lagunas Fantasma y Los Juncos). La

liberación de las crías se produjo desde finales del invierno hasta principios del otoño y solamente la laguna Fantasma, un ambiente transitorio con sequías cíclicas, presentó algunas diferencias.

Se registraron cuatro especies de acantocéfalos (*A. tumescens*, *P. patagonicus*, *Corynosoma* sp. y *Polymorphus* sp.). Las dos últimas son citadas por primera vez en anfípodos en Patagonia y utilizarían a aves acuáticas como hospedadores definitivos.

Los anfípodos parasitados con *A. tumescens* y con *Corynosoma* sp. presentaron fototropismo positivo, fueron más oscuros, estuvieron menos frecuentemente en precópula y las hembras sin gónadas fueron las más infectadas. Además, los anfípodos infectados con *Corynosoma* sp. presentaron igual tasa de actividad, una menor concentración de carotenoides y algunos mostraron alteraciones morfológicas que indican intersexualidad. Estas alteraciones comportamentales, morfológicas y anatómicas aumentarían las probabilidades de transmisión hacia el hospedador definitivo.

Sólo los cistacantos de *A. tumescens* presentaron competencia intraespecífica y no se registró competencia interespecífica entre *A. tumescens* y *Corynosoma* sp. Este último fenómeno puede ser atribuido a las distintas rutas de transmisión de ambas especies y a la presencia de segregaciones en la infección (estacional, por tamaño y por estado de desarrollo del hospedador intermediario).

Los cistacantos de ambas especies fueron más grandes en los anfípodos de mayor tamaño y presentaron una variación estacional del volumen, con sus mayores valores en primavera y los menores en otoño e invierno. Este patrón influenciaría la condición física de los cistacantos mejorando las chances de transmisión hacia el hospedador definitivo considerando que las larvas más grandes generarían adultos más grandes que alcanzarían la madurez en menor tiempo y producirían un mayor número de huevos.

Galaxias maculatus actúa tanto en la transmisión de *A. tumescens* como en la de *P. patagonicus* hacia peces ictiófagos nativos e introducidos. Sin embargo, su rol sería más importante en la primera especie considerando que en *G. maculatus* su estatus como hospedador es alto y además existe mayor especificidad de la segunda.

En la bahía Verde, *A. tumescens* presentó mayores valores de prevalencia en invierno e infectó a los anfípodos juveniles más pequeños mientras que *Corynosoma* sp., los presentó en primavera e infectó a los machos de tamaño intermedio a grande. Las infecciones mixtas fueron más frecuentes en los anfípodos de tamaño intermedio. Esta

segregación estacional y por tamaño y por estado de desarrollo de los anfípodos, evitaría las coinfecciones considerando que ambas especies utilizan hospedadores definitivos diferentes.

La infección con *Corynosoma* sp. fue estacional en los tres ambientes analizados con sus mayores valores en primavera, aunque difirió en la laguna Fantasma, dado que sus valores de prevalencia fueron menos variables en este ambiente, diferencias que pueden estar asociadas a los patrones de sequía estacionales de la laguna. Mientras que la bahía Verde del lago Mascaradi y la laguna Los Juncos presentaron mayores similitudes en la infección que estarían relacionadas con la mayor estabilidad debido a la permanencia continua del agua. *Corynosoma* sp. infectó a todos los estados de desarrollo y a casi todas las clases de longitud de los anfípodos, sin embargo en la laguna Fantasma se distribuyó preferentemente en los machos más grandes y en la laguna Los Juncos, en los indeterminados de tamaño intermedio a grande. Considerando la presencia de acantelas, puede inferirse que existiría un mayor reclutamiento de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. generalmente en el verano, que coincide con los mayores valores de temperatura registrados en estos ambientes.

Las especies de acantocéfalos analizadas presentaron en los ambientes acuáticos andino patagónicos complejas estrategias que facilitarían la transmisión hacia los hospedadores definitivos que incluyen alteraciones en el comportamiento (fototropismo), en la morfología (carotenoides) y en la anatomía (intersexualidad) y segregación estacional, por tamaño y por estados de desarrollo del hospedador intermediario.

Los organismos asociados a los anfípodos en los 43 ambientes muestreados en la región andino patagónica corresponden a 19 especies (epibiontes y endoparásitas) mayoritariamente ubicadas en el hemocele. De las cuatro especies de acantocéfalos registradas, entre las autogénicas *A. tumescens* estuvo más distribuida que *P. patagonicus* mientras que entre las alogénicas, *Corynosoma* sp. estuvo más distribuida que *Polymorphus* sp. Los peritríquidos y *Corynosoma* sp. fueron los organismos más ampliamente distribuidos (27 y 24 ambientes, respectivamente) mientras que el ciclofilideo sp. 4 y el microfárido sp. 1 fueron los menos distribuidos (1 y 2 ambientes, respectivamente). Se encontró un gradiente decreciente en la riqueza de los organismos asociados a *Hyalella* spp., desde el este hacia el oeste y desde el norte hacia el sur. En el análisis de similitud, las lagunas del parque nacional Laguna Blanca conformaron un grupo homogéneo probablemente como consecuencia de la presencia exclusiva de *Polymorphus* sp. Los demás grupos reunieron ambientes con características diferentes y sólo en los conformados por la laguna Antonio (parque nacional Laguna Blanca) y el lago

Roca (Tierra del Fuego) la similitud puede ser explicada por el carácter transitorio, la poca profundidad y la ausencia de plantas acuáticas en sus costas para el primero y la latitud para el segundo.

ABSTRACT

Generally the ecological studies about populations and communities of parasites have been done in the definitive hosts, however is necessary to know characteristics of intermediate host as biology and dynamics of parasite infections.

The life cycle of aquatic acanthocephalans includes a crustacean as intermediate host and a vertebrate (fish, birds and mammals) as definitive host. Predation can occur among definitive hosts, being larvae and adults of parasite transmitted by paratenia and post-cyclic transmission. Larvae of acanthocephalans can produce behavioural and/or morphological changes in the intermediate host that increase probabilities of transmission to the definitive host. Furthermore, when two or more species of acanthocephalan co-infect the same host, some positive (synergy) or negative (competition) interactions could occur.

In Patagonia, two acanthocephalan species, *Acanthocephalus tumescens* and *Pomporhynchus patagonicus* has been recorded. Both species are parasites of native and introduced fishes as definitive hosts and amphipods belonging to the genus *Hyaella* as intermediate host. *Acanthocephalus tumescens* would be more distributed in the Pacific basin meanwhile in the Atlantic one, both species would be similarly distributed, being simultaneously recorded in the east of Andes only in five freshwater environments.

Previous studies only investigated several aspects of the taxonomy and the ecology of *A. tumescens* and *P. patagonicus*, focused on the dynamics of infection in fish, the definitive host. In Patagonian freshwater environments, there are no studies about the life cycle of amphipods, neither about the acanthocephalan dynamics of infection nor its associated organisms.

The main objective of this work is to characterize the strategies of transmission of the acanthocephalan species in Andean Patagonian freshwater environments.

Amphipods were collected from six temporary and 37 permanent environments located between the provinces of Neuquén (Lake Los Barriales; 38°27'S - 68°44'W) and Tierra del Fuego (Lake Roca; 54°55'S - 68°30'W). Specimens were captured with different periodicity and used for experimental and ecological studies. Besides, specimens of *Galaxias maculatus* (puyen) and *Percichthys trucha* (perca) and cultured specimens of *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris) were collected for experimental studies.

Amphipods showed a seasonal life cycle in the three environments monthly analyzed in the Río Negro Province (Verde Bay in Lake Mascardi, Lake Fantasma and Lake Los

Juncos). Juveniles were released from late winter to early autumn. Only in Lake Fantasma, a temporary environment with cyclic droughts, some differences were found.

Four acanthocephalan species were recorded (*A. tumescens*, *P. patagonicus*, *Corynosoma* sp. and *Polymorphus* sp.). The last two are cited for the first time in amphipods in Patagonia and would use aquatic birds as definitive hosts.

Amphipods both parasitized by *A. tumescens* and by *Corynosoma* sp. showed positive phototropism, were darker and usually unmated and, among females, specimens without gonads were more infected. Besides, a similar activity and a minor concentration of carotenoids were found in amphipods with *Corynosoma* sp. and some of them had morphological alterations indicating intersexuality. These behavioural, morphological and anatomical alterations would increase the chances of transmission to the definitive host.

Only cystacanths of *A. tumescens* showed intraspecific competition. Inter-specific competition between *A. tumescens* and *Corynosoma* sp. was not found. This last phenomenon could be attributed to the ways of the transmission of the acanthocephalan species and the presence of segregation in the infection (seasonal, by size and by developmental stages of the intermediate host).

Cystacanths of both acanthocephalan species were bigger in longer amphipods and had a seasonal variation in their volumes with the biggest values in spring and the lowest in autumn and winter. This pattern would influence the fitness of larvae and the transmission of cystacanths to the definitive host considering bigger larvae would have better chances of transmission, adults would be bigger, they would attain maturity early and more eggs would be produced.

Galaxias maculatus transmitted *A. tumescens* and *P. patagonicus* to native and introduced piscivorous fishes. However, the role of this fish would be more important in *A. tumescens* than in *P. patagonicus*, considering that *G. maculatus* is a suitable host only for *A. tumescens* and the major specificity of *P. patagonicus*.

In Verde Bay in Lake Mascaradi, *A. tumescens* had bigger values of prevalence during winter in small juvenile amphipods meanwhile *Corynosoma* sp. showed higher values of prevalence during spring in intermediate and large sized males. Mixed infections were more common in intermediate sized amphipods. This segregation, seasonal, by size and by developmental stages of amphipods, would avoid co-infections considering that both species infect different definitive host.

A seasonal infection with *Corynosoma* sp. was recorded in the three environments analyzed with the bigger values in spring, although it differs in Lake Fantasma, considering that values of prevalence were more stable. These differences could be related with seasonal drought. Verde Bay and Lake Los Juncos were more similar in the infection pattern with *Corynosoma* sp. and this pattern could be associated with the continuous presence of water. This acanthocephalan species was present in all developmental stages and in almost all length classes of amphipods, however in Lake Fantasma was mainly found in bigger males and in Lake Los Juncos, in intermediate and large undetermined amphipods. Considering the presence of acantelae, a higher recruitment of *A. tumescens* and *Corynosoma* sp. would exist in summer, and may be associated with warmer temperatures in the lakes.

In this study, acanthocephalans showed complex strategies that would increase transmission to definitive host. These strategies included alterations in the behaviour, in morphology, and in the anatomy, and segregation by season, size and developmental stages.

19 species associated to amphipods (endoparasites and epibionts) were recorded in 43 environments from Patagonia, being mainly found in thoracic cavity. From four acanthocephalan species recorded, among the autogenic ones, *A. tumescens* was more distributed than *P. patagonicus* meanwhile in the allogenic ones, *Corynosoma* sp. were more distributed than *Polymorphus* sp. Peritrichs and *Corynosoma* sp. were more distributed (27 and 24 environments, respectively) meanwhile the cyclophillid sp. 4 and the microphalid sp. 1 were less distributed (1 and 2 environments, respectively). Species richness decreased from east to west and from north to south.

The analysis of similarity showed that lakes from Laguna Blanca National Park were an homogeneous group, probably related with the exclusive presence of *Polymorphus* sp. The other groups were composed by environments with different characteristics and only in Lake Antonio (Laguna Blanca National Park) and Lake Roca (Tierra del Fuego Province), the similarity could be explained by the temporary character, low depth and absence of aquatic plants in their coast in the former, and latitude in the latter environment.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La mayoría de los estudios sobre ecología de poblaciones y de comunidades parasitarias han sido encarados principalmente desde la óptica de los hospedadores definitivos, generalmente vertebrados (Bates y Kennedy, 1990; Bush et al., 1993; Olmos y Muñoz, 2006). Si bien éstos son de utilidad para el desarrollo de teorías ecológicas en parasitología, existen aspectos de la dinámica poblacional y comunitaria que necesitan del aporte de conocimientos acerca de los hospedadores intermediarios, incluyendo estudios sistemáticos, de los ciclos de vida, de la dinámica de las infecciones y de las formas de colonización (Etchegoin, 1997).

Los acantocéfalos se caracterizan por tener ciclos de vida con dos hospedadores, uno intermediario y otro definitivo. En ciclos de vida acuáticos, además puede existir piscivoría entre los hospedadores definitivos generando esta relación depredador presa una mayor complejidad de los ciclos (Choisy et al., 2003) y estableciendo las condiciones para que las larvas (acantelas y cistacantos) y los adultos del parásito puedan transmitirse por procesos de paratenia y de transmisión postcíclica. La paratenia es el fenómeno por el cual no se producen cambios morfológicos en las larvas del parásito cuando son ingeridas por un hospedador vertebrado de transporte, por lo que resulta necesaria la depredación por un hospedador definitivo adecuado para completar el ciclo de vida (Esch y Fernández, 1993; Kennedy, 2006a). Mientras que la transmisión postcíclica implica un proceso donde un parásito puede sobrevivir, crecer y madurar dentro del depredador de su hospedador definitivo natural (Nickol, 1985; Lassiere y Crompton, 1988; Kennedy, 1999; Rauque et al., 2002). Se considera a ambos procesos como una estrategia para aumentar la flexibilidad en el ciclo de vida, evitando la rigidez impuesta por dos hospedadores (Kennedy, 2006a).

Los estudios de dinámica poblacional y comunitaria en acantocéfalos generalmente se realizaron sobre una única especie hospedadora (Muzzall y Bullock, 1978; Gleason, 1984; Trejo et al., 2000; Tingbao y Xianghua, 2001) y son escasos los que incluyeron a todos los hospedadores involucrados en un ambiente (Holmes et al., 1977; Amin, 1988; Ashley y Nickol, 1989; Rauque et al., 2006). Estos últimos, cuando son posibles, brindan una mejor explicación de la dinámica de infección y de la especificidad de las especies de acantocéfalos, que generalmente son eurixenas (Kennedy, 2006b).

Las larvas de los parásitos pueden provocar cambios comportamentales y/o morfológicos en el hospedador intermediario que facilitarían su transmisión hacia el hospedador definitivo (Bethel y Holmes, 1973, 1974, 1977; Oetinger, 1987; Dezfuli et al., 2000; Knudsen et al., 2001; Moore, 2002a; Amato et al., 2003; Kennedy, 2006c). Algunas

alteraciones registradas en crustáceos son fotofilia (Bethel y Holmes, 1974), variación de la locomoción (Maynard et al., 1998), aumento de la osmolaridad de la hemolinfa (Williams et al., 2004), disminución del éxito reproductivo (Latham y Poulin, 2001) y de la pigmentación (Hindsbo, 1972), interferencia en el desarrollo gonadal (Dezfuli y Giari, 1999) e hipertrofia de algunas partes del cuerpo (Oetinger, 1987). Sin embargo, se ha discutido la naturaleza adaptativa de estos cambios, considerando que algunos de ellos podrían ser sólo el resultado de las patologías provocadas por la infección (Thompson y Kavaliers, 1994; Poulin, 1995; Franz y Kurtz, 2002; Currey y Poulin, 2006; Fredensborg y Poulin, 2006; Leung y Poulin, 2006).

Cuando más de un ejemplar de la misma o de dos especies diferentes de parásitos co-ocurren en el mismo hospedador, pueden generarse interacciones entre ellos, las cuales pueden ser positivas (sinergia) o negativas (competencia) (Awachie, 1967; Grey y Hayunga, 1980; Kennedy, 1985; Bates y Kennedy, 1990; Barger y Nickol, 1999; Dezfuli et al., 2001, 2002; Fauchier y Thomas, 2001; Poulin et al., 2003a, b). En los hospedadores intermediarios de los acantocéfalos, estas interacciones pueden estar determinadas por las vías de transmisión. Por ejemplo, cuando las especies parásitas comparten los hospedadores definitivos, podría ocurrir una asociación entre ellas provocando una suma de efectos que aumenten el éxito de la transmisión. Sin embargo, si no comparten el hospedador definitivo, estas especies deberían evitarse (Dezfuli et al., 2000). La hipótesis del “sabotaje” ha sido mencionada en sistemas donde los hospedadores infectados con un parásito manipulador del comportamiento no presentaron alteraciones o éstas fueron más débiles, debido a la interferencia de la otra especie parásita (Thomas et al., 2002; Haine et al., 2005). Además, considerando que la alteración del comportamiento es energéticamente costosa para el parásito, se ha demostrado que algunas especies que no modifican el comportamiento pueden asociarse con las especies que si lo hacen, fenómeno llamado “hitchhiking” (Thomas et al., 1997, 1998a, b). Algunos mecanismos destinados a separar las rutas de transmisión, estarían relacionados con la presencia o la ausencia de filamentos en los huevos o con su densidad que provocarían una ubicación diferente en los microhábitats y por ende, podrían infectar a distintas poblaciones de hospedadores intermediarios (Barger y Nickol, 1998; Zohar y Holmes, 1998).

En el sur de América del Sur, los estudios sobre acantocéfalos de ambientes de agua dulce, de albufera y de estuario incluyen en Uruguay, la descripción de *Wolffhugelia matercula* en el Atheriniforme *Fitzroyia lineata* en el río de la Plata (Mañé-Garzón y Deicas, 1974) y el registro de cistacantos de *Profilicollis chasmagnathi* en el cangrejo *Chasmagnatus granulata* (Holcman-Spector et al., 1977a), la descripción del adulto y

estudios experimentales sobre el ciclo de vida de esta especie (Holcman-Spector et al., 1977b).

En Chile, se ha citado la presencia y se han estudiado parámetros poblacionales en peces infectados con *Acanthocephalus* sp., *Acanthocephalus tumescens*, *Pomphorhynchus* sp. y *Pomphorhynchus yamagutii* en los Perciformes *Percichthys trucha*, *Percichthys melanops* y *Percilia irwini*, en los Osmeriformes *Aplochiton taeniatus* y *Galaxias maculatus* y en los Salmoniformes *Oncorhynchus mykiss* y *Salmo trutta* (Schmidt y Huggins, 1973; Torres et al., 1990, 1992; Torres, 1995; Olmos et al., 2003). En aves acuáticas, los estudios incluyen el registro de *Corynosoma* sp., de *Corynosoma arctocephali*, de *Profilicollis* sp. y de *Profilicollis antarcticus* en los Pelicaniformes *Phalacrocorax olivaceus* y *Phalacrocorax atriceps*, en los Charadriiformes *Larus maculipennis* y *Larus dominicanus* y en el Ciconiiforme *Nycticorax nycticorax* (Torres et al., 1991, 1992, 1993). Además, se han realizado estudios comportamentales y morfológicos con *P. antarcticus* en el cangrejo *Hemigrapsus crenulatus* (Pulgar et al., 1995; Haye y Ojeda, 1998; Rojas y Ojeda, 2005).

En Argentina, las investigaciones sobre acantocéfalos de ambientes dulceacuícolas y de albufera incluyen los reportes de *Echinorhynchus impudicus* en el Siluriforme *Oxydoras kneri* en los ríos Paraná y Paraguay (Hamann, 1982a), de especies no identificadas de acantocéfalos en Siluriformes, Cypriniformes y Characiformes en el río Paraná y en el río de la Plata (Hamann y Lombardero, 1981-1982; Oliva et al., 1981), de *Echinorhynchus juncudus* en el Characiforme *Colossoma mitrei* en el río Paraná (Hamann, 1982b) y de *Neoechinorhynchus variabilis* en el Gymnotiforme *Prochilodus platensis* en el río Paraná (Hamann, 1982c). Además, se han realizado las descripciones de *Pomphorhynchus patti* y de *Pomphorhynchus sphaericus* en Siluriformes en el río de la Plata (Gil de Pertierra et al., 1996; Lunaschi, 1997) y de *Gorytocephalus talaensis* en Characiformes de la provincia de Buenos Aires (Vizcaíno y Lunaschi, 1987). En esta provincia, se ha registrado además la presencia de *Polymorphus inerme* en *N. nycticorax* (Boero y Led, 1968). En la albufera de Mar Chiquita, se han realizado distintos trabajos sobre *Polymorphus chasmagnathi* que incluyen estudios morfológicos de adultos en el Podicipediforme *Podiceps rolland*, en el Ardeiforme *Plegadis chihi* y en el Gruiforme *Fulica armillata* (Vizcaíno, 1989), el registro de cistacantos en los cangrejos *C. granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* (Etchegoin, 1997) y estudios ecológicos en *C. angulatus* (Martorelli, 1989). En diversas regiones del centro y del norte de Argentina se ha registrado a *Corynosoma peposacae* en los Anseriformes *Netta peposaca* y *Paecilonitta spinicauda* (Boero y Led, 1971).

En la Patagonia argentina, en peces de ambientes de agua dulce se han registrado solamente dos especies de acantocéfalos: *A. tumescens* y *Pomphorhynchus patagonicus* (von Linstow, 1896; Ortubay et al., 1991, 1994; Semenas y Trejo, 1997). La descripción de *A. tumescens* fue realizada en 1896 en el Atheriniforme *Atherinichthys microlepidotus* en la provincia de Tierra del Fuego (Von Linstow, 1896) y la descripción de *P. patagonicus* fue realizada en 1991 en el Atheriniforme *Odontesthes hatcheri* en la provincia de Chubut (Ortubay et al., 1991). Ambas parasitan en estado adulto el intestino de un amplio rango de especies de peces tanto autóctonas (*G. maculatus*, *Galaxias platei*, *Diplomystes viedmensis*, *O. hatcheri*, *P. trucha* y *Percichthys colhuapiensis*) como introducidas (*O. mykiss* y *Salvelinus fontinalis*) (Ortubay et al., 1994; Semenas y Trejo, 1997). Además, *A. tumescens* parasita a los salmónidos introducidos *S. trutta*, *Salmo salar* y *Salvelinus namaycush* y *P. patagonicus* a *Aplochiton zebra* (Ortubay et al., 1994). Las larvas parasitan el hemocele de especies de anfípodos del género *Hyaella* (Trejo et al., 2000), que actúan como hospedadores intermediarios.

La distribución de estas especies de acantocéfalos indica que *A. tumescens* tendría una distribución más amplia en la vertiente Pacífica mientras que en la Atlántica, ambas especies estarían similarmente distribuidas (Torres et al., 1992; Ortubay et al., 1994).

La prevalencia, la intensidad y el porcentaje de hembras grávidas indican que las especies de peces nativas son las hospedadoras principales para la suprapoblación de *P. patagonicus* (Trejo, 1994; Úbeda et al., 1994) mientras que para *A. tumescens* lo son tanto las especies nativas como las introducidas (Trejo et al., 2000; Rauque et al., 2003).

La estacionalidad, influenciada por factores abióticos como la temperatura y factores bióticos como la dieta de los hospedadores caracteriza la dinámica poblacional de infección en peces, tanto en *A. tumescens* como en *P. patagonicus*, presentando los máximos de infección en primavera y en otoño (Úbeda et al., 1994; Trejo et al., 2000; Rauque et al., 2006). Los estudios experimentales incluyen el desarrollo y el ciclo de vida de *P. patagonicus* y la transmisión postcíclica desde el pez nativo *G. maculatus* hacia el pez introducido *O. mykiss* en *A. tumescens* (Semenas et al., 1992; Rauque et al., 2002).

En aves acuáticas, se ha registrado la presencia de *Polymorphus* sp. en el tubo digestivo del Charadriiforme, *Larus dominicanus*, que sería su hospedador definitivo, sin embargo el hospedador intermediario en la región es desconocido (Kreiter y Semenas, 1997).

Entre los organismos asociados a los anfípodos se han registrado rickettsias, ciliados, gregarinas, hongos, trematodes, cestodes, nematodes, rotíferos, acantocéfalos y microsporidios (Batten y DeGiusti, 1949; Dunn y Dick, 1998; Fauchier y Thomas, 2001; Messick et al., 2004). En América del Sur, el conocimiento sobre estos organismos es escaso y en Argentina sólo se ha reportado la presencia de especímenes pertenecientes a Apicomplexa, Nematoda, Acanthocephala y Microsporidia (García y Camino, 1987; Semenas et al., 1992; Trejo et al., 2000; Rauque et al., 2003, 2006; Muñoz, 2005).

OBJETIVOS

General

Caracterizar las estrategias de transmisión de especies de acantocéfalos en los ambientes acuáticos andino patagónicos.

Parciales

- 1) Estudiar las alteraciones provocadas por la infección con acantocéfalos en el comportamiento, en la morfología y en la anatomía de los hospedadores intermediarios.

- 2) Estudiar interacciones intra e interespecíficas entre las dos especies de acantocéfalos presentes en el lago Mascaradi.

- 3) Evaluar el rol de *Galaxias maculatus* en los procesos de transmisión de acantocéfalos hacia los hospedadores definitivos.

- 4) Analizar la dinámica de la infección de las especies de acantocéfalos presentes en *Hyalella curvispina* en diferentes ambientes andino patagónicos.

- 5) Estudiar las características de los organismos asociados a los anfípodos del género *Hyalella* spp. en ambientes dulceacuícolas transitorios y permanentes en Patagonia.

CAPÍTULO 1

Características generales de los acantocéfalos, del área de estudio y de los hospedadores

1. CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LOS ACANTOCÉFALOS

El origen de los acantocéfalos ha sido ligado a diferentes taxones, tanto parásitos como de vida libre, aunque recientemente se los ha considerado un grupo hermano de los rotíferos (Morris y Crompton, 1982; García Varela et al., 2000). Se postula que el parasitismo en este grupo puede haber surgido cuando infectaron, primero a un artrópodo mandibulado agregándose luego al ciclo como segundo hospedador, un vertebrado (Herlyn et al., 2003). Son endoparásitos que presentan una reducción en el sistema muscular, nervioso, circulatorio y excretor y una pérdida completa del tubo digestivo (Roberts y Janovy, 2005). Todas las especies presentan una anatomía similar con un cuerpo dividido en tres regiones: una proboscis con ganchos, un cuello y un soma (Kennedy, 2003, 2006a). Son pocas especies, alrededor de 1.000, que generalmente no son específicas de sus hospedadores definitivos aunque suelen serlo de sus hospedadores intermediarios (Morris y Crompton, 1982; Kennedy, 2003, 2006a).

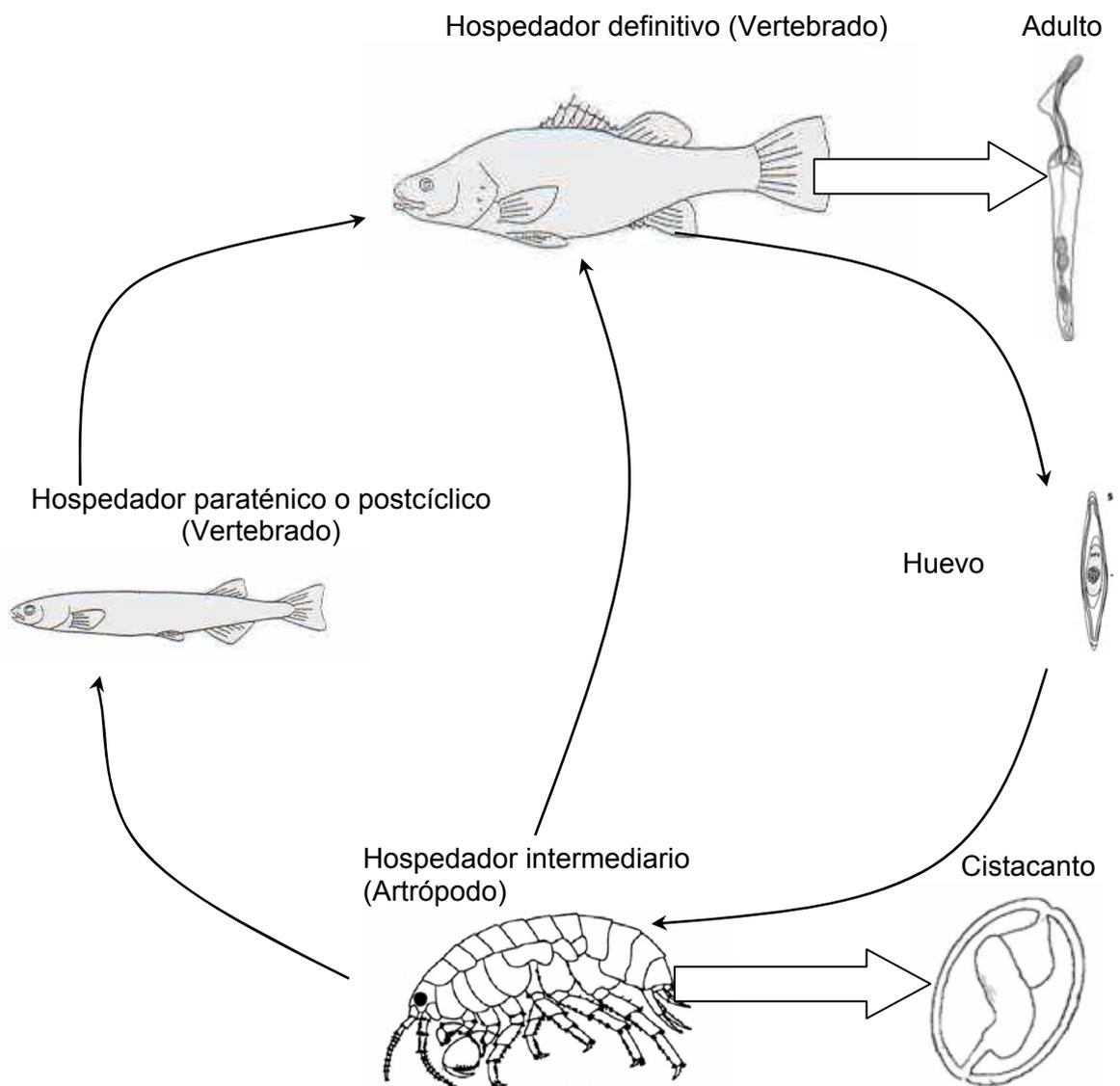
Los sexos son separados, generalmente las hembras son más grandes que los machos y el sistema genital en ambos sexos es el sistema interno más prominente (Kennedy, 2006a). Las hembras se caracterizan por presentar una campana uterina que es un sistema seleccionador de huevos y los machos presentan glándulas cementantes que permiten la formación del tapón de cemento que se ubica en la bursa genital femenina (Crompton, 1985; Kennedy, 1993).

Si bien los acantocéfalos han logrado invadir los ambientes terrestres, en su mayoría son de agua dulce (Kennedy, 2006d), utilizando a un crustáceo y a un vertebrado como hospedadores (**figura 1**). Cuando los hospedadores definitivos son peces, el ciclo ocurre completamente en el agua mientras que cuando son aves o mamíferos, el ciclo tiene una fase terrestre. Después que el crustáceo ingiere los huevos, se libera la larva acantor que atraviesa el tubo digestivo, ingresando al hemocele donde se desarrolla la larva acantela (DeGiusti, 1949a, b; Awachie, 1966). Luego de un periodo variable, según la especie involucrada, se forma el cistacanto que es el estadio infectivo para el vertebrado. Los cistacantos sólo pueden ser transmitidos hacia el hospedador definitivo, cuando éste preda sobre el hospedador intermediario (Nickol, 1985). En el tubo digestivo del hospedador definitivo, se desarrollan los adultos que luego de la cópula liberan los

huevos al ambiente, que son la única fase libre en el ciclo de vida (Nickol, 1995). En algunas especies, cuando ocurre depredación entre los potenciales hospedadores vertebrados de los ciclos, pueden existir fenómenos de transmisión postcíclica y de paratenia.

Estos parásitos han sido reconocidos como bioindicadores de metales pesados y como reguladores del ingreso de estos metales al hospedador definitivo (Konecny et al., 2001; Sures y Siddall, 2003; Kennedy, 2006e).

Figura 1: Ciclo de vida generalizado de los acantocéfalos de agua dulce.

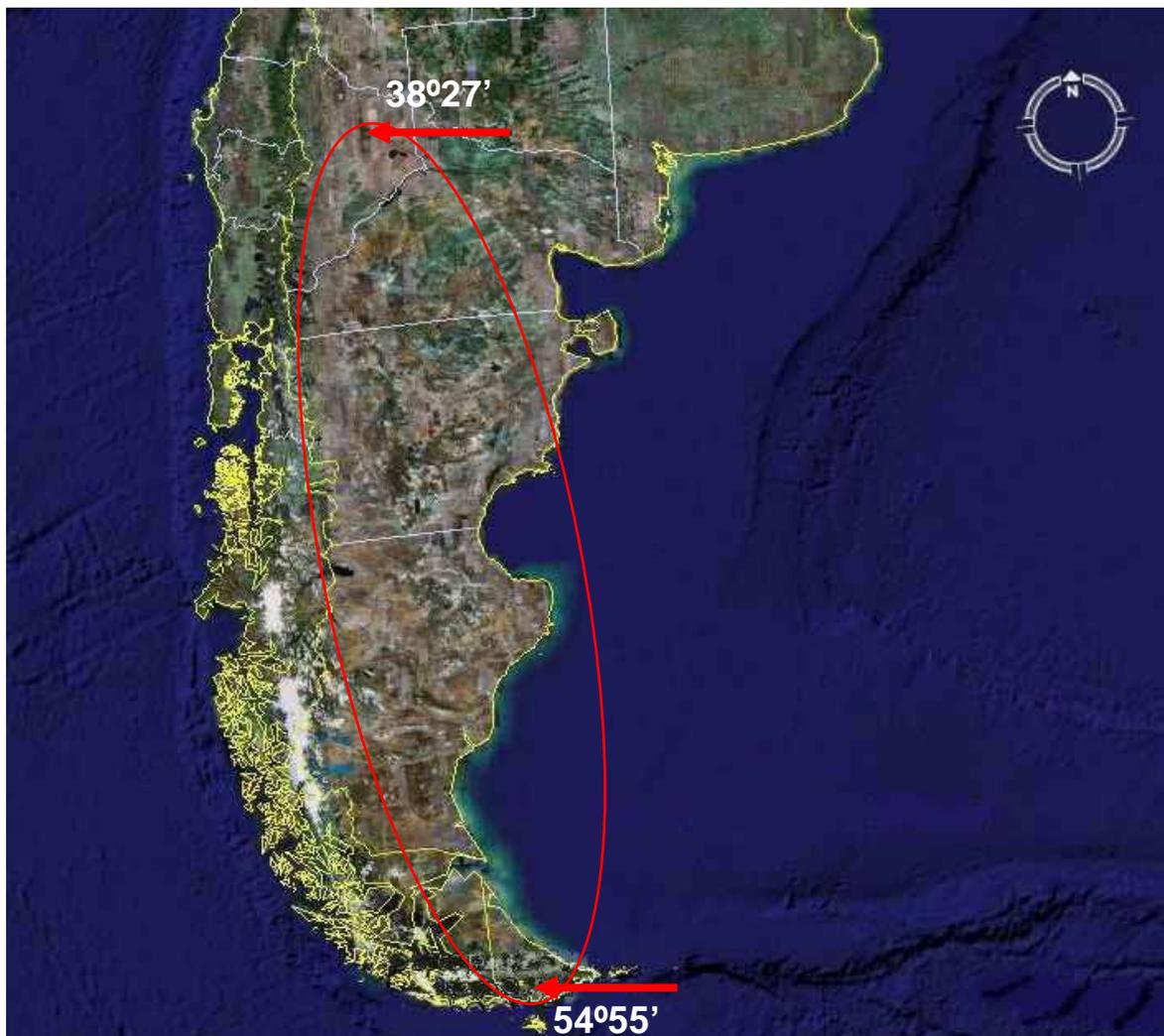


2. ÁREA DE ESTUDIO

GENERALIDADES

El área de estudio comprende ambientes de agua dulce ubicados entre los $38^{\circ}27'$ y los $54^{\circ}55'$ de latitud sur (**figura 2**).

Figura 2: Área de estudio.



Tanto los lagos como los ambientes temporarios estudiados están incluidos principalmente dentro de la región de los bosques patagónicos, en la provincia subantártica (Cabrera y Willink, 1980). Algunos de ellos se encuentran dentro de los parques nacionales Lanín, Nahuel Huapi, Puelo, Los Alerces y Tierra del Fuego, los restantes se ubican dentro de ejidos provinciales o municipales. El paisaje está caracterizado por un relieve con geformas de origen volcánico, montañoso con valles glaciares, con numerosos cursos de agua y lagos que desaguan a través de diferentes ríos a las vertientes Atlántica o Pacífica.

El clima ha sido clasificado como continental templado frío, con una estación lluviosa invernal, aunque las lluvias no faltan en ningún mes del año. La cordillera de los Andes determina el clima de la Patagonia dado que funciona como una barrera para el ingreso de masas de aire húmedo provenientes del océano Pacífico (Paruelo et al., 1998). Las precipitaciones generan un gradiente de humedad desde el oeste hacia el este, que pasa de los 4.000 mm a los 700 mm anuales. Los vientos dominantes provienen del sector oeste-suroeste y la temperatura promedio anual es de 8,1° C. La duración de la nieve es de 70 días, congelándose la superficie de las lagunas y de los lagos pequeños (Thomasson, 1959; De Fina, 1972). Los cuerpos de agua temporarios, con profundidades que fluctúan alrededor de los dos metros, permanecen secos durante los meses más cálidos y presentan su superficie congelada generalmente en invierno.

La disminución de las precipitaciones desde el oeste hacia el este determina un gradiente en los tipos de vegetación: bosque, estepa graminosa, estepa arbustiva-graminosa, estepa arbustiva y erial (León et al., 1998). La vegetación del bosque andino patagónico está dominada por distintas especies de *Nothofagus* y por *Austrocedrus chilensis* (ciprés), con matorrales altos de *Diostea juncea* (retamo), *Schinus patagonicus* (laura), *Lomatia hirsuta* (radal) y un sotobosque formado por *Chusquea culeou* (caña colihue) (Mermoz y Martín, 1986). En estos bosques hay una alta incidencia de mutualismos entre plantas y animales (Aizen y Ezcurra, 1998).

Tanto en los cuerpos de agua permanentes como en los temporarios existen plantas acuáticas en sus costas, la palustre *Schaenoplectus californicus* (junco) y las sumergidas *Potamogeton linguatus* (huiró), *Myriophyllum quitense* (hierba del sapo) y *Nitella* sp. La presencia de distintas especies de aves es común en ambos tipos de ambientes, pero solamente en los cuerpos permanentes habitan especies de peces autóctonas e introducidas.

Los lagos se originaron por fenómenos de glaciación durante el período cuaternario y se encuentran ubicados en valles con su eje mayor orientado frecuentemente en sentido oeste-este. Se localizan principalmente en la región montañosa y están rodeados por bosque. Su profundidad puede ser mayor a los 100 m y son clasificados como monomícticos cálidos, con estratificación directa en verano donde la termoclina se localiza entre los 30 y los 40m de profundidad (Quirós y Drago, 1985). Se caracterizan por sus aguas frías, claras, bien oxigenadas, con baja conductividad y levemente ácidas a neutras. Los lagos andinos tienen baja concentración de iones, siendo dominantes los de Ca^+ , HCO_3^- y SiO_2 , que es indicativa de los procesos de meteorización dominados por litologías carbonáticas y silíceas (Díaz, 1994). Las aguas de estos ambientes son muy transparentes, extendiéndose la zona eufótica hasta los 50 m de profundidad, a

excepción de algunos como el lago Mascaradi, donde se reduce como consecuencia de la presencia de arcilla glacial (Modenutti et al., 1998a).

La dinámica del plancton y la estructura de las cadenas tróficas se caracterizan por la presencia de productores representados por nanoplacton (fitoplanctontes de pequeño tamaño) que reflejan el nivel oligotrófico o ultraoligotrófico de estos lagos (Balseiro y Modenutti, 1990; Modenutti et al., 1998a). El fitoplancton está acompañado por zooplancton herbívoro con un número pequeño de especies que está dominado principalmente por rotíferos de los géneros *Synchaeta*, *Polyarthra*, *Keratella* y *Conochilus* y por crustáceos como los cladóceros *Ceriodaphnia dubia* y *Bosmina longirostris* y el copépodo calanoideo *Boeckella gracilipes* (Menu Marque et al., 2000). Este último es el más ampliamente distribuido y dominante en el pélagos hasta los 30 m de profundidad (Menu Marque et al., 2000). También son importantes las comunidades de ciliados mixotróficos, que usan un régimen mixto de nutrición, alimentándose por autotrofia y heterotrofia (Modenutti et al., 2000; Modenutti y Pérez, 2001). La planctivoría es ejercida tanto por invertebrados como por vertebrados, en éste último caso esencialmente por larvas y juveniles de peces tales como aterínidos y galáxidos (Reissig et al., 2003, 2004, 2006).

El macrozoobentos presenta numerosas especies endémicas y es muy diverso. La abundancia y la riqueza se incrementan en la zona litoral en comparación con las zonas más profundas (Añón Suárez, 1991; Bastidas, 2003). En general, las taxas mejor representadas son odonatos, tricópteros, efemerópteros, anfípodos y gasterópodos (Añón Suárez, 1997), caracterizándose las larvas de odonatos por ser depredadoras de otras larvas (Muzón y von Ellenrieder, 2000).

En estos lagos, las propiedades físicas y químicas, la extensión de la zona eufótica, la gran oxigenación del fondo y la presencia de numerosas especies endémicas le imprimen a las redes tróficas, tanto del bentos como del pélagos características muy particulares (Modenutti et al., 1998b).

Lago Mascaradi

El lago Mascaradi (41°17'S; 71°38'O) se ubica aproximadamente a 30 km de la ciudad de San Carlos de Bariloche, en la provincia de Río Negro, en el parque nacional Nahuel Huapí. Tiene un área de 39,2 km² y está ubicado a una altitud de 796 msnm (**figura 3**). Este lago oligotrófico, de origen glaciario, pertenece a la vertiente del Océano Pacífico y está formado por dos brazos, uno denominado Tronador y el otro, Catedral. En su extremo occidental recibe aguas del río Manso Superior que nace en los glaciares del cerro Tronador y en el extremo oriental desemboca en el arroyo Fresco (Pedrozo y

Vigliano, 1995). Presenta un período de circulación en invierno y uno de estratificación en verano, con una termoclina entre los 10 y los 30 m, con lo cual se lo puede clasificar como un lago monomítico cálido (Bonetto et al., 1971).

Está rodeado por un bosque donde predominan *Nothofagus dombeyi* (coihue), *Nothofagus pumilio* (lenga) y *A. chilensis*. El lugar de estudio, la bahía Verde, se encuentra al borde del camino hacia el cerro Tronador, visualizándose en sus costas plantas acuáticas (figura 4) como *S. californicus*, *M. quitense* y *P. linguatus*.

Figura 3: Ubicación de la bahía Verde en el lago Mascardi.

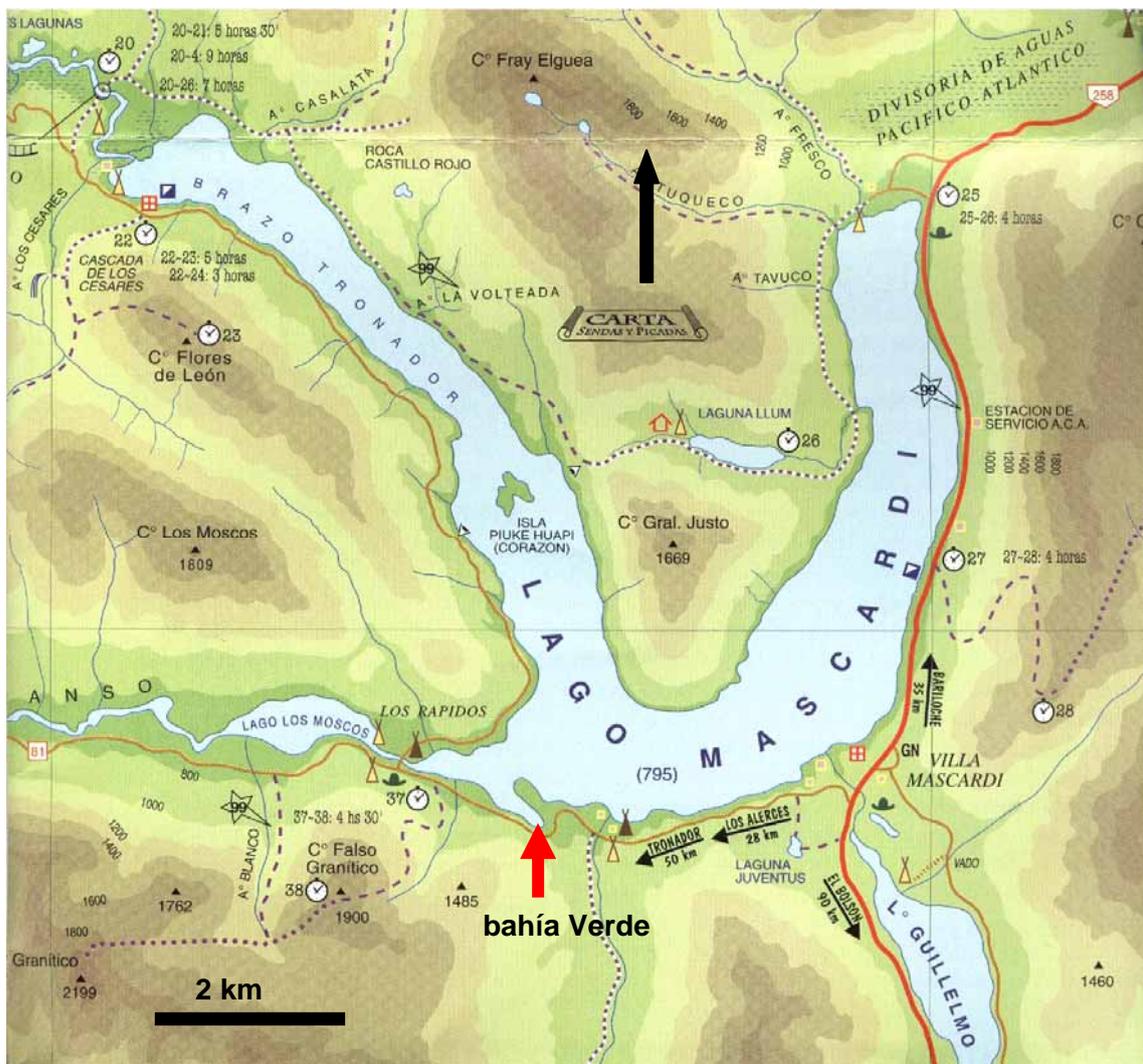
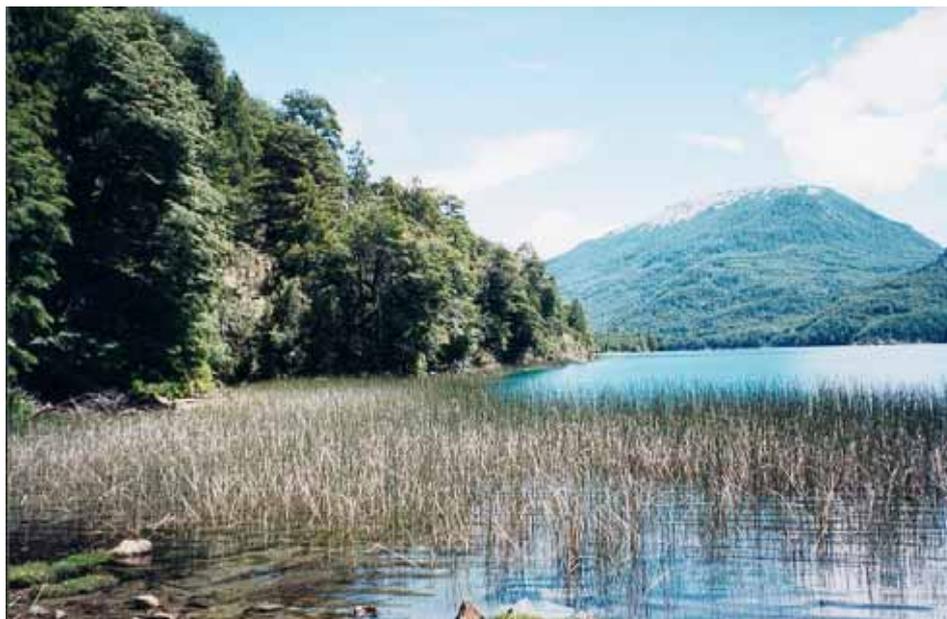


Figura 4: Aspecto de la bahía Verde del lago Mascardi.



Laguna Fantasma

La laguna Fantasma ($41^{\circ}17'S$; $71^{\circ}34'O$) pertenece a la vertiente Atlántica y está situada a 14 kilómetros del centro de San Carlos de Bariloche (**figura 5**). Es un cuerpo de agua temporario, con patrones de sequía estacionales tal como lo define Brock et al., (2003). Tiene aproximadamente una hectárea de superficie, dos metros de profundidad máxima y recibe agua del escurrimiento de elevaciones próximas y de un mallín ubicado al sur del mismo. El llenado de la cubeta se produce paulatinamente a partir de las primeras lluvias otoñales, que se registran generalmente en abril. Alcanza su nivel máximo en la primavera, que comienza a descender en diciembre hasta desecarse completamente. Tratándose de un cuerpo de agua temporario, su hidroperiodo depende de la estacionalidad y la abundancia de las precipitaciones.

Figura 5: Ubicación de la laguna Fantasma.



En las riberas se desarrollan plantas palustres, entre ellas juncos (**figura 6**). Su costa está rodeada mayoritariamente por arbustos nativos, aunque también se encuentran grandes matas de rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*).

Figura 6: Aspecto de la laguna Fantasma.



Laguna Los Juncos

La laguna Los Juncos (41°03'S; 71°00'O) pertenece a la vertiente Atlántica y está situada a 32 kilómetros de San Carlos de Bariloche (**figura 7**).

Figura 7: Ubicación de la laguna Los Juncos.



Tiene aproximadamente dos metros de profundidad con una amplia variación en el nivel de sus aguas, alcanzando su nivel máximo en la primavera, que comienza a descender en diciembre. Este ambiente de régimen temporario con patrones de sequía semipermanentes, puede secarse completamente durante periodos extremos de sequía.

En las riberas se desarrollan plantas, predominantemente *M. quitense* y *S. californicus* (**figura 8**). La laguna está ubicada en la provincia fitogeográfica Patagónica y la vegetación corresponde a una estepa arbustiva-graminosa incluyendo principalmente especies de *Stipa speciosa* (coirón amargo), *Stipa humilis* (coirón llama), *Adesmia campestris* (mamuel choique), *Berberis heterophylla* (calafate) y *Poa lanuginosa* (pasto hilo) (León et al., 1998).

Figura 8: Aspecto de la laguna Los Juncos.



Otros ambientes

Se muestrearon 40 ambientes acuáticos que abarcan un rango latitudinal de 38°27' a 54°55' LS (**tabla 1**).

Tabla 1: Listado de otros ambientes muestreados.

Ambientes	Provincia	Coordenadas (lat-long)	Vertiente
lago Los Barriales	Neuquén	38°27' - 68°44'	Atlántica
río Neuquén	Neuquén	38°50' - 68°05'	Atlántica
lag. Blanca Chica	Neuquén	38°58' - 70°24'	Atlántica
lag. Tres Lagunas	Neuquén	38°58' - 70°26'	Atlántica
lag. Jabón	Neuquén	38°59' - 70° 22'	Atlántica
lag. Montecinos	Neuquén	39°01' - 70°02'	Atlántica
lag. Antonio	Neuquén	39°01' - 70°24'	Atlántica
lag. Antiñir	Neuquén	39°01' - 70°24'	Atlántica
lag. Verde	Neuquén	39°01' - 70°24'	Atlántica
lag. Molle	Neuquén	39°01' - 70°25'	Atlántica
lag. Hoyo	Neuquén	39°01' - 70°26'	Atlántica
lag. Overo	Neuquén	39°01' - 70°26'	Atlántica
lag. Batea	Neuquén	39°02' - 70°25'	Atlántica
lag. Blanca	Neuquén	39°03' - 70°22'	Atlántica
lag. Del Burro	Neuquén	39°07' - 70°25'	Atlántica
lag. El Tero	Neuquén	39°07' - 70°25'	Atlántica
lago Ruca-Choroi	Neuquén	39°12' - 71°12'	Atlántica
embalse Pichi Picún Leufú	Neuquén	40°15' - 70°00'	Atlántica
lago Machónico	Neuquén	40°20' - 71°33'	Atlántica
lago Espejo	Neuquén	40°41' - 71°40'	Atlántica
lago Verde	Neuquén	40°46' - 71° 39'	Atlántica
isla Jordán (en el río Negro)	Río Negro	38°57' - 67°59'	Atlántica
lago Escondido	Río Negro	41°05' - 71°35'	Atlántica
lago Nahuel Huapi	Río Negro	41°05' - 71°19'	Atlántica
lag. Los Cesares	Río Negro	41°19' - 71°43'	Pacífica
lago Roca	Río Negro	41°21' - 71°25'	Pacífica
lago Guillermo	Río Negro	41°22' - 71° 30'	Pacífica
lago Puelo	Chubut	42°08' - 71°38'	Pacífica
lago Epuyén	Chubut	42°11' - 71°30'	Pacífica
río Carrileufú	Chubut	42°34' - 71°38'	Pacífica
lago Rivadavia	Chubut	42°36' - 71°39'	Pacífica
lago Verde	Chubut	42°43' - 71°43'	Pacífica
lago Futalaufquén	Chubut	42°50' - 71°40'	Pacífica
río Futaleufú	Chubut	43°08' - 71°35'	Pacífica
lago Rosario	Chubut	43°15' - 71°17'	Pacífica
río Senguer	Chubut	45°36' - 70°36'	Atlántica
lago Fagnano (mallín)	Tierra del Fuego	54°30' - 68°38'	Pacífica
lag. Verde	Tierra del Fuego	54°31' - 67°40'	Pacífica
lago Escondido	Tierra del Fuego	54°45' - 67°38'	Pacífica
lago Roca	Tierra del Fuego	54°55' - 68°30'	Pacífica

Estos ambientes, que incluyen desde la provincia de Neuquén hasta la de Tierra del Fuego (**figuras 9, 10**), tienen características físicas, químicas y biológicas que se corresponden con las mencionadas en generalidades en este capítulo.

Figura 9: Aspecto del lago Machónico (parque nacional Lanín).



Figura 10: Aspecto de la laguna Molle (parque nacional Laguna Blanca).



2. HOSPEDADORES

GENERALIDADES

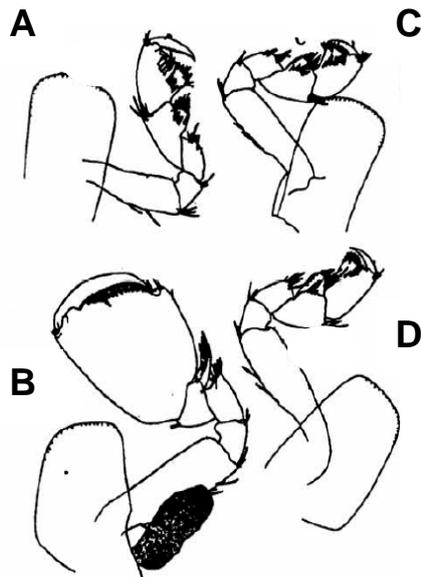
Anfípodos

Los anfípodos de agua dulce son miembros del bentos ocupando una variedad de hábitats en ambientes tanto lénticos como lóticos (Peralta, 2001). Presentan un amplio espectro de coloración que puede diferir aún entre las poblaciones de una misma especie. El género *Hyaella* (**figura 11**), monotípico de la familia Hyaellidae, es el más representativo de América del Sur (Cavalieri, 1977) y el único anfípodo de agua dulce epigeo presente en este continente (Peralta, 2001). Dentro de este género, el dimorfismo sexual es marcado y se evidencia en los machos por el pronunciado desarrollo del própodo del segundo par de gnatópodos (Lopretto, 1983a; Peralta, 2001) (**figura 12**). Además, los machos de algunas especies han desarrollado otros caracteres sexuales secundarios como espinas curvas en la rama interna del primer par de urópodos (Peralta, 2001) (**figura 13**). Las hembras pueden también diferenciarse por la presencia de oostegitos en los pereiópodos (**figura 14**), que forman una cámara de incubación o marsupio (Lopretto, 1982; Peralta, 2001).

Figura 11: Espécimen del género *Hyaella*.

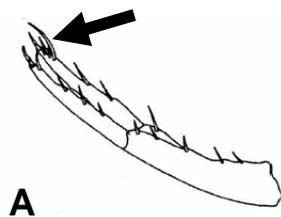


Figura 12: Gnatópodos de *Hyaella araucana**: A) primer par del macho, B) segundo par del macho, C) primer par de la hembra y D) segundo par de la hembra.



*Tomado de González (2003)

Figura 13: Espina del primer par de urópodos del macho (flecha): A) *Hyaella chiloensis**, B) *Hyaella curvispina*.



A



B

*Tomado de González (2003)

Figura 14: Oostegitos de las hembras de *Hyaella curvispina* (flecha).



En general, los anfípodos pueden ser detritívoros, carroñeros, omnívoros y/o depredadores. Tienen periodos reproductivos variables y presentan una precópula, donde el macho utiliza sus gnatópodos para aferrarse a la hembra y nada junto a ella, hasta que ocurre la fertilización. Los machos compiten fuertemente por el acceso a las hembras y los de gran tamaño, tienen mayor capacidad para obtener hembras más grandes (Thomas et al., 1996a) las cuales son más fecundas (Lopretto, 1983b). Además, son capaces de desplazar (“take over”) a los pequeños que ya obtuvieron hembras (Ward, 1983). La fertilización tiene lugar en el marsupio que es ventilado por los movimientos de los pleópodos. El número y el tamaño de los huevos se incrementa con la edad de la hembra y el desarrollo larval es directo y epimórfico.

En general, integran una gran fracción de la biomasa total de macroinvertebrados y son una importante fuente de alimento para los peces (Peralta, 2001). La riqueza y la abundancia de los anfípodos esta influenciada por la presencia de plantas acuáticas debido a que les ofrecen refugio y alimento (Bastidas, 2003). Pese a representar un eslabón fundamental en la transferencia de materia y energía de varias agrupaciones naturales, existe poca información concerniente a ellos en América del Sur, donde generalmente han sido considerados desde un punto de vista taxonómico (Lopretto, 1983b).

Las especies del género *Hyaella* tienen una ubicación taxonómica confusa. En la región Andino Patagónica argentina, se ha reportado la presencia de: *Hyaella patagonica*, *Hyaella lalage* y *Hyaella fossamancinii* (Luchini, 1975; Trejo, 1992; Grosso y Peralta, 1999). Grosso y Peralta (1999) describieron a *Hyaella rionegrina*, redescubrieron a *Hyaella curvispina* y sinonimizaron a *H. patagonica* como *Hyaella araucana*. En un estudio sobre los anfípodos de agua dulce del género *Hyaella* en Chile, González (2003) indica que algunas especies de este género fueron erróneamente descritas por Grosso y Peralta (1999) e incluidas dentro de *H. curvispina* utilizando un carácter que es común dentro de varias especies del género, la espina curva del primer par de urópodos.

Hyaella curvispina en la provincia de Buenos Aires se alimenta principalmente de fitobentos aunque también es probable que se alimente de sedimento (Giorgi y Tiraboschi, 1999; Casset et al., 2001) e *H. fossamancinii* en el lago Cardiel (provincia de Santa Cruz) se alimenta primariamente de diatomeas perifíticas y bentónicas (Luchini, 1975). Los estudios ecológicos en *H. curvispina* del río Luján (provincia de Buenos Aires) indican la presencia de ciclos estacionales, registrándose la mayor abundancia de individuos en septiembre, que es el mes de mayor fecundidad (Giorgi y Tiraboschi, 1999; Casset et al., 2001).

Peces

La fauna íctica de los ambientes de la región está compuesta por especies nativas e introducidas, correspondiendo a las siguientes familias Galaxiidae, Aplochitonidae, Cyprinidae, Characidae, Diplomystidae, Trichomycteridae, Poeciliidae, Jenynsiidae, Atherinidae, Percichthyidae y Salmonidae. Las especies nativas son *Galaxias maculatus* (puyen chico) (**figura 15**), *Galaxias platei* (puyen grande), *Aplochiton taeniatus* (peladilla), *Aplochiton zebra* (peladilla), *Gymnocharacinus bergii* (mojarra desnuda), *Diplomystes viedmensis* (bagre aterciopelado), *Diplomystes mesembrinus* (bagre mesembrino), *Hatcheria macraei* (bagre de los torrentes), *Trichomycterus areolatus* (bagre pintado), *Cnesterodon decemmaculatus* (madrecita de agua), *Jenynsia multidentata* (madrecita de agua), *Odontesthes hatcheri* (pejerrey patagónico), *Odontesthes bonaerensis* (pejerrey bonaerense), *Percichthys trucha* (perca de boca chica) (**figura 16**) y *Percichthys colhuapiensis* (perca bocona). Las especies introducidas son *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris), *Salvelinus fontinalis* (trucha de arroyo) (**figura 17**), *Salvelinus namaycush* (trucha de lago), *Salmo salar* (salmón del Atlántico), *Salmo trutta* (trucha marrón) y *Cyprinus carpio* (carpa) (Ortubay et al., 1994; Barriga et al., 2002; Bello, 2002; Menni, 2004; Cussac et al., 2004; Milano et al., 2006; Ruzzante et al., 2006).

Algunas familias presentan hábitos bentónicos y/o litorales como los galáxidos, los diplomístidos, los tricomicteridos y los percíctidos y otras son principalmente pelágicas como los aploquitónidos y los aterínidos. Todas las especies son predominantemente carnívoras a excepción de los aterínidos, que se los considera omnívoros y sus dietas suelen estar compuestas por organismos bentónicos como copépodos, anfípodos, larvas de quironómidos, moluscos e insectos. Los peces de las familias que alcanzan mayores tallas, como los diplomístidos, los percíctidos y los salmónidos también se alimentan de puyenes y de larvas de otras especies de peces (Macchi, 1991, 2004; Macchi et al., 1999, 2007).

Figura 15: Ejemplar de *Galaxias maculatus*.



Figura 16: Ejemplar de *Percichthys trucha*.

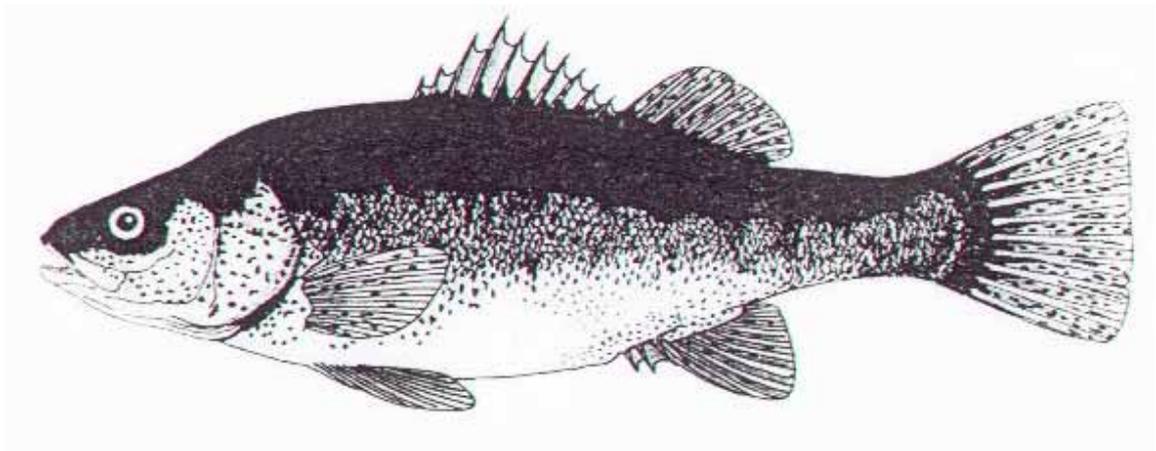
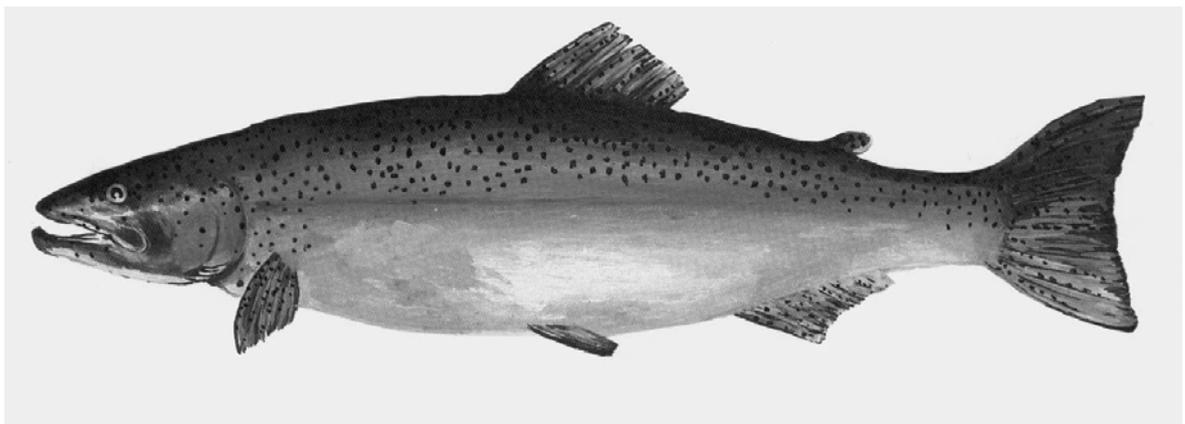


Figura 17: Ejemplar de *Oncorhynchus mykiss*.



Aves

Las aves que habitan las costas de los lagos pertenecen a las familias Podicipedidae, Phalacrocoracidae, Alcedinidae, Ardeidae, Anatidae, Rallidae y Laridae. Las especies más comunes son: *Podiceps rolland* (macá común), *Podiceps major* (huala), *Podilymbus podiceps* (macá de pico grueso), *Phalacrocorax olivaceus* (biguá), *Phalacrocorax atriceps* (cormorán imperial), *Ceryle torquata* (martín pescador), *Ardea cocoi* (garza mora), *Bubulcus ibis* (garcita bueyera), *Egretta alba* (garza blanca), *Nycticorax nycticorax* (garza bruja), *Tachyeres patachonicus* (pato vapor), *Anas specularis* (pato de anteojos), *Anas flavirostris* (pato barcino), *Anas sibilatrix* (pato overo), *Anas georgica* (pato maicero), *Merganetta armata* (pato de los torrentes), *Oxyura ferruginea* (pato zambullidor), *Cignus melancoryphus* (cisne de cuello negro), *Rallus sanguinolentus* (gallineta común), *Fulica armillata* (gallareta ligas rojas), *Fulica leucoptera* (gallareta chica), *Fulica rufifrons* (gallareta escudete rojo), *Larus dominicanus* (gaviota cocinera) y *Larus maculipennis* (gaviota capucha café) (Narosky, 1982; Canevari et al., 1991).

La dieta de los macaes, biguaes, martín pescadores y garzas es carnívora, alimentándose de invertebrados acuáticos y de peces. Los anátidos y rállidos pueden ser caracterizados como omnívoros, alimentándose de vegetales, plancton e invertebrados acuáticos y los láridos son carnívoros y carroñeros, incluyendo en sus dietas invertebrados acuáticos, peces y carroña (Canevari et al., 1991; Grigera et al., 1994).

Hospedadores del lago Mascardi

En el lago Mascardi, se registra la presencia del anfípodo *H. curvispina*. La fauna íctica se caracteriza por la presencia de: *G. maculatus*, *G. platei*, *O. mykiss*, *S. fontinalis* y *S. trutta* y la ausencia de *P. trucha* (Bonetto et al., 1971; Bello, 2002). Se registran especialmente aves de las familias Podicipedidae, Anatidae y Rallidae.

Hospedadores de la laguna Fantasma

En la laguna Fantasma no existen peces, lo que genera una composición particular de las comunidades de organismos, presentando muchas de las especies huevos de resistencia (Grigera et al., 1994). La acumulación progresiva de agua produce una sucesión regular de especies en el fito y en el zooplancton (**tabla 2**). Además, se registra la presencia del caracol *Biomphalaria peregrina* (Flores y Brugni, 2005), del anfípodo *H. curvispina* y del anfibio *Pleurodema thaul*. La vegetación de su entorno permite albergar un considerable número de aves acuáticas que la utilizan para refugio y nidificación (**tabla 3**).

Tabla 2: Listado de taxones planctónicos y bentónicos registrados en la laguna Fantasma*.

Phylum	Especie
Rhizopoda	<i>Diffugia corona</i>
	<i>Arcella hemisphaerica</i>
Ciliophora	<i>Halteria grandinella</i>
	<i>Strobilidium</i> sp.
	<i>Paradileptus</i> sp.
Rotifera	<i>Ascomorpha saltans</i>
	<i>Conochilus unicornis</i>
	<i>Gastropus stylifer</i>
	<i>Keratella cochlearis</i>
	<i>Lecane lunares</i>
	<i>Lecane bulla</i>
Arthropoda	<i>Lepadilla ovalis</i>
	<i>Acanthocyclops robustus</i>
	<i>Pseudoboeckella brevicaudata</i>
	<i>Tropocyclops prasinus meridionalis</i>
	<i>Parabroteas farsi</i>
	<i>Boeckella schwabei</i>
	<i>Daphnia middendorffiana</i>
	<i>Simocephalus serrulatus</i>
	<i>Ceriodaphnia dubia</i>
	<i>Pleuroxus</i> sp.
<i>Alona intermedia</i>	
<i>Chydorus sphaericus</i>	

*Tomado de Grigera et al. (1994).

Tabla 3: Listado de aves registradas en la laguna Fantasma*.

Nombre común	Especie
garcita bueyera	<i>Bubulcus ibis</i>
garza blanca	<i>Egretta alba</i>
bandurria	<i>Theristicus caudatus</i>
cauquén real	<i>Chloephaga polycephala</i>
pato de anteojos	<i>Anas specularis</i>
pato barcino	<i>Anas flavirostris</i>
pato overo	<i>Anas sibilatrix</i>
pato maicero	<i>Anas georgica</i>
pato zambullidor	<i>Oxyura ferruginea</i>
cisne de cuello negro	<i>Cygnus melancoryphus</i>
gallineta común	<i>Rallus sanguinolentus</i>
gallareta ligas rojas	<i>Fulica armillata</i>
tero	<i>Vanellus chilensis</i>
gaviota cocinera	<i>Larus dominicanus</i>
gaviota capucha café	<i>Larus maculipennis</i>
becasina común	<i>Gallinago gallinago</i>
remolinera patagónica	<i>Cinclodes patagonicus</i>
remolinera parda	<i>Cinclodes fuscus</i>
junquera	<i>Phleocryptes melanops</i>
sobrepuesto	<i>Lessonia rufa</i>
pico de plata	<i>Hymenops perspicillata</i>
siete colores	<i>Tachuris rubigatra</i>
golondrina rabadilla blanca	<i>Tachycineta leucopyga</i>
golondrina rabadilla negra	<i>Notiochelidon cyanoleuca</i>

*Tomado de Grigera et al. (1994).

Hospedadores de la laguna Los Juncos

En este ambiente no hay peces y se registra la presencia del anfípodo *H. curvispina*. Su ubicación geográfica, la poca actividad humana en la región y la gran abundancia de invertebrados planctónicos, permiten que una gran cantidad de aves utilicen este ambiente para albergue y nidificación (**tabla 4**).

Tabla 4: Listado de aves registradas en la laguna Los Juncos y sus cercanías*.

Nombre común	Especie
macá común	<i>Podiceps rolland</i>
macá plateado	<i>Podiceps occipitales</i>
huala	<i>Podiceps major</i>
biguá	<i>Phalacrocorax olivaceus</i>
garza bruja	<i>Nycticorax nycticorax</i>
flamenco austral	<i>Phoenicopterus chilensis</i>
cauquén	<i>Chloephaga picta</i>
cauquén real	<i>Chloephaga polycephala</i>
pato barcino	<i>Anas flavirostris</i>
pato overo	<i>Anas sibilatrix</i>
pato cuchara	<i>Anas platalea</i>
pato maicero	<i>Anas georgica</i>
pato capuchino	<i>Anas versicolor</i>
pato picazo	<i>Netta peposaca</i>
gallineta común	<i>Rallus sanguinolentus</i>
gallareta ligas rojas	<i>Fulica armillata</i>
agachona chica	<i>Thinocorus rumicivorus</i>
gaviota cocinera	<i>Larus dominicanus</i>
gaviota capucho café	<i>Larus maculipennis</i>
remolinera patagónica	<i>Cinclodes patagonicus</i>
remolinera parda	<i>Cinclodes fuscus</i>
junquera	<i>Phleocryptes melanops</i>
diucón	<i>Pyrope pyrope</i>
sobrepuesto	<i>Lessonia rufa</i>
pico de plata	<i>Hymenops perspicillata</i>
siete colores	<i>Tachuris rubigastrea</i>

*Carmen Úbeda com. pers.

METODOLOGÍA GENERAL

1. Toma de muestras

1.1. Anfípodos

Para los estudios sobre la infección por acantocéfalos en anfípodos, se colectaron ejemplares del género *Hyaella* con tamices de 1 mm de tamaño de malla (**figura 18a**), desde la costa en lugares vegetados. La colección se realizó con diferente periodicidad en cuerpos de agua permanentes y transitorios (lagunas y lagos) y en ríos de la región andino patagónica.

Figura 18: Métodos de captura de especímenes: A) tamiz para la captura *Hyaella* spp., B) trampas para la captura de *Galaxias maculatus* y C) redes agalleras para la captura de *Percichthys trucha*.



1.2. Peces

Se colectaron especímenes de *Galaxias maculatus* con trampas desde la costa en los lagos Machónico y Mascardi (**figura 18b**). Además se capturaron ejemplares de *P. trucha* con redes agalleras en el lago Escondido (**figura 18c**).

2. Tratamiento de las muestras

2.1. Anfípodos

Los especímenes capturados fueron fijados con formaldehído 2% en el campo. En el laboratorio fueron medidos, desde la cabeza hasta el telson (longitud total) y sexados. En todos los casos se registraron las modificaciones en la morfología, la anatomía y/o la coloración. Los especímenes se examinaron bajo lupa binocular estereoscópica a fin de realizar un examen completo para obtener las larvas de acantocéfalos y adicionalmente otras especies parásitas y epibiontes. Se registró el número, el tipo, la identidad específica y la localización de las larvas obtenidas. En el caso de los acantocéfalos, las larvas además fueron separadas en acantelas y cistacantos.

Los anfípodos se categorizaron en cuatro diferentes estados de desarrollo: juveniles (menores a 5,68 mm), indeterminados (mayores que 5,68 mm, pero sin caracteres sexuales secundarios ni gónadas desarrolladas), machos y hembras, siguiendo a Lopretto (1983a).

2.2. Peces

Los puyenes capturados fueron llevados vivos al laboratorio, mantenidos a temperatura controlada (6°C) por un máximo de tres días, medidos y sexados. Los especímenes fueron sometidos a necropsia para la obtención de los acantocéfalos adultos que fueron contados, medidos (desde el cuello hasta el extremo del soma) y sexados.

Las percas capturadas fueron llevadas vivas al Centro de Salmonicultura Bariloche y mantenidas en piletas circulares.

3. Ensayos experimentales

3.1. Anfípodos

Los ejemplares destinados a ensayos experimentales fueron transportados vivos al laboratorio y separados, bajo lupa binocular estereoscópica, en sanos e infectados (observándose en éstos últimos las larvas por transparencia de la cutícula). Posteriormente fueron mantenidos en un acuario con temperatura y fotoperiodo controlados. Los ensayos se realizaron para determinar en los anfípodos infectados, por

Corynosoma sp. y por *A. tumescens*, alteraciones en su locomoción y en su reacción a la luz.

3.2. Peces

Los ejemplares de *P. trucha* y de *G. maculatus* fueron destinados a ensayos de infección experimental con adultos de *A. tumescens* y de *P. patagonicus*. Adicionalmente, para estas experiencias se utilizaron peces de cultivo (*O. mykiss*) provistos por el Centro de Salmonicultura Bariloche.

4. Tratamiento de los datos

Se calculó la prevalencia y la intensidad media de acuerdo con Margolis et al. (1982) y Bush et al. (1997).

$$\text{Prevalencia} = \frac{\text{Número de individuos infectados}}{\text{Número total de individuos}}$$

$$\text{Intensidad media} = \frac{\text{Número de parásitos}}{\text{Número de individuos infectados}}$$

Para efectuar los análisis de los datos se utilizaron las siguientes pruebas estadísticas, cumpliendo con los supuestos y con un nivel de significancia del 5% (Conover, 1980; Sokal y Rohlf, 1981; Morales y Pino de Morales, 1987; Manly, 1994; Agresti, 2002; Kim et al., 2006):

- El coeficiente de Correlación por Rangos de Spearman.
- El índice Z de Comparación entre dos Porcentajes Observados.
- La prueba de Kruskal Wallis.
- La prueba de Mann Whitney.
- La prueba de G.
- Tablas de Contingencia RxC.
- La prueba de Wilcoxon.
- El análisis de los Residuales Estandarizados y Ajustados.
- La prueba de Comparaciones Múltiples.
- Análisis de Agrupamiento usando el Índice de Similitud de Jaccard.
- Análisis Discriminante.

CAPÍTULO 3

Alteraciones provocadas por acantocéfalos en los anfípodos

INTRODUCCIÓN

En América del Sur, los estudios sobre alteraciones en crustáceos que pueden funcionar como hospedadores intermediarios de especies de parásitos son escasos y se han realizado principalmente en cangrejos estuariales y marinos (Martorelli, 1989; Pulgar et al., 1995; Etchegoin, 1997; Haye y Ojeda, 1998; Rojas y Ojeda, 2005).

La presencia de larvas de acantocéfalos puede provocar cambios en el hospedador intermediario que facilitan su transmisión (Bethel y Holmes, 1977; Oetinger, 1987; Dezfuli et al., 2000; Kennedy, 2006c), entre estos cambios los más estudiados son los comportamentales y los morfológicos. En los primeros, los estudios realizados en anfípodos infectados demostraron alteraciones en la natación (Maynard et al., 1998) y presencia de fotofilia (Bethel y Holmes, 1974). Los cambios morfológicos están relacionados con el aumento de la conspicuidad por la variación en el color y por alteraciones en distintas partes del cuerpo (Oetinger, 1987; Moore y Gotelli, 1990; Alibert et al., 2002; Amato et al., 2003). En la coloración participan pigmentos carotenoides que los anfípodos, al igual que otros animales, obtienen del alimento que ingieren (Mazzi y Bakker, 2003) pudiendo los agentes medioambientales y genéticos interferir en su depósito. La variación de la pigmentación en los crustáceos se atribuye al balance entre la fotoprotección a los rayos ultravioleta (UV) y el incremento de la conspicuidad hacia los depredadores visuales (Gerrish y Cáceres, 2003). Algunos autores sugieren que los parásitos obtendrían sus carotenoides desde sus hospedadores (Moore, 2002a), sin embargo el impacto de los macroparásitos sobre el depósito de carotenoides es un tema poco conocido (Gaillard et al., 2004).

La reproducción en los anfípodos está caracterizada por un periodo de precópula, donde el macho utiliza sus gnatópodos para aferrarse a la hembra, hasta que ocurre la fecundación. Posteriormente, la hembra incuba los huevos en un marsupio formado por los oostegitos (Bollache et al., 2001; Bollache y Cezilly, 2004). Los machos compiten por las hembras y los más grandes tienen mayor éxito reproductivo (Thomas et al., 1996a). Algunos parásitos son capaces de inducir modificaciones en la reproducción de los hospedadores tales como maduración anticipada, reducción de la capacidad competitiva y de la atracción del otro sexo (Thomas et al., 1996b; Bollache et al., 2001; Fredensborg y Poulin, 2006), con lo cual las hembras infectadas deberían ser menos atractivas y los

machos peores competidores. La modificación del comportamiento del hospedador intermediario puede provocar su segregación vertical en la columna de agua y además, se ha registrado que las parejas se conforman con individuos de la misma categoría: hembras y machos infectados o hembras y machos sanos (Thomas et al., 1996b). Esto implicaría una selección que separa a los individuos semejantes (sanos e infectados) y que sumado a una distribución diferencial en la columna de agua aumentaría la transmisión del parásito pero dificultaría el apareamiento.

La diferenciación sexual de los anfípodos está regulada en los machos por la hormona androgénica y en las hembras se induce espontáneamente (Vandenbergh et al., 2003; Rodgers-Gray et al., 2004). La intersexualidad es un fenómeno por el cual los especímenes presentan simultáneamente caracteres sexuales masculinos y femeninos (Ford et al., 2004) y puede ser provocada por la presencia de productos como el estradiol sintético 17 α etinylestradiol que altera el desarrollo sexual de los anfípodos, provocando interrupción en el metabolismo de las glándulas endócrinas (Vandenbergh et al., 2003; Ford et al., 2004). Su presencia también ha sido citada en crustáceos infectados por acantocéfalos y por microsporidios (Munro, 1953; Rodgers-Gray et al., 2004).

La alteración del comportamiento de los crustáceos infectados con acantocéfalos ha sido atribuida a variaciones anormales en la concentración de neuromoduladores y de neurosecretores (Adamo, 2002; Moore, 2002a; Poulin et al., 2003b). Los primeros son sustancias endógenas que actúan sobre los circuitos neuronales alterando las respuestas del organismo, confiriéndoles plasticidad para sobrevivir en hábitats cambiantes (Thompson y Kavaliers, 1994). Los neurosecretores son sustancias sintetizadas a nivel neuronal, donde se encuentran sus precursores y se liberan al espacio inter-sináptico, actuando sobre receptores post-sinápticos específicos.

Los acantocéfalos se ubican por fuera del sistema nervioso central de su hospedador, con lo cual podrían usar algún tipo de interacción química que influya sobre el comportamiento de los hospedadores (Maynard et al., 1996). En *Gammarus lacustris* infectado con *Polymorphus paradoxus* se ha demostrado que el parásito altera la respuesta de escape del anfípodo. Cuando los especímenes son molestados, si están infectados, nadan hacia la superficie del agua hasta que encuentran algún sustrato sólido, anclándose a él mientras que los sanos nadan hacia el fondo (Bethel y Holmes, 1977). Esta respuesta diferencial incrementa la probabilidad de depredación por patos (*Anas platyrhynchos*) que son los hospedadores definitivos. Se ha probado que en *G. lacustris* la inoculación con serotonina altera el comportamiento aunque el hospedador no esté infectado (Holmes y Zohar, 1990). En concordancia con dicho estudio, Poulin et al. (2003b) encontró que el número de larvas de varias especies de helmintos correlacionó negativamente con la concentración de serotonina en el cerebro del cangrejo

Macrophthalmus hirtipes. Rojas y Ojeda (2005) registraron que la infección con *Profilocollis antarcticus* en *Hemigrapsus crenulatus* incrementó los niveles de dopamina en la hemolinfa.

Aunque los efectos fisiológicos y comportamentales que provoca el parasitismo son a menudo atribuidos a sustancias producidas por los parásitos (Thompson y Kavaliers, 1994) no es clara la naturaleza química y el modo de acción de estos compuestos.

En los ambientes dulceacuícolas andino patagónicos, se ha registrado la presencia de *Acanthocephalus tumescens* (Semenas y Trejo, 1997; Trejo et al., 2000), de *Pomphorhynchus patagonicus* (Ortubay et al., 1991, 1994) y de *Corynosoma* sp. (ver apéndice 1). No existen estudios que evalúen las alteraciones comportamentales y morfológicas provocadas por la infección con acantocéfalos en los anfípodos que funcionan como hospedadores intermediarios.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar las alteraciones provocadas por la infección con acantocéfalos en el comportamiento, en la morfología y en la anatomía de los hospedadores intermediarios.

OBJETIVOS PARCIALES

- ✓ Comprobar experimentalmente alteraciones en la locomoción en relación con la luz y con la tasa de movimiento.

- ✓ Determinar las alteraciones en la coloración de los anfípodos infectados con *Corynosoma* sp.

- ✓ Evaluar las alteraciones en la morfología externa y en la sexualidad.

- ✓ Evaluar las alteraciones en la reproducción.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los anfípodos se capturaron en la bahía Verde del lago Mascardi y/o en la laguna Fantasma. Los especímenes fueron divididos en sanos e infectados y estos últimos fueron separados según la especie de acantocéfalo involucrada. La transparencia de la cutícula de los anfípodos permitió diferenciar las larvas de las especies parásitas por su coloración (roja o marrón claro).

1. Alteraciones en la locomoción

1.1. Experiencia de reacción a la luz

Para la determinación de los cambios en la reacción a la luz, se utilizaron anfípodos infectados con una larva de *Corynosoma* sp. o con una larva de *Acanthocephalus tumescens*.

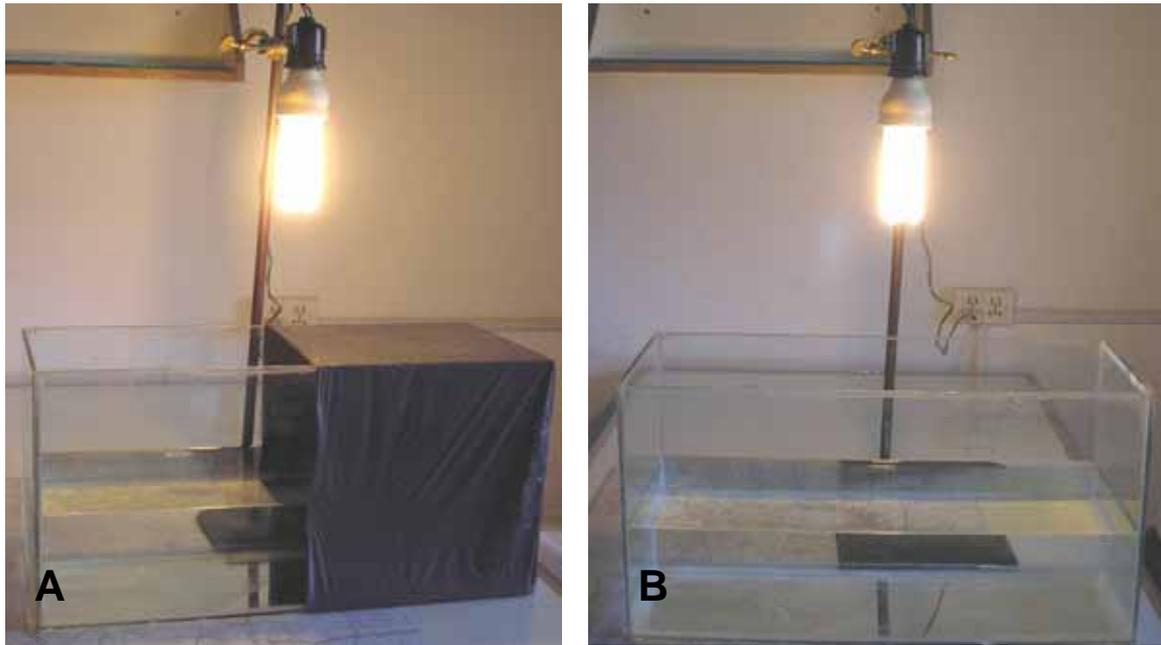
El esquema experimental propuesto es similar al de Bethel y Holmes (1973). Para ello, se usó un acuario de 50 X 20 X 25 cm con una de sus mitades cubierta con plástico oscuro. El acuario fue iluminado con una lámpara de luz clara de 60 watts ubicada a 20 cm de altura generando un lado claro y uno oscuro (**figura 19a**). Los anfípodos se colocan en la zona central del acuario, se aclimatan durante cinco minutos y se registra, cada diez segundos y durante cinco minutos, el número de anfípodos presentes en el lado claro del acuario. Una vez terminado el ensayo, los 93 anfípodos utilizados fueron medidos (longitud total) y posteriormente fueron revisados bajo lupa binocular estereoscópica para confirmar su estatus de infección.

Se consideró a los anfípodos sanos como grupo control y dado que las experiencias con *Corynosoma* sp. y con *A. tumescens* fueron realizados en épocas diferentes, se utilizaron los correspondientes grupos control para cada caso. Cada réplica estuvo formada por grupos de tres anfípodos (**tabla 5**).

Tabla 5: Número de réplicas de anfípodos sanos e infectados con acantocéfalos.

	<i>Corynosoma</i> sp.	<i>A. tumescens</i>
Anfípodos sanos	4 réplicas	10 réplicas
Anfípodos infectados	10 réplicas	7 réplicas

Figura 19: Diseño experimental: A) Para la experiencia de reacción a la luz y B) Para la medición del movimiento de los ejemplares de *Hyaella curvispina*.



Se calculó el promedio de cada réplica en todas las observaciones realizadas en anfípodos sanos e infectados realizándose un gráfico Box Plot. Para comparar las observaciones se utilizó la prueba de Mann Whitney.

1.2. Experiencia de medición de tasa de movimiento

Para la medición del movimiento de los anfípodos, se utilizaron animales infectados con *Corynosoma* sp.

Para ello se usó un acuario de 50 X 20 X 25 cm iluminado con una lámpara de luz clara de 60 watts ubicada a 20 cm de altura (**figura 19b**). Los anfípodos se colocan en la zona central del acuario y luego de cinco minutos de aclimatación, se registra con un cronómetro el tiempo en que se mantienen en movimiento (natación y caminata) durante un período de dos minutos. Una vez terminado el ensayo, los 53 anfípodos utilizados fueron medidos (longitud total) y revisados bajo lupa binocular esteoscópica para confirmar su estatus de infección.

Se realizaron 27 réplicas de anfípodos sanos y 26 de anfípodos infectados. Cada réplica corresponde a la medición del movimiento de un anfípodo.

Para comparar las observaciones se utilizó la prueba de Mann Whitney. Adicionalmente se realizó un gráfico Box Plot de todas las observaciones de las réplicas de anfípodos sanos e infectados.

2. Alteraciones en la coloración

2.1. Coloración de los anfípodos y de los parásitos

Se registró el color de los anfípodos sanos e infectados y de los cistacantos de *Corynosoma* sp. y de *A. tumescens*.

2.2. Determinación de la concentración de carotenoides

Para determinar la concentración de carotenoides en los anfípodos, se seleccionaron especímenes de tamaño similar que fueron mantenidos durante dos días en ayuno para vaciar el contenido del tubo digestivo y de este modo eliminar la interferencia que pueden causar otros pigmentos, como los presentes en las algas.

Los anfípodos fueron divididos en sanos e infectados con *Corynosoma* sp., registrándose su peso húmedo con una balanza (10^{-5} g de precisión, Mettler-Toledo AB 204). Posteriormente las muestras fueron congeladas a -18°C . Se procesaron nueve muestras de anfípodos infectados y cinco de anfípodos sanos, cada una de ellas compuestas por 15 especímenes.

Extracción de pigmentos

Se realizaron tres extracciones sucesivas a la muestra hasta obtener todos los pigmentos, usando como indicador la pérdida de color en los tejidos.

Se maceró la muestra, se agregó etanol 96%, se dejó en reposo 24 horas y se centrifugó posteriormente durante diez minutos a máxima velocidad (3.500 rpm, Rolco mod CP 2036). Este procedimiento se repitió dos veces, utilizándose en cada caso el tejido remanente para su procesamiento con solvente nuevo. Los sobrenadantes de cada extracción se reunieron en una sola muestra que se guardó en un tubo de centrifuga cubierto con papel aluminio, para prevenir la fotooxidación, en heladera a 5°C . Las muestras fueron leídas con un espectrofotómetro (UV-Visible Hewlett-Packard 8453), entre 190 y 700 nm usando una cubeta de cuarzo de 1 cm de paso óptico y contrastando con un blanco de etanol 96%.

Cada uno de los valores de absorbancia obtenidos por muestra fueron divididos por el peso húmedo de la misma y posteriormente, se calculó el promedio (\pm DS) para obtener las curvas de absorbancia de los pigmentos de los anfípodos sanos e infectados. Las observaciones fueron analizadas con la prueba de Wilcoxon.

3. Alteraciones en la morfología externa y en la sexualidad de los anfípodos

Se analizaron 3.600 anfípodos hembras de la laguna Fantasma y 799 ejemplares de ambos sexos de la bahía Verde del lago Mascardi. Los especímenes fueron revisados bajo lupa binocular estereoscópica, se determinó su estado de desarrollo (juveniles, indeterminados, machos y hembras), el grado de madurez en hembras (sin y con ovocitos), el grado de madurez en machos (sin y con espina curva y sin y con testículos) y se los categorizó según la especie de acantocéfalo presente (*Corynosoma* sp. y/o *A. tumescens*) y el tipo de larva (acantela y/o cistacanto). Se analizó la morfología externa considerando la presencia de los caracteres sexuales secundarios externos (tabla 6).

Tabla 6: Caracteres sexuales según estados de desarrollo de los anfípodos.

Carácter	Juvenil	Indeterminado	Macho	Hembra
Espina del primer par de urópodos	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
Tamaño de los gnatópodos	Pequeños	Pequeños	Grandes	Pequeños
Papilas genitales	Ausentes	Ausentes	Dos	Ausentes
Gónadas	Ausentes	Ausentes	Testículos	Ovocitos
Oostegitos	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes

4. Alteraciones en la reproducción

Los anfípodos capturados en la bahía Verde del lago Mascardi, se examinaron para registrar la infección por las distintas especies de acantocéfalos determinándose el sexo de los hospedadores.

4.1. Alteraciones en la formación de las parejas

Se capturaron anfípodos apareados (precópula) y no apareados en noviembre y diciembre de 2005.

Análisis de las longitudes de los anfípodos apareados y no apareados

Se utilizó como patrón para la comparación la longitud mínima y máxima de los anfípodos apareados, descartándose del análisis los no apareados, cuyas longitudes estuvieron fuera de este rango. Se analizó el resultado de ésta selección utilizando la prueba de Mann Whitney. Adicionalmente se realizó un gráfico Box Plot de las observaciones.

Análisis de la prevalencia de los anfípodos apareados y no apareados

Se comparó la prevalencia de: 1) los machos apareados versus los no apareados y 2) las hembras apareadas versus las no apareadas, discriminando por especie parásita y por estadio larval (acantela o cistacanto). Para detectar diferencias se utilizó el índice Z de Comparación entre dos Porcentajes Observados.

4.2. Modificaciones en el desarrollo gonadal de las hembras

Los anfípodos se capturaron mensualmente desde junio de 2002 hasta mayo de 2004. Las hembras fueron asignadas a las siguientes categorías: sin gónadas, con ovocitos y con huevos analizándose en cada una de ellas, la prevalencia para las infecciones simples de *Corynosoma* sp. y de *A. tumescens* y para las infecciones mixtas de ambas especies de acantocéfalos. Adicionalmente, se discriminó para cada especie de acantocéfalo, la presencia de acantelas o de cistacantos. Para las comparaciones se utilizó la prueba de G y como prueba *a posteriori*, un análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados.

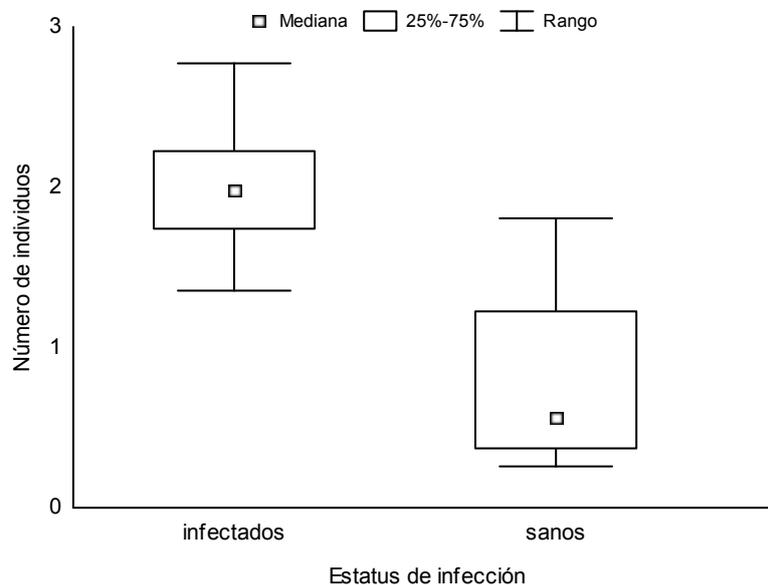
RESULTADOS

1. Alteraciones en la locomoción

1.1. Experiencia de reacción a la luz

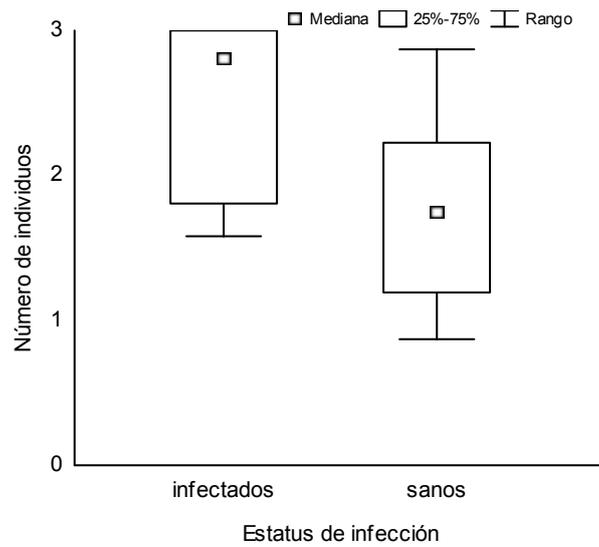
En la experiencia con *Corynosoma* sp., se utilizaron 12 anfípodos sanos (cuatro réplicas) y 30 infectados (diez réplicas). Se encontraron diferencias significativas entre los dos grupos ($Z=2,41$; $N=14$; $P=0,02$), prefiriendo los individuos infectados el lado iluminado del acuario (**figura 20**).

Figura 20: Observaciones de la reacción a la luz de los anfípodos sanos e infectados con *Corynosoma* sp.



En la experiencia con *A. tumescens*, se utilizaron 30 anfípodos sanos (diez réplicas) y 21 anfípodos infectados (siete réplicas). Se encontraron diferencias significativas entre los dos grupos ($Z=2,05$; $N=17$; $P=0,04$), prefiriendo los individuos infectados el lado iluminado del acuario (**figura 21**).

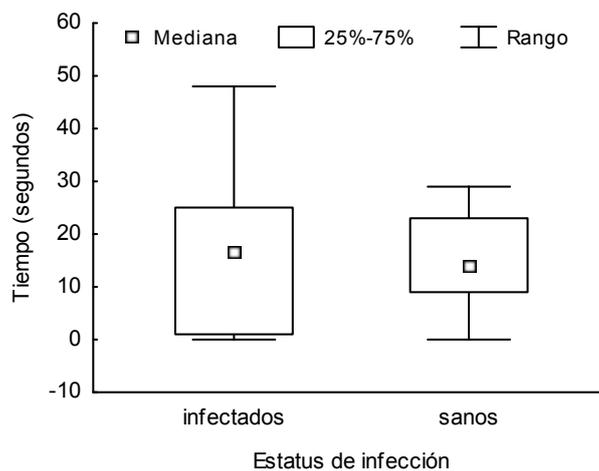
Figura 21: Observaciones de la reacción a la luz de los anfípodos sanos e infectados con *Acanthocephalus tumescens*.



1.2. Experiencia de medición de la tasa de movimiento

En la experiencia con *Corynosoma* sp., se utilizaron 27 anfípodos sanos y 26 infectados. No se encontraron diferencias significativas ($Z=-0,03$; $N=53$; $P=0,97$) entre los dos grupos (**figura 22**).

Figura 22: Observaciones del movimiento de los anfípodos sanos e infectados con *Corynosoma* sp.



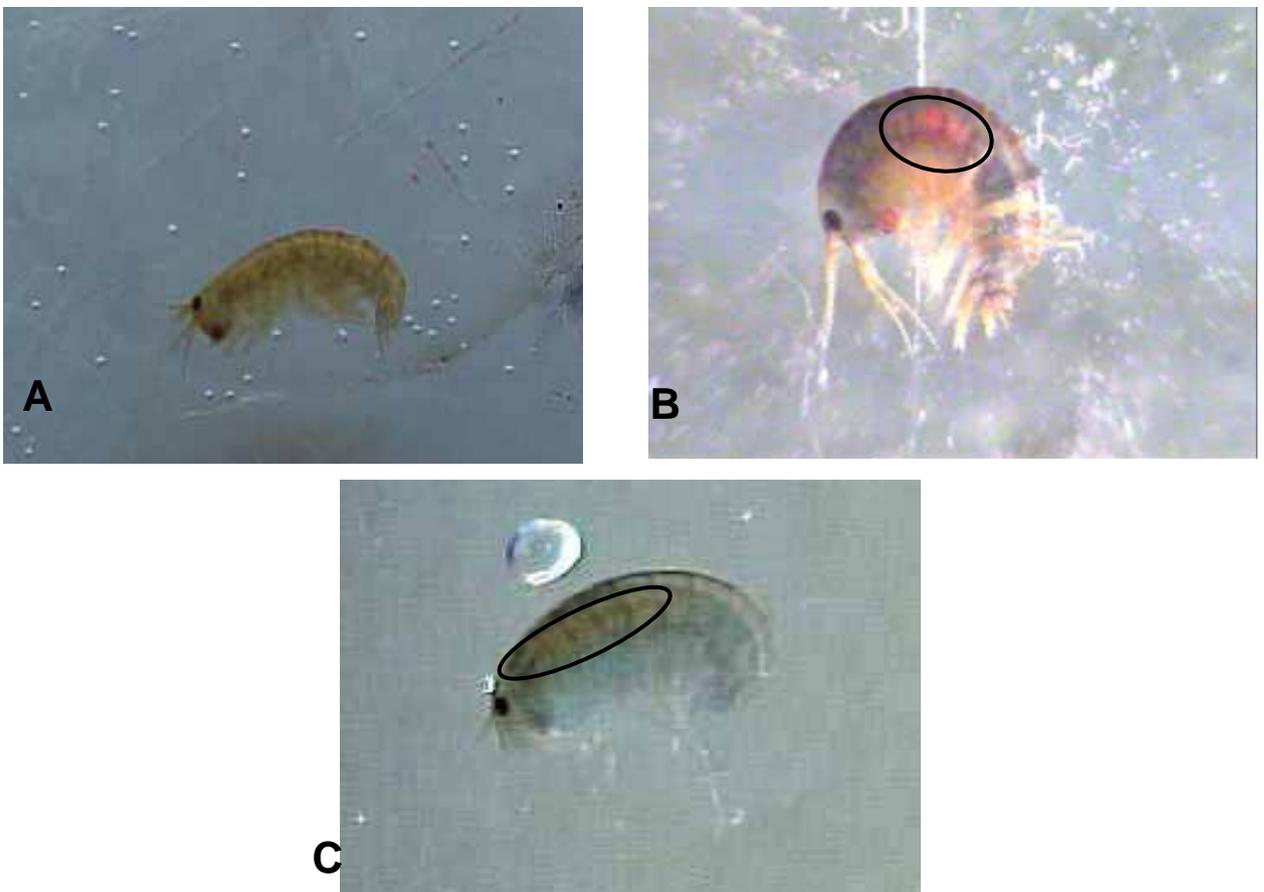
2. Alteraciones en la coloración

2.1. Coloración de los anfípodos y de los parásitos

2.1.1. Coloración de los anfípodos:

Los anfípodos sanos (N=4.397) presentaron tonos de color marrón y verde, mientras que los anfípodos con infecciones simples de *Corynosoma* sp. (N=838), de *A. tumescens* (N=400) y con infecciones mixtas de *Corynosoma* sp. y de *A. tumescens* (N=196) fueron predominantemente de color violeta (**figura 23**).

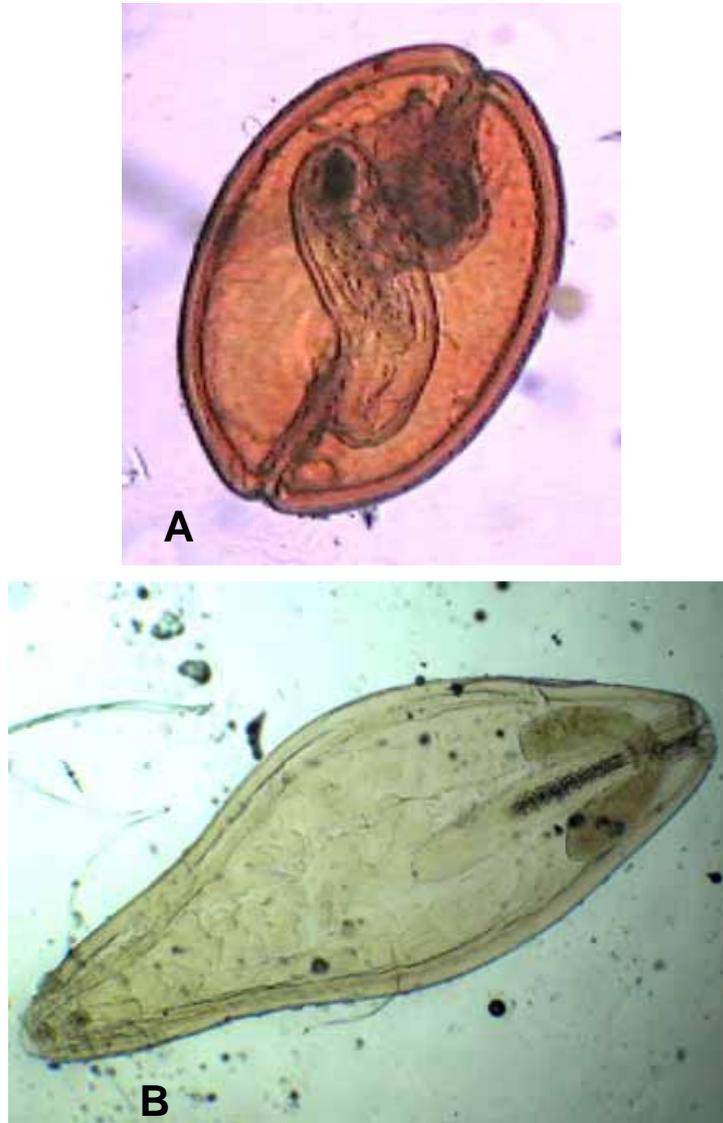
Figura 23: Ejemplar de *Hyalella curvispina*: A) sano, B) infectado con *Corynosoma* sp. (círculo), C) infectado con *Acanthocephalus tumescens* (óvalo).



2.1.2. Coloración de los parásitos:

Los cistacantos de *Corynosoma* sp. (N=1.097) presentaron color rojo, mientras que los de *A. tumescens* (N=731), color marrón claro (**figura 24**).

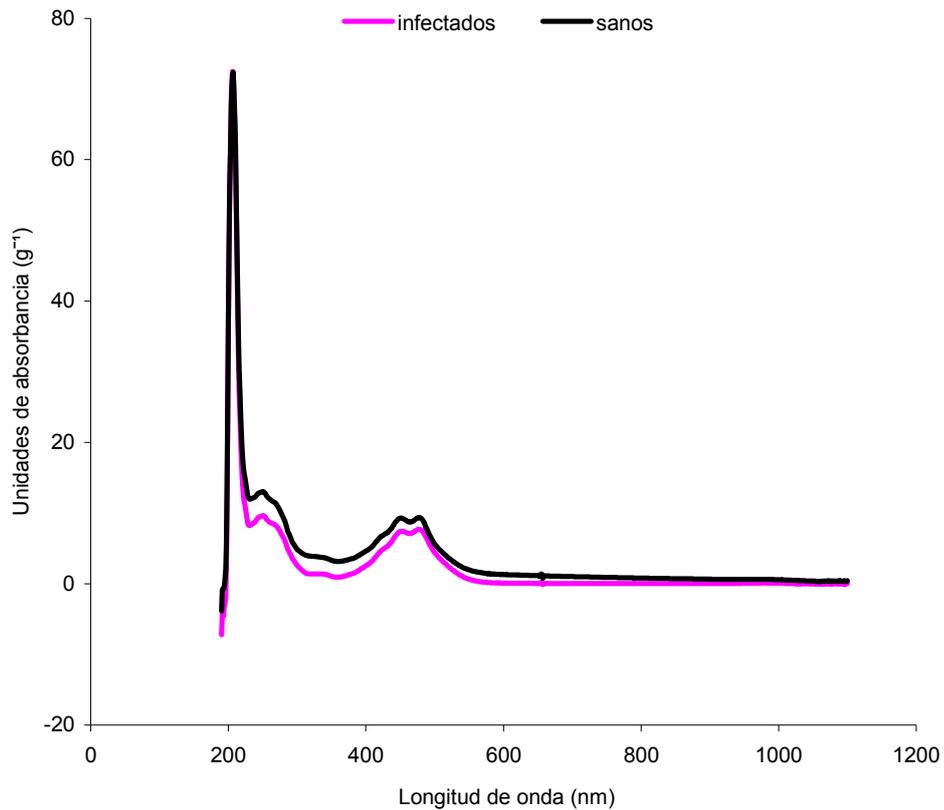
Figura 24: Cistacanto: A) de *Corynosoma* sp., B) de *Acanthocephalus tumescens*.



2.2. Determinación de la concentración de carotenoides

Los máximos de los valores de absorbancia de los anfípodos sanos se obtuvieron a los 250, 451 y 478 nm y fueron significativamente mayores que en los infectados ($Z=25,95$; $P=0,00$; $N=911$), que se obtuvieron a los 251, 452 y 478 nm (**figura 25**).

Figura 25: Valores de la absorbancia registrados para los anfípodos sanos e infectados por *Corynosoma* sp. en distintas las longitudes de onda.



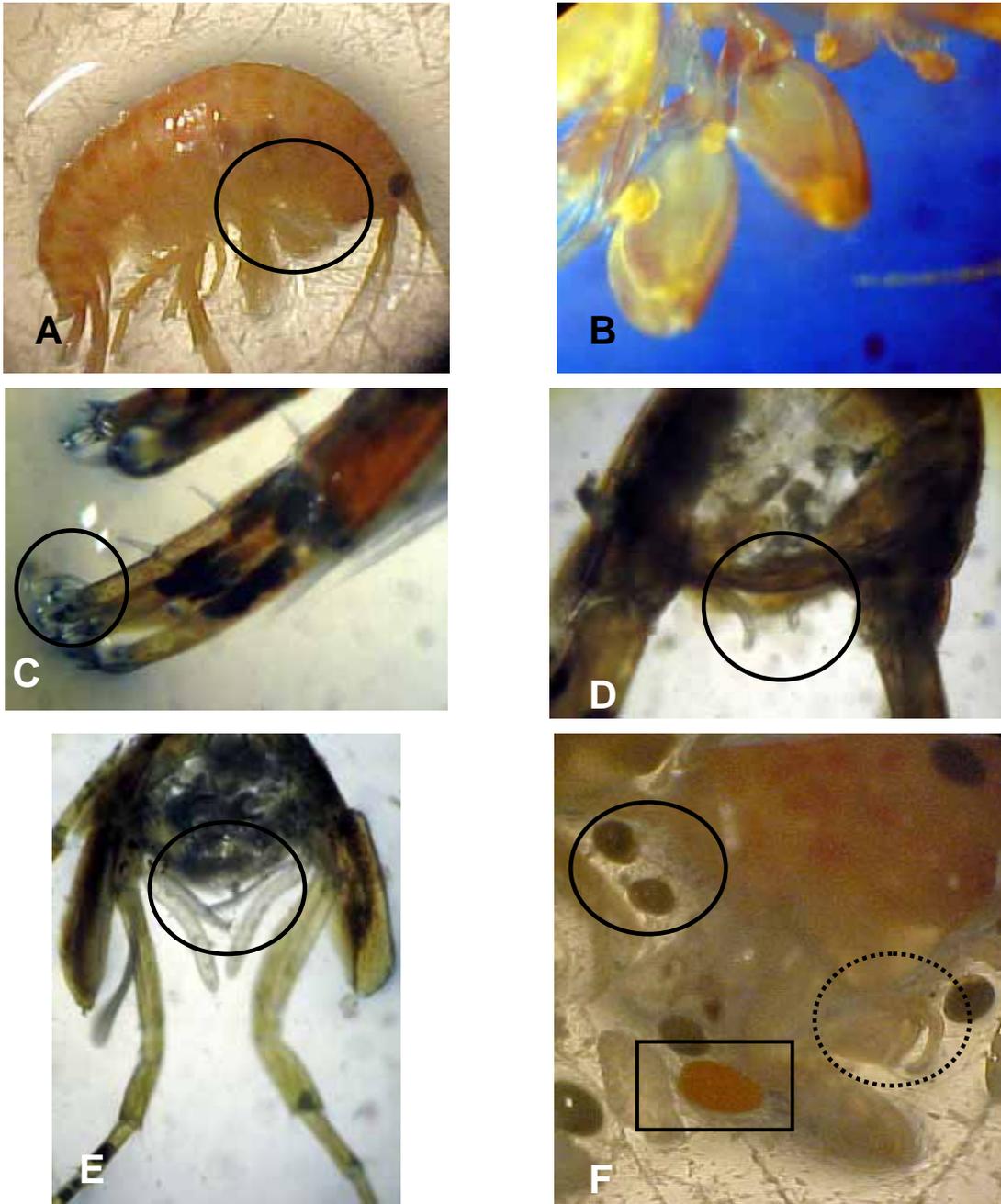
3. Alteraciones en la morfología externa y en la sexualidad de los anfípodos

En la bahía Verde del lago Mascardi (**tabla 7**) se registraron individuos que simultáneamente tenían gnatópodos agrandados, espina curva en el primer par de urópodos, papilas genitales, gónadas y oostegitos (**figuras 26a - e**).

Tabla 7: Sexo, caracteres sexuales y estatus de infección con acantocéfalos en los anfípodos con alteraciones morfológicas de la bahía Verde del lago Mascardi.

Ejemplar	Sexo	Tamaño de gnatópodos	Espina curva	Papilas genitales	Oostegitos	Gónadas	<i>Corynosoma</i> sp.	<i>A. tumescens</i>
1	M	Grandes	Presente	2	Presente	Testículos	Ausente	Ausente
2	H	Pequeños	Ausente	2	Presente	Con ovocitos	Ausente	Ausente
3	H	Pequeños	Ausente	1	Presente	Con ovocitos	Ausente	Ausente
4	M	Grandes	Presente	0	Presente	Testículos	Presente	Ausente
5	M	Grandes	Presente	1	ausente	Testículos	Presente	Ausente
6	H	Pequeños	Ausente	2	Presente	Con ovocitos	Presente	Ausente
7	M	Grandes	Presente	1	Presente	Testículos	Ausente	Ausente
8	H	Grandes	Ausente	0	Presente	Con ovocitos	Presente	Ausente
9	H	Grandes	Ausente	0	Presente	Con ovocitos	Presente	Ausente
10	H	Grandes	Ausente	0	Presente	Con ovocitos	Presente	Ausente
11	H	Grandes	Ausente	0	Presente	Con ovocitos	Presente	Ausente
12	H	Grandes	Ausente	0	Presente	Con ovocitos	Presente	Ausente
13	H	Grandes	Ausente	0	Presente	Con ovocitos	Presente	Ausente
14	M	Grandes	Ausente	1	Ausente	Testículos	Presente	Presente

Figura 26: Alteraciones en la morfología de los anfípodos: A) aspecto general de una hembra con gnatópodos agrandados (círculo); B) detalle de los gnatópodos agrandados, C) detalle de la espina curva en el primer par de urópodos del macho (círculo), D) corte transversal del macho con dos papilas genitales (círculo), E) corte transversal de la hembra con oostegitos (círculo), F) ejemplar con el segundo par de gnatópodos agrandados (círculo discontinuo), con un cistacanto de *Corynosoma* sp. (rectángulo) y con huevos (círculo continuo).



En la laguna Fantasma se analizaron 3.600 anfípodos hembras de los cuales 127 estuvieron infectados, 23 con acantelas y 104 con cistacantos de *Corynosoma* sp.

Todas las categorías de hembras estuvieron infectadas con acantelas o cistacantos. Incluyendo a las hembras con huevos (**figura 26f**), todas las categorías de hembras presentaron sus gnatópodos agrandados (**tabla 8**). De las 104 hembras infectadas con cistacantos, sólo 23 tuvieron sus gnatópodos agrandados, mientras que las 23 infectadas con acantelas no presentaron sus gnatópodos agrandados (**tabla 8**). Además, un ejemplar sano presentó sus gnatópodos agrandados (**tabla 8**).

Tabla 8: Presencia de gnatópodos normales y agrandados en hembras de anfípodos sanos e infectados con larvas de *Corynosoma* sp. en la laguna Fantasma.

Grado de madurez	No. de individuos	Infectados con					
		Sanos		Acantelas		Cistacantos	
		Gnatópodos		Gnatópodos		Gnatópodos	
		agrandados	Normales	agrandados	normales	Agrandados	normales
Hembras sin ovocitos	523	1	492	0	10	3	13
Hembras con ovocitos	1.671	0	1.610	0	9	13	39
Hembras con huevos	1.406	0	1.366	0	4	7	29
Total	3.600	1	3.468	0	23	23	81

En la bahía Verde, se analizaron 799 anfípodos de los cuales uno fue juvenil, 315 machos y 483 hembras presentando 28 ejemplares infecciones simples con *A. tumescens*, 56 infecciones simples con *Corynosoma* sp. y ocho infecciones mixtas con *A. tumescens* y con *Corynosoma* sp. (**tabla 9**). De los 28 anfípodos infectados con *A. tumescens*, 17 presentaron acantelas y 11 cistacantos y de los 56 anfípodos infectados con *Corynosoma* sp., uno presentó acantela y 55 cistacantos (**tabla 9**). De los ocho anfípodos con infecciones mixtas, cinco presentaron cistacantos de ambas especies de acantocéfalos y tres presentaron acantelas de *A. tumescens* y cistacantos de *Corynosoma* sp.

Ninguno de los anfípodos con infecciones simples con acantelas de ambas especies de acantocéfalos presentaron su morfología alterada. De los 11 individuos infectados con cistacantos de *A. tumescens* ninguno presentó alteraciones morfológicas mientras que nueve de los 55 anfípodos con cistacantos de *Corynosoma* sp. presentaron alteraciones morfológicas (**tabla 9**). De los ocho anfípodos con infecciones mixtas, uno infectado con una acantela de *A. tumescens* y un cistacanto de *Corynosoma* sp. presentó alteraciones

morfológicas (**tabla 9**). Además, de los 707 individuos sanos, cuatro presentaron alteraciones morfológicas (**tabla 9**).

Tabla 9: Presencia de alteraciones morfológicas en anfípodos sanos e infectados con larvas de *Acanthocephalus tumescens* y de *Corynosoma* sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.

Estado de desarrollo	No. de individuos	<i>A. tumescens</i>						<i>Corynosoma</i> sp.				Infecciones mixtas	
		Sanos		Acantelas		Cistacantos		Acantelas		Cistacantos		Alteraciones morfológicas	Normales
		Alteraciones morfológicas	Normales	Alteraciones morfológicas	Normales	Alteraciones morfológicas	Normales	Alteraciones morfológicas	Normales	Alteraciones morfológicas	Normales		
Juvenil	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Indeterminado	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Macho	315	0	259	0	10	0	5	0	0	3	34	1	3
Hembra	483	4	443	0	7	0	6	0	1	6	12	0	4
Total	799	4	703	0	17	0	11	0	1	9	46	1	7

4. Alteraciones en la reproducción

4.1. Alteraciones en la formación de las parejas

Se utilizaron 375 anfípodos no apareados (264 hembras y 111 machos) y 406 apareados (203 hembras y 203 machos).

Análisis de las longitudes de los anfípodos apareados y no apareados

Se registraron diferencias significativas entre la longitud de las hembras no apareadas respecto de las apareadas ($N=467$; $Z=2,10$; $P=0,04$) y de los machos apareados respecto de los no apareados ($N=314$; $Z=5,20$; $P=0,00$). Las hembras apareadas fueron más pequeñas (**figura 27**) y los machos apareados más grandes (**figura 28**).

Figura 27: Longitud de las hembras no apareadas y apareadas.

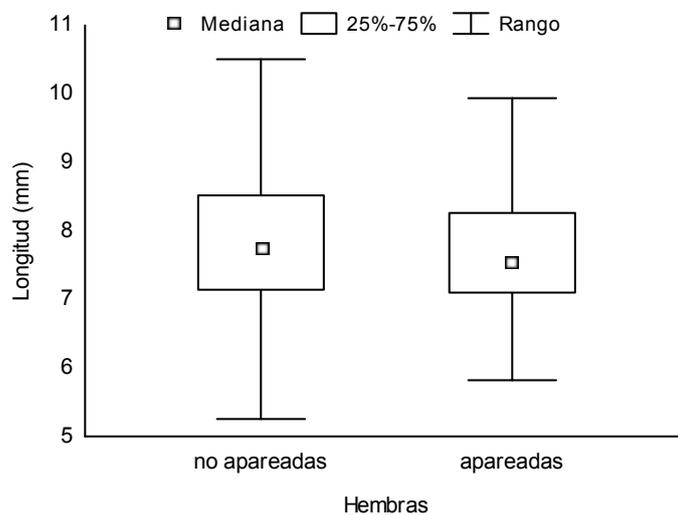
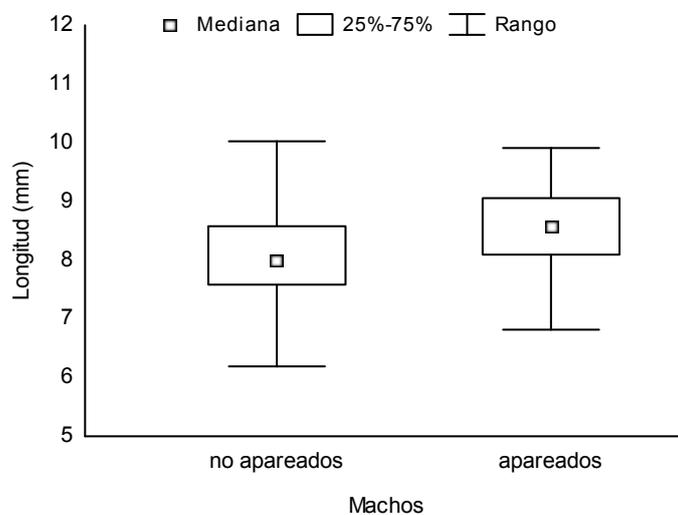


Figura 28: Longitud de los machos no apareados y apareados.



Análisis de la prevalencia de los anfípodos apareados y no apareados

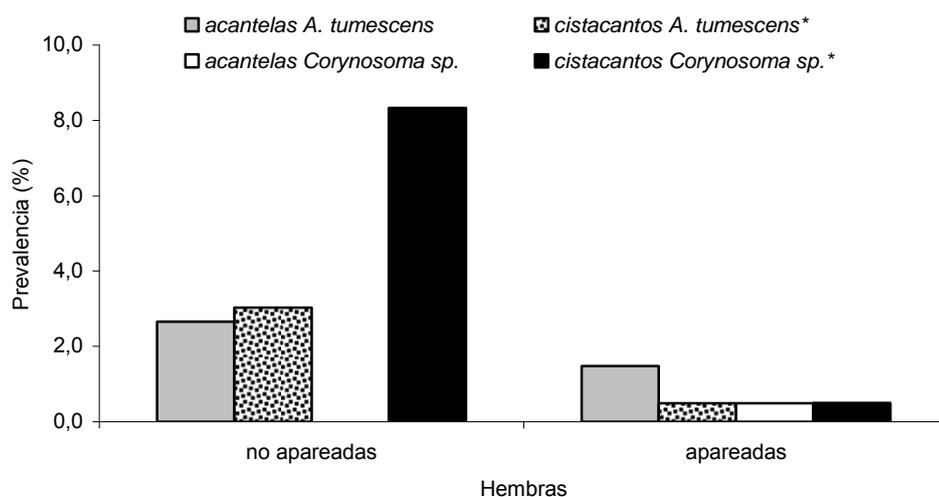
Los anfípodos apareados y los no apareados presentaron infecciones simples por acantelas o por cistacantos de *Corynosoma* sp. y de *A. tumescens* (tabla 10). No se registraron infecciones mixtas en ningún caso. Las infecciones con acantelas de *Corynosoma* sp., únicamente fueron encontradas en una hembra apareada (tabla 10).

Tabla 10: Datos de las infecciones con acantelas y con cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* y de *Corynosoma* sp. en las hembras apareadas y no apareadas en la bahía Verde del lago Mascardi.

	N	Infecciones					
		<i>A. tumescens</i>		<i>Corynosoma</i> sp.		Mixtas	
		Acantelas	cistacantos	acantelas	cistacantos	acantelas	cistacantos
Hembras apareadas	203	3	1	1	1	0	0
Hembras no apareadas	264	7	8	0	22	0	0
Machos apareados	203	6	2	0	12	0	0
Machos no apareados	111	4	5	0	28	0	0
Total	781	20	16	1	63	0	0

La prevalencia de los cistacantos de *A. tumescens* y la de los de *Corynosoma* sp. presentó diferencias significativas entre las hembras apareadas y no apareadas (N=467; Z=1,95; P<0,05 y N=467; Z=3,86; P<0,05 respectivamente), estando las hembras no apareadas más parasitadas. Cuando la infección fue por acantelas, sólo se pudo analizar la infección con *A. tumescens*, encontrándose que no hubo diferencias significativas entre las hembras apareadas y no apareadas (N=467; Z=0,88; P>0,05) (figura 29).

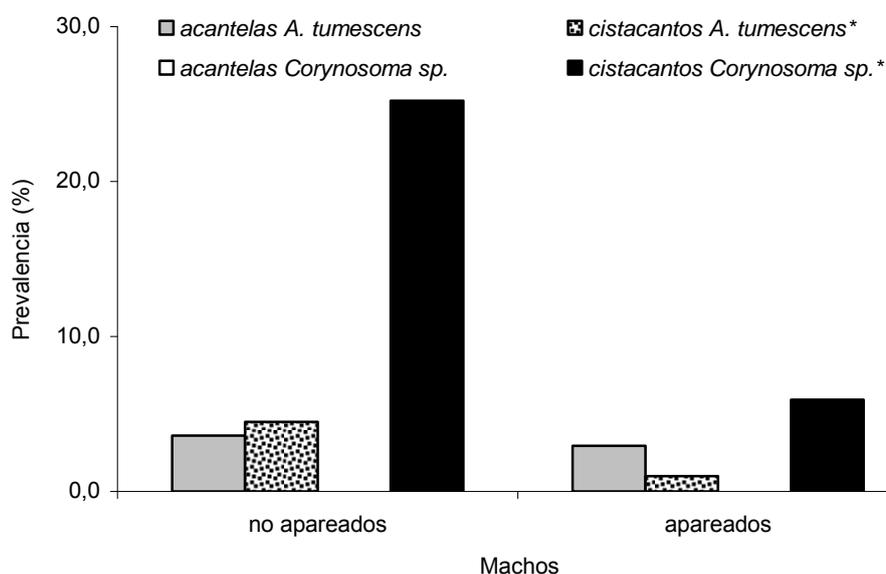
Figura 29: Prevalencia de las acantelas y de los cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* y de *Corynosoma* sp. en las hembras de *Hyalella curvispina*.



*Significativo con un nivel de significancia del 5%

La prevalencia de los cistacantos de *A. tumescens* y la de los de *Corynosoma* sp. presentó diferencias significativas entre los machos apareados y no apareados (N=314; Z=2,01; P<0,05 y N=314; Z=4,9; P<0,05 respectivamente), estando los machos no apareados más parasitados. Cuando la infección fue por acantelas, sólo se pudo analizar la infección con acantelas de *A. tumescens*, encontrándose que no hubo diferencias significativas entre los machos apareados y no apareados (N=314; Z=0,29; P>0,05) (figura 30).

Figura 30: Prevalencia de las acantelas y de los cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* y de *Corynosoma* sp. en los machos de *Hyalella curvispina*.



*Significativo con un nivel de significancia del 5%

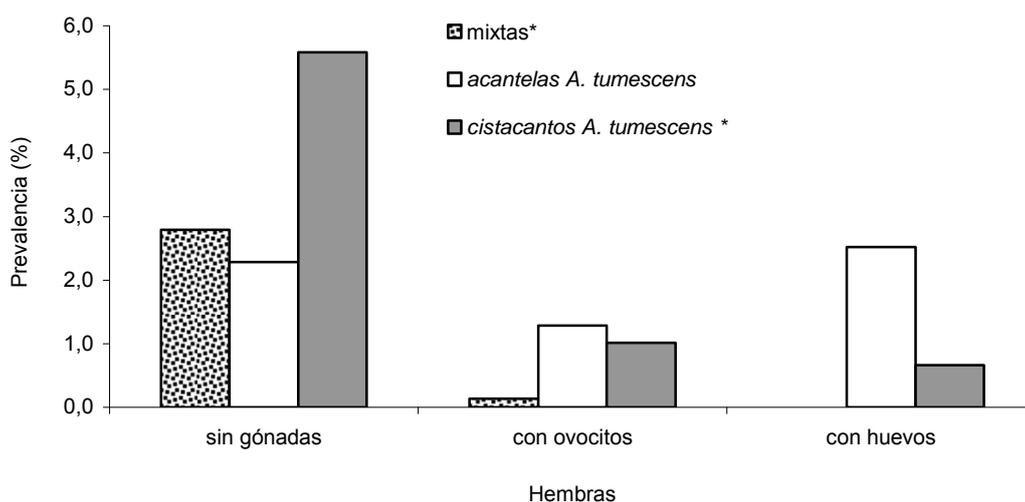
4.2. Modificaciones en el desarrollo gonadal de las hembras

Se analizaron 2.625 hembras, de las cuales 754 tuvieron huevos, 1.477 ovocitos y 394 no tuvieron las gónadas desarrolladas.

Todas las categorías de hembras presentaron infecciones simples con acantelas y cistacantos de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. y únicamente las hembras con huevos no presentaron infecciones mixtas. Las infecciones mixtas presentaron diferencias significativas ($G=24,3$; $N=1.871$; $P<0,05$) en su distribución entre las categorías de hembras (**figura 31**).

Las infecciones simples con acantelas de *A. tumescens* no presentaron diferencias significativas en su distribución entre las categorías de hembras ($G=4,8$; $N=2.625$; $P>0,05$), mientras que los cistacantos presentaron diferencias significativas ($G=32,6$; $N=2.625$; $P<0,05$) (**figura 31**).

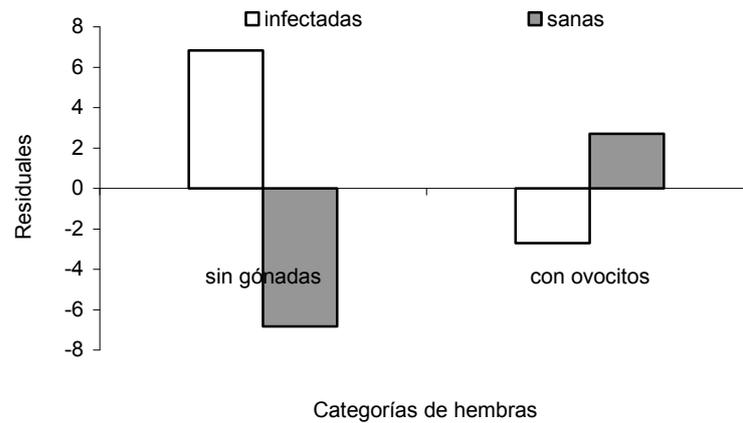
Figura 31: Prevalencia de las infecciones con acantelas y con cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* en la bahía Verde del lago Mascardi.



*Significativo con un nivel de significancia del 5%

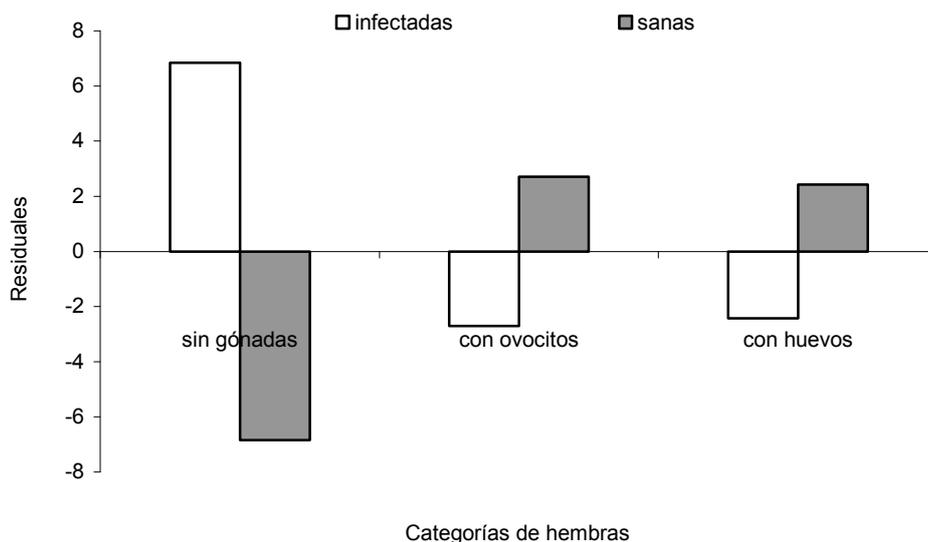
El análisis de los Residuales Estandarizados indicó que las infecciones mixtas se distribuyeron preferentemente en las hembras sin gónadas (**figura 32**). Los valores negativos significativos encontrados en las hembras infectadas con ovocitos indican que los valores observados fueron menores que los esperados. Mientras que el valor positivo significativo encontrado en las hembras infectadas sin ovocitos indica que el valor observado fue mayor que el esperado.

Figura 32: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados de las infecciones mixtas en la bahía Verde del lago Mascardi.



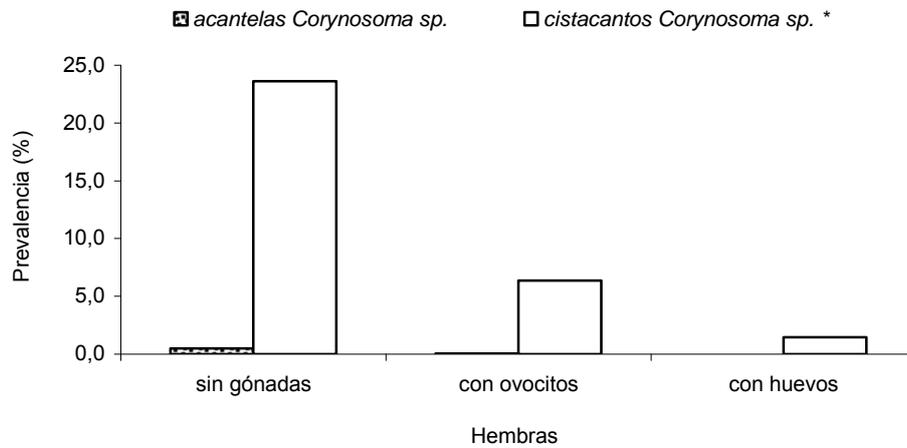
El análisis de los Residuales Estandarizados indicó que los cistacantos de *A. tumescens* se distribuyeron preferentemente entre las hembras sin gónadas (**figura 33**). Los valores negativos significativos encontrados en las hembras infectadas con huevos y con ovocitos indican que los valores observados fueron menores que los esperados. Mientras que el valor positivo significativo encontrado en las hembras infectadas sin gónadas indica que el valor observado fue mayor que el esperado.

Figura 33: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados de las infecciones con cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* en la bahía Verde del lago Mascardi.



Las infecciones simples con acantelas de *Corynosoma* sp. no presentaron diferencias significativas en su distribución entre las categorías de hembras ($G=2,9$; $N=1.871$; $P>0,05$), mientras que la de los cistacantos presentó diferencias ($G=158,2$; $N=2.625$; $P<0,05$) (**figura 34**).

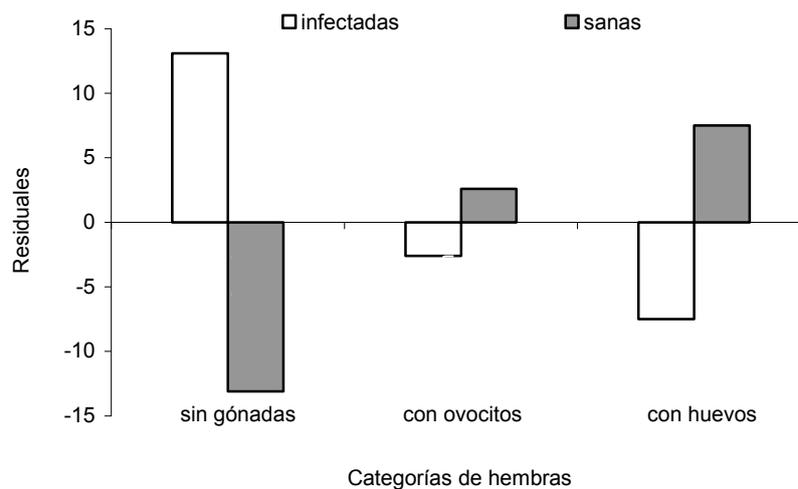
Figura 34: Prevalencia de las acantelas y de los cistacantos de *Corynosoma* sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.



*Significativo con un nivel de significancia del 5%

El análisis de los Residuales Estandarizados indicó que la infección por cistacantos de *Corynosoma* sp. se distribuyó preferentemente en las hembras sin gónadas (**figura 35**). Los valores negativos significativos encontrados en las hembras con huevos y con ovocitos infectadas, muestran que los valores observados fueron menores que los esperados. El valor positivo significativo encontrado en las hembras sin gónadas infectadas, indica que el valor observado fue mayor que el esperado.

Figura 35: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados de las infecciones con cistacantos de *Corynosoma* sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.



DISCUSIÓN

Las alteraciones son comunes cuando se asocian hospedadores y parásitos, sin embargo su naturaleza varía, considerando que algunas pueden ser altamente patológicas produciendo enfermedades, otras pueden ser más benignas y otras juegan un rol importante en la estructuración de las comunidades de organismos que funcionan como hospedadores intermediarios (Thompson, 1990; Bauer et al., 2000; MacNeil et al., 2003a). En este último caso, las especies de anfípodos nativas parasitadas pueden convertirse en peores competidoras que las introducidas (MacNeil et al., 2003a). Por ejemplo, *Gammarus pulex*, anfípodo nativo del río Ouche, presenta alteraciones en el comportamiento cuando es infectado por *Pomphorhynchus laevis*, mientras que el anfípodo introducido *Gammarus roeseli* no las presenta (Bauer et al., 2000). Estas características pueden ayudar a la colonización de las especies introducidas desplazando a las nativas.

La infección por especies de acantocéfalos aumenta la vulnerabilidad del hospedador intermediario ya que provoca alteraciones en su morfología, en su anatomía y/o en su comportamiento (Hindsbo, 1972; Bentley y Hurd, 1993; Bauer et al., 2000; Dezfuli et al., 2003; Kennedy, 2006c). Las alteraciones más conocidas son: desplazamiento de los órganos internos del hospedador (Oetinger y Nickol, 1981; Dezfuli y Giari, 1999; Dezfuli, 2000), alteraciones morfométricas del cuerpo (Oetinger, 1987), aumento de la conspicuidad (Hinsbo, 1972; Oetinger y Nickol, 1981), respuesta alterada a la luz (Bethel y Holmes, 1973; DeMont y Corkum, 1982), aumento de la actividad (Dezfuli et al., 2003; MacNeil et al., 2003b), localización diferencial en el ambiente (Dezfuli et al., 2003; MacNeil et al., 2003b) y alteraciones en la reproducción (Oetinger, 1987; Zohar y Holmes, 1998; Bollache et al., 2001).

1. Alteraciones en la locomoción

La mayoría de los estudios sobre alteraciones en el comportamiento fueron realizados en anfípodos infectados con acantocéfalos e implican entre otros, alteraciones en la respuesta a la luz (Moore, 2002a). Estos cambios pueden tener un rol importante ayudando a la transmisión de las larvas de acantocéfalos desde el hospedador intermediario hacia el definitivo, debido a que aumentan el riesgo de depredación. Por ejemplo, *Gammarus lacustris* que es naturalmente fotofóbico, cuando está infectado con *Polymorphus marilis* y/o con *Polymorphus paradoxus* es fotofílico (Bethel y Holmes, 1973). También se ha demostrado que una misma especie parásita (*P. laevis*) produce alteraciones diferentes en el comportamiento cuando infecta a distintos hospedadores intermediarios (Perrot-Minnot, 2004). Asimismo, cuando las especies de acantocéfalos

difieren en los hospedadores definitivos, su acción sobre el hospedador intermediario es diferente. Por ejemplo, en el río Ouche, cuando *G. pulex* está infectado con *P. laevis* es atraído hacia la luz ubicándose en lugares más iluminados y menos protegidos, aumentando su vulnerabilidad a la depredación por peces. Mientras que cuando está infectado con *Polymorphus minutus*, modifica su posición en la columna de agua ubicándose más cerca de la superficie siendo más vulnerable a la depredación por aves (Cézilly et al., 2000). Este mismo autor indica adicionalmente que la intensidad de las especies parásitas no tiene efecto aditivo.

Las experiencias realizadas con los anfípodos del lago Mascardi indican que *Hyaella curvispina*, que es naturalmente fotofóbica, se convierte en fotofílica cuando está infectada con *A. tumescens* o con *Corynosoma* sp. Estos cambios del comportamiento, conducirían a que los anfípodos infectados salgan de sus refugios, ubicándose en lugares más abiertos y expuestos que implican dejar el bentos y deambular por la columna de agua tal como fue señalado previamente para otros hospedadores infectados con acantocéfalos (Benesh et al., 2005). En este estudio no se analizó el efecto del número de larvas considerando que la intensidad de infección en la naturaleza pocas veces fue superior a uno (ver capítulo 6).

Copépodos infectados con estadios larvales del cestode *Triaenophorus crassus* redujeron su tasa de actividad (Pulkkinen et al., 2000), mientras que isópodos infectados con una especie de digeneo del género *Microphallus* presentaron una mayor tasa de natación (Hansen y Poulin, 2005). Además, Hays y Ojeda (1998) encontraron que cangrejos infectados con *Proflicollis antarcticus* mostraron mayor tasa metabólica y fueron más activos. Este aumento de la actividad se ha registrado aún en contacto con sus depredadores (Maynard et al., 1998; Dezfuli et al., 2003; Wellnitz et al., 2003). Estudios realizados sobre alteraciones en la hemolinfa de anfípodos parasitados, muestran cambios en la osmolaridad cuando están infectados con nematodos (Williams et al., 2004) y aumento en la concentración de hemocianina cuando están infectados con acantocéfalos, incrementando esta alteración la capacidad transportadora del oxígeno (Bentley y Hurd, 1993). Estos fenómenos estarían relacionados con disturbios originados por la presencia de larvas en el hemocele del crustáceo.

Las experiencias realizadas con anfípodos sanos e infectados con *Corynosoma* sp. no mostraron diferencias en la tasa de movimiento (natación y caminata). Este comportamiento podría atribuirse a que sus posibles hospedadores definitivos, patos (Anseriformes) y gallaretas (Gruiformes), tienen un régimen trófico filtrador que no selecciona las presas (Canevari et al., 1991), ingiriendo a los anfípodos por accidente. Por lo tanto, el incremento de la actividad de los anfípodos no aumentaría la probabilidad

de depredación, no resultando este cambio del comportamiento ventajoso para la transmisión del parásito.

2. Alteraciones en la coloración de los anfípodos y de los parásitos

Los acantocéfalos pueden alterar la pigmentación de sus hospedadores intermediarios, haciéndolos más conspicuos (Oetinger y Nickol, 1981, 1982a; Nickol, 1985; Pulgar et al., 1995; Moore, 2002a; Amato et al., 2003; Kennedy, 2006c). Por ejemplo, la presencia de *P. minutus* en *G. pulex* produce un cambio en la coloración de los oocitos de las hembras (Bollache et al., 2002), mientras que en *G. lacustris* provoca una mayor transparencia del caparazón tomando el espécimen una coloración violeta (Hinsbo, 1972). Otras especies parásitas interferirían en el metabolismo de las proteínas durante las fases críticas del crecimiento afectando también la coloración (Oetinger y Nickol, 1982b).

En el lago Maseardi, los especímenes de *H. curvispina* sanos fueron marrones o verdes mientras que los infectados con *A. tumescens* y/o con *Corynosoma* sp. cambiaron su coloración a violeta. Los cistacantos de *Corynosoma* sp. presentaron color rojo y los de *A. tumescens* fueron marrón claro. Si bien la coloración de los cistacantos es variable, la coloración roja es la más frecuente tal como se registró en los cistacantos de *P. paradoxus*, *P. marilis*, *P. minutus* y *Corynosoma constrictum* (Dezfuli y Giari, 1999; Moore, 2002a) mientras que hay especies que no presentan una pigmentación llamativa (Barrett y Butterworth, 1968).

Los anfípodos sanos y los infectados con *Corynosoma* sp. presentaron un patrón similar de variación de la absorbancia, sin embargo los valores obtenidos indican que los especímenes de *H. curvispina* infectados presentaron una menor concentración de carotenoides que los sanos. Esta disminución en la concentración de los pigmentos generaría transparencia del caparazón permitiendo la visualización de la hemocianina oxigenada, que es de color violeta (Gardiner, 1978; Brusca y Brusca, 2003), coloración observada en los especímenes del lago Maseardi. Comparaciones similares realizadas en *G. pulex* y en *G. roeseli* sanos e infectados con *P. minutus* no mostraron diferencias en la concentración de carotenoides (Gaillard et al., 2004).

En *G. pulex* y en *G. roeseli* se encontraron siete tipos de carotenoides, siendo la astaxantina predominante (Gaillard et al., 2004). En *Acanthogammarus grewingkii*, un anfípodo dulceacuícola de las profundidades del lago Baikal, la mayor proporción de carotenoides corresponde también a astaxantinas (Dembitsky y Rezanka, 1996) que es un pigmento rojo muy común en crustáceos y en otros animales (Armenta et al., 2002). Sin embargo, en los acantocéfalos se cita solamente la presencia de ésteres de

astaxantinas, formas que no se presentan en los anfípodos, indicando que la esterificación podría ser un proceso originado por los parásitos que obtendrían las astaxantinas del hospedador (Gaillard et al., 2004). Comparando con los espectros dados por Gaillard et al. (2004), los máximos de absorbancia encontrados en el lago Maseardi se corresponderían con carotenoides, entre ellos los β -carotenos (452 y 479 nm) y las astaxantinas (470 nm).

Los anfípodos infectados se ubicarían en lugares con mayor radiación UV, volviéndose más vulnerables a la radiación (Bakker et al., 1997). En lagos patagónicos se ha demostrado que los efectos patogénicos de la radiación provocarían que las especies del zooplancton eviten la superficie del agua (Alonso et al., 2004). En la naturaleza, los mecanismos físicos y químicos que protegen de la radiación incluyen la biosíntesis y la acumulación de moléculas pantalla, entre las cuales los organismos acuáticos presentan carotenoides, ficobiliproteínas, fenoles, cumarinas y aminoácidos tipo micospolina (MAAs) (Korbee et al., 2006).

La coloración de los cistacantos de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. y los cambios en la coloración del hospedador intermediario harían más conspicuos a los especímenes de *Hyalella* en su entorno, lo que provocaría un aumento en la probabilidad de transmisión tal como fue señalado por otros autores (Bakker et al., 1997; Moore, 2002a).

3. Alteraciones en la morfología externa y en la sexualidad de los anfípodos

Si bien algunas larvas de acantocéfalos pueden inducir la muerte del hospedador intermediario, en general interfieren en la reproducción retardando el desarrollo gonadal del hospedador, o suprimiendo la oogenesis y los caracteres sexuales secundarios (Nickol, 1985; Moore, 2002b).

En la laguna Fantasma y en la bahía Verde del lago Maseardi, los anfípodos parasitados con cistacantos de *Corynosoma* sp. presentaron alteraciones morfológicas mientras que los especímenes con acantelas de ambas especies o con cistacantos de *A. tumescens*, no las presentaron. Resultados similares fueron encontrados en isópodos infectados por *Acanthocephalus dirus* que presentaron el própodo y el dactilo del primer pereiópodo más largos que los individuos sanos (Oetinger, 1987) y en especímenes de *Gammarus pulex* infectados con larvas de acantocéfalos que fueron más asimétricos que los individuos sanos, indicando interferencia en el desarrollo y disminución de la condición física de los individuos parasitados (Alibert et al., 2002). Los altos porcentajes de autotomía del cangrejo *Cyrtograpsus angulatus* (Spivak y Politis, 1989) y la mayor tasa de depredación de la gaviota *Larus belcheri atlanticus* sobre ellos (Spivak y Sánchez, 1992), podrían

estar relacionados con la infección con metacercarias de *Microphallus szidati* y con cistacantos de *Profilicollis chasmagnati* (Martorelli, 1989), considerando que la autotomía de los apéndices en cangrejos ha sido mencionada como facilitadora de la transmisión de parásitos (Lafferty, 1999).

La presencia de intersexualidad se registró en algunos individuos que presentaron una combinación de caracteres sexuales masculinos (aumento del tamaño de los gnatópodos, presencia de una espina curva en el primer par de urópodos y una o dos papilas genitales) y femeninos (oostegitos, ovocitos y huevos o crías en su bolsa incubadora). Este fenómeno también ha sido registrado en infecciones con larvas de un polymorfido no identificado en el isópodo *Asellus aquaticus* (Munro, 1953).

Las alteraciones en el desarrollo sexual y la presencia de intersexualidad han sido atribuidos no sólo a la presencia de parásitos (Munro, 1953; Rodgers-Gray et al., 2004) sino también a la contaminación (Vandenbergh et. al., 2003; Ford et al., 2004). Si bien la infección con *Corynosoma* sp. estaría relacionada con la intersexualidad, hay un porcentaje pequeño de anfípodos sanos con alteraciones morfológicas, indicando que existirían otros factores que también podrían generarla.

Rodgers-Gray et al. (2004) registraron que la mayoría de los anfípodos parasitados con el microsporidio *Nosema granulosis* fueron hembras o intersexos, conservando la funcionalidad sexual femenina y produciendo además este parásito, la feminización de los anfípodos, evitando el desarrollo de la glándula androgénica. En este estudio, se encontraron resultados similares dado que el 64% (9/14) de los intersexos de la bahía Verde del lago Mascardi fueron hembras con ovocitos en apariencia normales.

Munro (1953) sugiere que los individuos intersexos podrían ser más susceptibles a la infección con acantocéfalos. La presencia de intersexos asociada a la infección con los cistacantos de *Corynosoma* sp. indica que las alteraciones morfológicas ocurren sólo cuando las larvas son infectivas para el hospedador definitivo y pueden estar asociadas con el aumento de tamaño de las larvas que induciría alteraciones fisiológicas en el hospedador. Futuros estudios hormonales y bioquímicos en el hospedador intermediario podrían ayudar a explicar este fenómeno.

4. Alteraciones en la reproducción

El parasitismo ha sido mencionado no sólo como un regulador de las poblaciones naturales de hospedadores intermediarios (Crompton y Harrison, 1965) sino como un estructurador de su reproducción (Moore, 2002b; Fredensborg y Poulin, 2006). Los parásitos interferirían en la reproducción cuando: 1) el comportamiento sexual del hospedador genera actividades que decrecen las chances de transmisión para el parásito

ó 2) el esfuerzo reproductivo puede afectar la condición física del hospedador (Read, 1990). Se conoce con el nombre de castración parasitaria a la pérdida del comportamiento reproductivo o de los órganos sexuales (Thompson y Kavaliers, 1994). Ejemplos de esta condición en infecciones con acantocéfalos, son los mencionados por Latham y Poulin (2001) en el cangrejo *Macrophthalmus hirtipes* infectado con *Profilocollis* sp., que presentó un menor éxito en las peleas rituales con otros machos y por Oetinger (1987) en las hembras del isópodo *Caecidotea intermedius* infectadas con *Acanthocephalus dirus*, que no presentaron ovarios.

Si bien la longitud de los anfípodos apareados y no apareados difirió, tanto los machos como las hembras sanos tienen más posibilidades de formar parejas, similar a lo registrado en *G. pulex* (Bollache et al., 2001). Además, cuando se consideran los anfípodos infectados con acantelas, las posibilidades de apareamiento también son similares. Cuando los anfípodos están infectados con cistacantos, estadio infectivo para el hospedador definitivo, las posibilidades de apareamiento son menores. También hay reducción del apareamiento cuando se consideran las infecciones dobles, sin embargo los bajos valores registrados no permiten hacer inferencias. La reducción en el éxito de apareamiento, que afecta la capacidad para establecer parejas, estaría ligada a alteraciones morfológicas y fisiológicas que interfieren en el momento de la reproducción (Thomas et al., 1995; Zohar y Holmes, 1998; Bollache et al., 2001). Considerando que el apareamiento es energéticamente costoso, los machos infectados con su comportamiento alterado podrían ser más débiles y tener menor energía disponible, por lo tanto serían peores competidores. La formación de parejas no sólo depende de los machos ya que cuando los parásitos producen signos visibles de infección, las hembras adoptan conductas de evasión (Read, 1990).

En la bahía Verde del lago Mascardi, las infecciones mixtas y las simples con cistacantos de ambas especies de acantocéfalos se encontraron preferentemente en las hembras sin gónadas, indicando que la presencia de parásitos afectaría el desarrollo gonadal. Resultados similares se encontraron en las hembras del anfípodo *Echinogammarus stameri* infectadas con *P. minutus* que no tuvieron huevos o crías en su bolsa incubadora (Dezfuli y Giari, 1999). La toma de carotenoides por el parásito evitaría la vitelogénesis (Dezfuli y Giari, 1999) y estos efectos sobre la reproducción de los anfípodos se producirían sólo cuando se desarrollan los estadios infectivos del parásito (cistacantos) mientras que los no infectivos (acantelas) no producirían efectos sobre el desarrollo del hospedador (Bethel y Holmes, 1974). La castración parasitaria (como por ejemplo, la reducción de la oogénesis y la disminución de ceremonias de cortejo) que se citan en hospedadores infectados son indicativos de cómo los parásitos pueden modificar

procesos no esenciales en respuesta a la infección, de modo que se prolonga la longevidad del hospedador y de este modo, se aumentan las chances de transmisión (Duclos et al., 2006).

Un aspecto que se ha considerado recientemente en los estudios sobre cambios del comportamiento en los hospedadores intermediarios, es determinar si éstos conducen a un real aumento de la tasa de transmisión (Thompson y Kavaliers, 1994; Poulin, 1995; Franz y Kurtz, 2002; Currey y Poulin, 2006; Fredensborg y Poulin, 2006; Leung y Poulin, 2006). Estos cambios para ser adaptativos para el parásito deben cumplir las siguientes condiciones: 1) ser complejos, ya que es menos probable de que ocurran por azar 2) incrementar la condición física, 3) surgir en varios linajes de hospedadores y de parásitos, indicando adaptaciones que surgieron independientemente bajo presiones de selección similares y 4) favorecer la transmisión (Poulin, 1995). Por ejemplo, Leung y Poulin (2006) registraron que el anfípodo *Paracalliope novizealandiae* infectado con el digeneo *Maritrema novaezealandensis* presentó comportamiento alterado aún cuando las larvas no eran infectivas para el hospedador definitivo, indicando que este tipo de alteración no sería adaptativa. Por el contrario, Bethel y Holmes (1974) registraron que las modificaciones comportamentales de los anfípodos parasitados sólo se produjeron después que las larvas fueron infectivas para el hospedador definitivo, fenómeno que también fue registrado por Poulin et al. (1992) en el copépodo *Cyclops vernalis* infectado con el cestode *Eubothrium salvelini*. Considerando que las alteraciones en la reproducción (tasa de formación de parejas, desarrollo gonadal de las hembras) y los cambios morfológicos (intersexualidad) sólo son producidas por los cistacantos, se puede inferir que las modificaciones producidas por acantocéfalos en los ambientes de agua dulce de la Patagonia serían de naturaleza adaptativa, aunque los resultados de este estudio no permiten establecer con precisión si los cambios del comportamiento (reacción a la luz) y las alteraciones en la coloración de los anfípodos lo son. Futuros estudios que evalúen la preferencia a la luz y las alteraciones en la coloración cuando los anfípodos están infectados con acantelas ayudarían a dilucidar la naturaleza de estas alteraciones.

Los cambios comportamentales y morfológicos registrados en este estudio (fototropismo positivo, pigmentación oscura, menor concentración de carotenoides, alteración del comportamiento reproductivo y de la anatomía gonadal) indican que las especies de acantocéfalos analizadas podrían ser patogénicas para el hospedador intermediario aunque probablemente serían inocuas para el definitivo. Estos efectos deletéreos en los anfípodos podrían ser un mecanismo que permitiría aumentar las chances de transmisión de estas especies de acantocéfalos a sus hospedadores definitivos considerando los bajos niveles de infección (prevalencia) que presentan.

CAPÍTULO 4

Interacciones entre los acantocéfalos larvales

INTRODUCCIÓN

El nicho se define como todas las variables que afectan el estatus de una especie (Whitfield, 1979, Esch y Fernández, 1993). Cuando los parásitos están agrupados en un hospedador pueden generarse distintas interacciones (Kennedy, 2006f), entre ellas la competencia que puede ser por explotación o por interferencia. Este fenómeno implica que organismos pertenecientes a la misma (competencia intraespecífica) o a diferentes especies (competencia interespecífica) necesitan de un mismo recurso que es limitado. En el caso de los parásitos este recurso es el hospedador que brinda espacio y nutrientes (Nicholas y Hynes, 1958; Begon et al., 1987; Barnard, 1990; Esch y Fernández, 1993; Barger y Nickol, 1999).

La competencia puede producirse tanto en los hospedadores definitivos como en los intermediarios (Grey y Hayunga, 1980; Kennedy, 1985, 2006f; Bates y Kennedy, 1990; Dezfuli et al., 2002), pudiendo estas interacciones provocar efectos sobre el volumen de los parásitos (Poulin et al., 2003b). Ejemplos de competencia en hospedadores definitivos que muestran disminución del volumen de los parásitos son los registrados en el acantocéfalo *Echinorhynchus truttae* cuando se encuentra en altas intensidades o en el cestode *Cyathocephalus truncatus* cuando co-ocurre con otras especies parásitas, ambos en el pez *Salmo trutta* (Poulin et al., 2003a). En hospedadores intermediarios, un caso de competencia intraespecífica es el registrado para *Acanthocephalus dirus* parasitando al isópodo *Caecidotea intermedius* (Sparkes et al., 2004) y otro de competencia intra e interespecífica es el de *Pomphorhynchus laevis*, *Acanthocephalus clavula* y *Polymorphus minutus* cuando parasitan al anfípodo *Echinogammarus stammeri* (Dezfuli et al., 2001). El volumen de los parásitos es importante porque en general, las larvas más grandes tienen un mayor éxito de transmisión y producen adultos más grandes en el hospedador definitivo (Poulin et al., 2003c; Steinauer y Nickol, 2003), que a su vez provocan una mayor producción de huevos (Fredensborg y Poulin, 2005a). Estos factores sugieren que el tamaño de las larvas es un indicador de la condición física de los parásitos (Poulin et al., 2003b).

Otros casos de interacciones negativas entre las especies parásitas ocurren cuando disminuye la probabilidad de infección de una de las especies cuando co-ocurre con otra en el mismo hospedador (Barger y Nickol, 1999) o cuando las especies comparten el

hospedador intermediario y el definitivo (Dezfuli et al., 2000; Outreman et al., 2002). Sin embargo, estas interacciones generalmente no ocurren cuando difieren en el hospedador definitivo (Dezfuli et al., 2000; Outreman et al., 2002).

En el lago Mascardi, el anfípodo *Hyalella curvispina* es parasitado por las especies de acantocéfalos *Acanthocephalus tumescens*, que utiliza a peces como hospedadores definitivos (Rauque et al., 2003), y por *Corynosoma* sp. que utilizaría distintas especies de aves acuáticas, probablemente Anseriformes (Aznar, 2006). La simpatria de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. generaría las condiciones para la presencia de distintas interacciones tanto intra como interespecíficas.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar interacciones intra e interespecíficas entre las dos especies de acantocéfalos presentes en el lago Mascardi.

OBJETIVOS PARCIALES

- ✓ Estudiar el modo de distribución de las infecciones simples, múltiples y mixtas en las poblaciones de hospedadores intermediarios.

- ✓ Estudiar las variaciones del volumen de los cistacantos de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. en relación a las categorías de infección, a los meses del año y a la longitud del hospedador.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron ejemplares de *H. curvispina*, en la bahía Verde del lago Mascardi, mensualmente desde octubre de 2002 hasta mayo de 2004.

Las infecciones en los crustáceos fueron categorizadas del siguiente modo:

- ✓ Simples con una larva
- ✓ Múltiples con más de una larva de la misma especie
- ✓ Mixtas con larvas de las dos especies

Los cistacantos obtenidos fueron medidos bajo microscopio (largo y ancho máximos) y se calculó su volumen con la siguiente fórmula, que aproxima su forma a la de un ovoide (Dezfuli et al., 2001):

$$V = (\pi \times L \times A^2) / 6$$

Para:

π =Constante 3,1416

L=Longitud máxima

A=Ancho máximo

Se calculó el Coeficiente de Dispersión para cada una de las especies como medida de variabilidad del tamaño, según la siguiente fórmula:

$$S^2 / \bar{X}$$

S²=Varianza

X=media

Se calculó el volumen promedio mensual (\pm DS) y adicionalmente se realizó un gráfico Box Plot de las observaciones por categorías de infección.

Se utilizaron la prueba de Correlación por Rangos de Spearman para evaluar la longitud de los anfípodos versus el volumen de los cistacantos, la prueba de Mann Withney para comparar el volumen de los cistacantos de ambas especies de acantocéfalos, la prueba de Kruskal Wallis para comparar el volumen de los cistacantos en las distintas categorías de infección utilizando como prueba *a posteriori* la prueba de Comparaciones Múltiples.

RESULTADOS

1. Características de la infección por *Corynosoma* sp.

Un total de 804 cistacantos de *Corynosoma* sp. fueron colectados entre octubre de 2002 y mayo de 2004. El volumen de los cistacantos varió entre 0,0328 mm³ y 0,2878 mm³ ($\bar{X}=0,1039 \text{ mm}^3 \pm 0,030 \text{ mm}^3$) y su coeficiente de dispersión fue de 0,0087.

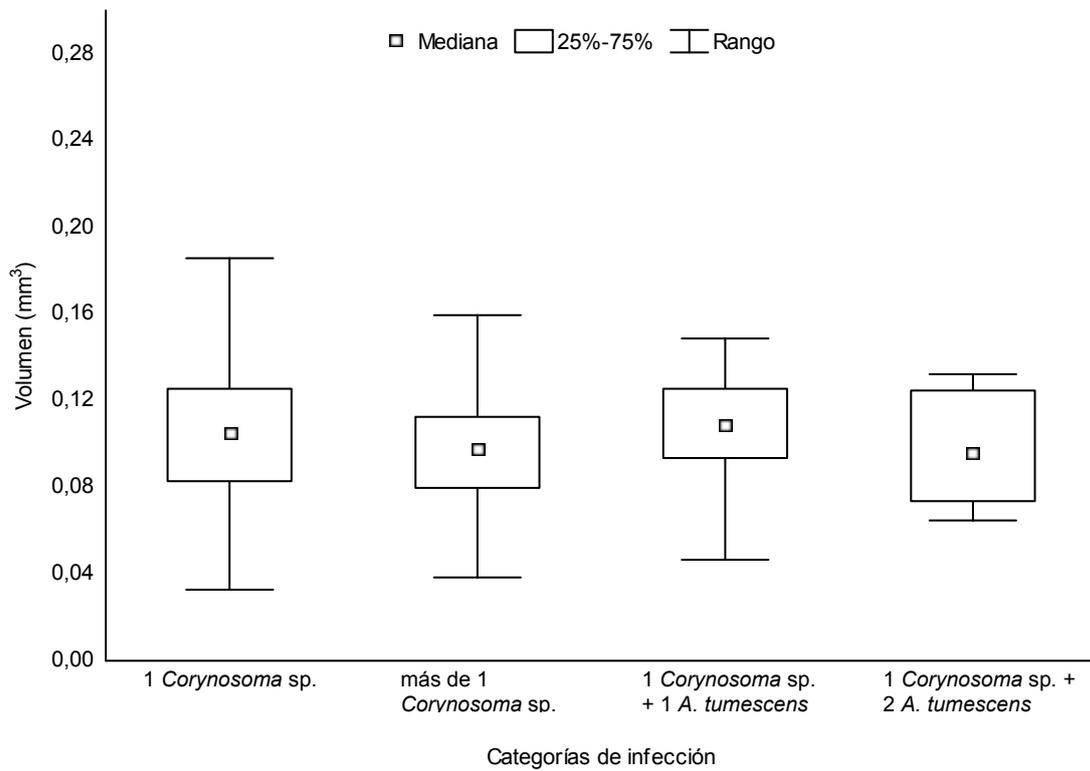
1.1. Distribución de la infección en la población de hospedadores

De acuerdo al tipo de infección, los anfípodos fueron divididos en cuatro categorías: A) infección simple con un cistacanto de *Corynosoma* sp., B) infección múltiple con más de un cistacanto de *Corynosoma* sp., C) infección mixta con un cistacanto de *Corynosoma* sp. y uno de *A. tumescens* y D) infección mixta con un cistacanto de *Corynosoma* sp. y dos de *A. tumescens*. El primer grupo presentó 671 casos, el segundo 45, el tercero 77 y el último 11.

1.2. Variación del volumen de los cistacantos respecto a la categoría de infección

El volumen promedio de los cistacantos entre las distintas categorías de infección (A, B, C y D) en los hospedadores (**figura 36**) no presentó diferencias significativas ($X^2=3,03$; $P>0,05$; $N=804$).

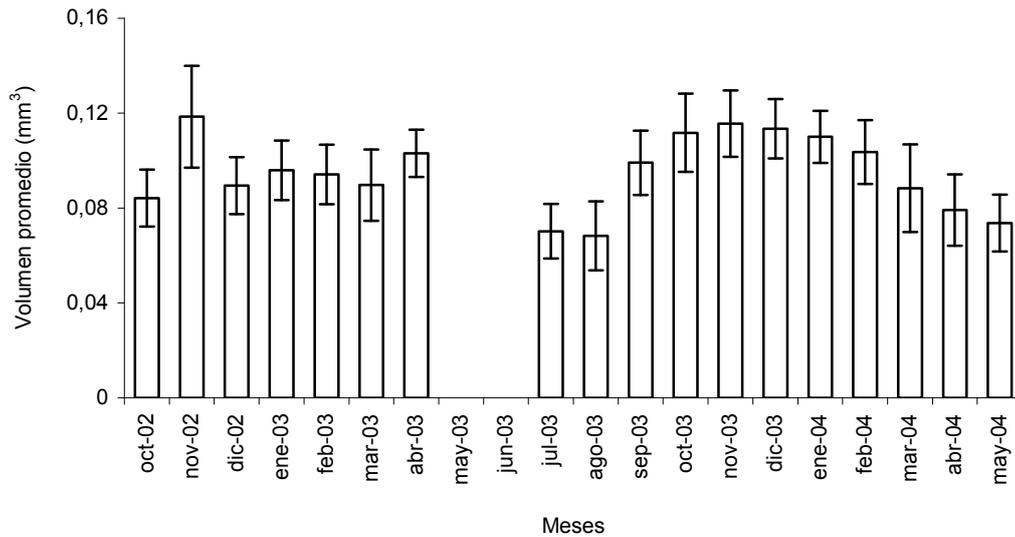
Figura 36: Volumen de los cistacantos de *Corynosoma* sp. en cada una de las categorías de infección.



1.3. Variación mensual del volumen de los cistacantos

Los cistacantos de *Corynosoma* sp. mostraron una variación mensual del volumen promedio (**figura 37**), con los mayores valores en primavera (noviembre de 2002 y de 2003) y los menores en otoño e invierno (agosto de 2003 y mayo de 2004). Durante mayo se registró una acantela y en junio de 2003 no se registraron ejemplares de *Corynosoma* sp.

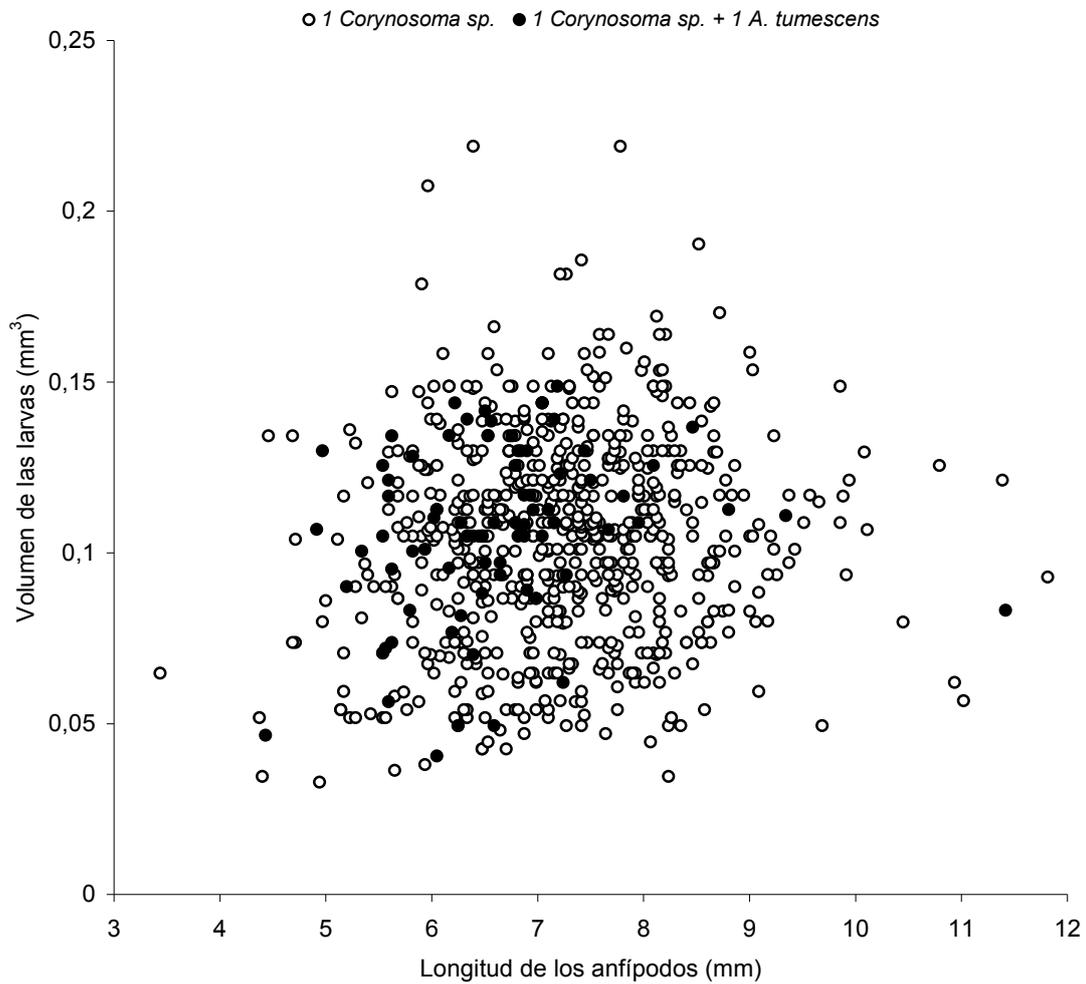
Figura 37: Volumen promedio mensual (\pm DS) de los cistacantos de *Corynosoma* sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.



1.4. Variación del volumen de los cistacantos respecto de la longitud del hospedador

El volumen de los cistacantos de *Corynosoma* sp. correlacionó positivamente con la longitud de los anfípodos ($rS=0,09$; $P<0,05$; $N=804$). Cuando se realizaron las correlaciones por categorías de infección, sólo correlacionaron positivamente las infecciones simples con 1 espécimen de *Corynosoma* sp. ($rS=0,094$; $P<0,05$; $N=671$) y las infecciones mixtas con 1 espécimen de *Corynosoma* sp. + 1 de *A. tumescens* ($rS=0,277$; $P<0,05$; $N=77$) (figura 38).

Figura 38: Volumen de los cistacantos de *Corynosoma* sp. en relación a la longitud de los anfípodos.



2. Características de la infección por *Acanthocephalus tumescens*

Un total de 362 cistacantos fueron colectados entre diciembre de 2002 y mayo de 2004. El volumen de los cistacantos varió entre 0,0917 mm³ y 0,8597 mm³ ($\bar{X}=0,2685 \text{ mm}^3 \pm 0,1014 \text{ mm}^3$) y su coeficiente de dispersión fue de 0,039.

2.1. Distribución de la infección en la población de hospedadores

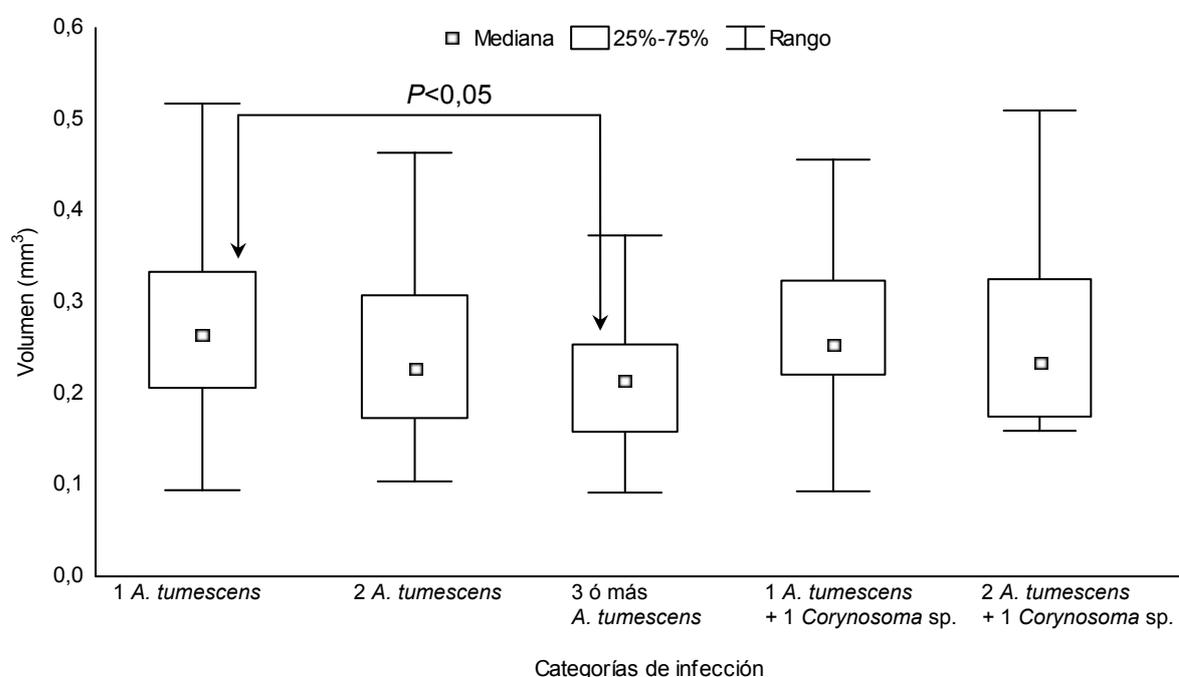
De acuerdo al tipo de infección, los anfípodos fueron divididos en cinco categorías: A) infección simple con un cistacanto de *A. tumescens*, B) infección múltiple con dos cistacantos de *A. tumescens*, C) infección múltiple con tres ó más cistacantos de *A. tumescens*, D) infección mixta con un cistacanto de *A. tumescens* y uno de *Corynosoma*

sp. y E) infección mixta con dos cistacantos de *A. tumescens* y uno de *Corynosoma* sp. El primer grupo presentó 185 casos, el segundo 58, el tercero 20, el cuarto 77 y el último 22.

2.2. Variación del volumen de los cistacantos respecto a la categoría de infección

El volumen promedio de los cistacantos en las distintas categorías de infección (A, B, C, D y E) en los hospedadores (**figura 39**) sólo presentó diferencias significativas entre las infecciones simples con un cistacanto de *A. tumescens* versus las infecciones múltiples con tres ó más cistacantos de *A. tumescens* ($X^2=15,00$; $P<0,05$; $N=362$). Los cistacantos en infecciones simples presentaron los mayores volúmenes.

Figura 39: Volumen de los cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* en cada una de las categorías de infección.

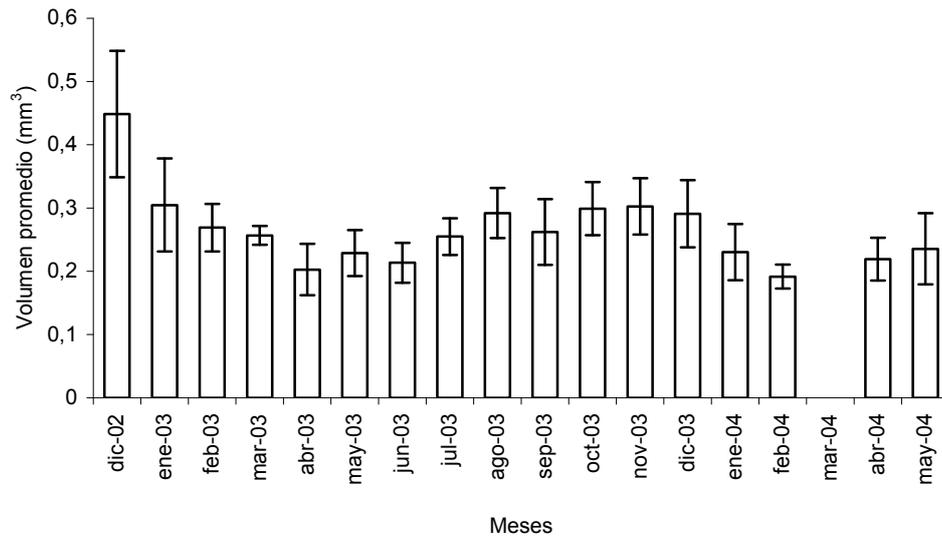


$P<0,05$ =Significativo con un nivel de significancia del 5%

2.3. Variación mensual del volumen de los cistacantos

Los cistacantos de *A. tumescens* mostraron una variación mensual del volumen promedio (**figura 40**), con los mayores valores en primavera (diciembre de 2002 y noviembre de 2003) y los menores en otoño y finales del verano (abril de 2003 y febrero de 2004). En marzo de 2004 sólo se registraron acantelas de *A. tumescens*.

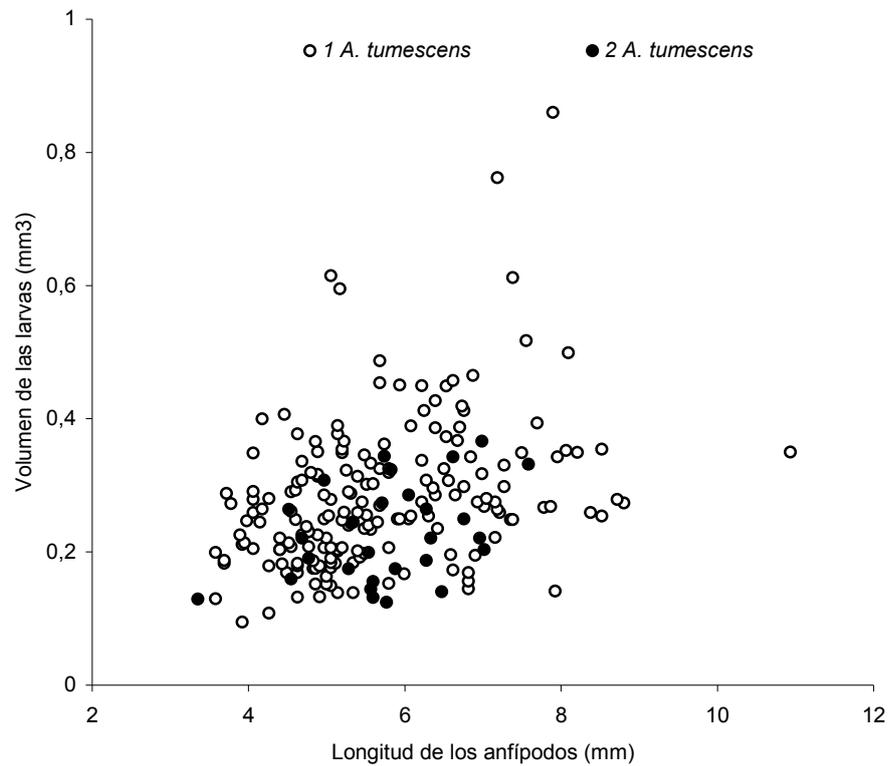
Figura 40: Volumen promedio mensual (\pm DS) de los cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* en la bahía Verde del lago Mascardi.



2.4. Variación del volumen de los cistacantos respecto de la longitud del hospedador

El volumen de los cistacantos de *A. tumescens* correlacionó positivamente con la longitud de los anfípodos ($r_s=0,27$; $P<0,05$; $N=362$). Cuando se realizaron las comparaciones por categorías de infección sólo correlacionaron positivamente las infecciones simples con un espécimen de *A. tumescens* ($r_s=0,38$; $P<0,05$; $N=185$) y las infecciones múltiples con dos especímenes de *A. tumescens* ($r_s=0,29$; $P<0,05$; $N=58$) (**figura 41**).

Figura 41: Volumen de los cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* en relación a la longitud de los anfípodos.



3. Comparación entre las características de las infecciones por cistacantos de las dos especies de acantocéfalos

Las infecciones simples fueron más frecuentes que las demás categorías de infección. El volumen de los cistacantos de *A. tumescens* fue más variable y significativamente mayor que el volumen de los cistacantos de *Corynosoma* sp. ($Z=-26,21$; $P<0,05$; $N=1.166$). Para ambas especies de acantocéfalos, los cistacantos fueron más grandes en primavera mientras los más pequeños ocurrieron a finales del verano y en otoño para *A. tumescens* y en otoño e invierno para *Corynosoma* sp. El volumen de ambas especies de acantocéfalos presentó correlación positiva con la longitud del hospedador (**tabla 11**).

Tabla 11: Comparación de la distribución de la infección y del volumen y su variación estacional en los cistacantos de *Corynosoma* sp. y de *Acanthocephalus tumescens*.

	Tamaño	<i>Corynosoma</i> sp.	<i>A. tumescens</i>
Distribución de la infección	A (simple)	671 cistacantos	185 cistacantos
	B (múltiple)	45 cistacantos	58 cistacantos
	C (múltiple o mixta)	77 cistacantos	20 cistacantos
	D (mixta)	11 cistacantos	77 cistacantos
	E (mixta)	-	22 cistacantos
Volumen	Rango (mm³)	0,0328 - 0,2878	0,0917 - 0,8597
	Media (mm³)	0,1039	0,2685
	Coefficiente de dispersión	0,0087	0,039
	Variación estacional	Grandes primavera Pequeños otoño e invierno	primavera primavera finales del verano y otoño
	Longitud del hospedador		correlación positiva correlación positiva

DISCUSIÓN

Los estudios sobre interacciones entre especies de acantocéfalos han mostrado efectos sobre el volumen, la ubicación, los niveles de infección y el establecimiento del parásito (Nicholas y Hynes, 1958; Grey y Hayunga, 1980; Crompton, 1985; Kennedy, 2006f). Los efectos sobre el volumen de los parásitos en los hospedadores definitivos pueden ser atribuidos a la competencia por los nutrientes, especialmente por los carbohidratos (Starling, 1985). Cuando se registran altas intensidades, los parásitos crecerían fuera de su rango metabólico óptimo, lo que afectaría su volumen (Kennedy, 1977). También en los hospedadores intermediarios se ha indicado que los acantocéfalos que comparten el hospedador pueden presentar disminución en su volumen, como fue citado para dos especies de *Profilicollis* cuando se registraron en altas intensidades en el cangrejo *Hemigrapsus crenulatus* (Poulin et al., 2003b).

Los cistacantos de *Acanthocephalus tumescens* presentaron mayor volumen y mayor variabilidad que los de *Corynosoma* sp. Si las variaciones en el volumen son indicativas de plasticidad fenotípica, estos resultados sugieren que las larvas de *A. tumescens* tendrían mayor flexibilidad para sobrellevar mejor situaciones de coinfección.

Si se utiliza el volumen como indicador de competencia (Dezfuli et al., 2001), en la bahía Verde del lago Mascardi no se produciría este fenómeno en ninguna de las categorías de infección con larvas de *Corynosoma* sp., considerando que no difirieron en su volumen. Por el contrario, en la infecciones con larvas de *A. tumescens*, existiría competencia intraespecífica cuando ocurren tres o más ejemplares considerando que presentaron un menor volumen. Wilson y Hubschman (1985) encontraron resultados similares con larvas de *Tanaorhamphus longirostris* en infecciones múltiples en el copépodo *Diaptomus palidus* y Dezfuli et al. (2001) en el anfípodo *Echinogammarus stammeri* con infecciones de *Polymorphus minutus* y de *Acanthocephalus clavula* que presentaron competencia interespecífica mientras que *Pomphorhynchus laevis* presentó ambos tipos de competencia. Estas diferencias entre las especies de acantocéfalos que parasitan al mismo hospedador intermediario, sugieren que algunas pueden ser más sensibles a la competencia que otras, tal sería el caso de *A. tumescens* en la bahía Verde del lago Mascardi. El mayor volumen de las larvas de esta especie sería una posible causa de la competencia intraespecífica considerando las limitaciones espaciales en el hemocele del anfípodo.

Los cistancantos de *A. tumescens* son manipuladores del comportamiento de su hospedador intermediario (ver capítulo 3), aunque no se sabe si existen efectos aditivos

cuando la infección es por más de un ejemplar de la misma especie. La coinfección entre cistacantos de esta especie produce disminución del volumen. Dezfuli et al. (2001) señalan que en los parásitos manipuladores existiría una compensación entre los efectos negativos de la competencia y los efectos aditivos de la manipulación por más de una larva coespecífica.

En la bahía Verde del lago Mascardi, el volumen correlacionó positivamente con la longitud de *Hyalella curvispina* en las infecciones simples con ambas especies de acantocéfalos. Resultados similares fueron registrados para el anfípodo *E. stammeri* parasitado por *P. minutus* y *A. clavula* (Dezfuli et al., 2001) y para otros crustáceos, como *D. pallidus* infectado con *T. longirostris* (Wilson y Hubschman, 1985). Estos resultados muestran que los anfípodos más grandes tienen generalmente larvas más grandes, patrón que puede ser atribuido al mayor volumen del hospedador que otorgaría mayor espacio y más recursos para los parásitos.

Las larvas más grandes se registraron en primavera, estación en la cual también se encontraron los anfípodos más grandes (ver capítulo 6). Por lo tanto, la variación estacional del volumen de los cistacantos estaría asociada con las variaciones estacionales del tamaño de los anfípodos. Estudios sobre la dinámica de la infección realizados en peces parasitados por *A. tumescens* del lago Moreno indican que esta especie presenta sus mayores valores de reclutamiento en primavera (Rauque et al., 2006), lo que implicaría que los cistacantos de mayor tamaño tendrían mayor éxito de transmisión hacia el hospedador definitivo, características que han sido señaladas previamente por otros autores (Steinauer y Nickol, 2003).

El volumen de los cistacantos determinaría el volumen de los adultos (Poulin et al., 2003c), las larvas más pequeñas tardarían más tiempo en alcanzar la madurez en el hospedador definitivo (Amin et al., 1980) y probablemente como se ha demostrado en otros grupos parásitos, como los digeneos, el menor tamaño de las larvas produciría adultos menos fecundos (Fredensborg y Poulin, 2005a). Estas características podrían afectar la condición física de los acantocéfalos en la bahía Verde del lago Mascardi y el reclutamiento en primavera. Cuando los cistacantos son más grandes, provocaría adultos más grandes que alcanzarían la maduración en menor tiempo y producirían mayor número de huevos.

Los anfípodos con infecciones simples de *Corynosoma* sp. y de *A. tumescens* fueron más frecuentes que los que tuvieron infecciones múltiples y mixtas, indicando que podrían existir mecanismos que tienden a evitar las coinfecciones. En el lago Mascardi, hay evidencias que contribuirían a explicar este fenómeno como por ejemplo: segregación temporal en la presencia de las dos especies de acantocéfalos y segregación de la

infección por el tamaño y el estado de desarrollo de los hospedadores intermediarios (ver capítulo 6). Adicionalmente, otros mecanismos que podrían evitar las coinfecciones estarían relacionados con estrategias que impidan el establecimiento de las larvas en individuos previamente parasitados, tal como ha sido demostrado en *Hyalella azteca* infectado con *Pomphorhynchus bulbocolli* y con *Leptorhynchoides thecatus* (Barger y Nickol, 1999). Si bien *Corynosoma* sp. fue más frecuente que *A. tumescens*, las infecciones múltiples de *A. tumescens* fueron más frecuentes que las de *Corynosoma* sp. Estos resultados indican que en *A. tumescens* los efectos que evitan las coinfecciones serían más sutiles.

Futuros estudios con infecciones experimentales en los hospedadores intermediarios ayudarían a explicar los fenómenos que evitan la coinfección por más de una larva en el lago Mascaradi.

CAPÍTULO 5

Rol de *Galaxias maculatus* en los procesos de transmisión de *Acanthocephalus tumescens* y de *Pomphorhynchus patagonicus*

INTRODUCCIÓN

El ciclo general de los acantocéfalos tiene dos hospedadores, uno intermediario (artrópodo) y uno definitivo (vertebrado). El hospedador intermediario come los huevos que son liberados junto con las heces del hospedador definitivo, posteriormente se libera la larva acantor que atraviesa el tubo digestivo e ingresa al hemocele donde se desarrolla la larva acantela. Luego de un periodo, que incluye la eversión e inversión de la proboscis, la formación del sistema genital, de los lemniscos y de los ganchos de la proboscis, se forma el cistacanto que es el estadio infectivo para el hospedador definitivo (DeGiusti, 1949a, b; Awachie, 1966; Kennedy, 2006a; Duclos et al., 2006).

Algunas especies pueden presentar paratenia y transmisión postcíclica, procesos particulares que suman la presencia de otros hospedadores en el ciclo de vida. La paratenia ocurre en muchas especies de acantocéfalos, cuando los cistacantos son ingeridos por un hospedador vertebrado y penetran el tubo digestivo, sobreviviendo sin madurar en él. Es necesario que ocurra depredación por el hospedador definitivo apropiado para que el acantocéfalo complete su maduración y su ciclo de vida (Esch y Fernández, 1993; Roberts y Janovy, 2005; Kennedy, 2006a). Aunque pocas especies de *Palaeacanthocephala* usan hospedadores paraténicos (Kennedy, 2006a), este proceso tiene un rol en la transmisión de los acantocéfalos permitiendo que los parásitos alcancen a los hospedadores definitivos adecuados cuando éstos no se alimentan de los intermediarios (Nickol, 1985; Kennedy, 2006a). La transmisión postcíclica ocurre cuando un parásito sobrevive, crece y madura en el depredador del hospedador definitivo (Kennedy, 1999; Nickol, 1985). Su presencia se ha registrado en 11 especies de acantocéfalos (McCormick y Nickol, 2004), la mayoría parásitas de peces (Roberts y Janovy, 2005). Es probable que sea común en los ambientes acuáticos y es a veces considerada responsable de los altos valores de infección que presentan los hospedadores de mayor tamaño. En el caso de parásitos no específicos, este tipo de transmisión ayudaría a la colonización de un amplio espectro de hospedadores, tanto nativos como introducidos.

De las dos especies de acantocéfalos que se registran en peces de la Patagonia, *Acanthocephalus tumescens* está ampliamente distribuida en los ambientes, parasita y madura en casi todas las especies de peces presentes en los cuerpos de agua, tanto

nativas como introducidas (Ortubay et al., 1994; Trejo et al., 2000; Rauque et al., 2003). Sin embargo, la otra especie de acantocéfalo, *Pomphorhynchus patagonicus*, tiene una distribución más restringida, no ha sido frecuentemente registrada en peces pequeños y no madura en especies de peces introducidas (Ortubay et al., 1991, 1994; Trejo, 1992, 1994).

Ambas especies de acantocéfalos parasitan al galáxido nativo *G. maculatus*, un pez pequeño y abundante en los ambientes acuáticos de la región, que es consumido por casi todas las especies de peces, tanto autóctonas como introducidas (Macchi et al., 1999). Procesos como la paratenia y la transmisión postcíclica, facilitarían que esta especie de pez actúe como transporte hacia los hospedadores definitivos ictiófagos. Para *A. tumescens*, *G. maculatus* funciona como un vehículo para la transmisión postcíclica hacia el pez introducido *Oncorhynchus mykiss* (Rauque et al., 2002), sin embargo no se conoce su rol hacia los peces nativos ni con la otra especie de acantocéfalo, *P. patagonicus*.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el rol de *G. maculatus* en los procesos de transmisión de acantocéfalos hacia los hospedadores definitivos.

OBJETIVOS PARCIALES

- ✓ Probar experimentalmente el rol de *G. maculatus* en la transmisión de *A. tumescens* hacia *P. trucha*.

- ✓ Probar experimentalmente el rol de *G. maculatus* en la transmisión de *P. patagonicus* hacia *O. mykiss*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para realizar las infecciones experimentales se colectaron muestras de ejemplares de *Galaxias maculatus* (puyen). Los puyenes capturados se colocaron en recipientes refrigerados y se mantuvieron vivos a temperatura controlada (6°C) en el laboratorio por un máximo de tres días. Dependiendo de cada caso, los puyenes fueron divididos en grupo control (peces usados para obtener parámetros de la muestra) y grupo fuente (peces usados para infectar a los peces depredadores). Se utilizaron ejemplares de *Percichthys trucha* (perca) y de *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris) como peces depredadores (grupo blanco).

Infeción de los peces

Para realizar las infecciones experimentales, los puyenes del grupo fuente fueron sacrificados e inmediatamente utilizados para alimentar a los peces experimentales (grupo blanco) mantenidos en piletas circulares (volumen 500 L, flujo de agua 30,2 L por minuto) en el Centro de Salmonicultura de la Universidad Nacional del Comahue. Los peces experimentales fueron anestesiados por inmersión rápida de 1 minuto en baños de una solución de benzocaína 1: 10.000 (**figura 42**), forzados manualmente a ingerir ejemplares enteros de *G. maculatus* (**figura 43**) y controlados para detectar posible expulsión del pez por vómito. Todos los peces experimentales fueron sacrificados siguiendo un cronograma de matanza y revisados mediante la técnica de la necropsia para recuperar los acantocéfalos.

Figura 42: Baño de inmersión para anestesiarse a los peces blanco.



Figura 43: Infección experimental de los peces blanco.



Características de los acantocéfalos

Se evaluaron características poblacionales de los acantocéfalos tales como la prevalencia y la intensidad media para ambas especies y la longitud, la relación de sexos y el porcentaje de hembras grávidas para *A. tumescens*.

Tasa de transmisión

Se calculó la tasa de transmisión esperada para cada una de las especies parásitas y dado que los parásitos tienen distribución sobredispersa, para evitar subvaloraciones en su cálculo, se utilizaron únicamente peces fuente infectados (Kennedy, 1999).

Para calcular la tasa de transmisión en *A. tumescens*, se utilizó la prevalencia, el número de parásitos del grupo control y el número de parásitos del grupo blanco de acuerdo a las siguientes fórmulas:

$$X = \frac{(100) * (\text{No. parásitos del grupo control})}{\text{Prevalencia grupo control}}$$

$$\text{Tasa de transmisión de } A. \text{ tumescens} = \frac{(100) * (\text{No. parásitos del grupo blanco})}{X}$$

Para calcular la tasa de transmisión en *P. patagonicus* se utilizó el número de parásitos del grupo fuente y del grupo blanco según la siguiente fórmula:

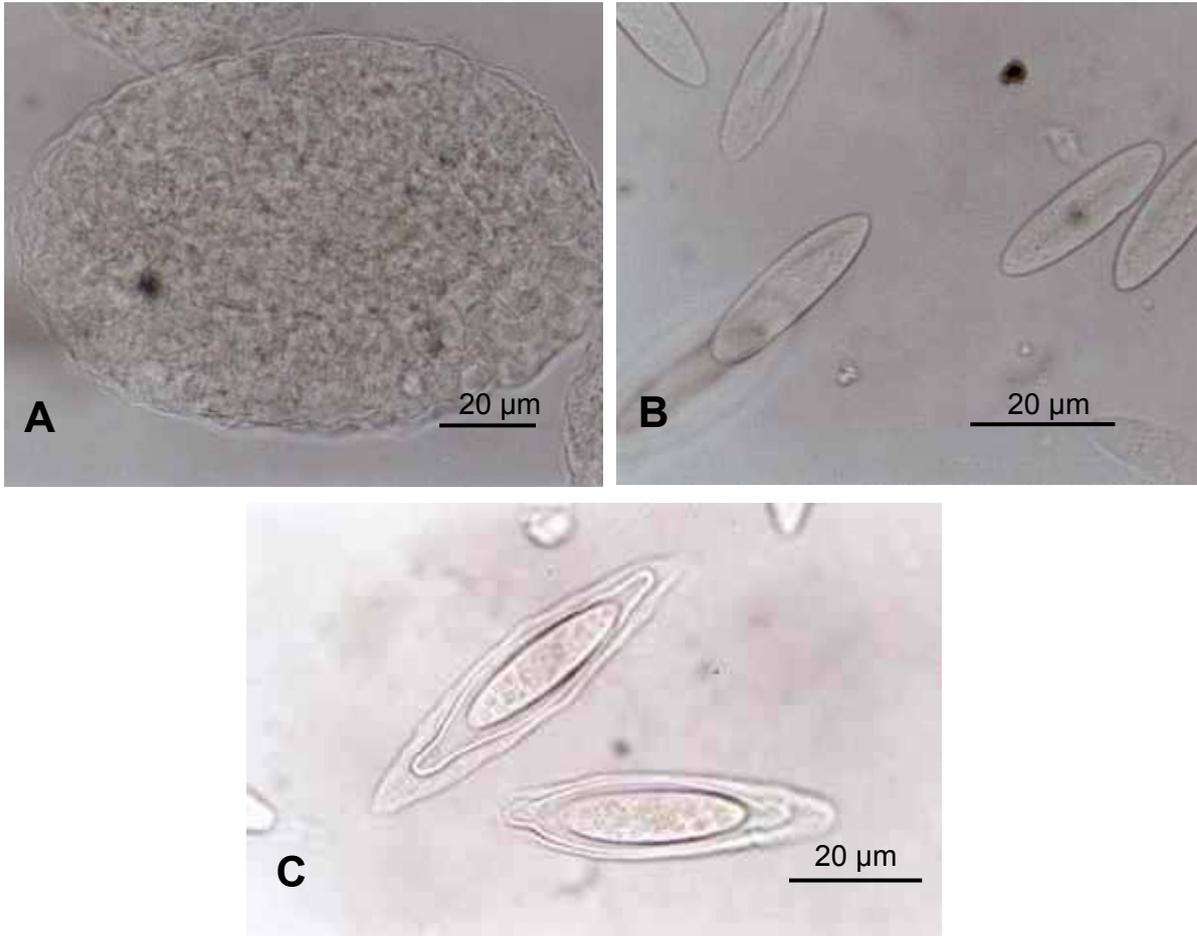
$$\text{Tasa de transmisión de } P. \text{ patagonicus} = \frac{(100) * (\text{No. de parásitos del grupo blanco})}{\text{No. de parásitos del grupo fuente}}$$

1. Transmisión de *Acanthocephalus tumescens*

Los ejemplares de *G. maculatus* (N=69) fueron capturados en el lago Mascardi (41°17'S - 71°38'O, Río Negro, Argentina). Este ambiente fue seleccionado considerando que datos previos indicaban valores altos prevalencia e intensidad de infección por *A. tumescens*. Estos peces fueron divididos en dos grupos (control y fuente):

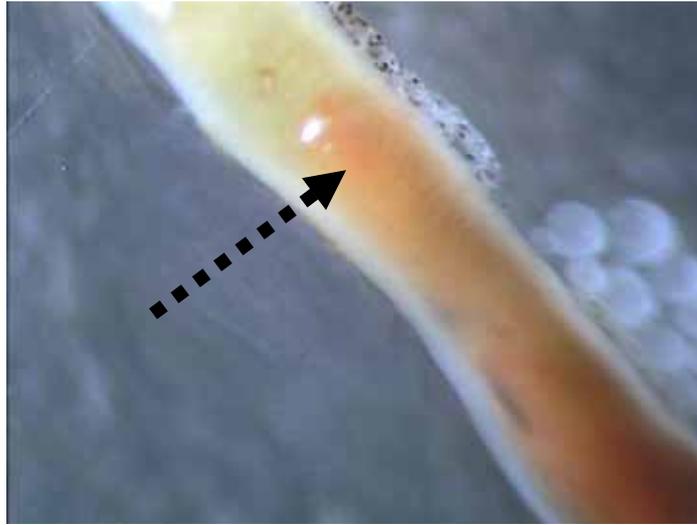
- ✓ *Grupo control*: estuvo constituido por 43 especímenes y se procesó mediante la técnica de la necropsia. Los tubos digestivos fueron extraídos y los acantocéfalos recuperados fueron contados, medidos en micrones (µm) desde el cuello hasta el extremo del soma y sexados. En esta experiencia, las hembras de *A. tumescens* fueron incluidas dentro de tres categorías: H1 sólo con esferas ováricas (**figura 44a**), H2 con huevos inmaduros (**figura 44b**) y H3 con huevos maduros (**figura 44c**).

Figura 44: Estados de maduración de las hembras de *Acanthocephalus tumescens*: A) Con esferas ováricas (H1), B) Con huevos inmaduros (H2) y C) Con huevos maduros (H3).



- ✓ *Grupo fuente*: estuvo constituido por 26 especímenes, que fueron abiertos ventralmente. Sus intestinos fueron revisados bajo lupa binocular estereoscópica, para detectar por transparencia la presencia de acantocéfalos (que presentan una fuerte coloración naranja) y para contarlos (**figura 45**). Posteriormente, los intestinos fueron devueltos a la cavidad torácica del pez. De esta manera, el grupo fuente quedó conformado sólo por ejemplares parasitados.

Figura 45: Tubo digestivo de *Galaxias maculatus* con *Acanthocephalus tumescens* (flecha).



- ✓ *Grupo blanco*: estuvo constituido por 26 especímenes de *P. trucha* que fueron capturados con redes agalleras (**figura 46**) en el lago Escondido (41°05'S - 71°35'O, Río Negro, Argentina). Este ambiente fue seleccionado considerando que registros previos indican ausencia de infección con *A. tumescens* (Semenas, 1999). Los ejemplares fueron infectados con un espécimen entero del grupo fuente. Todos los ejemplares utilizados en la experiencia fueron sacrificados siete días después de la infección y revisados mediante la técnica de la necropsia.

Figura 46: Redes agalleras para la captura de ejemplares de *Percichthys trucha*.



El crecimiento de los acantocéfalos se evaluó a través de la diferencia en las longitudes de los especímenes. La maduración se evaluó a través de las diferencias en el porcentaje de las hembras grávidas (H2+H3).

Para las comparaciones entre los acantocéfalos recuperados del grupo control y los recuperados del grupo blanco se utilizaron tablas de Contingencia R x C para probar diferencias en el estado de madurez de las hembras, la prueba de Mann Whitney para determinar diferencias entre las longitudes de machos y de hembras de los acantocéfalos y la prueba de Wilcoxon para determinar la relación de sexos de los acantocéfalos.

2. Transmisión de *Pomphorhynchus patagonicus*

Las muestras de puyenes (N=95) fueron tomadas del lago Machónico (40°20'S - 71°33'O, Neuquén, Argentina). Este ambiente fue seleccionado considerando que los datos previos indican altos valores de prevalencia e intensidad de infección con *P. patagonicus*.

- ✓ *Grupo fuente*: estuvo constituido por toda la muestra. Los puyenes fueron abiertos ventralmente y sus intestinos y cavidad celómica revisados bajo lupa binocular estereoscópica para detectar la presencia de acantocéfalos y contarlos. Posteriormente, los intestinos fueron devueltos a la cavidad torácica del pez. De esta manera, el grupo fuente quedó conformado sólo por ejemplares parasitados.
- ✓ *Grupo blanco*: estuvo constituido por 19 especímenes de *O. mykiss* provistos por el Centro de Salmonicultura de la Universidad Nacional del Comahue. Los especímenes, que están libres de infección por *P. patagonicus*, fueron forzados manualmente a ingerir cinco ejemplares enteros de *G. maculatus*.

Los peces del grupo fuente fueron muertos a diferente tiempo de infección (**tabla 12**) y revisados mediante la técnica de la necropsia para recuperar los acantocéfalos.

Tabla 12: Cronograma de matanza.

	Días después de la infección		
	8	9	16
Ejemplares experimentales (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	9	6	4

RESULTADOS

1. Transmisión de *Acanthocephalus tumescens*

Luego de la infección se recuperaron 28 ejemplares de *A. tumescens* vivos y fijados a las paredes del intestino de las percas. Los parásitos sobrevivieron al menos siete días después de la infección.

Los acantocéfalos recuperados (**tabla 13**) representaron un 6,9% del valor esperado. La prevalencia y la intensidad media de *A. tumescens* en el grupo blanco disminuyeron respecto del grupo control. La longitud de los parásitos entre ambos grupos no varió significativamente, tanto en los machos ($Z=-0,07$; $P=0,94$; $N=189$) como en las hembras ($Z=-1,78$; $P=0,07$; $N=177$). La relación de sexos (H:M) fue de 1:1 en el grupo control ($Z=-0,69$; $P=0,49$; $N=39$) y favoreció significativamente a las hembras en el grupo blanco ($Z=-2,14$; $P=0,03$; $N=12$). El porcentaje de hembras grávidas (H2+H3) no varió significativamente entre ambos grupos ($T=0,12$; $P>0,05$; $N=176$).

Tabla 13: Características de la infección del grupo control de *Galaxias maculatus* y del grupo blanco de *Percichthys trucha*.

		Grupo control (<i>G. maculatus</i>)	Grupo blanco (<i>P. trucha</i>) 7 dpi
Número de parásitos		370	28
Prevalencia		90,7%	46,0%
Intensidad media		9,5	2,3
Longitud (μm) \pm DS	M	2.444,4 \pm 734,2	2.361,3 \pm 501,5
	H	3.085,0 \pm 1.059,0	2.690,9 \pm 758,1
Relación H:M		1,0:1,2	2,5:1,0
% de hembras grávidas (H2+H3)		35,7%	30,0%

2. Transmisión de *Pomphorhynchus patagonicus*

Luego de la infección se recuperaron nueve ejemplares de *P. patagonicus* vivos y fijados a las paredes del intestino las truchas arco iris. Los parásitos sobrevivieron al menos 16 días después de la infección.

Se recuperaron tres especímenes de *P. patagonicus* a los 8 dpi, cuatro a los 9 dpi y dos a los 16 dpi (**tabla 14**), los que representaron el 5,6% de la tasa de transmisión esperada.

Tabla 14: Características de la infección del grupo fuente de *Galaxias maculatus* y del grupo blanco de *Oncorhynchus mykiss*.

	Grupo fuente (<i>G. maculatus</i>)	Grupo blanco (<i>O. mykiss</i>)			
	0 días	8 dpi	9 dpi	16 dpi	Total
Número de peces	95	9	6	4	19
Número de parásitos	162	3	4	2	9
Prevalencia (%)	100%	11,1%	16,7%	50%	21,1%
Intensidad media	1,7	3,0	4,0	1,0	2,2

DISCUSIÓN

Algunos factores que estructuran las comunidades parasitarias de los peces son el espectro de su dieta y la especificidad de los parásitos, estando los peces depredadores más expuestos a infecciones que los peces presa (Valtonen y Julkunen, 1995).

En ambientes andino patagónicos, las comunidades de peces están representadas por especies de gran tamaño de régimen ictiófago como la nativa *Percichthys trucha* y la introducida *Oncorhynchus mykiss*, que además numéricamente son las más representadas y las de pequeño tamaño, todas nativas, entre las cuales *Galaxias maculatus* es la mejor representada (Macchi et al., 1999; Macchi, 2004). Esta especie es consumida por casi todas las especies de peces autóctonas e introducidas (Macchi et al., 1999) y es parasitada tanto por *Acanthocephalus tumescens* como por *Pomphorhynchus patagonicus* (Ortubay et al., 1994; Gil de Pertierra y Semenas, 2006).

En el caso de parásitos de peces presa, éstos deberían ser capaces de reestablecerse en el pez depredador (Valtonen y Julkunen, 1995), como se ha registrado experimentalmente para *A. tumescens* y para *P. patagonicus*, que fueron encontrados vivos y fijados a las paredes del intestino de las percas y de las truchas arco iris, respectivamente.

La sobrevivencia de adultos de distintas especies de acantocéfalos en infecciones experimentales en peces depredadores llega hasta 84 días (Hnath, 1969; Uglem y Beck, 1972; Lassiere y Crompton, 1988; Kennedy, 1999; Rauque et al., 2002; McCormick y Nickol, 2004). En *A. tumescens* y en *P. patagonicus*, la sobrevivencia fue al menos de siete y 16 días post infección, respectivamente. La diferencia entre la sobrevivencia encontrada en *A. tumescens* en esta experiencia y la encontrada previamente, 29 días (Rauque et al., 2002), está relacionada con que los peces depredadores sólo pudieron ser mantenidos una semana debido a las condiciones de cautiverio.

Tanto en *A. tumescens* como en *P. patagonicus*, los valores de prevalencia e intensidad media post infección decrecieron en comparación con los del grupo control o con los del grupo fuente, respectivamente y las tasas de transmisión estimadas fueron similares. En estudios experimentales previos con *A. tumescens* en *O. mykiss* (Rauque et al., 2002), las tasas de transmisión estimadas fueron mayores (15% al 22%) que las encontradas en este estudio (6,9%). Estos valores indican que en *A. tumescens*, la transmisión postcíclica sería un fenómeno más exitoso en el pez introducido *O. mykiss* (Rauque et al., 2002) que en el nativo *P. trucha*. Además, esta especie de acantocéfalo madura en invierno sólo en los salmónidos, lo que indica que las introducciones de peces

modificaron la dinámica del ciclo de maduración de este parásito en los ambientes andino patagónicos (Rauque et al., 2006). Si bien, se ha planteado que las distancias taxonómicas entre los hospedadores podrían influenciar su estatus para una determinada especie de parásito, las afinidades ecológicas, como por ejemplo el régimen trófico, parecen tener un rol más importante en la definición del estatus (Poulin, 2005). Tal es el caso de los salmónidos introducidos (*O. mykiss*) en Patagonia, los que funcionan como hospedadores principales para *A. tumescens* (Rauque et al., 2003) y realizarían con mayor frecuencia la transmisión postcíclica, a pesar de no haber coevolucionado con el parásito.

En *A. tumescens*, ambos sexos fueron transmitidos pero no se registró crecimiento ni maduración de los individuos. En *O. mykiss*, un pez de tamaño similar a *P. trucha*, solamente después de diez días post infección se registró crecimiento en machos y en hembras (Rauque et al., 2002), lo que indica que sería necesario mayor tiempo de experimentación para registrar variaciones en estos parámetros. Considerando estudios previos en la naturaleza que indican que *P. patagonicus* no madura en truchas introducidas (Trejo, 1992, 1994; Úbeda et al., 1994), en la infección en *O. mykiss* con este parásito no se tomaron datos sobre la maduración de las hembras.

Pomphorhynchus patagonicus ha sido registrada parasitando a nueve especies de peces (Ortubay et al., 1994) y su estatus sugiere que sólo las nativas de mayor tamaño como *Odontesthes hatcheri* (Trejo, 1992) y como *P. trucha* (Trejo, 1994) son los principales sostenes de la suprapoblación del parásito. Su presencia en peces pequeños tales como *G. maculatus* (Gil de Per tierra y Semenas, 2006) y *Aplochiton zebra* (Ortubay et al., 1994) es menos frecuente. Los resultados experimentales y los datos en la naturaleza sugerirían que el rol de *G. maculatus* en los procesos de transmisión hacia los peces depredadores sería poco importante.

Acanthocephalus tumescens ha sido registrada parasitando a 11 especies de peces autóctonas e introducidas (Ortubay et al., 1994; Semenas y Trejo, 1997) y tanto la nativa *P. trucha* como la introducida *O. mykiss*, son los principales sostenes para su suprapoblación dado que la mayor parte del flujo de larvas y de adultos circula por estos hospedadores (Rauque et al., 2003). Considerando que *G. maculatus* es una especie de pez abundante y su estatus como hospedador de este acantocéfalo es alto (Rauque et al., 2003), la piscivoría sobre esta especie de pez contribuye a aumentar su estatus como hospedador.

En *P. patagonicus*, la presencia de ejemplares maduros en *G. maculatus* (datos no publicados) y su registro en peces ictiofagos de gran tamaño como *O. mykiss*, *Salvelinus*

fontinalis, *P. trucha* y *Percichthys colhuapiensis* (Ortubay et al., 1994) indican que es probable que esta especie se transmita postcíclicamente. Este tipo de transmisión ha sido probada en otra especie del mismo género, *Pomphorhynchus laevis* (Kennedy, 1999).

Considerando que los hospedadores representan un recurso disperso por su distribución en parches en el ambiente, los parásitos deben desarrollar mecanismos para alcanzarlos como por ejemplo, el uso de hospedadores de transporte que mejoraría la probabilidad de llegar a un hábitat sustentable (Choisy et al., 2003). *Galaxias maculatus* actuaría como un vehículo para la transmisión en ambas especies de acantocéfalos aunque las especies de peces introducidas, funcionarían sólo como sumidero para *P. patagonicus* (Trejo, 1992, 1994) pero serían las más exitosas en la transmisión de *A. tumescens*.

La transmisión postcíclica ha sido demostrada experimentalmente en 11 especies de acantocéfalos: *Macracanthorhynchus catalinus*, *Acanthocephaloides propinquus*, *Acanthocephalus ranae*, *A. tumescens*, *Echinorhynchus salmonis*, *Moniliformis moniliformis*, *Neoechinorhynchus cristatus*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Octospiniferoides chandlerik*, *P. laevis* y *Paulisentis missouriensis* (Nickol, 1985; Lassiere y Crompton, 1988; Kennedy, 1999; Rauque et al., 2002; McCormick y Nickol, 2004; Kennedy, 2006a). Este tipo de transmisión ha sido considerada como una posible explicación para la alta intensidad registrada en peces de gran tamaño dado que no siempre se alimentan primariamente de los correspondientes hospedadores intermediarios (McCormick y Nickol, 2004). Además, este proceso aumentaría el número de hospedadores en el ciclo de vida lo que implicaría no solamente escalar en la cadena trófica pudiendo alcanzar los parásitos a los depredadores tope del ambiente (Kennedy, 2006a) sino también aumentar sus posibilidades de dispersión (Choisy et al., 2003).

En Patagonia, la transmisión postcíclica es un fenómeno previo a las introducciones de peces, considerando que los salmónidos fueron introducidos en los lagos a principios del siglo veinte (Pascual et al., 2002). La presencia de *G. maculatus*, un pez pequeño, abundante y muy predado, con alto estatus como hospedador al menos para *A. tumescens*, generó las condiciones para la ocurrencia de estos procesos en la transmisión.

No obstante debería mejorarse el método de captura de *P. trucha* para garantizar un periodo mayor de sobrevivencia bajo condiciones experimentales y controlar mejor la manipulación de los tubos digestivos de los puyenes que puede afectar la viabilidad de los acantocéfalos. Se pudo establecer que ambas especies de acantocéfalos sobreviven en peces piscívoros aunque los mayores valores de transmisión obtenidos para *A. tumescens* indicarían que este fenómeno es menos frecuente y con menores implicancias

para la suprapoblación de *P. patagonicus*. Este tipo de transmisión en los peces nativos ayudaría a aumentar los niveles de infección (prevalencia e intensidad media).

CAPÍTULO 6

Dinámica de la infección de *Acanthocephalus tumescens* y de *Corynosoma* sp. en sus hospedadores intermediarios

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los estudios sobre ecología de poblaciones y de comunidades parasitarias han sido encarados principalmente desde la óptica de los hospedadores definitivos, generalmente vertebrados (Bates y Kennedy, 1990; Olmos y Muñoz, 2006). Si bien, estos estudios han sido de utilidad para el desarrollo de teorías ecológicas en parasitología, existen características de la dinámica poblacional y comunitaria que necesitan del aporte de estudios a nivel de los hospedadores intermediarios, incluyendo aspectos sistemáticos, de los ciclos de vida, de la dinámica de la infección y de las formas de colonización (Awachie, 1967; Bush et al., 1993; Etchegoin, 1997; Barger y Nickol, 1999; Dezfuli et al., 2000).

Algunos de los estudios que resaltan la importancia de los hospedadores intermediarios en ciclos de infección de parásitos han sido realizados con el acantocéfalo *Pomphorhynchus laevis* en el anfípodo *Gammarus pulex* (Hine y Kennedy, 1974b), con el cestode *Proteocephalus longicollis* en el copépodo *Cyclops avyssorum prealpinus* (Hanzelová y Gerdeaux, 2003), con el acantocéfalo *Acanthocephalus tumescens* en el anfípodo *Hyaella curvispina* (Rauque et al., 2006) y con varias especies de acantocéfalos en diversos crustáceos (Golvan y De Buron, 1988). La abundancia y la estacionalidad de los hospedadores intermediarios y el comportamiento trófico de los hospedadores definitivos fueron las causas de los patrones de infección encontrados en estos estudios (Hine y Kennedy, 1974b; Golvan y De Buron, 1988; Hanzelová y Gerdeaux, 2003; Rauque et al., 2006).

Para los estudios poblacionales sobre parasitismo es necesario también conocer aspectos del ciclo de vida del hospedador tales como el crecimiento, el reclutamiento y la maduración.

Las especies del género *Hyaella* presentan un ciclo anual con la reproducción y la liberación de juveniles a finales del invierno y a principios de la primavera (Kruschwitz, 1978; Casset et al., 2001). El número de huevos está asociado con el tamaño de la hembra, la proporción de sexos puede favorecer a las hembras o a los machos, dependiendo del ambiente considerado (Kruschwitz, 1978; Gleason, 1987) y generalmente estos últimos suelen ser más grandes (Grosso y Peralta, 1999; González,

2003; Wellborn y Bartholf, 2005). En crustáceos se ha citado que la precópula puede generar riesgos de depredación (Trochine et al., 2005) y su duración puede estar asociada con el tipo de depredadores presentes en el cuerpo de agua (Cothran, 2004). France (1992) indicó que *Hyaella azteca* en ambientes oligotróficos presenta bajas densidades poblacionales, maduración retardada y bajas tasas de mortalidad y de crecimiento somático. Por el contrario, los individuos que habitan en ambientes eutróficos presentan altas tasas de mortalidad y de crecimiento somático y poblacional.

En Patagonia, la dinámica poblacional de infección de acantocéfalos sólo ha sido investigada en hospedadores definitivos. Los resultados indican ciclos estacionales, influenciados por la temperatura, con máximos de reclutamiento y de maduración en primavera y en otoño (Úbeda et al., 1994; Trejo et al., 2000; Rauque et al., 2006). El anfípodo *H. curvispina* es el hospedador intermediario de las tres especies de acantocéfalos presentes en sistemas dulceacuícolas patagónicos: *Acanthocephalus tumescens* (Semenas y Trejo, 1997), *Pomphorhynchus patagonicus* (Ortubay et al., 1994) y *Corynosoma* sp. (ver capítulo 2). No se han realizado investigaciones sobre la ocurrencia y las características de la infección en *H. curvispina* ni tampoco existen estudios sobre la dinámica poblacional de los anfípodos en estos cuerpos de agua.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la dinámica de la infección de las especies de acantocéfalos presentes en *Hyaella curvispina* en diferentes ambientes andino patagónicos.

OBJETIVOS PARCIALES

- ✓ Analizar la dinámica poblacional de infección de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. asociada a la dinámica poblacional del anfípodo *H. curvispina* en un ambiente permanente y con peces, la bahía Verde del lago Mascaradi.

- ✓ Analizar la dinámica poblacional de infección de *Corynosoma* sp. asociada a la dinámica poblacional del anfípodo *H. curvispina* en dos ambientes transitorios y sin peces, las lagunas Fantasma y Los Juncos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Toma de muestras

Para los estudios sobre la dinámica de infección en la naturaleza, se colectaron anfípodos mensualmente (**figura 47**). Los especímenes fueron capturados en tres ambientes:

- 1) La bahía Verde del lago Mascardi (41°17'S - 71°38'O, Río Negro, Argentina) entre junio de 2002 y mayo de 2004.
- 2) La laguna Fantasma (41°17'S - 71°34'O, Río Negro, Argentina) entre junio de 2002 y abril de 2004.
- 3) La laguna Los Juncos (41°03'S - 71°00'O, Río Negro, Argentina) entre junio de 2002 y mayo de 2004.

Durante el muestreo, fue registrada la temperatura superficial del agua.

Figura 47: Captura de especímenes de *Hyaella curvispina*.



Los anfípodos capturados fueron tratados de acuerdo a lo indicado en el capítulo 2. Las hembras fueron agrupadas en dos categorías: ingravidas (sin huevos) y grávidas (con huevos y/o crías). Adicionalmente se registró el número y el estado de desarrollo de las larvas de acantocéfalos (acantelas y cistacantos) separándolas en infecciones exclusivas con una especie de acantocéfalo (simples) y con más de una especie de acantocéfalo (mixtas).

Para la realización de los gráficos de las clases de longitud de los anfípodos se utilizaron intervalos de 1 mm.

Se calculó la prevalencia y la intensidad media de la infección por acantocéfalos y la relación de sexos y el porcentaje de hembras ingravidas y grávidas de los anfípodos.

Se utilizaron la prueba de Mann Whitney para evaluar las longitudes de los machos y de las hembras de los anfípodos y las longitudes entre los anfípodos sanos e infectados con *Corynosoma* sp., la prueba de Kruskal Wallis para evaluar la longitud de los anfípodos sanos, con infecciones simples con *A. tumescens*, con infecciones simples con *Corynosoma* sp. y con infecciones mixtas y la prueba de G para evaluar la prevalencia en los distintos estados de desarrollo de los anfípodos utilizándose como prueba *a posteriori*, el análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados.

RESULTADOS

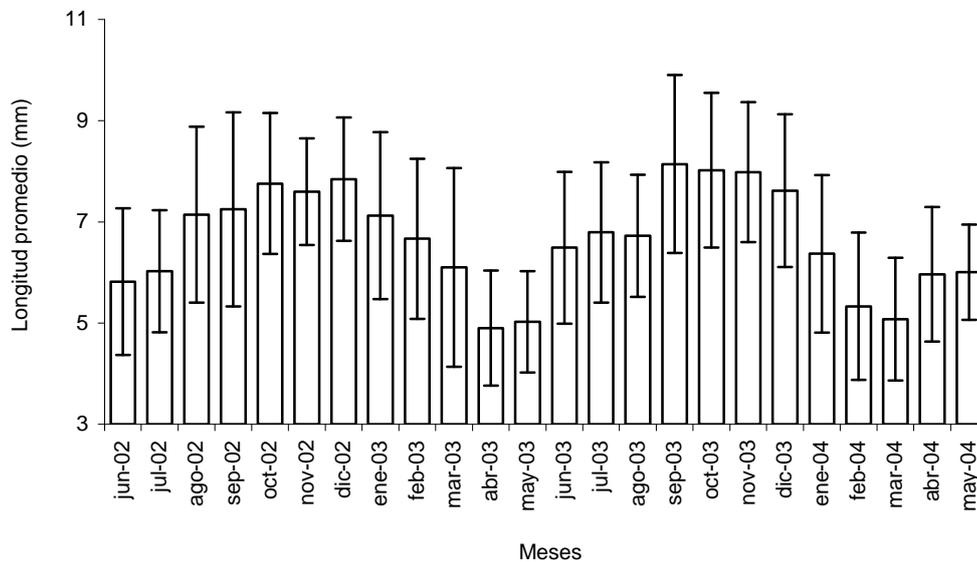
1. Lago Mascaradi

1.1. Dinámica poblacional de *Hyaella curvispina*

Se colectaron 5.831 anfípodos cuya longitud varió entre los 2,72 mm y los 13,8 mm con una media de 6,91 mm ($\pm 1,74$ mm).

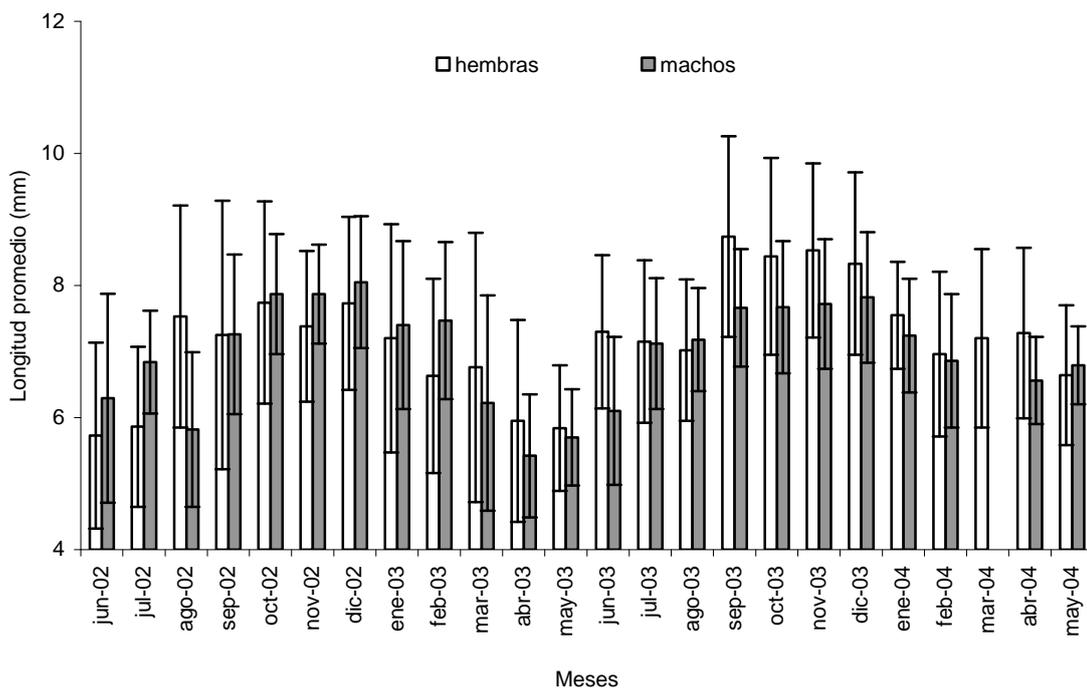
Los mayores valores de longitud media de los anfípodos (**figura 48**) se registraron en primavera (octubre-diciembre de 2002 y septiembre-diciembre de 2003). Los menores valores fueron registrados en el otoño en ambos años (abril de 2003 y marzo de 2004).

Figura 48: Longitud promedio mensual (\pm DS) de los anfípodos en la bahía Verde del lago Mascaradi.



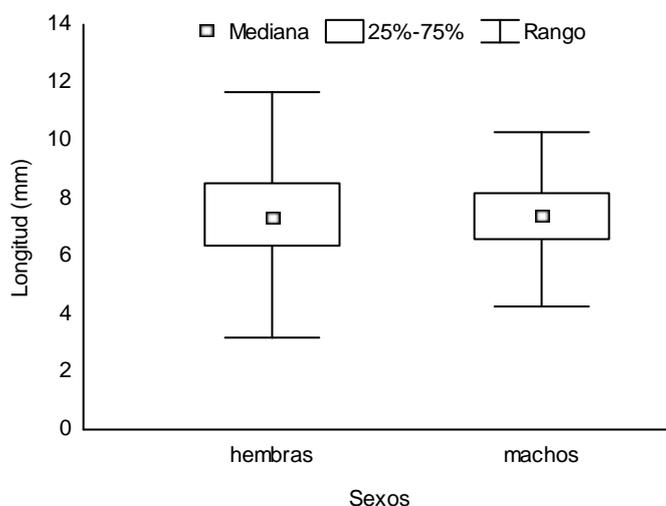
La longitud promedio mensual de las hembras presentó sus mayores valores en primavera (octubre de 2002 y septiembre de 2003), mientras que los menores fueron registrados en otoño (abril de 2003 y de 2004). En los machos, los mayores valores se registraron también en primavera (diciembre de 2002 y de 2003) y los menores en otoño (abril de 2003 y de 2004) (**figura 49**).

Figura 49: Longitud promedio mensual (\pm DS) de las hembras y de los machos de *Hyaella curvispina* en la bahía Verde del lago Mascardi.



La longitud promedio de las hembras fue levemente superior que la de los machos (figura 50), sin embargo no se registraron diferencias significativas entre ellas ($Z=-0,42$; $N=4.292$; $P>0,05$).

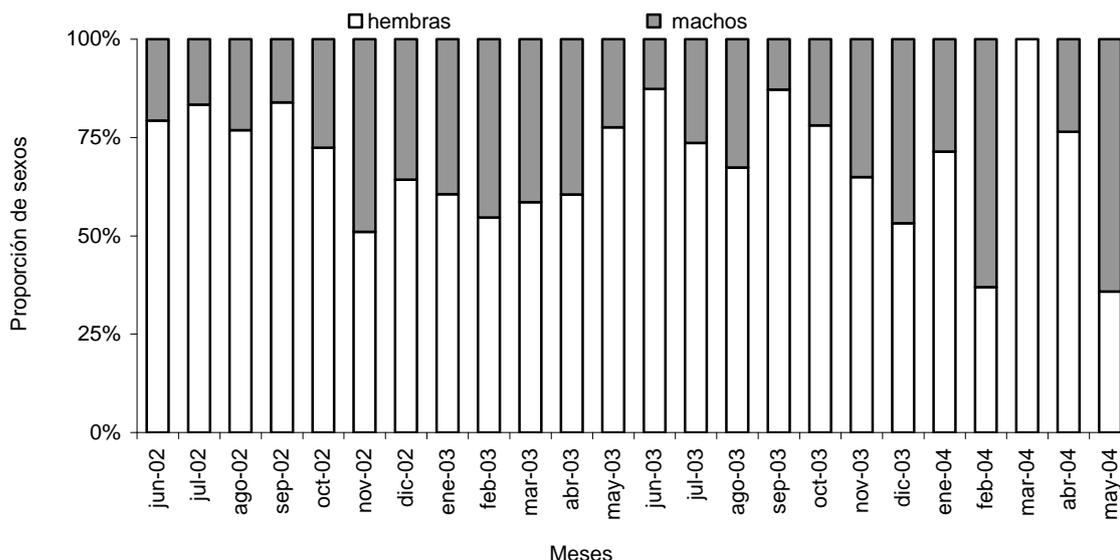
Figura 50: Longitud de las hembras y de los machos de *Hyaella curvispina* en la bahía Verde del lago Mascardi.



En todos los meses se registraron ambos sexos, excepto en marzo de 2004 donde solamente hubieron hembras. Las hembras fueron generalmente más frecuentes,

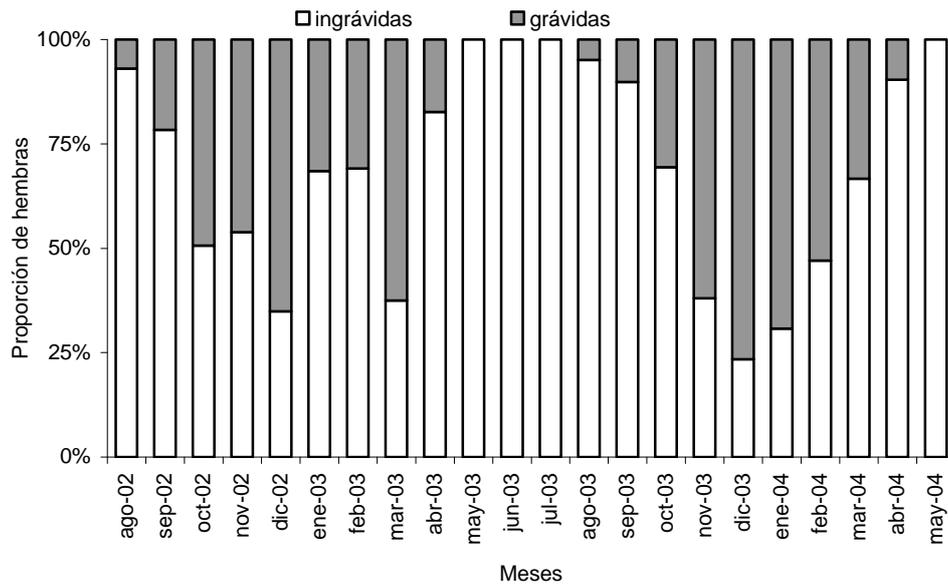
excepto en febrero y en mayo de 2004, donde la relación de sexos favoreció a los machos. La proporción de machos aumentó desde finales de la primavera y hasta principios del otoño en el primer año de muestreo (noviembre de 2002-abril de 2003) y desde finales de la primavera y hasta mediados del verano en el segundo (noviembre de 2003-febrero de 2004) (**figura 51**).

Figura 51: Proporción mensual de los sexos de *Hyalella curvispina* en la bahía Verde del lago Mascardi.



En todos los meses se registraron hembras ingravidas. Las mayores proporciones de hembras grávidas fueron registradas en primavera (diciembre de 2002 y de 2003) mientras que no se registraron hembras grávidas en invierno (mayo-julio de 2003 y mayo de 2004). La proporción de hembras grávidas aumentó desde finales del invierno y hasta principios del otoño en ambos años de muestreo (agosto de 2002-abril de 2003 y agosto de 2003-abril de 2004) (**figura 52**).

Figura 52: Proporción mensual de hembras ingravidas y grávidas de *Hyalella curvispina* en la bahía Verde del lago Mascardi.



1.2. Dinámica poblacional de *Corynosoma* sp. y de *Acanthocephalus tumescens*

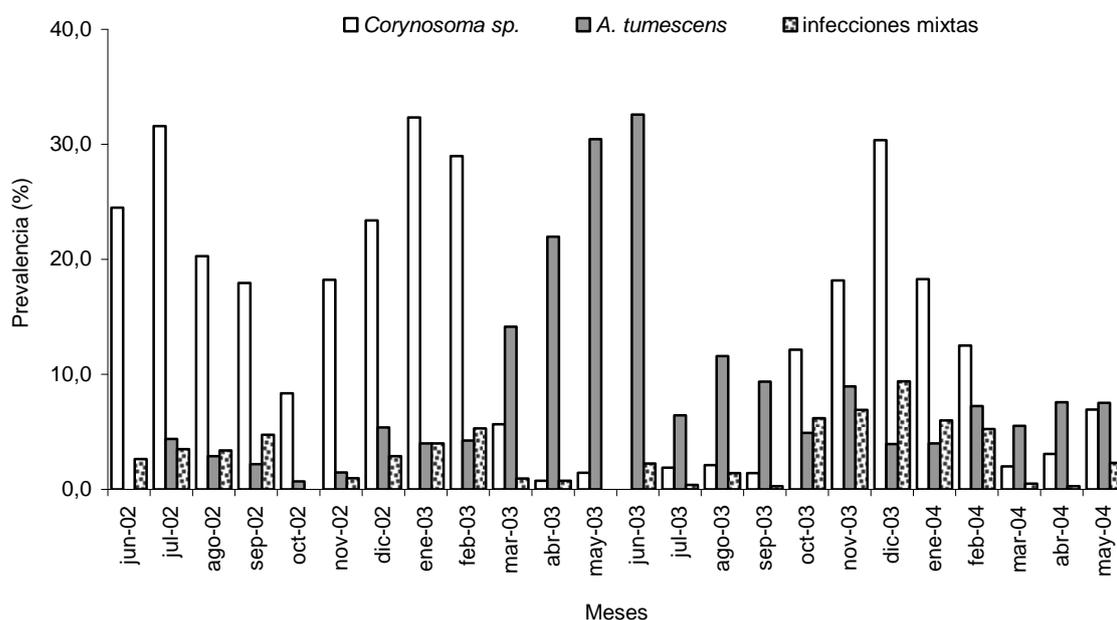
De los 5.831 anfípodos colectados, el 14,4% estuvo parasitado con infecciones simples de *Corynosoma* sp., el 6,9% con infecciones simples de *A. tumescens* y el 3,4% con infecciones mixtas. La intensidad media en las infecciones simples fue de 1,0 para *Corynosoma* sp., de 1,2 para *A. tumescens* y de 2,3 para las infecciones mixtas. Los mayores valores de temperatura fueron registrados a mediados y a finales del verano (marzo de 2003 y febrero de 2004) y los menores a mediados y a finales del invierno (agosto de 2002 y julio de 2003) (tabla 15).

Tabla 15: Datos mensuales de las infecciones simples y mixtas de *Corynosoma* sp. y de *Acanthocephalus tumescens* en la bahía Verde del lago Mascardi.

Meses	<i>Corynosoma</i> sp.				<i>A. tumescens</i>				Infecciones mixtas				Tamaño de muestra	Temperatura (°C)
	No. de parásitos colectados	No. de anfípodos parasitados	Prevalencia	Intensidad media	No. de parásitos colectados	No. de anfípodos parasitados	Prevalencia	Intensidad media	No. de parásitos colectados	No. de anfípodos parasitados	Prevalencia	Intensidad media		
jun-02	41	37	24,5	1,1	0	0	0,0	0,0	10	4	2,6	2,5	151	7,0
jul-02	41	36	31,6	1,1	5	5	4,4	1,0	8	4	3,5	2,0	114	8,0
ago-02	8	42	20,3	0,2	6	6	2,9	1,0	17	7	3,4	2,4	207	6,5
sep-02	56	49	17,9	1,1	6	6	2,2	1,0	28	13	4,8	2,2	273	8,0
oct-02	24	24	8,4	1,0	2	2	0,7	1,0	0	0	0,0	0,0	287	11,0
nov-02	38	37	18,2	1,0	3	3	1,5	1,0	4	2	1,0	2,0	203	13,0
dic-02	66	65	23,4	1,0	20	15	5,4	1,3	19	8	2,9	2,4	278	16,0
ene-03	98	97	32,3	1,0	14	12	4,0	1,2	24	12	4,0	2,0	300	17,0
feb-03	84	82	29,0	1,0	13	12	4,2	1,1	39	15	5,3	2,6	283	16,0
mar-03	6	6	5,7	1,0	18	15	14,2	1,2	2	1	0,9	2,0	106	20,0
abr-03	1	1	0,8	1,0	34	29	22,0	1,2	2	1	0,8	2,0	132	16,0
may-03	2	2	1,4	1,0	47	42	30,4	1,1	0	0	0,0	0,0	138	11,0
jun-03	0	0	0,0	0,0	37	29	32,6	1,3	4	2	2,2	2,0	89	9,0
jul-03	6	5	1,9	1,2	23	17	6,4	1,4	2	1	0,4	2,0	264	7,0
ago-03	6	6	2,1	1,0	39	33	11,6	1,2	10	4	1,4	2,5	285	?
sep-03	5	5	1,4	1,0	43	33	9,4	1,3	4	1	0,3	4,0	352	9,0
oct-03	49	47	12,1	1,0	27	19	4,9	1,4	53	24	6,2	2,2	387	10,0
nov-03	65	63	18,2	1,0	47	31	8,9	1,5	52	24	6,9	2,2	347	?
dic-03	134	123	30,4	1,1	16	16	4,0	1,0	86	38	9,4	2,3	405	17,0
ene-04	73	64	18,3	1,1	16	14	4,0	1,1	50	21	6,0	2,4	350	19,0
feb-04	21	19	12,5	1,1	11	11	7,2	1,0	21	8	5,3	2,6	152	21,0
mar-04	4	4	2,0	1,0	14	11	5,5	1,3	2	1	0,5	2,0	199	19,5
abr-04	11	11	3,1	1,0	37	27	7,6	1,4	2	1	0,3	2,0	356	10,5
may-04	12	12	6,9	1,0	15	13	7,5	1,2	8	4	2,3	2,0	173	9,0
TOTAL	851	837	14,4	1,0	498	401	6,9	1,2	447	196	3,4	2,3	5.831	

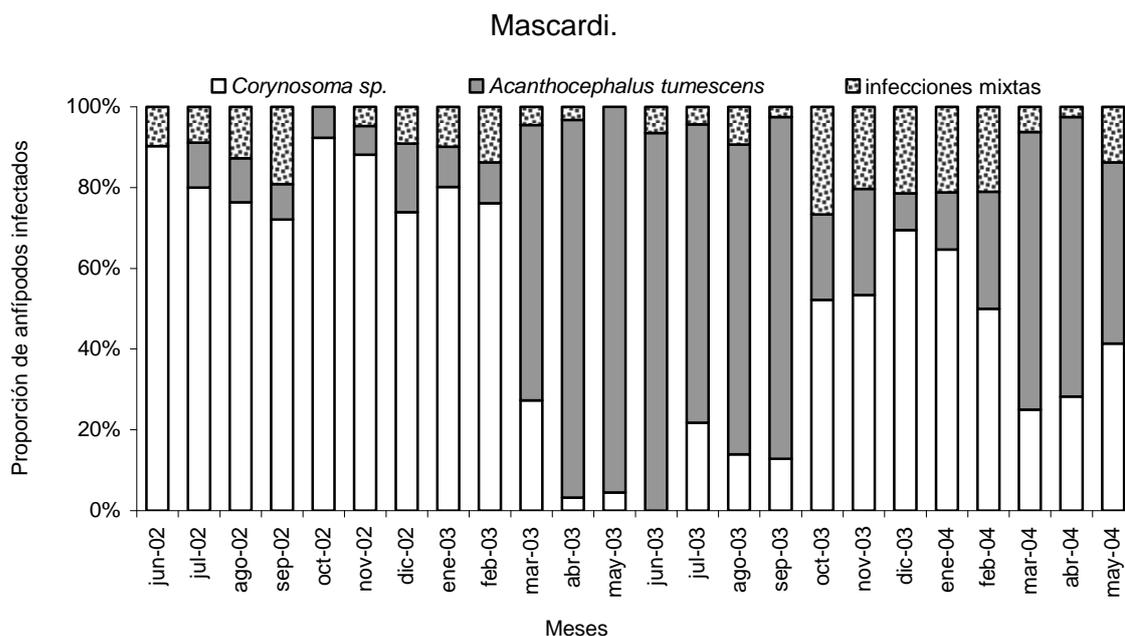
Las infecciones simples con *Corynosoma* sp. presentaron valores de prevalencia más altos que las de *A. tumescens* (figura 53). Los mayores valores de prevalencia en *Corynosoma* sp. se registraron en julio de 2002 y en enero y en diciembre de 2003, mientras que los de *A. tumescens* fueron en junio de 2003. Las infecciones mixtas presentaron sus mayores valores en septiembre de 2002, febrero de 2003 y entre octubre de 2003 y febrero de 2004.

Figura 53: Prevalencia mensual de las infecciones simples y mixtas de *Corynosoma* sp. y de *Acanthocephalus tumescens* en *Hyaella curvispina* en la bahía Verde del lago Mascardi.



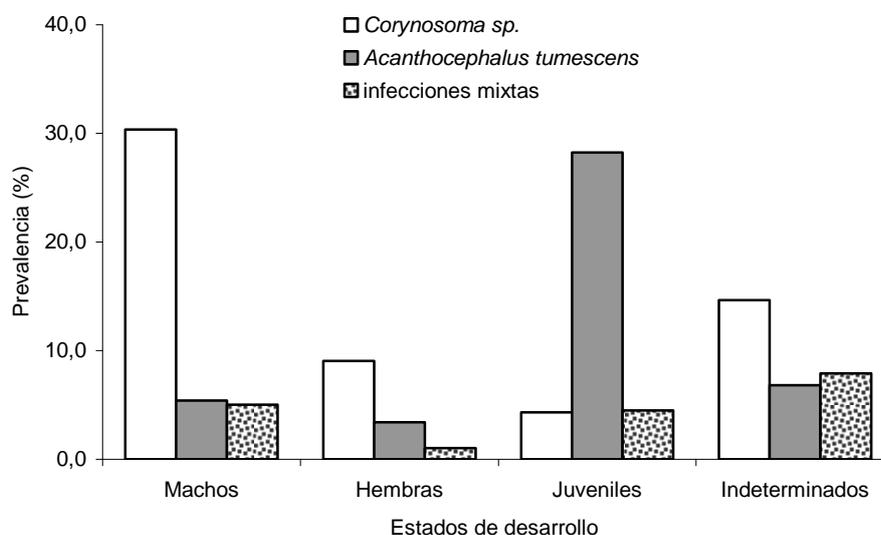
Excepto en octubre de 2002 y en mayo de 2003, las infecciones mixtas se registraron en todos los meses restantes. Las infecciones simples con *Corynosoma* sp. ocurrieron durante todos los meses de muestreo, excepto en junio de 2003 mientras que las infecciones simples con *A. tumescens* solamente no se registraron en junio de 2002. Las infecciones simples con *Corynosoma* sp. predominaron desde principios del invierno y hasta mediados del verano en el primer año de muestreo (junio de 2002-febrero de 2003) y desde mediados de la primavera y hasta mediados del verano en el segundo (octubre de 2003-febrero de 2004). Mientras que las infecciones simples con *A. tumescens* predominaron desde finales del verano y hasta principios de primavera en el primer año (marzo-septiembre de 2003) y desde finales del verano y hasta mediados del otoño en el segundo (marzo-mayo de 2004). Las infecciones mixtas predominaron a principios de la primavera en el primer año (septiembre de 2002) y desde mediados de la primavera y hasta mediados del verano en el segundo (octubre de 2003-febrero de 2004) (figura 54).

Figura 54: Proporción mensual de *Hyaella curvispina* con infecciones simples y mixtas de *Corynosoma* sp. y de *Acanthocephalus tumescens* en la bahía Verde del lago Mascardi.



Los mayores valores de prevalencia en *H. curvispina* fueron registrados en las infecciones simples con *Corynosoma* sp. en los machos 30,4% (hembras=9,1%; juveniles=4,3%; indeterminados=14,2%); en las infecciones simples con *A. tumescens* en los juveniles 28,2% (hembras=3,4%; machos=5,4%; indeterminados=6,8%) y en las infecciones mixtas en los indeterminados 7,9% (hembras=1,0%; machos=5,0%; juveniles=4,5%) (figura 55).

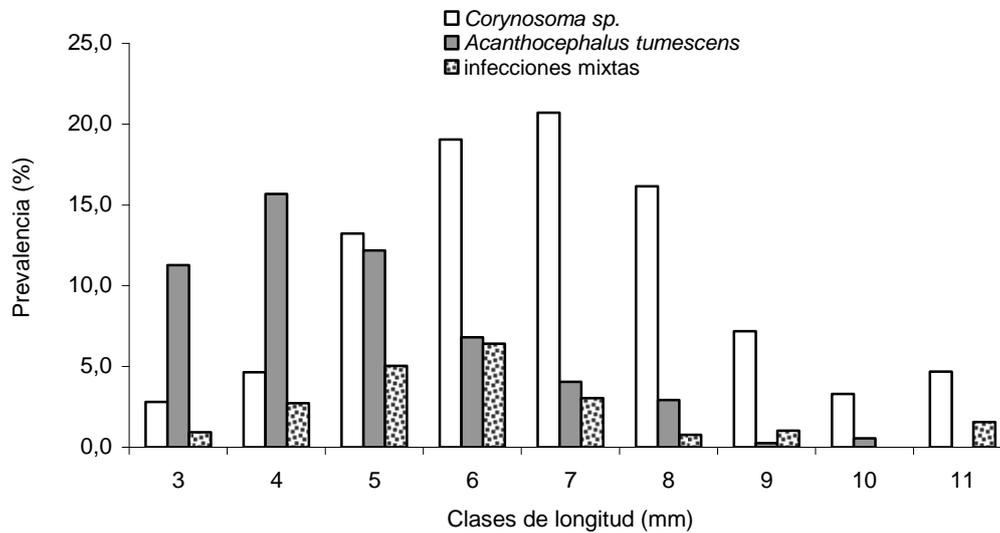
Figura 55: Prevalencia de las infecciones simples y mixtas de *Corynosoma* sp. y de *Acanthocephalus tumescens* en los estados de desarrollo de *Hyaella curvispina* en la bahía Verde del lago Mascardi.



No se registraron infecciones en las clases de longitudes menores a 2,99 mm y en las mayores a los 12 mm. Las infecciones simples y las mixtas ocurrieron en todas las demás clases de longitudes.

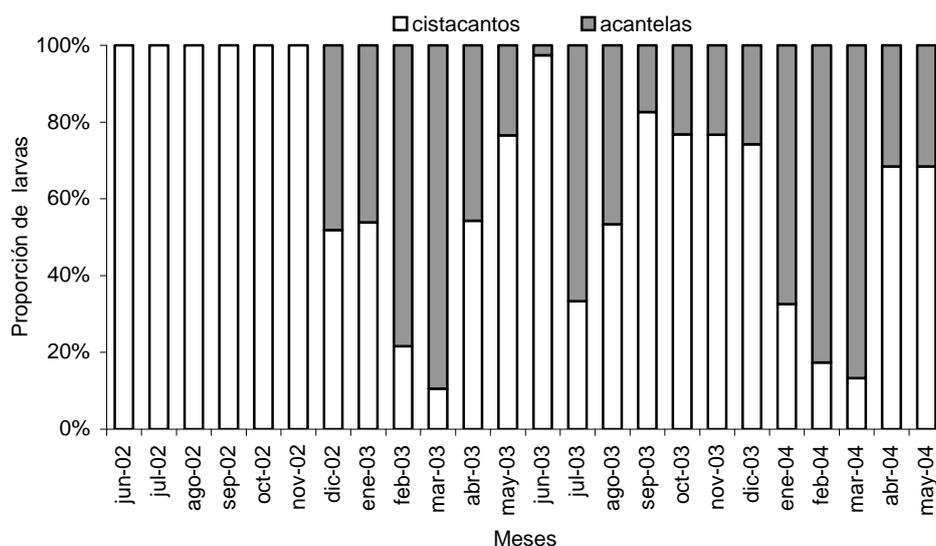
Las mayores prevalencias de las infecciones simples con *A. tumescens* se registraron en los anfípodos más pequeños y con *Corynosoma* sp., en los anfípodos más grandes (figura 56). Los mayores valores de prevalencia con infecciones mixtas se registraron en los anfípodos de tamaño intermedio (figura 56). La longitud de los anfípodos con infecciones simples y mixtas difirió significativamente ($X^2=241,5$; $N=1.423$; $P=0,00$).

Figura 56: Prevalencia de las infecciones simples y mixtas de *Corynosoma* sp. y de *Acanthocephalus tumescens* en las clases de longitud de *Hyalella curvispina* en la bahía Verde del lago Mascardi.



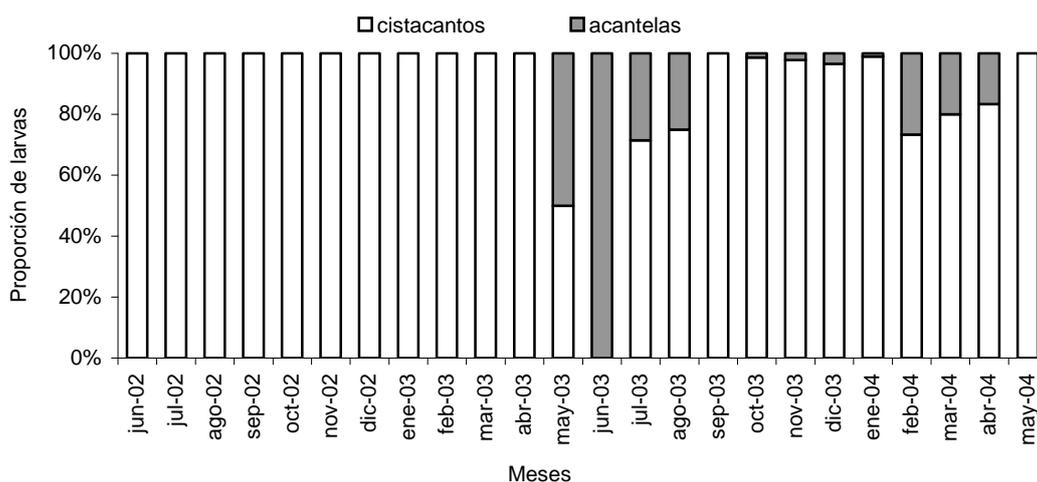
Los cisticantos de *A. tumescens* se registraron en forma continua durante los dos años de muestreo, mientras las acantelas sólo desde diciembre de 2002 a mayo de 2004 (figura 57). La mayor proporción de acantelas se presentó en verano (febrero-marzo de 2003 y enero-marzo de 2004).

Figura 57: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de *Acanthocephalus tumescens* en la bahía Verde del lago Mascardi.



Los cistacantos de *Corynosoma* sp. se registraron todo el año, excepto en junio de 2003 y las acantelas se registraron desde mayo a agosto de 2003 y desde octubre de 2003 hasta abril de 2004 (**figura 58**). La mayor proporción de acantelas se registró en invierno en el primer año de muestreo (junio de 2003) y en verano en el segundo (febrero de 2004).

Figura 58: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de *Corynosoma* sp. en la bahía Verde del lago Mascardi.



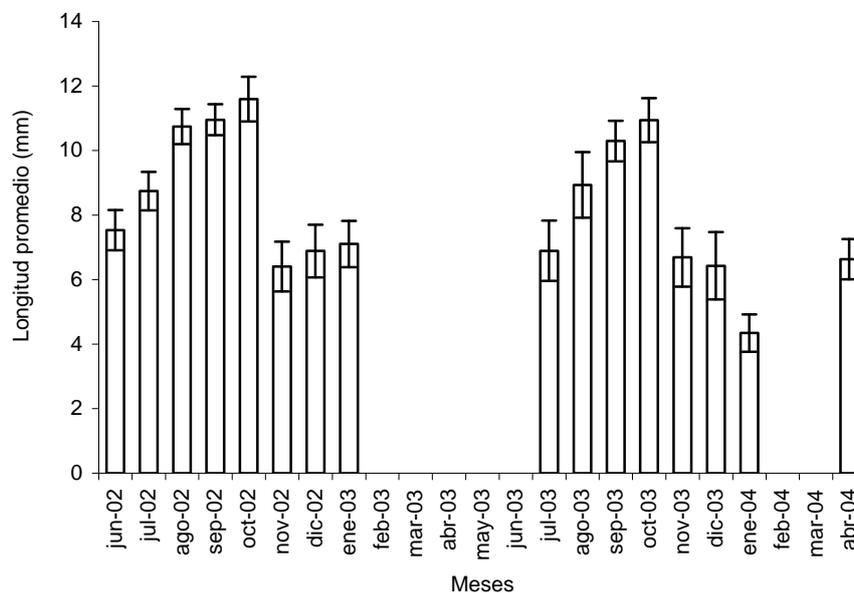
2. Laguna Fantasma

2.1. Dinámica poblacional de *Hyaella curvispina*

Se tomaron muestras de anfípodos entre junio de 2002 y enero de 2003, entre julio de 2003 y enero de 2004 y en abril de 2004. Se colectaron 4.265 anfípodos, cuya longitud varió entre los 2,61 mm y los 15,90 mm con un promedio de 8,35 mm ($\pm 2,55$ mm).

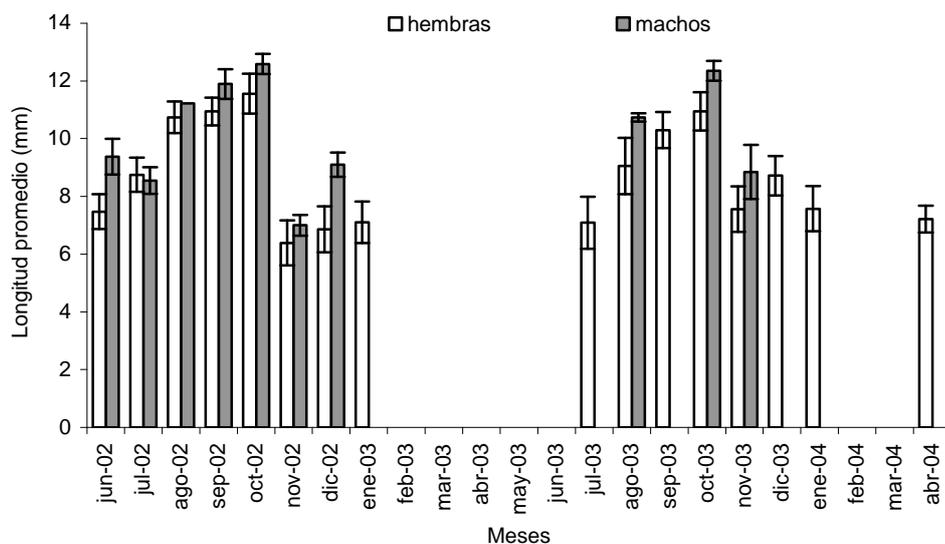
Los mayores valores de longitud promedio de los anfípodos se registraron en primavera en los dos años de muestreo (octubre de 2002 y de 2003) y los menores en primavera y en verano (noviembre de 2002 y enero de 2004) (**figura 59**).

Figura 59: Longitud promedio mensual (\pm DS) de los anfípodos en la laguna Fantasma.



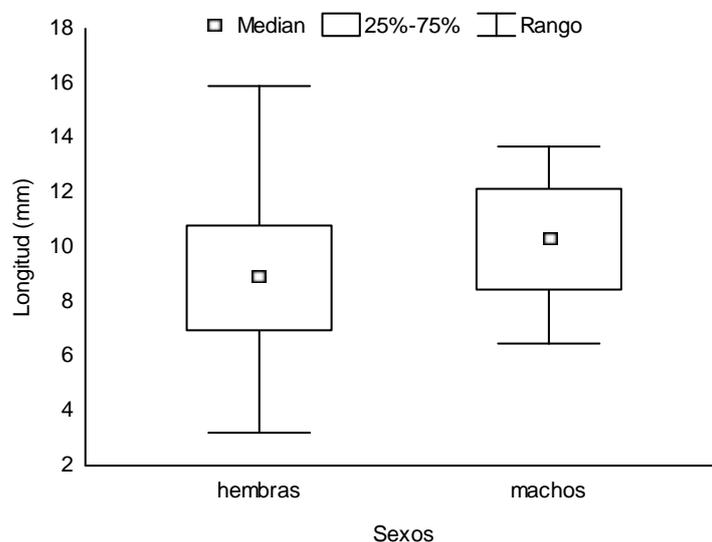
La longitud promedio mensual de las hembras y de los machos presentó sus mayores valores en primavera (octubre de 2002 y de 2003), mientras que los menores fueron registrados en primavera para los machos (noviembre de 2002 y de 2003) y en primavera e invierno para las hembras (noviembre de 2002 y julio de 2003) (**figura 60**).

Figura 60: Longitud promedio mensual (\pm DS) de las hembras y de los machos de *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



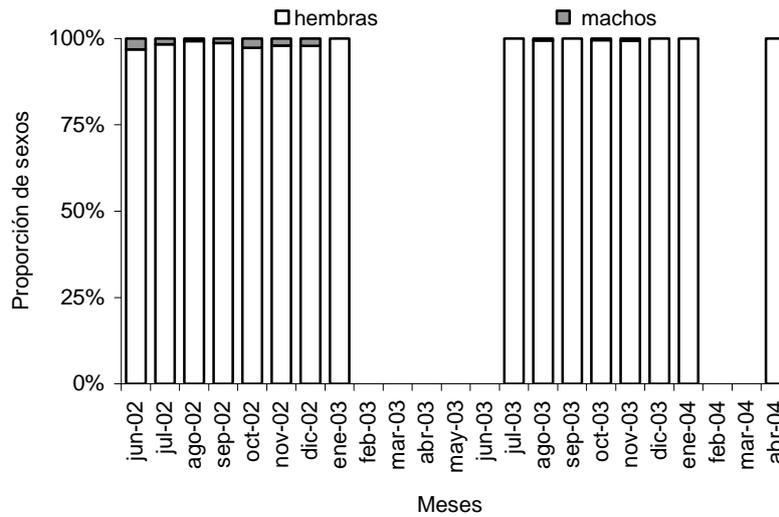
Los machos fueron más grandes que las hembras (**figura 61**) y las longitudes entre los sexos difirieron significativamente ($Z=-3,24$; $N=3.624$; $P=0,00$).

Figura 61: Longitud de las hembras y de los machos de *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



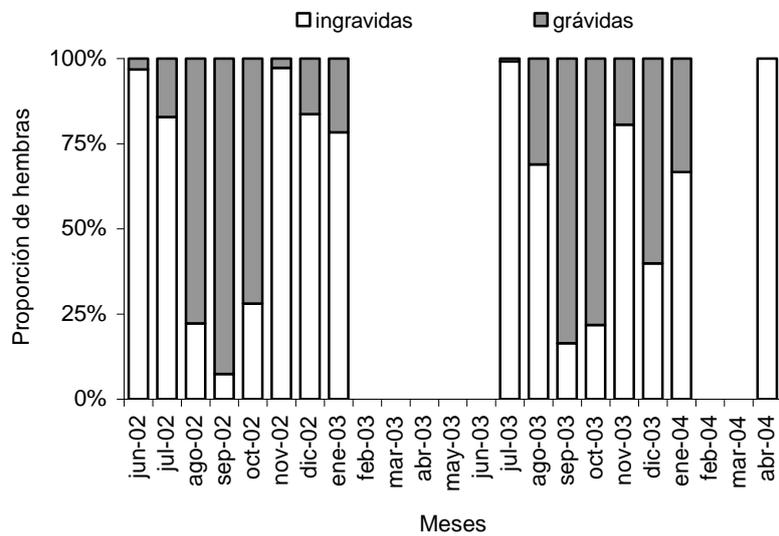
Las hembras fueron más frecuentes que los machos, siendo la proporción de estos últimos menor al 3% durante los dos años de muestreo. Durante enero, junio, septiembre y diciembre de 2003 y en enero y abril de 2004 no se registraron machos (**figura 62**).

Figura 62: Proporción mensual de los sexos de *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



En las hembras grávidas, las mayores proporciones se registraron en primavera (septiembre de 2002 y de 2003) y no estuvieron presentes en otoño (abril de 2004). Las hembras ingravidas estuvieron presentes durante los dos años de muestreo (**figura 63**).

Figura 63: Proporción mensual de hembras ingravidas y grávidas de *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



2.2. Dinámica poblacional de *Corynosoma* sp.

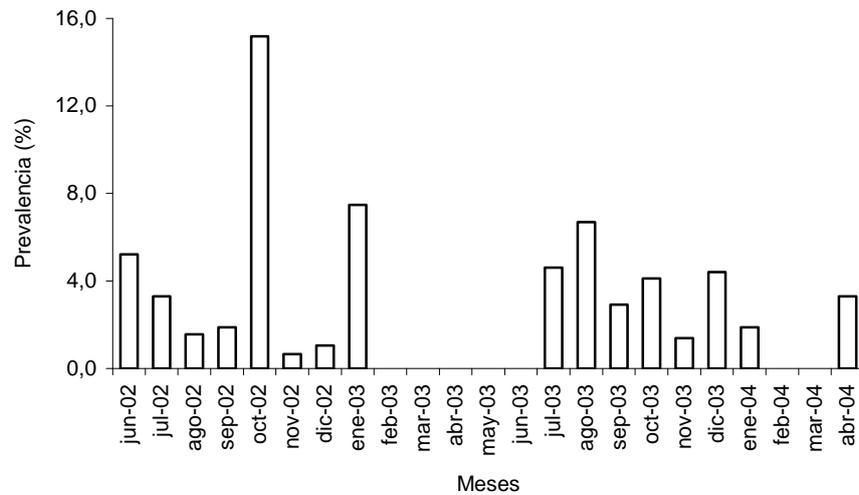
De los 4.265 anfípodos colectados el 4,3% estuvo parasitado con *Corynosoma* sp. con una intensidad media de uno. Los mayores valores de temperatura fueron registrados a mediados y a finales de la primavera (diciembre de 2002 y octubre de 2003) y los menores a mediados del invierno (julio de 2002 y de 2003) (**tabla 16**).

Tabla 16: Datos de la infección mensual de *Corynosoma* sp. en la laguna Fantasma.

Meses	No. de parásitos colectados	No. De anfípodos parasitados	Prevalencia (%)	Intensidad media	Tamaño de muestra	Temperatura (°C)
jun-02	5	5	5,2	1,0	96	-
jul-02	4	4	3,3	1,0	121	7,0
ago-02	2	2	1,6	1,0	128	7,5
sep-02	6	6	1,9	1,0	318	11,0
oct-02	47	46	15,2	1,0	303	12,0
nov-02	2	2	0,7	1,0	302	19,0
dic-02	3	3	1,0	1,0	286	22,0
ene-03	27	23	7,5	1,2	308	24,0
feb-03	-	-	-	-	-	-
mar-03	-	-	-	-	-	-
abr-03	-	-	-	-	-	-
may-03	-	-	-	-	-	-
jun-03	-	-	-	-	-	-
jul-03	13	13	4,6	1,0	282	4,0
ago-03	28	25	6,7	1,1	374	7,0
sep-03	6	6	2,9	1,0	205	13,0
oct-03	18	18	4,1	1,0	438	16,5
nov-03	7	7	1,4	1,0	507	15,0
dic-03	21	20	4,4	1,1	453	19,0
ene-04	1	1	1,9	1,0	53	-
feb-04	-	-	-	-	-	-
mar-04	-	-	-	-	-	-
abr-04	3	3	3,3	1,0	91	16,0
TOTAL	193	184	4,3	1,0	4.265	

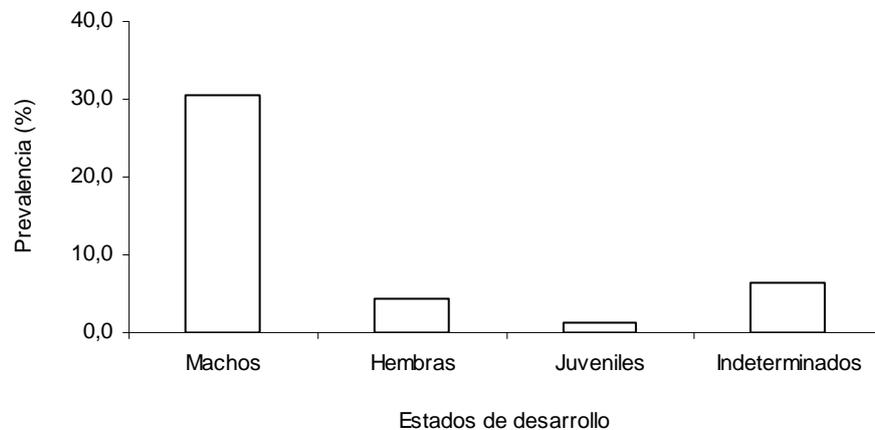
Las infecciones con *Corynosoma* sp. fueron registradas durante todos los meses en que se colectaron anfípodos en la laguna. Los mayores valores de prevalencia se registraron en primavera e invierno (octubre de 2002 y agosto de 2003) (**figura 64**).

Figura 64: Prevalencia mensual de *Corynosoma* sp. en *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



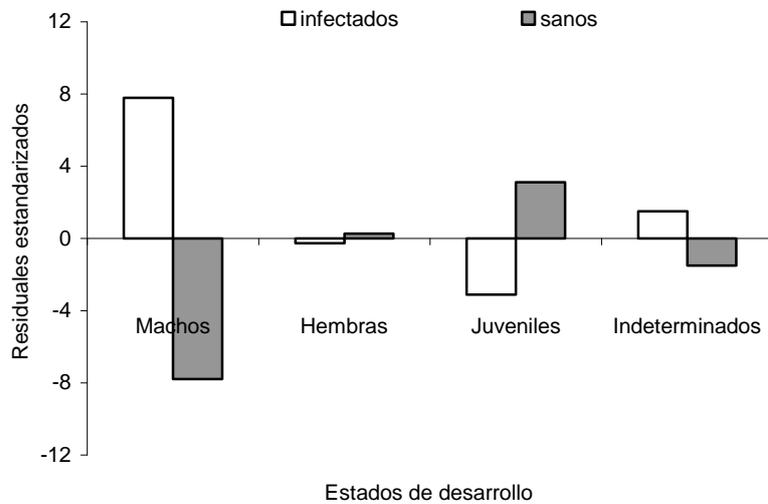
La prevalencia de *Corynosoma* sp. en los distintos estados de desarrollo de los anfípodos (**figura 65**) presentó diferencias significativas ($G=38,9$; $N=4.265$; $P<0,05$).

Figura 65: Prevalencia de *Corynosoma* sp. en los estados de desarrollo de *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



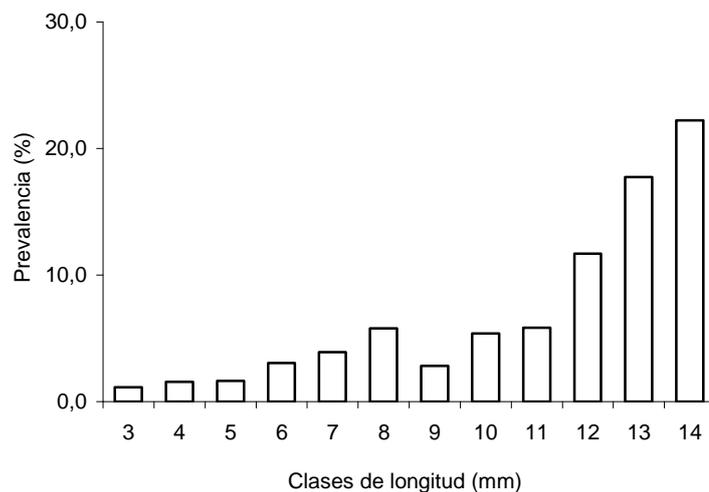
El análisis de los Residuales Estandarizados y Ajustados indicó que la infección con *Corynosoma* sp. se distribuyó preferencialmente en los machos (**figura 66**). El valor significativo positivo de los machos infectados indica que los valores observados fueron mayores que los esperados, mientras que el valor significativo negativo de los juveniles infectados indica que los valores observados fueron menores que los esperados.

Figura 66: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados en las infecciones con *Corynosoma* sp. en los estados de desarrollo de *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



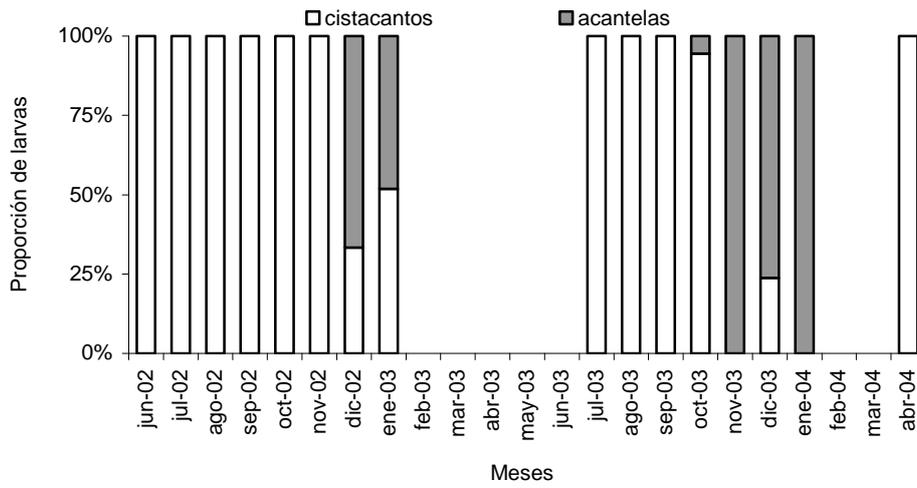
No se registraron infecciones en las clases de longitudes menores a 2,99 mm y en las mayores a los 15 mm. En todas las demás clases de longitudes se registraron anfípodos infectados con *Corynosoma* sp. (**figura 67**) y fueron significativamente más grandes que los sanos ($Z=7,46$; $N=4.244$; $P=0,00$).

Figura 67: Prevalencia de *Corynosoma* sp. en las clases de longitud de *Hyalella curvispina* en la laguna Fantasma.



Las acantelas se registraron en primavera y en verano (diciembre de 2002-enero de 2003 y octubre de 2003-enero de 2004). Excepto en noviembre de 2003 y en enero de 2004, los cistacantos se registraron durante todos los meses de muestreo (**figura 68**).

Figura 68: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de *Corynosoma* sp. en la laguna Fantasma.



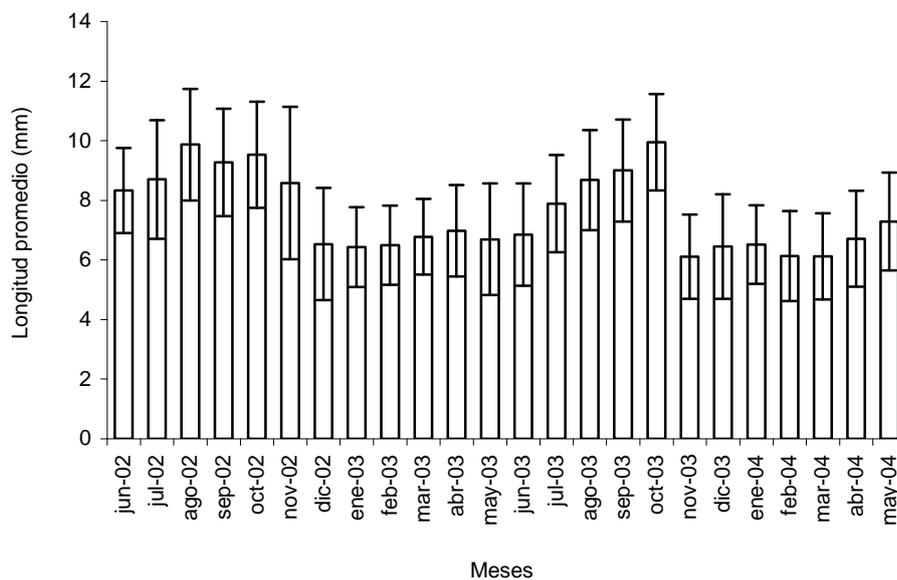
3. Laguna Los Juncos

3.1. Dinámica poblacional de *Hyalella curvispina*

Se colectaron 7.411 anfípodos, entre junio de 2002 y mayo de 2004, cuya longitud varió entre los 2,36 mm y los 15,48 mm con una media de 7,47 mm ($\pm 2,10$ mm).

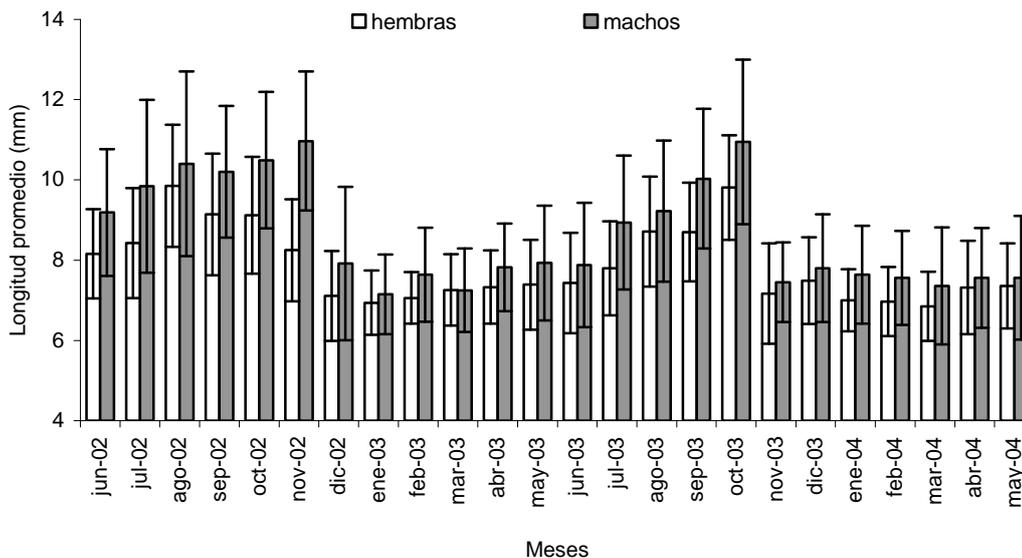
Los mayores valores de longitud promedio de los anfípodos se registraron a finales del invierno (agosto de 2002) y en primavera (octubre de 2003) y los menores en primavera y en verano (diciembre de 2002-febrero de 2003 y noviembre de 2003) (**figura 69**).

Figura 69: Longitud promedio mensual (\pm DS) de los ejemplares de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



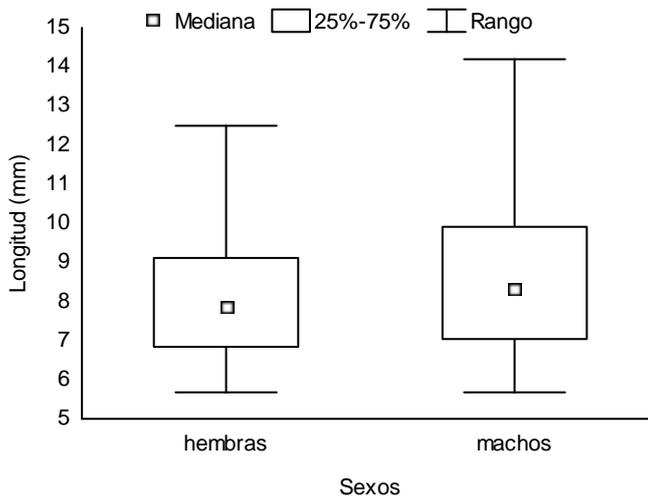
La longitud promedio mensual en los machos presentó sus mayores valores en primavera (noviembre de 2002 y octubre de 2003) mientras que los mayores valores en las hembras fueron a finales del invierno y en primavera (agosto de 2002 y octubre de 2003). Los menores valores para ambos sexos fueron registrados en verano (enero de 2003 y marzo de 2004) (**figura 70**).

Figura 70: Longitud promedio mensual (\pm DS) de las hembras y de los machos de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



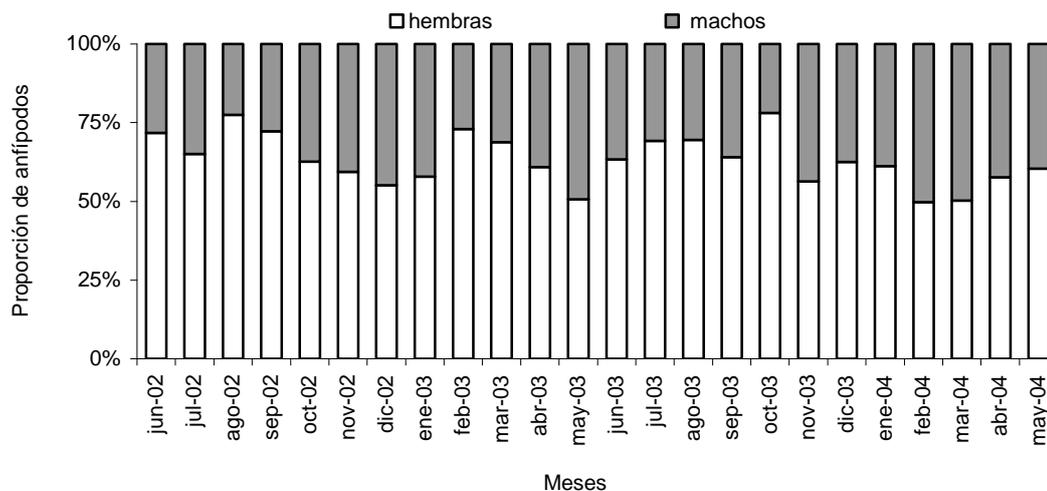
Los machos fueron más grandes que las hembras (**figura 71**) y las longitudes entre los sexos difirieron significativamente ($Z=-8,81$; $N=5.494$; $P=0,00$).

Figura 71: Longitud de las hembras y de los machos de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



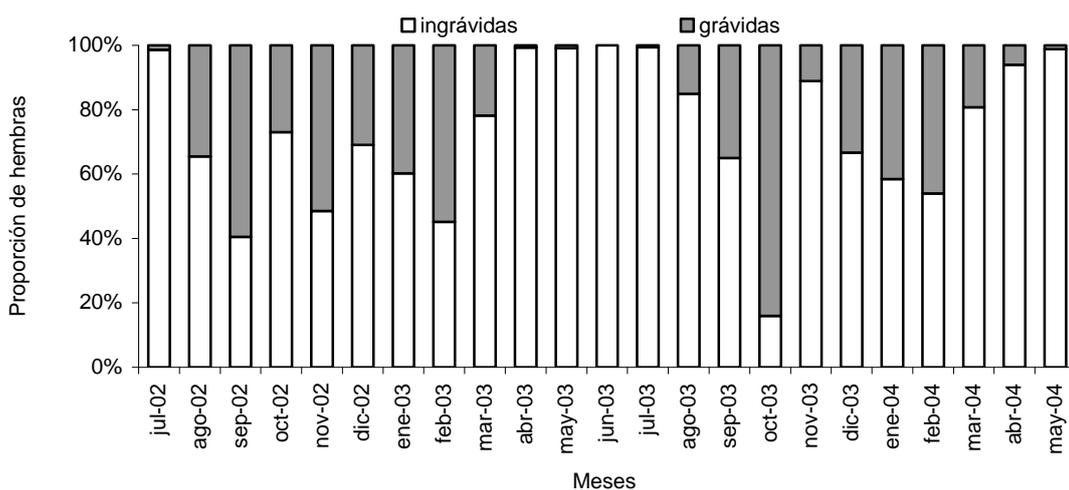
La proporción de sexos favoreció a las hembras, registrándose sus valores más altos entre finales del invierno y de la primavera (agosto-septiembre de 2002, febrero-marzo de 2003 y octubre de 2003) (**figura 72**).

Figura 72: Proporción mensual de los sexos de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



Las mayores proporciones de hembras grávidas fueron registradas desde finales del invierno hasta finales del verano (agosto de 2002-marzo de 2003 y agosto de 2003-marzo de 2004) mientras que desde el otoño y hasta mediados del invierno su proporción fue baja (abril-julio de 2003). Las hembras ingrávidas fueron registradas durante todos los meses de muestreo, excepto en junio de 2003 (**figura 73**).

Figura 73: Proporción mensual de hembras ingrávidas y grávidas de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



3.2. Dinámica poblacional de *Corynosoma* sp.

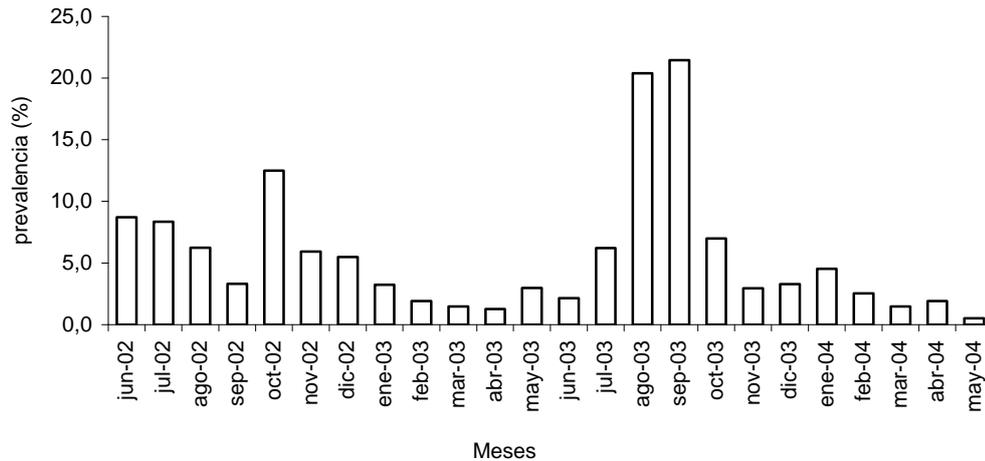
De los 7.411 anfípodos colectados, el 5,7% estuvo parasitado con *Corynosoma* sp. con una intensidad media de 1,1. Los mayores valores de temperatura fueron registrados a principios y a mediados del verano (enero de 2003 y febrero de 2004) y los menores a principios y a mediados del invierno (junio de 2002 y julio de 2003) (**tabla 17**).

Tabla 17: Datos de la infección mensual de *Corynosoma* sp. en la laguna Los Juncos.

Meses	No. de parásitos colectados	No. de anfípodos parasitados	Prevalencia (%)	Intensidad media	Tamaño de muestra	Temperatura (°C)
jun-02	11	10	8,7	1,1	115	2,0
jul-02	13	11	8,3	1,2	132	6,5
ago-02	13	13	6,3	1,0	208	4,5
sep-02	12	11	3,3	1,1	331	9,0
oct-02	51	47	12,5	1,1	376	11,0
nov-02	10	9	5,9	1,1	152	15,0
dic-02	19	19	5,5	1,0	346	15,0
ene-03	11	11	3,2	1,0	341	21,0
feb-03	7	7	1,9	1,0	367	11,0
mar-03	4	4	1,5	1,0	271	14,0
abr-03	4	4	1,3	1,0	315	10,0
may-03	13	10	3,0	1,3	337	11,0
jun-03	7	7	2,2	1,0	325	11,0
jul-03	24	19	6,2	1,3	306	4,5
ago-03	61	61	20,4	1,0	299	6,5
sep-03	90	89	21,4	1,0	415	7,0
oct-03	32	28	7,0	1,1	400	14,0
nov-03	12	12	3,0	1,0	405	16,0
dic-03	14	13	3,3	1,1	394	22,0
ene-04	19	17	4,5	1,1	375	24,0
feb-04	10	10	2,5	1,0	394	26,0
mar-04	7	6	1,5	1,2	409	10,0
abr-04	4	4	1,9	1,0	209	5,5
may-04	1	1	0,5	1,0	189	7,5
TOTAL	449	423	5,7	1,1	7.411	

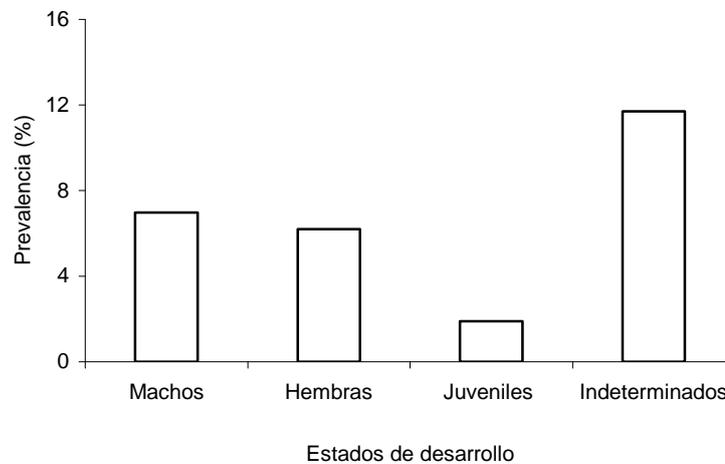
Las infecciones con *Corynosoma* sp. fueron registradas durante todos los meses de muestreo. Los mayores valores de prevalencia se registraron en primavera (octubre de 2002 y septiembre de 2003) y los menores desde finales del verano y hasta el invierno (febrero-junio de 2003 y marzo-mayo de 2004) (**figura 74**).

Figura 74: Prevalencia mensual de *Corynosoma* sp. en *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



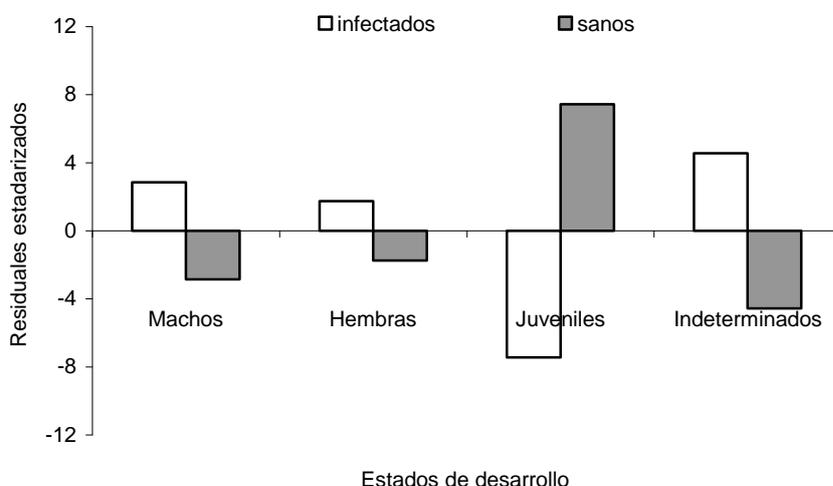
La prevalencia de *Corynosoma* sp. en los distintos estados de desarrollo de los anfípodos (figura 75) presentó diferencias significativas ($G=80,6$; $N=7.410$; $P<0,05$).

Figura 75: Prevalencia de *Corynosoma* sp. en los estados de desarrollo de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



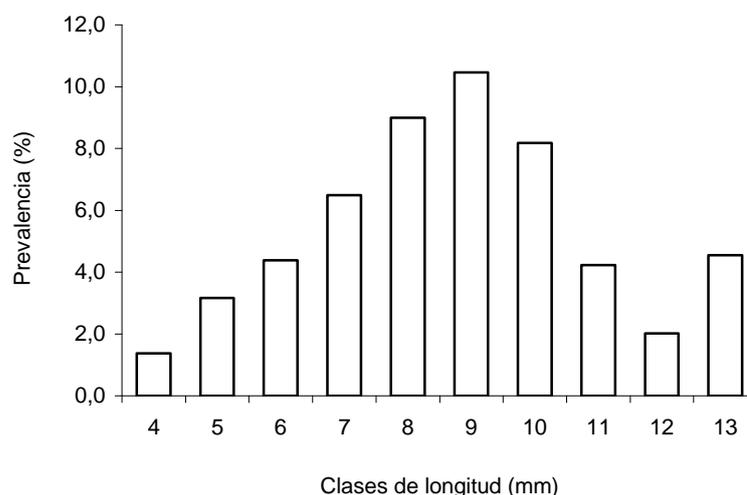
El análisis de los Residuales Estandarizados y Ajustados indicó que la infección con *Corynosoma* sp. se distribuyó preferencialmente en los indeterminados (figura 76). El valor significativo positivo de los indeterminados infectados indica que los valores observados fueron mayores que los esperados, mientras que el valor significativo negativo de los juveniles infectados indica que los valores observados fueron menores que los esperados.

Figura 76: Análisis de Residuales Estandarizados y Ajustados en las infecciones con *Corynosoma* sp. en los estados de desarrollo de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



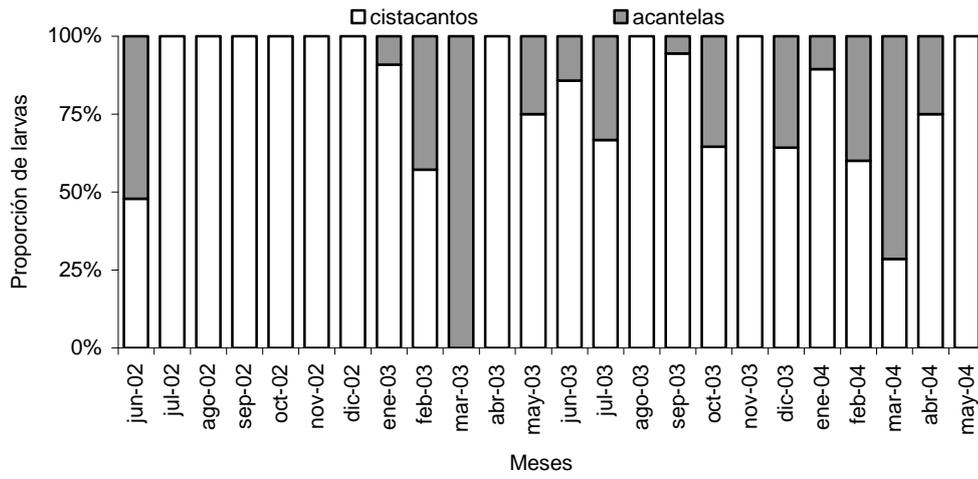
No se registraron infecciones en los anfípodos menores a 3,99 mm y en los mayores a 14 mm. En todas las demás clases de longitudes se registraron anfípodos infectados con *Corynosoma* sp. (**figura 77**) y los anfípodos infectados fueron significativamente más grandes que los sanos ($Z=8,53$; $N=7.342$; $P=0,00$).

Figura 77: Prevalencia de *Corynosoma* sp. en las clases de longitud de *Hyalella curvispina* en la laguna Los Juncos.



Las mayores proporciones de acantelas de *Corynosoma* sp. se registraron a finales del verano (marzo de 2003 y de 2004) (**figura 78**). Los cistacantos fueron registrados durante todos los meses de muestreo, excepto en marzo de 2003.

Figura 78: Proporción mensual de cistacantos y de acantelas de *Corynosoma* sp. en la laguna Los Juncos.



DISCUSIÓN

Los hospedadores intermediarios además de aportar recursos para los parásitos y servir como vehículos para su transmisión, son importantes como reguladores de la dinámica de la infección de los parásitos en los hospedadores definitivos (Hine y Kennedy, 1974b; Golvan y De Buron 1988; Hanzelová y Gerdeaux, 2003; Rauque et al., 2006).

1. Dinámica poblacional de *Hyalella curvispina*

En la bahía Verde del lago Mascardi, un ambiente permanente y con peces, *Hyalella curvispina* presentó un ciclo de vida anual, similar a lo registrado para *Hyalella azteca* (Kruschwitz, 1978) y para *H. curvispina* en el río Luján (Casset et al., 2001; Poretti et al., 2003). El aumento de la proporción de machos desde finales de la primavera y hasta principios del otoño, indicaría la ocurrencia de la reproducción de los anfípodos, lo cual coincide con los estudios realizados por Poretti et al. (2003) y podría ser atribuido al incremento de la temperatura y del fotoperiodo como fue registrado en *H. azteca* (Kruschwitz, 1978). En este ambiente, las hembras liberarían juveniles desde finales del invierno, durante toda la primavera y el verano y hasta principios del otoño. En el invierno, las poblaciones estarían compuestas principalmente por juveniles y por hembras sin huevos, que son de menor tamaño, patrón similar al observado en *H. azteca* (Kruschwitz, 1978).

Los machos y las hembras fueron encontrados todo el año, pero la proporción de sexos favoreció a las hembras como en *H. azteca* del lago Pawnee y de una pequeña laguna en Nebraska (Kruschwitz, 1978). No hubo diferencias en la longitud de los anfípodos entre los sexos aunque generalmente en el género *Hyalella*, los machos son más grandes que las hembras (Grosso y Peralta, 1999; González, 2003) siendo el tamaño afectado diferencialmente por los depredadores (Wellborn y Bartholf, 2005) y por las características físicas y químicas del ambiente (France, 1992) y las biológicas de los anfípodos (González, 2003).

Las lagunas Fantasma y Los Juncos son ambientes temporarios sin peces, teniendo la primera hidroperiodos regulares entre otoño y primavera. Durante este estudio la laguna Los Juncos permaneció con agua en los dos años de muestreo.

En ambos ambientes, se registró un ciclo de vida estacional de los anfípodos con los mayores valores de liberación de crías en primavera, considerando que durante esta estación se observaron generalmente los ejemplares más grandes y la mayor proporción de hembras con huevos. Los machos fueron más grandes que las hembras. Sin embargo, las poblaciones de anfípodos difirieron en algunos aspectos, como por ejemplo

la proporción de sexos que estuvo fuertemente sesgada hacia las hembras en la laguna Fantasma y sólo levemente, en la laguna Los Juncos.

Este patrón indica que cuando los anfípodos se encuentran en ambientes con sequías cíclicas como la laguna Fantasma, la reproducción y la maduración están influenciadas por el llenado del ambiente y una consecuencia podría ser el sesgo registrado en la proporción de sexos. Si bien existen estudios que indican que la proporción de sexos de los anfípodos puede favorecer a las hembras (Kruschwitz, 1978), el encontrado en la laguna Fantasma es mayor que los reportados previamente.

Comparando los resultados obtenidos en los tres ambientes, se puede inferir que las poblaciones de anfípodos de la laguna Los Juncos presentan mayores similitudes con las poblaciones de la bahía Verde del lago Mascaradi (mayor liberación de crías, ejemplares más grandes y mayor proporción de hembras con huevos en primavera). En ambos ambientes, los anfípodos tienen un ciclo de vida similar y esta similitud puede ser atribuida a la estabilidad relacionada con la permanencia del agua. En ambientes que sufren disturbios como las sequías, se ha mencionado que existe un rápido establecimiento y maduración de las comunidades (Brock et al., 2003), tal sería el caso de la laguna Fantasma.

Las diferencias en el tamaño del cuerpo de los anfípodos entre los ambientes estudiados, pueden estar asociadas con la disponibilidad de refugios y la presencia de depredadores. En ambientes de la región patagónica se ha mencionado que los factores bióticos (competencia y depredación) y abióticos (clima y características del agua) pueden influenciar la composición de las comunidades y el tamaño del cuerpo de los especímenes (Diéguez y Balseiro, 1998; Modenutti et al., 1998a).

2. Dinámica poblacional de infección de los acantocéfalos

Los parásitos han sido mencionados como reguladores de la densidad poblacional de los anfípodos (Crompton y Harrison, 1965; Kennedy, 1975) y en particular, los acantocéfalos utilizan como hospedadores intermediarios a especies claves en las cadenas alimentarias (Kennedy, 2006b).

En la bahía Verde del lago Mascaradi, las infecciones simples y mixtas con ambas especies de acantocéfalos ocurrieron durante todo el año, sin embargo las simples con *Corynosoma* sp. fueron más frecuentes a finales de la primavera y a principios del verano y las simples con *A. tumescens*, se registraron principalmente en invierno. Esto indicaría una segregación estacional en la infección de los acantocéfalos que en *Corynosoma* sp. puede atribuirse a los hábitos migratorios de las aves acuáticas, que son sus

hospedadores definitivos. La presencia de aves migratorias y la variación temporal en la dinámica de las poblaciones de hospedadores intermediarios posibilitarían el aumento de la tasa de encuentro entre el parásito y el hospedador, aumento que se traduciría en el incremento de los valores de la infección (Etchegoin, 2001). Los adultos de *A. tumescens* presentan altos valores de producción de huevos en primavera y en otoño en sus hospedadores definitivos (Rauque et al., 2006). El retraso entre la época en que están disponibles los huevos de *A. tumescens* en el ambiente y en la que ocurren los mayores valores de infección en los anfípodos, puede atribuirse al tiempo necesario para el desarrollo de los cistacantos. No siempre existe estacionalidad en la infección con acantocéfalos en los hospedadores intermediarios (Hine y Kennedy, 1974a), pero en los ambientes templado fríos son comunes los cambios estacionales (Chubb, 1982; Kennedy, 2006f) y generalmente los mayores valores de infección ocurren en los meses más cálidos (Amin et al., 1980; Outreman et al., 2002).

Aunque las infecciones simples y mixtas ocurrieron en todas las clases de longitud de los anfípodos, *A. tumescens* infectó preferentemente a los más pequeños, *Corynosoma* sp. a los de tamaño intermedio y grande y las infecciones mixtas se registraron en los anfípodos de tamaño intermedio. Esto indica que las dos especies de acantocéfalos presentarían una segregación en su infección relacionada con el tamaño de sus hospedadores intermediarios. Si bien este tipo de segregación no siempre ocurre (Wilson y Hubschman, 1985), ha sido indicada en infecciones de anfípodos con *Leptorhynchoides thecatus*, con *Pomphorhynchus bulbocolli* y con *Polymorphus marilis*, donde los más grandes estuvieron más frecuentemente infectados (Gleason, 1987; Ashley y Nickol, 1989; Zohar y Holmes, 1998), con *Pomphorhynchus laevis* donde los ejemplares de tamaño intermedio fueron los infectados (Hine y Kennedy, 1974a) y con *Polymorphus paradoxus* donde los individuos más pequeños fueron los más infectados (Zohar y Holmes, 1998).

La infección de los hospedadores intermediarios más pequeños con acantocéfalos no es común en la mayoría de los estudios (Kennedy, 2006f). Si bien en el lago Mascaradi, los anfípodos menores a 2,99 mm no presentaron acantocéfalos, la infección con *A. tumescens* en los anfípodos de tallas menores podría estar relacionada con alteraciones en el crecimiento, tal como se ha mencionado en especies de anfípodos parasitadas por acantocéfalos y por digeneos, que presentaron disminución en su crecimiento (Hine y Kennedy, 1974a; Thomas et al., 1996b). Adicionalmente, la infección por *A. tumescens* podría originar una mayor tasa de mortalidad, la cual podría ocurrir por los efectos patológicos inducidos por la presencia de cistacantos (Duclos et al., 2006) o por la manipulación del comportamiento que aumentaría las tasas de depredación (ver capítulo 3). La infección de los anfípodos más grandes con *Corynosoma* sp. podría atribuirse a la presencia estacional de los hospedadores definitivos que ocurrirían especialmente en

primavera cuando los anfípodos tienen mayores tallas y tendrían más chances de infectarse con acantocéfalos, porque ingieren más alimento como ha sido mencionado previamente por Outreman et al. (2002).

Las infecciones diferenciales entre los sexos han sido mencionadas en otros estudios sobre crustáceos, por ejemplo las hembras de *Gammarus pseudolimnaeus* estuvieron más infectadas con *P. bulbocolli* (Gleason, 1987) mientras que los machos de *G. pulex* y de *Cyrtograpsus angulatus* estuvieron más infectados con *P. laevis*, *Polymorphus minutus* y *Profilicollis chasmagnathi* respectivamente (Martorelli, 1989; Bollache et al., 2001). En este estudio, *A. tumescens* infectó principalmente a los juveniles mientras que *Corynosoma* sp. parasitó a los machos, indicando un mecanismo de segregación relacionado con los estados de desarrollo del hospedador.

En el lago Mascardi, la segregación de la infección entre los estados de desarrollo y el tamaño del hospedador podrían ser ocasionadas por una respuesta inmune, por el comportamiento diferente entre los sexos y/o por el uso diferencial del hábitat (Wedekind y Jakobsen, 1998; Sheridan et al., 2000). Si bien las gónadas de los invertebrados no producen hormonas sexuales, existen otras hormonas que generan las diferencias entre los sexos. La interrupción en los niveles y en la actividad de estas hormonas puede ser un mecanismo utilizado por los parásitos (Thompson y Kavaliers, 1994). El patrón observado en *Corynosoma* sp., podría estar ligado con la menor energía disponible que tendrían los machos para invertir en respuestas inmunes como consecuencia de la competencia intrasexual y del cortejo de las hembras (Sheridan et al., 2000). La falta de estudios comportamentales en *H. curvispina* que indiquen diferencias entre los sexos y de estudios que evalúen la susceptibilidad de las distintas poblaciones de anfípodos a *Corynosoma* sp. y *A. tumescens* podrían contribuir a conocer las causas de estas segregaciones.

Características como el tamaño del huevo y su distribución en el agua también contribuirían a la segregación de la infección (Barger y Nickol, 1998; Kennedy, 2006a). Los huevos de *A. tumescens* son más pequeños (Semenas y Trejo, 1997) y flotarían en la columna de agua mientras que la presencia de filamentos en los huevos de *Corynosoma* sp. les permitirían aferrarse a la vegetación. Considerando que los distintos estados de desarrollo de los anfípodos pueden ubicarse en lugares diferentes (Zohar y Holmes, 1998), el anclaje de los huevos con sus filamentos en la vegetación acuática (Oetinger y Nickol, 1974; Uznanski y Nickol, 1976) produce una segregación del hábitat evitando las infecciones interespecíficas (Barger y Nickol, 1998; Kennedy, 2006a).

En la bahía Verde del lago Mascardi, la infección de *Corynosoma* sp. y de *A. tumescens* se caracteriza por presentar tres tipos de segregación: estacional y por tamaño y por estado de desarrollo del hospedador intermediario que generarían los bajos valores de prevalencia de las infecciones mixtas. Estas segregaciones ocurrirían porque comparten

el hospedador intermediario pero utilizan a aves y a peces como hospedadores definitivos, respectivamente. Estos patrones han sido mencionados en especies parásitas que presentan rutas de transmisión diferentes, por ejemplo en la infección por acantocéfalos y por nematodos en el decápodo *Emerita analoga* (Oliva et al., 1992) y en la infección por dos especies de acantocéfalos en el anfípodo *Echinogammarus stammeri* (Dezfuli et al., 2000). Además, las alteraciones en el comportamiento de los ejemplares infectados de *H. curvispina* podrían contribuir a solapar los hábitats de los hospedadores intermediarios y definitivos aumentando las chances de transmisión (ver capítulo 3).

En la bahía Verde del lago Mascardi, la prevalencia total fue mayor en *Corynosoma* sp. que en *A. tumescens*, mientras que la intensidad media total presentó valores próximos a uno en ambas especies. Características similares fueron encontradas por Bollache et al. (2001) en infecciones simpátricas de *P. laevis* y *P. minutus* en *G. pulex*, en las cuales la primera especie presentó mayores valores de prevalencia.

En las lagunas Fantasma y Los Juncos, *Corynosoma* sp. fue la única especie de acantocéfalo registrada con valores de prevalencia similares (4,3% y 5,7%, respectivamente), aunque menores a los registrados en la bahía Verde del lago Mascardi (14,4%). Los valores de intensidad media fueron similares en los tres ambientes (alrededor de 1). *Corynosoma* sp. presentó sus mayores valores de prevalencia en primavera, infectó a todos los estados de desarrollo y a casi todas las clases de longitud de los anfípodos, sin embargo este acantocéfalo se distribuyó preferentemente en los machos más grandes en la laguna Fantasma y en los indeterminados de tamaño intermedio a grande en la laguna Los Juncos. Este patrón puede relacionarse con la presencia de los hospedadores definitivos en la primavera cuando los anfípodos son de mayor tamaño.

En la bahía Verde del lago Mascardi, las acantelas de *A. tumescens* estuvieron presentes durante todo el periodo de estudio con mayores proporciones a finales del verano mientras que las de *Corynosoma* sp. estuvieron presentes solamente entre el otoño y el invierno y entre la primavera y el otoño. En las lagunas Fantasma y Los Juncos, las acantelas fueron registradas desde finales de la primavera y hasta el verano en la primera y a finales del verano en la segunda, indicando desfasajes en los periodos de reclutamiento en estos ambientes. La presencia continua de acantelas de *A. tumescens* se debería a la presencia permanente del hospedador definitivo, *Galaxias maculatus*, en el área de muestreo, especie de pez que vive en forma continua en las costas cuando los ambientes acuáticos son vegetados (Macchi, 2004). Mientras la presencia discontinua de *Corynosoma* sp. puede estar influenciada por las variaciones estacionales en la abundancia de los hospedadores definitivos, aves acuáticas migradoras, que aportan los

huevos al ambiente (Outreman et al., 2002). Futuros estudios deberán determinar que especies de aves acuáticas funcionan como los hospedadores definitivos para *Corynosoma* sp.

Comparando los resultados obtenidos en los tres ambientes, la infección con *Corynosoma* sp. es estacional con sus mayores valores en primavera, aunque difiere en la laguna Fantasma, considerando que sus valores fueron menos variables. Las diferencias pueden estar asociadas con los patrones de sequía estacionales de la laguna, considerando que cuando presentó agua, se registraron numerosas aves acuáticas que serían los hospedadores definitivos para *Corynosoma* sp.

En los tres ambientes, la intensidad media presentó valores similares indicando que las infecciones están caracterizadas por una intensidad baja, a diferencia de lo registrado en otras especies de acantocéfalos donde se han encontrado hasta 15 larvas por anfípodo (Dezfuli et al., 1999; Outreman et al., 2002). Tanto la bahía Verde del lago Mascardi como la laguna Los Juncos presentaron mayores similitudes en la infección con *Corynosoma* sp. que pueden estar asociadas con la mayor estabilidad debido a la falta de sequías estacionales como ocurre en la laguna Fantasma. Considerando la presencia de acantelas, puede inferirse que existiría un mayor reclutamiento de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. generalmente en el verano, época que coincide con los mayores valores de temperatura registrados. Las altas temperaturas son consideradas como aceleradoras del desarrollo de las larvas de acantocéfalos (Hynes y Nicholas, 1957; Awachie, 1966).

Existen una serie de factores que funcionan como fuerzas estructuradoras de las comunidades parasitarias presentes en crustáceos. Estos factores son la biología, el comportamiento y la distribución de los hospedadores y las variables ambientales como los cambios de temperatura, las fluctuaciones en la profundidad de un cuerpo de agua debido al régimen estacional de lluvias y a las variaciones físicas y químicas en la composición del agua (Etchegoin, 2001). Entre los ambientes analizados en este estudio, la laguna Fantasma presenta disturbios ambientales que se traducen en alteraciones en la estacionalidad de la infección con acantocéfalos en los hospedadores intermediarios, que la diferencian de lo que ocurre en la bahía Verde del lago Mascardi y en la laguna Los Juncos.

Las diferencias en los patrones de infección entre los ambientes se atribuyen a tres fenómenos: 1) las características físicas y químicas diferentes de los cuerpos de agua, 2) las diferencias fenotípicas o genéticas de las poblaciones de anfípodos y 3) las diferencias fenotípicas o genéticas de las poblaciones de acantocéfalos, las que pueden ser altamente variables entre sí (Kennedy, 2006b).

La infección simpátrica de *Corynosoma* sp y de *A. tumescens* se caracteriza por una segregación estacional. Cuando *Corynosoma* sp., es la única especie infectante, la estacionalidad de la infección se mantiene con algunas diferencias que estarían relacionadas con factores bióticos (posibles depredadores de los anfípodos) y con factores abióticos (sequías y disponibilidad de refugios) que influenciarían el tamaño del cuerpo y la densidad poblacional. Estos factores actuarían primariamente sobre las poblaciones de anfípodos y se traducirían en el patrón de infección de *Corynosoma* sp.

CAPÍTULO 7

Distribución, riqueza y similitud de los acantocéfalos y otros organismos asociados a los anfípodos en los ambientes patagónicos

INTRODUCCIÓN

Los anfípodos funcionan como hospedadores para diferentes taxas como rickettsias, ciliados, gregarinas, hongos, trematodes, cestodes, nematodes, rotíferos, acantocéfalos y microsporidios (Batten y DeGiusti, 1949; García y Camino, 1987; Dunn y Dick, 1998; Fauchier y Thomas, 2001; Messick et al., 2004).

En América del Sur, el conocimiento sobre los organismos asociados a anfípodos de ambientes marinos es escaso, habiéndose registrado solamente metacercarias de la familia Microphallidae en *Hyale grandicornis* en Chile (Muñoz, 2005) y el nematode *Hysterothylacium aduncum* en *Themisto gaudichaudii* (Navone et al., 1998).

En ambientes de agua dulce de Argentina, se ha citado la presencia un apicomplexa (Eugregarinida), un nematode (*Gastromermis* sp.) y dos microsporidios (*Microsporidium* sp. y *Thelohania* sp.) en *Hyalella curvispina* de la provincia de Buenos Aires (García y Camino, 1987) y la de dos especies de acantocéfalos (*Pomphorhynchus patagonicus* y *Acanthocephalus tumescens*) en anfípodos del género *Hyalella* en ambientes dulceacuícolas patagónicos (Semenas et al., 1992; Trejo et al., 2000; Rauque et al., 2003, 2006).

En la Patagonia argentino-chilena, la distribución conocida de las dos especies de acantocéfalos se basa en los registros en diferentes especies de peces. *Acanthocephalus tumescens* se distribuye en la vertiente Pacífica mientras que en la Atlántica, *A. tumescens* y *P. patagonicus* están similarmente distribuidas (Torres et al., 1990, 1992; Ortubay et al., 1991, 1994). En la Argentina, la primera especie se encuentra entre los 40°36` S (lago Espejo Chico) y los 54°25` S (lago Yehuin) y la segunda entre los 38°55` S (lago Aluminé) y los 46°30` S (lago Buenos Aires) (Ortubay et al., 1994), registrándose ambas simultáneamente sólo en cinco cuerpos de agua (río Limay, lagos Gutiérrez, Cholila y Futalaufquen, embalse Alicurá).

Además, se ha registrado una tercera especie, un polymórfido del género *Polymorphus* sp. en el tubo digestivo de un ave acuática, el Charadriforme *Larus dominicanus* (Kreiter y Semenas, 1997). Los estudios sobre los ciclos de vida en otros ambientes indican que las especies de este género utilizan distintas aves acuáticas como hospedadores definitivos, en especial Anseriformes y a especies de anfípodos como hospedadores intermediarios

(Van Cleave y Starrett, 1940; Van Cleave, 1945; Podesta y Holmes, 1970; Bethel y Holmes, 1973; Schmidt, 1985; Aznar et al., 2006).

La riqueza específica de los parásitos es afectada por factores locales y regionales que incluyen el tamaño, la dieta, la disponibilidad de nichos y la vagilidad del hospedador, la tasa relativa de transmisión y el tiempo de vida del parásito y la influencia de los factores físicos y químicos y bióticos (Combes, 1995; Semenas, 1999). Varios grupos biológicos incrementan su riqueza de especies hacia las regiones tropicales (Rohde, 1978a). Sin embargo existen excepciones como en las coníferas y en los parasitoides, donde las especies tienen sus máximos en las zonas templadas. Se han sugerido varias causas, sin embargo ninguna explica por completo estos patrones (Begon et al., 1987). Además, muchas especies en los trópicos tienen rangos geográficos más estrechos, un fenómeno conocido como la “Regla de Rapoport” (Stevens, 1989). Por lo tanto, las regiones alejadas de los trópicos como la Patagonia, serían menos ricas en especies que tendrían un mayor rango de distribución.

Los estudios de similitud tratan de definir el grado de semejanza (Southwood, 1978), por ejemplo, algunos han indicado la concordancia entre la composición del fitoplancton en ambientes con y sin peces (Reissig et al., 2006) y otros, entre comunidades de parásitos de la misma especie de pez en diferentes ambientes (Kennedy et al., 1997). Considerando que los ambientes pueden ser agrupados por la presencia de sus parásitos y que en Patagonia éstos presentan diferentes condiciones bióticas (composición específica de las comunidades vegetales y animales, presencia de depredadores) y abióticas (clima, composición química, profundidad y altitud), se puede esperar que la composición de los parásitos y de los organismos asociados a los anfípodos agrupen a estos ambientes.

En Patagonia no existen estudios comunitarios ni de distribución geográfica sobre la parasitofauna y los organismos asociados a los anfípodos de género *Hyaella*.

OBJETIVO GENERAL

Estudiar las características de los organismos asociados a los anfípodos del género *Hyalella* spp. en ambientes dulceacuícolas transitorios y permanentes en Patagonia.

OBJETIVOS PARCIALES

- ✓ Estudiar los organismos asociados a los anfípodos.

- ✓ Definir su distribución en distintos ambientes.

- ✓ Evaluar la riqueza específica y la similitud en los ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

Toma de muestras

Se colectaron anfípodos del género *Hyalella* en diferentes cuerpos de agua dulce permanentes y transitorios de la región Patagónica (**figura 79**).

Figura 79: Captura de especímenes de *Hyalella* spp.



Los crustáceos capturados fueron examinados bajo lupa binocular estereoscópica, registrándose los epibiontes y los endoparásitos.

Las metacercarias de los microfálidos fueron densenquistadas artificialmente, incubándolas en 1 ml de solución fisiológica salina 0,85% (NaCl) por 3 horas (Fredensborg y Poulin, 2005b). Las esporas de los microsporidios fueron teñidas en Giemsa 10%, pH 7,4 (García y Camino, 1987).

Para la clasificación de los organismos se siguió a Yamaguti (1963), Corliss (1979), Amin (1985), Schell (1985), Lom y Dyková (1992), Khalil et al. (1994), Anderson (2000) y Brusca y Brusca (2003), no obstante existen esquemas clasificatorios más modernos (Puytorac et al., 1993; Cavalier-Smith, 1998).

Se evaluó la riqueza específica como el número de especies presentes (Esch et al., 1990), en los diferentes ambientes relevados, excluyéndose aquellos cuyo tamaño de

muestra fue menor a 100 especímenes y utilizándose sólo para muestras extraídas en primavera o en verano.

Se realizaron dos tipos de análisis, utilizando la riqueza de los organismos asociados a los anfípodos (endoparásitos y epibiontes) y otro, utilizando solamente la riqueza de endoparásitos.

Se utilizó la prueba de Correlación de Rangos de Spearman para evaluar el tamaño de muestra versus la riqueza de endoparásitos y versus la riqueza de organismos asociados a los anfípodos. Además, se evaluó la riqueza de organismos asociados y la riqueza de endoparásitos versus la latitud y versus la longitud.

Se utilizó un análisis de Agrupamiento para agrupar los ambientes utilizando el Índice de Similitud de Jaccard (Southwood, 1978) que es un índice cualitativo.

$$\text{Índice de Jaccard} = \frac{j}{a + b - j}$$

Este análisis es un método descriptivo que clasifica los ambientes generando clases homogéneas, partiendo de una matriz de datos estandarizada de ambientes por variables y calculándose sobre ella, las distancias euclídeas. La utilización de esta técnica jerárquica de clasificación produce un dendrograma por el método de la media ponderada (UPGMA).

Se utilizó un análisis Discriminante para determinar cual de las variables estudiadas relacionadas con la presencia de especies endoparásitas presentan la capacidad de diferenciar entre los lagos pertenecientes a la vertiente Atlántica y a la Pacífica.

RESULTADOS

1. Ambientes muestreados

Se capturaron 24.499 anfípodos en los 43 sitios muestreados (**tabla 18**), abarcando un rango latitudinal entre los 38°27'S y los 54°55'S y un rango longitudinal entre los 68°44'O y los 71°43'O. De los ambientes relevados, 27 pertenecieron a la vertiente Atlántica y 16 a la Pacífica. Seis ambientes fueron transitorios y 37 permanentes.

Tabla 18: Listado de ambientes, provincias, tamaño de muestra, fecha de colección y vertiente.

	Provincia	Sitio de muestreo	Tipo de ambiente	Tamaño de muestra	Fecha de colección	Vertiente	
1		lago Los Barriales	Permanente	68	Mar-03	Atlántica	
2		río Neuquén	Permanente	17	Mar-03	Atlántica	
3		lag. Blanca Chica	Permanente	204	Mar-05	Atlántica	
4		lag. Tres Lagunas	Permanente	200	Mar-05	Atlántica	
5		lag. Jabón	Permanente	446	2004-2005	Atlántica	
6		lag. Montecinos	Permanente	311	2004-2005	Atlántica	
7		lag. Antonio	Transitorio	327	2004-2005	Atlántica	
8		lag. Antiñir	Permanente	349	2004-2005	Atlántica	
9		lag. Verde	Permanente	1.009	2004-2005	Atlántica	
10	Neuquén	lag. Molle	Permanente	204	Mar-05	Atlántica	
11		lag. Hoyo	Permanente	203	Mar-05	Atlántica	
12		lag. Overo	Permanente	200	Mar-05	Atlántica	
13		lag. Batea	Transitorio	437	2004-2005	Atlántica	
14		lag. Blanca	Permanente	183	Mar-05	Atlántica	
15		lag. Del Burro	Permanente	213	2004-2005	Atlántica	
16		lag. El Tero	Permanente	232	Mar-05	Atlántica	
17		lago Ruca-Choroi	Permanente	109	Mar-03	Atlántica	
18		embalse Pichi Picún Leufú	Permanente	36	Mar-05	Atlántica	
19		lago Machónico	Permanente	172	Abr-03	Atlántica	
20		lago Espejo	Permanente	68	Feb-03	Atlántica	
21	lago Verde	Permanente	6	Feb-03	Atlántica		
22		isla Jordán (río Negro)	Permanente	125	Oct-03	Atlántica	
23		lag. Los Juncos	Transitorio	7.411	2002-2004	Atlántica	
24	Río Negro	lago Escondido	Permanente	3	Mar-03	Atlántica	
25		lago Nahuel Huapí	Permanente	37	Abr-04	Atlántica	
26		lag. Fantasma	Transitorio	4.265	2002-2004	Atlántica	
27		lago Mascardi	Permanente	5.831	2002-2004	Pacífica	
28		lag. Los Cesares	Permanente	46	Abr-03	Pacífica	
29		lago Roca	Permanente	100	Nov-03	Pacífica	
30		lago Guillermo	Permanente	136	Feb-03	Pacífica	
31			lago Puelo	Permanente	117	Ene-03	Pacífica
32			lago Epuyén	Permanente	31	Abr-03	Pacífica
33		río Carrileufú	Permanente	120	Feb-03	Pacífica	
34	Chubut	lago Rivadavia	Permanente	269	Ene-03	Pacífica	
35		lago Verde	Permanente	295	Ene-03	Pacífica	
36		lago Futaleufú	Permanente	130	Ene-03	Pacífica	
37		río Futaleufú	Permanente	64	Ene-04	Pacífica	
38		lago Rosario	Permanente	72	Ene-04	Pacífica	
39		río Senguer	Permanente	80	Oct-03	Atlántica	
40	Tierra del Fuego	mallín del lago Fagnano	Transitorio	137	Oct-03	Pacífica	
41		lag. Verde	Transitorio	44	Oct-03	Pacífica	
42		lago Escondido	Permanente	55	Oct-03	Pacífica	
43		lago Roca	Permanente	137	Oct-03	Pacífica	

2. Organismos asociados a los anfípodos

En los ambientes muestreados se registraron un total de 19 especies de organismos asociados a los anfípodos (epibiontes y endoparásitos) (**tabla 19**).

Tabla 19: Taxones, especies, tipo de asociación y sitio de infección de los organismos asociados a *Hyalella* spp.

Taxón	Especie	Tipo de asociación	Sitio de infección
Protista	ciliados peritríquidos	epibionte	caparazón
	ciliados foliculínidos	epibionte	caparazón
	<i>Thelohania</i> sp.	endoparásito	musculatura
	<i>Microsporidium</i> sp.	endoparásito	musculatura
Trematoda	microfárido sp. 1	endoparásito	hemocele
	notocotílidos	epibionte	caparazón
	<i>Catatropis chilinae</i>	epibionte	caparazón
	<i>Notocotylus biomphalariae</i>	epibionte	caparazón
Cestoda	ciclofilideo sp. 1	endoparásito	hemocele
	ciclofilideo sp. 2	endoparásito	hemocele
	ciclofilideo sp. 3	endoparásito	hemocele
	ciclofilideo sp. 4	endoparásito	hemocele
Nematoda	acuárido sp. 1	endoparásito	cavidad cefálica y hemocele
	<i>Hedruris</i> sp.	endoparásito	hemocele
Rotifera	rotíferos	epibionte	cavidad branquial
Acanthocephala	<i>Acanthocephalus tumescens</i>	endoparásito	hemocele
	<i>Pomphorhynchus patagonicus</i>	endoparásito	hemocele
	<i>Corynosoma</i> sp.	endoparásito	hemocele
	<i>Polymorphus</i> sp.	endoparásito	hemocele

2.1. Epibiontes

Phylum Ciliophora

Clase Oligohymenophora

Orden Peritrichida

Suborden Sessilina

Este ciliado peritríquido es pedunculado y estuvo localizado sobre el caparazón de los anfípodos en colonias ramificadas a veces muy densas, especialmente en el verano (**figuras 80a, b**).

Orden Heterotrichida

Suborden Coliphorina

Familia Folliculinidae

Estos ciliados se registraron sobre el caparazón de los anfípodos, especialmente sobre las patas, las antenas y la cavidad branquial (**figura 80c**).

Phylum Platyhelminthes

Clase Trematoda

Orden Echinostomida

Suborden Paramphistomata

Superfamilia Notocotyloidea

Familia Notocotylidae

Aquellas metacercarias que no pudieron ser individualizadas, debido a que en esos ambientes se registra más de una especie de caracol, se incluyeron sólo a nivel taxonómico de familia. Las metacercarias se encontraron enquistadas sobre la cutícula de los anfípodos en diversas partes del cuerpo (**figura 80d**).

Género *Notocotylus*

Especie *Notocotylus biomphalariae*

Las metacercarias presentaron valores de prevalencia menores al 1% en la laguna Fantasma y los de intensidad media fueron mayores a uno. Fueron semiesféricas de color marrón oscuro y se ubicaron sobre la cutícula de los anfípodos.

Género *Catatropis*

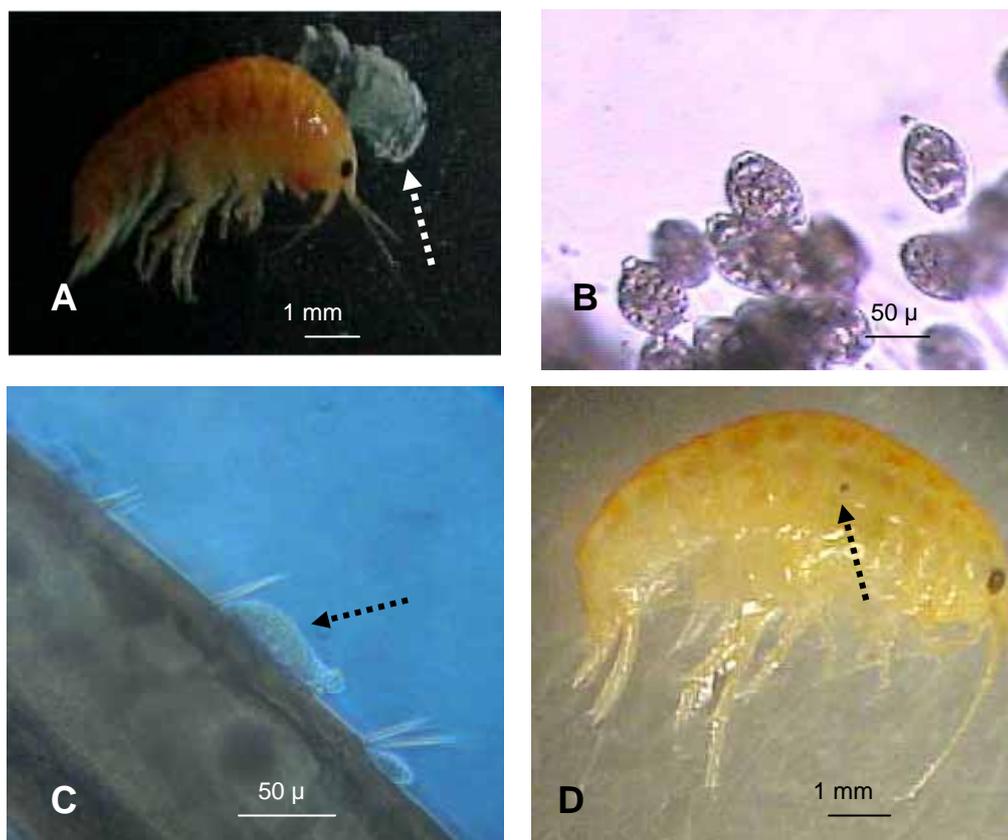
Especie *Catatropis chilinae*

Las metacercarias presentaron valores de prevalencia generalmente altos y los de intensidad media fueron mayores a dos. Fueron semiesféricas de color marrón oscuro y se ubicaron sobre la cutícula de los anfípodos.

Phylum Rotifera

Los rotíferos se registraron en la cavidad branquial de los anfípodos. Los valores de prevalencia fueron altos y la intensidad fue mayor a cinco.

Figura 80: Epibiontes sobre el exoesqueleto de *Hyaella* spp.: A) aspecto general de los peritricóidos (flecha), B) detalle de zooides, C) aspecto de los foliculínidos (flecha) y D) aspecto de los notocotílidos (flecha).



2.2. Endoparásitos

Phylum Microspora

Las esporas se registraron en la musculatura de los anfíodos (**figuras 81a, b**), que le otorgaba un color notoriamente blanco.

Clase Microsporea

Orden Microsporidia

Suborden Pansporoblastina

Familia Thelonaniidae

Género *Thelohania*

Especie *Thelohania* sp.

Las esporas se agruparon de a ocho y estuvieron rodeadas por una membrana. Fueron ovoides y midieron $3,29 \pm 0,70 \mu\text{m}$ de largo por $1,83 \pm 0,35 \mu\text{m}$ de ancho (García com. pers).

Grupo *Microsporidium*

Estas esporas se presentaron agrupadas en número variable, generalmente entre 16 y 32 (también entre ocho y 12 esporas). Fueron ovoides y midieron $4,55 \pm 0,44 \mu\text{m}$ de largo por $2,42 \pm 0,48 \mu\text{m}$ de ancho. Estas esporas pueden ser atribuidas al género *Microsporidium*, que es un género colectivo donde se agrupa a los microsporidios que no pueden ser identificados con mayor certeza taxonómica (Lom y Dykova, 1992; García com. pers).

Phylum Platyhelminthes

Clase Trematoda

Orden Plagiorchiidae

Suborden Plagiorchiata

Superfamilia Microphalloidea

Familia Microphallidae

Se registraron larvas del Microphallidae sp. 1 enquistadas en el hemocele de los anfípodos (**figura 81c**). Las larvas fueron esféricas y la prevalencia fue mayor al 18%.

Clase Cestoda

Orden Cyclophyllidea

Los cisticercoides se registraron en el hemocele de los anfípodos y no fueron observados por transparencia de la cutícula.

Cyclophyllidea sp. 1

Los cisticercoides presentaron delgados filamentos que los unían entre sí. Generalmente la intensidad fue mayor a 50 (**figura 81d**).

Cyclophyllidea sp. 2

Los cisticercoides tuvieron bajos valores de prevalencia y fueron de mayor tamaño que los Cyclophyllidea sp. 1. Generalmente la intensidad fue de uno (**figura 81e**).

Cyclophyllidea sp. 3

Los cisticercoides presentaron pliegues transversales. Los valores de prevalencia fueron bajos y generalmente la intensidad fue de uno (**figura 81f**).

Cyclophyllidea sp. 4

Los cisticercoides presentaron gruesos filamentos uniéndolos. Los valores de prevalencia fueron bajos y generalmente la intensidad fue alta (**figura 81g**).

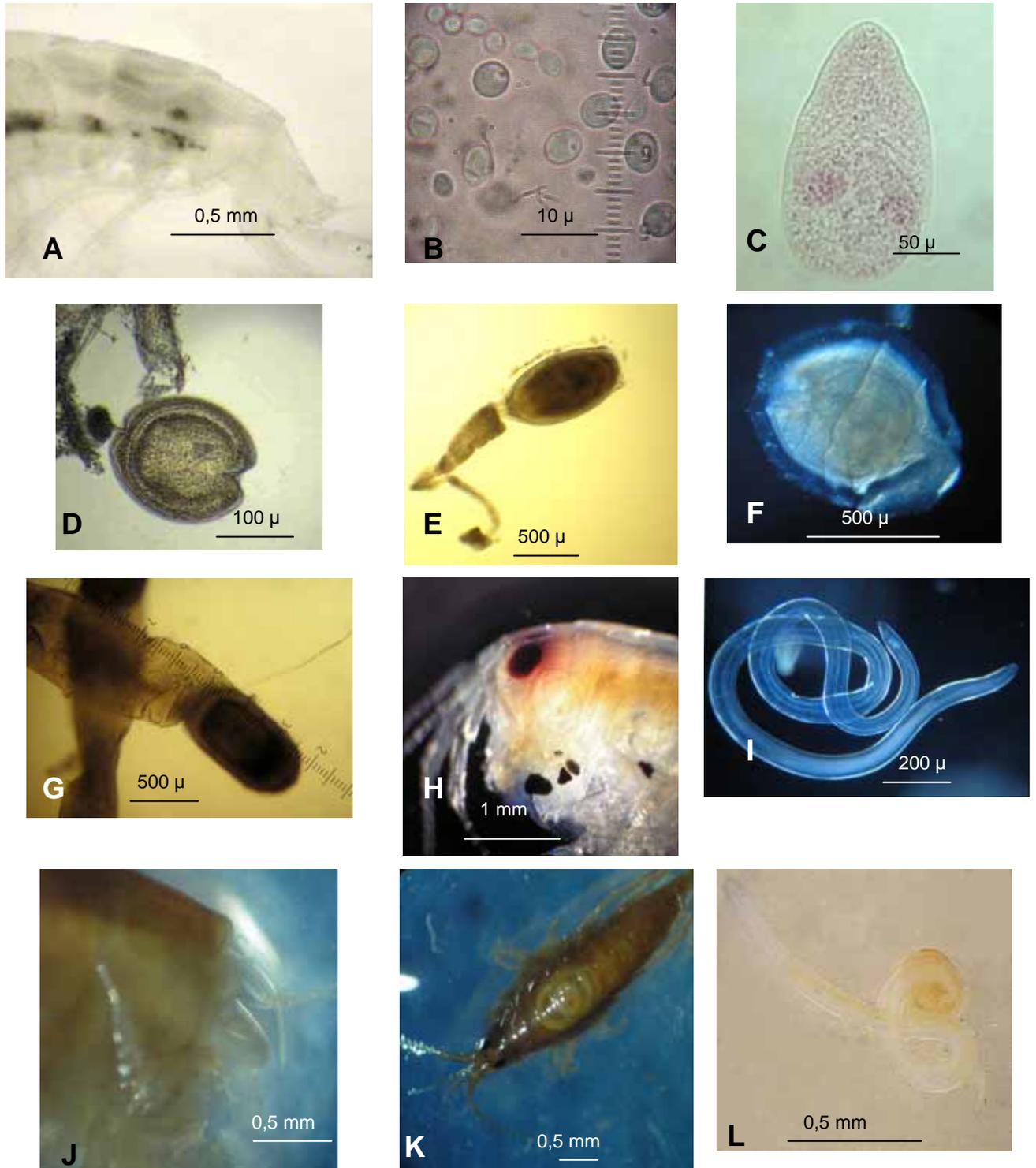
Phylum Nematoda
Clase Secernentea
Orden Spirurida
Suborden Spirurina
Superfamilia Acuarioidea
Familia Acuariidae

Las larvas de Acuariidae sp. 1 se registraron dentro de las cavidades cefálica y torácica de los anfípodos. Sólo las larvas localizadas en la cavidad cefálica pudieron observarse por transparencia de la cutícula, enrolladas dentro de los anfípodos (**figuras 81h - j**).

Superfamilia Habronematoidea
Familia Hedruridae
Género *Hedruris*
Especie *Hedruris* sp.

Las larvas de *Hedruris* sp. se registraron en el hemocele de los anfípodos (**figuras 81k, l**) y no pudieron ser observadas por transparencia de la cutícula. La intensidad fue generalmente de uno.

Figura 81: Endoparásitos registrados en *Hyalella* spp.: A) microsporidios en la musculatura caudal, B) detalle de esporas de microsporidios, C) microfáido desenquistado artificialmente, D) larva ciclofilídea sp. 1, E) larva ciclofilídea sp. 2, F) larva ciclofilídea sp. 3, G) larva ciclofilídea sp. 4, H) larva de acuárido sp. 1 en cavidad cefálica, I) larva de acuárido sp. 1, J) larva de acuárido sp. 1 en hemocele, K) larva de *Hedruris* sp. en hemocele y L) larva de *Hedruris* sp.



2.3. Acantocéfalos

Los acantocéfalos fueron registrados en el interior del hemocele de los anfípodos con su proboscis invaginada y generalmente fueron observados por transparencia de la cutícula.

Phylum Acanthocephala

Clase Palaeacanthocephala

Orden Echinorhynchida

Familia Echinorhynchidae

Subfamilia Echinorhynchinae

Género *Acanthocephalus*

Especie *Acanthocephalus tumescens*

En esta especie, la larvas (**figura 82a**) presentaron una intensidad de uno.

Familia Pomphorhynchidae

Género *Pomphorhynchus*

Especie *Pomphorhynchus patagonicus*

Las larvas fueron de color marrón y debido a su gran volumen ocuparon casi todo el hemocele (**figura 82b**).

Orden Polymorphida

Familia Polymorphidae

Género *Corynosoma*

Especie *Corynosoma* sp.

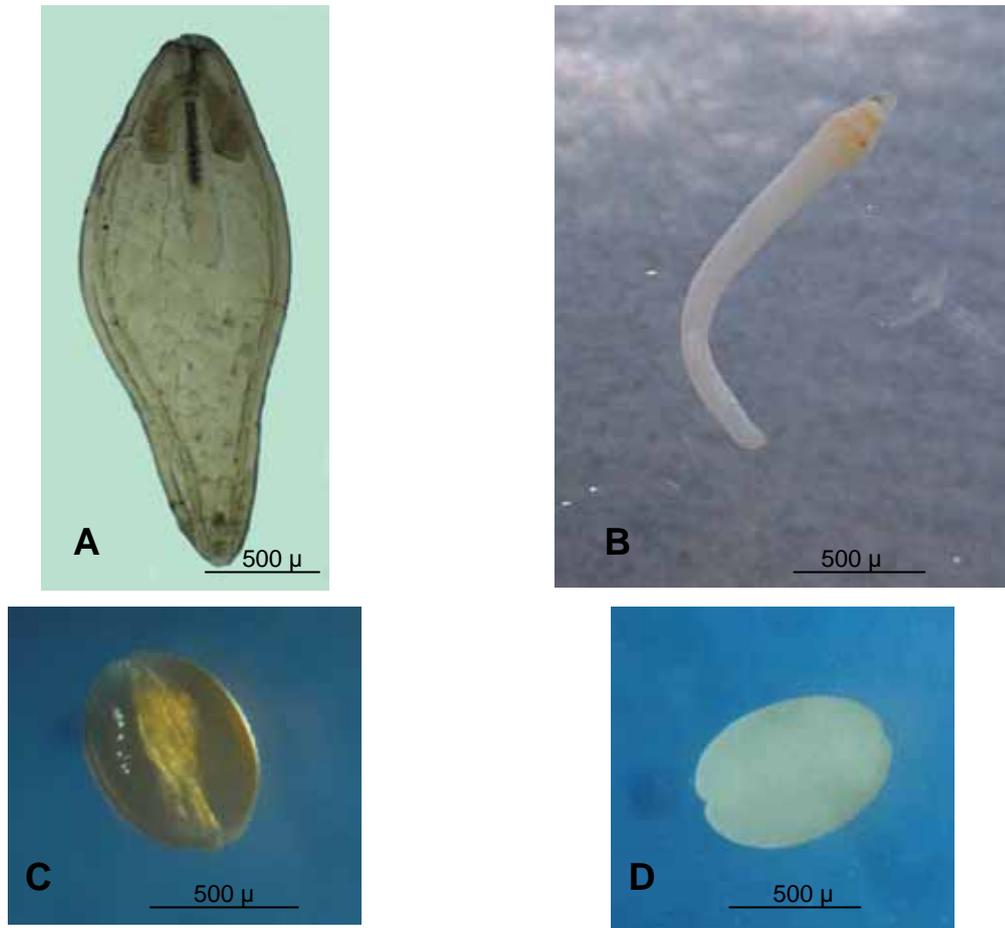
Las larvas fueron ovoides (**figura 82c**).

Género *Polymorphus*

Especie *Polymorphus* sp.

Las larvas fueron ovoides, de color blanco y generalmente no pudieron ser observadas por transparencia de la cutícula de los anfípodos (**figura 82d**).

Figura 82: Larvas de acantocéfalos en *Hyaella* spp.: A) *Acanthocephalus tumescens*, B) *Pomphorhynchus patagonicus*, C) *Corynosoma* sp. y D) *Polymorphus* sp.



3. Distribución geográfica de los organismos asociados

De los 43 ambientes muestreados, cinco no presentaron organismos asociados a los anfípodos. De las 19 especies registradas, seis fueron epibiontes y 13 endoparásitas.

3.1. Epibiontes

Entre los epibiontes (**tabla 20**), los peritríquidos y los foliculínidos estuvieron ampliamente distribuidos en los ambientes, mientras que los notocotílidos, *Catatropis chilinae*, *Notocotylus biomphalariae* y los rotíferos tuvieron una distribución más restringida.

Tabla 20: Listado de epibiontes registrados por ambiente y por provincia.

Prov.	Sitio de muestreo	peritríquidos	foliculinidos	notocotílicos	<i>Catatropis chilinae</i>	<i>Notocotylus biomphalariae</i>	rotíferos
Neuquén	lago Los Barriales						
	río Neuquén						
	lag. Blanca Chica	X	X				
	lag. Tres Lagunas	X	X				
	lag. Jabón	X	X				
	lag. Montecinos	X	X				
	lag. Antonio	X	X				
	lag. Antiñir	X	X				
	lag. Verde	X	X				
	lag. Molle	X					
	lag. Hoyo	X	X				
	lag. Overo	X					
	lag. Batea	X	X				
	lag. Blanca		X				
	lag. Del Burro	X	X				
	lag. El Tero	X	X				
	lago Ruca-Choroi	X					X
	emb. Pichi Picún Leufú				X		
	lago Machónico						
lago Espejo							
lago Verde							
Río Negro	isla Jordán (río Negro)	X	X	X			
	lag. Los Juncos	X	X				X
	lago Escondido						
	lago Nahuel Huapí	X	X	X			
	lag. Fantasma	X	X			X	X
	lago Mascardi	X	X		X		X
	lag. Los Cesares	X					
	lago Roca				X		
	lago Guillermo				X		
Chubut	lago Puelo	X					
	lago Epuén						
	río Carrileufú		X				
	lago Rivadavia	X			X		X
	lago Verde						
	lago Futalaufquén						
	río Futaleufú	X		X			X
	lago Rosario	X			X		
río Senguer	X						
Tierra del Fuego	mallín del lago Fagnano		X	X			X
	lag. Verde	X	X				
	lago Escondido	X	X	X			
	lago Roca						X

3.2. Endoparásitos

Entre los endoparásitos excluyendo a los acantocéfalos (**tabla 21**), los ciclofilideos sp. 1, sp. 2, sp. 3 y *Hedruris* sp. fueron los más distribuidos. Mientras que los microsporidios, el microfárido sp. 1, el ciclofilideo sp. 4 y el acuárido sp. 1 estuvieron menos distribuidos.

Tabla 21: Listado de endoparásitos (excluyendo los acantocéfalos) registrados por ambiente y por provincia.

Prov.	Sitio de muestreo	microsporidios	microfárido sp. 1	ciclofilídeos				acuáridos	Hedruris sp.
				sp. 1	sp. 2	sp. 3	sp. 4		
Neuquén	lago Los Barriales								
	río Neuquén			X					
	lag. Blanca Chica				X	X		X	
	lag. Tres Lagunas				X	X	X	X	
	lag. Jabón			X					
	lag. Montecinos	X			X				
	lag. Antonio								
	lag. Antiñir	X		X	X	X		X	
	lag. Verde	X			X	X		X	X
	lag. Molle				X	X			X
	lag. Hoyo				X	X			X
	lag. Overo				X	X			X
	lag. Batea								
	lag. Blanca								
	lag. Del Burro					X	X		X
	lag. El tero	X				X	X		X
	lago Ruca-Choroi								
	emb. Pichi Picún Leufú								
	lago Machónico								X
lago Espejo								X	
lago Verde									
Río Negro	isla Jordán (río Negro)	X		X					
	lag. Los Juncos	X		X	X				
	lago Escondido								
	lago Nahuel Huapí		X						
	lag. Fantasma	X		X	X				
	lago Mascardi	X		X	X				X
	lag. Los Cesares								
	lago Roca								X
Chubut	lago Guillermo								
	lago Puelo								
	lago Epuyén								
	río Carrileufú								
	lago Rivadavia								X
	lago Verde								
	lago Futalaufquén								
	río Futaleufú								
lago Rosario		X	X	X				X	
río Senguer			X						
Tierra del Fuego	mallín del lago Fagnano	X		X					
	lag. Verde								
	lago Escondido	X		X					
	lago Roca								

3.3. Acantocéfalos

De las cuatro especies de acantocéfalos registradas (**tabla 22**), *Corynosoma* sp. fue la más ampliamente distribuida mientras que las restantes especies estuvieron menos distribuidas.

Tabla 22: Listado de los acantocéfalos registrados por ambiente y por provincia.

Prov.	Sitio de muestreo	<i>Acanthocephalus tumescens</i>	<i>Pomporhynchus patagonicus</i>	<i>Corynosoma</i> sp.	<i>Polymorphus</i> sp.
Neuquén	lago Los Barriales				
	río Neuquén				
	lag. Blanca Chica			X	X
	lag. Tres Lagunas			X	X
	lag. Jabón			X	
	lag. Montecinos			X	
	lag. Antonio				X
	lag. Antiñir			X	
	lag. Verde			X	
	lag. Molle			X	X
	lag. Hoyo			X	X
	lag. Overo			X	X
	lag. Batea			X	
	lag. Blanca			X	
	lag. Del Burro			X	
	lag. El Tero			X	X
	lago Ruca-Choroi				
	emb. Pichi Picún Leufú				
	lago Machónico			X	
lago Espejo	X				
lago Verde	X		X		
Río Negro	Isla Jordán (río Negro)			X	
	lag. Los Juncos			X	
	lago Escondido				
	lago Nahuel Huapí				
	lag. Fantasma			X	
	lago Mascardi	X		X	
	lag. Los Cesares	X			
	lago Roca	X		X	
	lago Guillermo	X		X	
Chubut	lago Puelo				
	lago Epuyén				
	río Carrileufú				
	lago Rivadavia	X		X	
	lago Verde				
	lago Futalaufquén				
	río Futaleufú			X	
	lago Rosario				
río Senguer					
Tierra del Fuego	mallín del lago Fagnano			X	
	lag. Verde				
	lago Escondido				
	lago Roca				

Del total de organismos asociados a los anfípodos, los peritríquidos (27 ambientes) y *Corynosoma* sp. (24 ambientes) fueron los mejor representados. Los primeros se distribuyeron entre la laguna Blanca Chica, en la provincia de Neuquén (38°58'; 70°24') y hasta el lago Escondido, en la provincia de Tierra del Fuego (54°45'; 67°38') y *Corynosoma* sp. se registró desde la laguna Blanca Chica, en la provincia de Neuquén y hasta el mallín del lago Fagnano, en la provincia de Tierra del Fuego (54°30'; 68°38'). El ciclofilídeo sp. 4 y el microfárido sp. 1 fueron los menos distribuidos, registrándose los primeros solamente en la laguna Tres Lagunas en la provincia de Neuquén (38°58'; 70°26') y los segundos, en el lago Nahuel Huapí en la provincia de Río Negro (41°05'; 71°19') y en el lago Rosario en la provincia de Chubut (43°15'; 71°17').

4. Riqueza específica y similitud de los ambientes

La riqueza específica de organismos asociados fluctuó entre 8 y 1 con un promedio de 4,45, mientras que la de los endoparásitos fluctuó entre 6 y 1 con un promedio de 2,86.

4.1. Riqueza específica en relación con la latitud

Para los análisis se utilizaron 29 ambientes (**tabla 23**). No se encontró correlación entre el tamaño de muestra versus la riqueza de endoparásitos ($rS=0,24$; $P>0,05$; $N=29$) ni versus la riqueza de organismos asociados a los anfípodos ($rS=0,30$; $P>0,05$; $N=29$).

Tabla 23: Codificación de las figuras, sitios utilizados y riqueza de endoparásitos y de organismos asociados a los anfípodos.

Codificación	Prov.	Sitios	Tamaño de muestra	Riqueza de endoparásitos	Riqueza de organismos asociados
L1	Neuquén	laguna Blanca Chica	204	5	7
L2		laguna Tres Lagunas	200	6	8
L3		laguna Jabón	446	2	4
L4		laguna Montecinos	311	3	5
L5		laguna Antonio	327	1	3
L6		laguna Antiñir	349	6	8
L7		laguna Verde	201	6	8
L8		laguna Molle	204	5	6
L9		laguna Hoyo	203	5	7
L10		laguna Overo	200	5	6
L11		laguna Batea	437	1	3
L12		laguna Blanca	183	1	2
L13		laguna Del Burro	213	4	6
L14		laguna El Tero	232	6	8
L15		lago Ruca-Choroi	109	0	2
L16		lago Machónico	129	3	3
L17	Río Negro	Isla Jordan (río Negro)	125	3	6
L18		laguna Los Juncos	409	3	4
L19		laguna Fantasma	453	2	3
L20		lago Mascardi	199	3	6
L21		lago Roca	100	3	4
L22		lago Guillermo	136	2	3
L23	Chubut	lago Puelo	117	0	1
L24		río Carrileufú	120	0	1
L25		lago Rivadavia	269	3	6
L26		lago Verde	295	2	2
L27		lago Futalaufquén	130	0	0
L28	T. del L.	mallín del lago Fagnano	137	3	6
L29		lago Roca	137	0	1

Tanto la riqueza de los organismos asociados a los anfípodos como la de los endoparásitos se correlacionaron negativamente con la latitud ($rS=-0,59$; $P<0,05$; $N=29$; $rS=-0,54$; $P<0,05$; $N=29$ respectivamente) (**figuras 83, 84**).

Figura 83: Riqueza específica de los organismos asociados a *Hyalella* spp. versus la latitud.

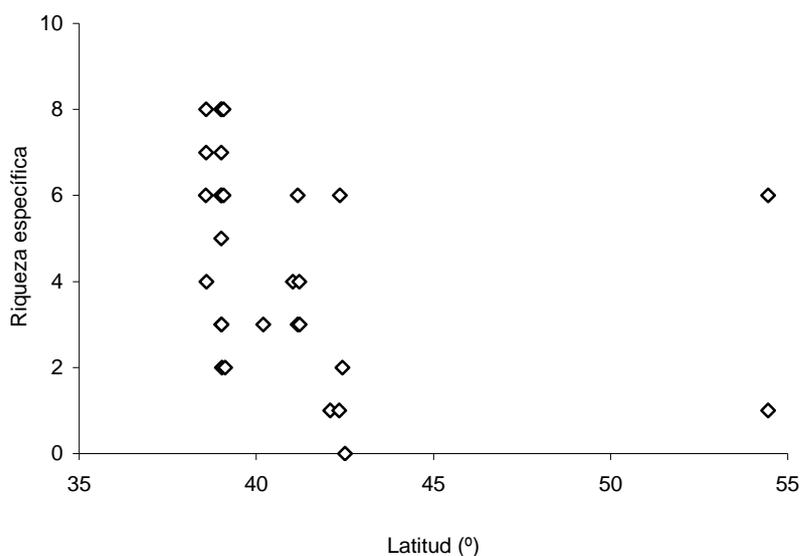
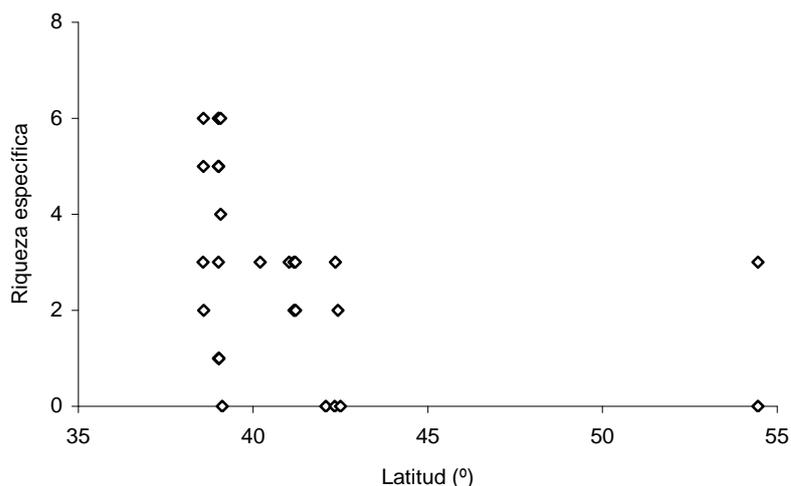


Figura 84: Riqueza específica de los endoparásitos de *Hyalella* spp. versus la latitud.



4.2. Riqueza específica en relación con la longitud

Para los análisis se utilizaron 29 ambientes (**tabla 23**). Tanto la riqueza de los organismos asociados a los anfípodos como la de los endoparásitos no presentaron correlación con la longitud ($r_s = -0,38$; $P > 0,05$; $N = 29$; $r_s = -0,24$; $P > 0,05$; $N = 29$ respectivamente), sin embargo tuvieron tendencia negativa (**figuras 85, 86**).

Figura 85: Riqueza específica de los organismos asociados a *Hyalella* spp. versus la longitud.

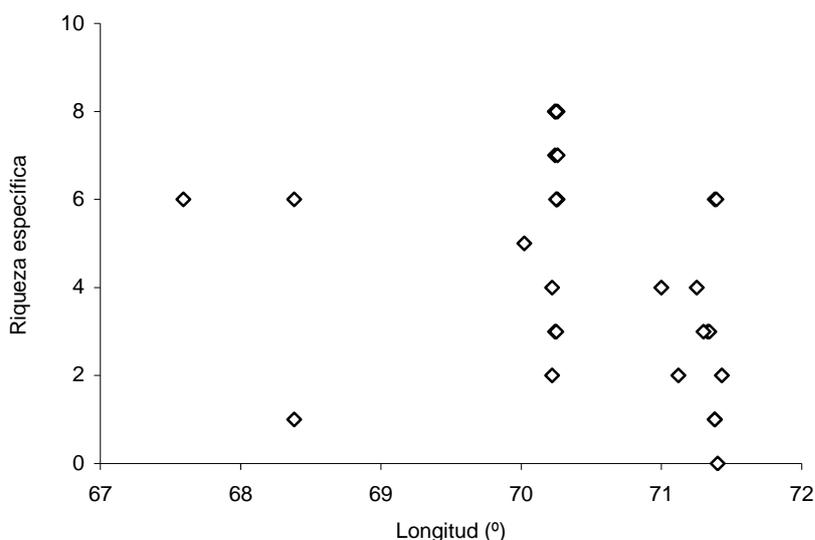
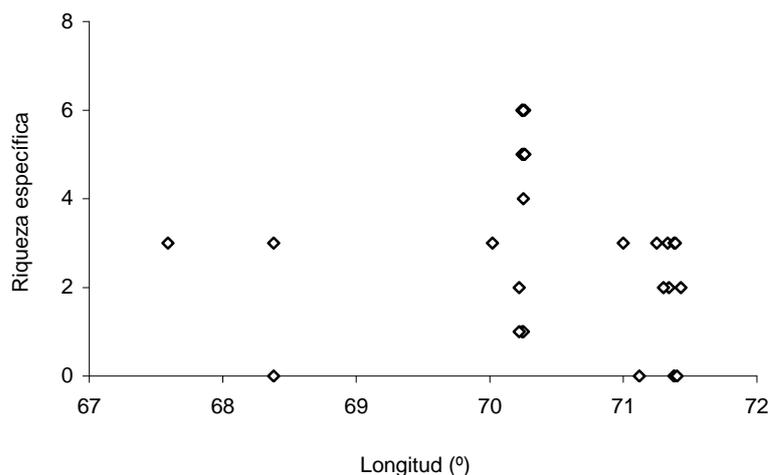


Figura 86: Riqueza específica de los endoparásitos de *Hyalella* spp. versus la longitud.



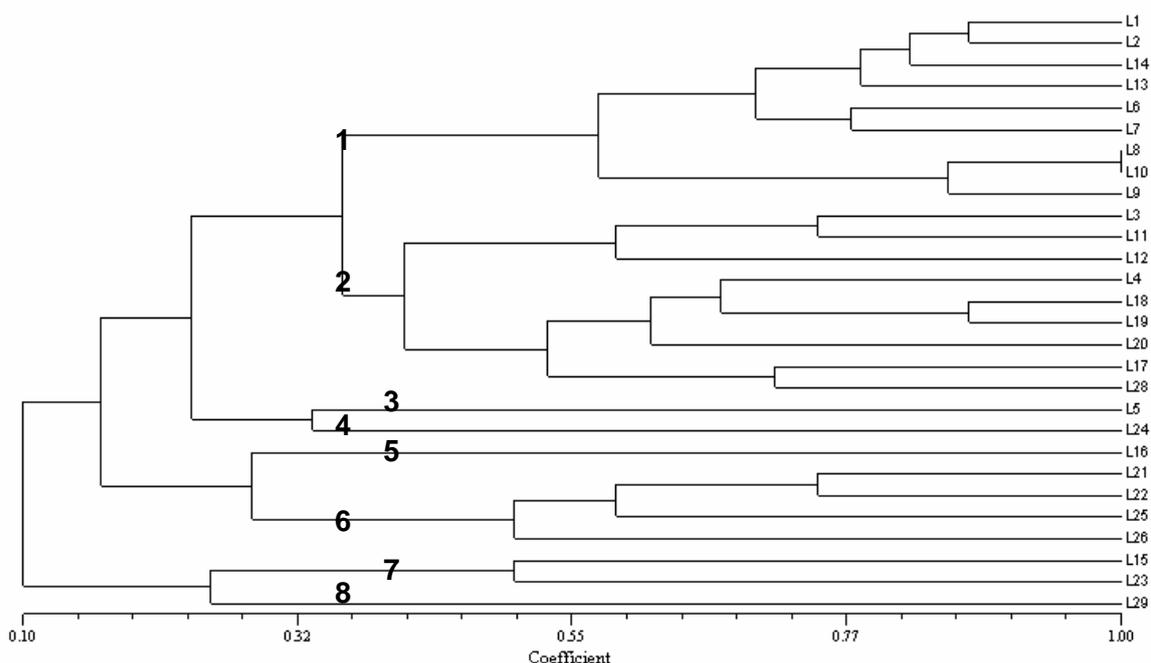
4.3. Similitud de los ambientes

Para analizar la similitud de los organismos asociados a *Hyalella* spp. se utilizaron 28 ambientes, excluyendo al lago Futralufquen que no los presentó (**tabla 23**). Se usó un análisis de Agrupamiento con la riqueza de organismos asociados (epibiontes y endoparásitos), encontrándose ocho grupos (**figura 87**):

- ✓ Grupo 1 - conformado exclusivamente por lagunas pertenecientes al parque nacional Laguna Blanca. Dentro de este grupo hay dos subgrupos, 1a compuesto por los ambientes L8, L9 y L10 y 1a compuesto por L1, L2, L6, L7, L13 y L14.
- ✓ Grupo 2 – conformado por dos subgrupos, 2a compuesto por L3, L11, L12 y 2a compuesto por L4, L17, L18, L19, L20, L28.

- ✓ Grupo 3 – conformado por L5.
- ✓ Grupo 4 – conformado por L24.
- ✓ Grupo 5 – conformado por L16.
- ✓ Grupo 6 – conformado por L21, L22, L25 y L26.
- ✓ Grupo 7 – conformado por L15 y L23.
- ✓ Grupo 8 - conformado por L29.

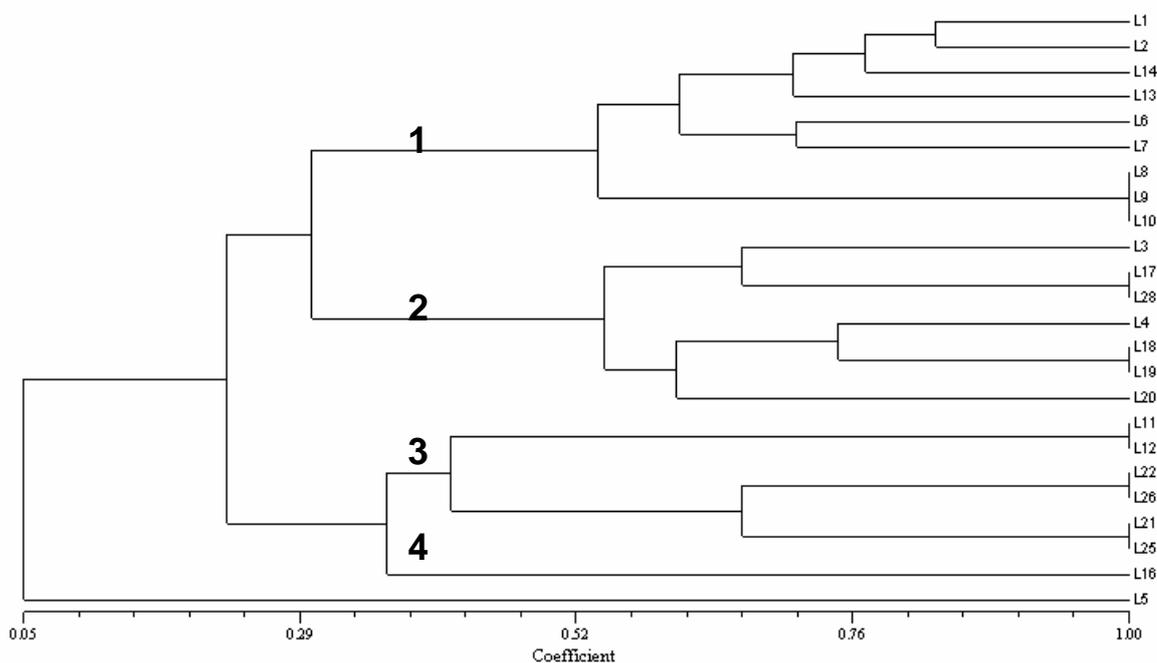
Figura 87: Análisis de Agrupamiento para caracterizar a los ambientes por la presencia de organismos asociados a *Hyalella* spp.



Para analizar la similitud de los endoparásitos asociados a *Hyalella* spp. se utilizaron 24 ambientes, excluyendo a los que no presentaron endoparásitos (**tabla 23**). Se usó un análisis de Agrupamiento con la riqueza de endoparásitos, encontrándose cuatro grupos (**figura 88**):

- ✓ Grupo 1 - conformado exclusivamente por ambientes pertenecientes al parque nacional Laguna Blanca. Dentro de este grupo hay dos subgrupos, 1a compuesto por L8, L9 y L10 y 1b compuesto por L1, L2, L6, L7, L13 y L14.
- ✓ Grupo 2 – conformado por los ambientes L3, L4, L17, L18, L19, L20 y L28.
- ✓ Grupo 3 – conformado por L11, L12, L16, L21, L22, L25 y L26.
- ✓ Grupo 4 – conformado por L5.

Figura 88: Análisis de Agrupamiento para caracterizar a los ambientes por la presencia de endoparásitos en *Hyalella* spp.



4.4. Discriminación entre los ambientes

La función obtenida incluye a las variables *A. tumescens* y *Corynosoma* sp. como las de mayor importancia en la discriminación entre vertientes presentan (**tabla 24**).

Tabla 24: Coeficientes estandarizados de las funciones canónicas discriminantes.

Variabes	Función 1
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	1,10
<i>Corynosoma</i> sp.	-0,59

Los resultados del análisis indican el número de lagos correcta e incorrectamente clasificados (**tabla 25**). El número total de casos correctamente clasificados fue de 91,7%.

Tabla 25: Resumen de la discriminación de los lagos.

Observado	Discriminación teórica		N	Discriminación correcta (%)
	Grupo 1	Grupo 2		
Grupo 1	17	1	18	94,4
Grupo 2	1	5	6	83,3
Total	18	6	24	91,7

El autovalor de una función aumenta con la capacidad discriminante de ella, presentando la función discriminante 1 un alto valor (**tabla 26**). La función discriminante 1 describe el 100% de la variabilidad total.

Tabla 26: Correlación canónica y autovalores del análisis discriminante.

Función	Autovalor	% de Variancia	Porcentaje acumulado	Correlación canónica
1	2,12	100	100	0,82

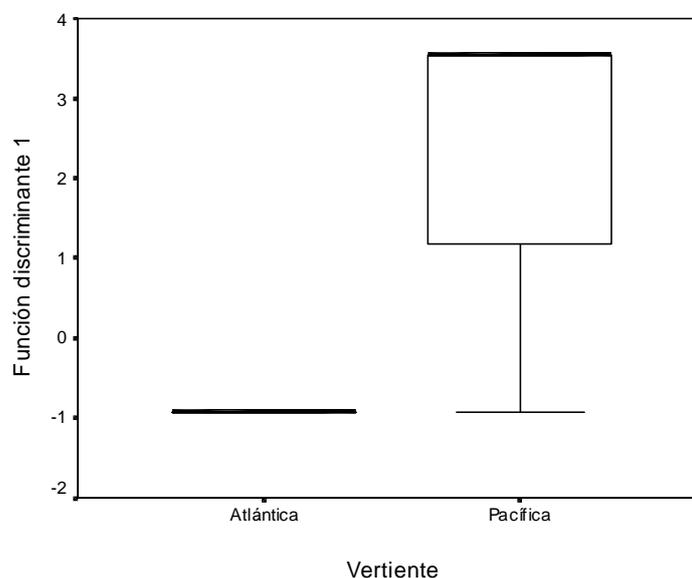
El alto valor de X^2 y su correspondiente bajo nivel de significancia en la función indican que las medias entre los grupos de lagos son distintas (**tabla 27**).

Tabla 27: Nivel de significación de las funciones canónicas discriminantes.

Prueba de funciones	Lambda de Wilks	Chi cuadrado	GL	Sig.
1	0,32	23,86	2	6,5785E-06

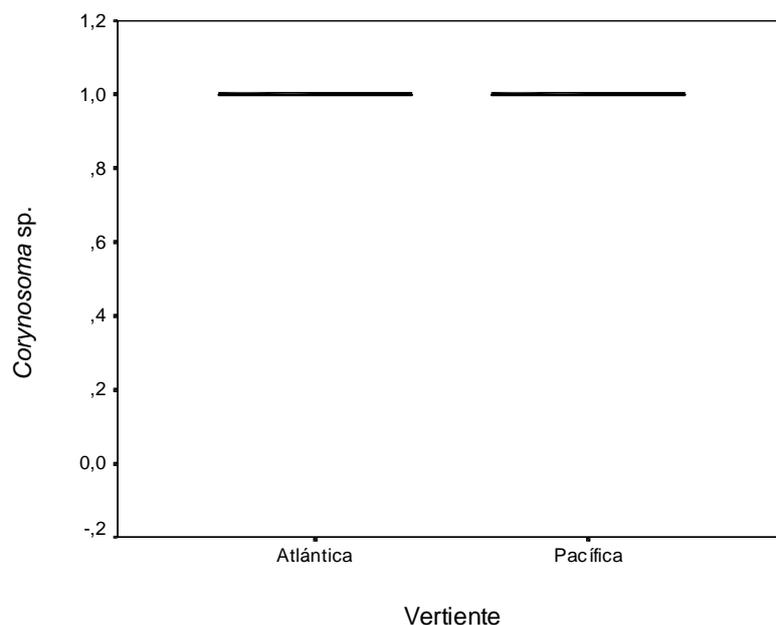
El gráfico de la función discriminante 1 permite observar que los valores de la función difieren entre ambas vertientes (**figura 89**).

Figura 89: Función discriminante entre los ambientes de la vertiente Atlántica y Pacífica.



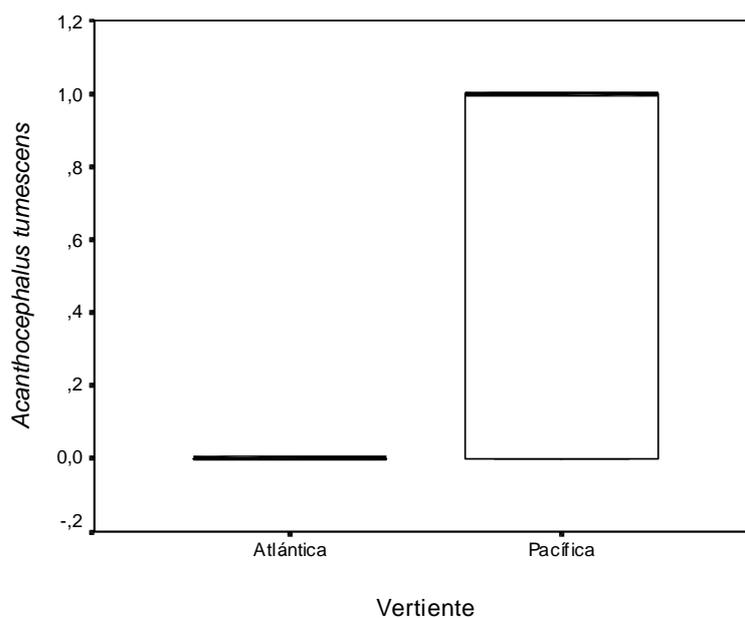
El gráfico que muestra la presencia de *Corynosoma* sp. en las vertientes indica que no existe gran variación entre los ambientes de ambas vertientes (**figura 90**).

Figura 90: Presencia de *Corynosoma* sp. entre los ambientes de la vertiente Atlántica y Pacífica.



El gráfico que muestra la presencia de *A. tumescens* entre las vertientes indica que esta especie parásita se distribuye principalmente en ambientes de la vertiente Pacífica, indicando que esta especie es la responsable de la discriminación entre las vertientes (figura 91).

Figura 91: Presencia de *Acanthocephalus tumescens* entre los ambientes de la vertiente Atlántica y Pacífica.



DISCUSIÓN

El parasitismo generalmente es asociado con mortalidades y efectos deletéreos en los anfípodos (Hirsch, 1980; Uznanski y Nickol, 1980; Duclos et al., 2006; Hudson et al., 2006). Por ejemplo, la presencia de microsporidios, rickettsias, hongos, cestodes y acantocéfalos sería la causa de la declinación de las poblaciones del anfípodo *Diporeia* spp. en los lagos Michigan y Huron (Messick et al., 2004).

Las 19 especies asociadas a *Hyalella* spp. encontradas en este estudio, son las primeras citas sobre registros de epibiontes y endoparásitos en este anfípodo en los lagos andino patagónicos. Los seis epibiontes correspondieron a ciliados (peritríquidos y foliculínidos), digeneos (notocotílicos, *Catatropis chilinae* y *Notocotylus biomphalariae*) y rotíferos y los 13 endoparásitos a microsporidios (*Thelohania* sp. y *Microsporidium* sp.), digeneos (microfálido sp. 1), cestodes (ciclofilídeos sp. 1, sp. 2, sp. 3, sp. 4), nematodes (acuárido sp. 1 y *Hedruris* sp.) y acantocéfalos (*Acanthocephalus tumescens*, *Pomphorhynchus patagonicus*, *Corynosoma* sp. y *Polymorphus* sp.). En Argentina, los registros previos indican la presencia de microsporidios (*Microsporidium* sp., *Thelohania* sp.), gregarinas (Eugregarinida) y nematodes (*Gastromermis* sp.) en *Hyalella curvispina* de la provincia de Buenos Aires (García y Camino, 1987).

Excepto por los monogéneos, se registraron especímenes de todos los grupos de macroparásitos. La riqueza específica presentó los mayores valores en cuerpos de agua del parque nacional Laguna Blanca con hasta ocho especies por ambiente. Este parque nacional es un sitio RAMSAR creado por la riqueza y la abundancia de aves y la presencia de numerosos sitios utilizados para la nidificación (Ortubay et al., 2006b). Además, en este parque existen anfibios endémicos tales como *Atelognathus patagonicus* y *Atelognathus praebasalticus* (Daciuk, 1968; Ortubay et al., 2006a) y se han introducido especies de peces tales como *Percichthys trucha*, *Percichthys colhuapiensis*, *Salmo trutta* y *Oncorhynchus mykiss* (Ortubay et al., 2006a). La abundancia de las poblaciones de aves, la introducción de peces y la existencia de anfibios endémicos, entre otras características, contribuiría con los altos valores de riqueza específica de parásitos encontrada.

Con respecto a los epibiontes, generalmente los ciliados como *Epistylis* sp. son encontrados sobre numerosos organismos acuáticos, e incluso sobre las branquias de los peces (Lom y Dyková, 1992). Apostomados, conotríquidos (*Chilodochona* sp.) y peritríquidos (*Vorticella* sp.) han sido registrados sobre las branquias y sobre los apéndices bucales de los decápodos *Artemesia longinaris* y *Pleoticus muelleri* (Martorelli y Sardella, 1998; Martorelli, 2002). En el isópodo de agua dulce *Asellus aquaticus* se

registraron diversas especies de peritríquidos principalmente sobre los apéndices bucales, las branquias y los primeros segmentos (Cook et al., 1998) y en los anfípodos del género *Gammarus* se han registrado peritríquidos en cuerpos de agua dulce de Irlanda (Dunn y Dick, 1998). En los lagos patagónicos, sólo se han reportado ciliados planctónicos, especialmente abundantes a mediados del verano (Modenutti y Pérez, 2001).

Los foliculínidos son ciliados lorizados, sésiles, con estados larvales migratorios vermiformes, con prominentes alas peristomiales y ciliatura bucal, mayoritariamente marinos (Corliss, 1979). En Argentina, su conocimiento es escaso y los registros corresponden a varias especies marinas (Ringuelet, 1955) y a dos especies de agua dulce (Dioni, 1972; Vucetich, 1972).

El ciclo de vida de las especies de notocotílidos incluye a caracoles como hospedadores intermediarios que liberan cercarias que se enquistan en el ambiente sobre la vegetación o sobre los caparazones de caracoles, mientras que los hospedadores definitivos pueden ser aves o roedores (Flores y Brugni, 2002). Particularmente, las cercarias de *C. chilinae* emergen del caracol *Chilina dombeyana* (Flores y Brugni, 2002) y los adultos fueron registrados en las aves *Chloephaga picta* y *Anas platyrhynchos* (Flores, 2005) y las cercarias de *N. biomphalariae* emergen del caracol *Biomphalaria peregrina* y los adultos fueron registrados en las aves *Anas* sp. y *Gallus gallus* (Flores y Brugni, 2005).

Los rotíferos utilizan una variedad de ambientes y son casi todos organismos de vida libre y muy abundantes en agua dulce, aunque también existen unas pocas especies parásitas y epizoicas (Cheng, 1986; Dunn y Dick, 1998; Wallace, 2002). Están adaptados a un amplio rango de condiciones ecológicas y si bien incluyen entre las especies de vida libre a organismos terrestres, pelágicos y bentónicos, estos últimos son la mayoría, ubicándose frecuentemente en el fondo o sobre la vegetación acuática siendo algunos de ellos sésiles. Es un taxón con pocas especies, la mayoría cosmopolitas (Hurlbert, 1977; Wallace, 2002), distribución que ha sido atribuida a los huevos en dormancia y a que los adultos en desecación son fácilmente llevados por animales o el viento, pudiendo permanecer por grandes periodos en condiciones extremas (Hyman, 1951). Al igual que en este estudio hay citas de rotíferos en cavidades branquiales de crustáceos como el de *Anomopus chasmagnathi* en el cangrejo *Chasmagnatus granulata* (Mañe-Garzón y Montero, 1973) y el de *Lecane branchicola* en el cangrejo *Potamon fluviatile* (Fontaneto et al., 2004).

Si bien los organismos epibiontes registrados en este estudio podrían ser inespecíficos para la utilización de un sustrato, pudiendo ubicarse en cualquier parte del cuerpo del anfípodo y en cualquier otra especie hospedadora, hay especies que presentan su ciclo de vida relacionado con un hospedador y son altamente especializadas tendiendo a presentar una ubicación más restringida (Cook et al., 1998).

Con respecto a los endoparásitos, los microsporidios parasitan a todos los grupos animales (Lom y Dyková, 1992) y presentan transmisión oral y transovárica (Messick et al., 2004). En la especie de anfípodo de agua dulce, *Gammarus duebeni*, el microsporidio *Pleistophora mulleri* produce distintos efectos patogénicos (Fielding et al., 2005) y *Nosema granulosis* induce feminización (Rodgers-Gray et al., 2004). El registro de especies de los géneros *Microsporidium* y *Thelohania* en anfípodos del género *Hyalella* en ambientes andinos patagónicos es similar al de *H. curvispina* de la provincia de Buenos Aires (García y Camino, 1987), en la cual también se encontraron especies de estos dos géneros.

Los microfálidos generalmente utilizan tres hospedadores, un molusco como primer intermediario, un artrópodo como segundo intermediario y un vertebrado como definitivo (Schell, 1985). Algunas especies registradas en anfípodos de albufera son *Levinseniella tridigitata*, *Levinseniella propinqua*, *Microphallus papillorobustus*, *Microphallus hoffmanni* y *Maritrema subdolum* (Thomas et al. 1996c, 1998 Kostadinova y Gibson, 1994) y en anfípodos de agua dulce son *Microphallus gracilis* y *Maritrema pirenaica* (Schell, 1985). Los únicos registros de microfálidos en crustáceos de Argentina son *Microphallus szidati* y *Maritrema bonaerensis* en los decápodos *Cyrtograpsus angulatus* y *Chasmagnatus granulata* (Martorelli, 1986; Etchegoin y Martorelli, 1997). El microfálido sp. 1 registrado en este estudio utilizaría a especies del género *Hyalella* como segundo hospedador intermediario y probablemente usaría a aves como hospedadores definitivos.

Los adultos de los ciclofilídeos son parásitos de anfibios, reptiles, aves y mamíferos y su ciclo de vida se caracteriza porque los huevos eclosionan cuando son ingeridos por un hospedador intermediario. Posteriormente se libera una oncosfera que penetra la pared del tubo digestivo y se transforma en la única larva que presenta el ciclo, un cisticercoide que es un tipo de metacestode (Roberts y Janovy, 2005). Los cisticercoides poseen el escolex completamente desarrollado e invaginado en su cuerpo (Roberts y Janovy, 2005). Estudios previos indican la patogenicidad del ciclofilídeo *Microsomacanthus hopkinsi* en el anfípodo dulceacuícola *Hyalella azteca* (Kokkotis y McLaughlin, 2006). Los cuatro ciclofilídeos registrados en este estudio utilizarían a los anfípodos como hospedadores intermediarios y sus hospedadores definitivos en la Patagonia serían posiblemente aves acuáticas.

Los acuáridos tienen dos hospedadores, las larvas parasitan a artrópodos, que son infectados por la ingestión de huevos y en ellos ocurren las mudas (Anderson, 2000). Los adultos generalmente se ubican en la molleja de las aves, que son sus hospedadores definitivos y algunas especies de acuáridos han sido asociadas con el debilitamiento y la muerte de estos hospedadores (Fox et al., 1974). En infecciones experimentales en el anfípodo *Hyalella azteca*, se ha estudiado el desarrollo de larvas del acuárido *Streptocara cassicaudata* (Laberge y McLaughlin, 1989). Las especies del género *Hedruris* parasitan

generalmente como adultos a anfibios y reptiles, aunque también hay registros de peces como hospedadores definitivos (Moravec, 1998), tal es el caso en Patagonia donde los adultos de *Hedruris* sp. parasitan a peces autóctonos e introducidos (Ortubay et al., 1994). Los hospedadores intermediarios de las especies de *Hedruris* son crustáceos, como especies de isópodos del género *Asellus*, aunque no existen registros de anfípodos parasitados (Moravec, 1998). Los nematodos (acuárido sp. 1 y *Hedruris* sp.) utilizarían a los anfípodos como hospedadores intermediarios y los definitivos serían aves para los primeros y peces o anfibios para la segunda.

La mayoría de los endoparásitos registrados utilizan a los anfípodos como hospedadores intermediarios siendo transmitidos por depredación hacia sus hospedadores definitivos. Tal como se ha demostrado en otros ambientes, estos endoparásitos además, podrían ser patogénicos para los anfípodos y/o provocar alteraciones en su comportamiento.

De las cuatro especies de acantocéfalos registradas, *Corynosoma* sp. y *Polymorphus* sp. son citados por primera vez en anfípodos. Los hospedadores definitivos de ambas especies son desconocidos, sin embargo otros estudios indican que podrían ser distintas especies de aves acuáticas (Crompton y Nickol, 1985; Aznar et al., 2006). *Corynosoma* sp. fue registrada en 24 ambientes, desde el lago Los Barriales (38°27'S - 68°44'O) en la provincia de Neuquén hasta el lago Fagnano (54°30'S - 68°38'O) en la provincia de Tierra del Fuego. *Polymorphus* sp. se registró en siete ambientes, todos ellos localizados en el parque nacional Laguna Blanca (38°58'S - 39°06'S; 70°22'O - 70°49'O) en la provincia del Neuquén.

Ambas especies son alogénicas madurando en aves, por lo tanto son mejores colonizadoras y tienen un mayor rango de distribución que las autogénicas, que completan el ciclo de vida enteramente en el cuerpo de agua. *Corynosoma* sp. presentó el mayor rango de distribución de las cuatro especies de acantocéfalos. El rango de distribución acotado de *Polymorphus* sp., pese a que es una especie alogénica, podría ser más amplio y es necesario realizar un mayor número de muestreos para confirmarlo.

Las larvas de *A. tumescens* fueron registradas en siete ambientes. Esta especie ha sido reportada en ambientes de agua dulce tanto en Chile como en Argentina (Torres et al., 1990, 1992; Semenas y Trejo, 1997). *Acanthocephalus tumescens* utiliza a distintas especies de peces como hospedadores definitivos (Ortubay et al., 1994) y tanto las especies autóctonas como las introducidas pueden funcionar como hospedadores sustentables para el parásito (Rauque et al., 2003). Las larvas de *P. patagonicus* fueron registradas únicamente en el lago Machónico (40°20'S - 71°33'O) en la provincia del Neuquén. Esta especie de acantocéfalo, tiene un rango de distribución restringido a la Patagonia argentina (Kennedy, 2003) y sólo madura en peces nativos ya que los introducidos actúan como un sumidero para el parásito (Trejo, 1994). Se ha mencionado

que los parásitos más específicos tienen generalmente un rango de distribución menor (Kennedy, 2006b). En este sentido, la menor flexibilidad de *P. patagonicus* en el uso de hospedadores, podría ser una de las causas de su rango de distribución más acotado que el de *A. tumescens*.

Los peritricóquidos y *Corynosoma* sp. fueron los más distribuidos. La amplia distribución de los peritricóquidos puede ser ocasionada por su hábito de vida (epibionte) y porque probablemente ocurren no sólo en los anfípodos sino también sobre otros sustratos y son comunes en verano (Martorelli y Sardella, 1998). El carácter alogénico de *Corynosoma* sp. y la utilización de aves acuáticas, probablemente migradoras, explicarían su distribución. La menor distribución del ciclofilídeo sp. 4 y del microfárido sp. 1, ambos alogénicos, requiere la realización de futuros estudios que determinen la identidad de los hospedadores definitivos.

Características de los cuerpos de agua como la altitud, la profundidad, la latitud, el tipo de fondo, la vegetación circundante y la distribución de los hospedadores han sido considerados como posible causa de las variaciones de la riqueza de los parásitos en los cuerpos de agua (Esch y Fernández, 1994; Flores, 2005). Por ejemplo, Väyrynen et al. (2000) predicen que a mayor superficie del lago menor será la prevalencia de los parásitos. En organismos de vida libre, se ha registrado que la densidad de macro invertebrados acuáticos en ríos de la Patagonia decrece cuando aumenta la latitud (Miserendino, 2001). Si bien en los parásitos se ha encontrado este patrón y se atribuye a una mayor velocidad evolutiva en los trópicos por el aumento de los nichos disponibles y del potencial para la especialización (Rohde, 1978b), también se ha mencionado que el aumento de la riqueza de especies parásitas en los trópicos no necesariamente implica un aumento de las especies parásitas por hospedador (Combes, 1995). En este estudio, fue encontrado un patrón decreciente de la riqueza de endoparásitos y de organismos asociados a los anfípodos desde el este hacia el oeste y desde el norte hacia el sur.

El análisis de la similitud, independientemente de que se utilicen todos los organismos asociados o los endoparásitos, produjo agrupaciones similares. Las lagunas del parque nacional Laguna Blanca conforman un grupo relativamente homogéneo. La presencia de parásitos exclusivos como *Polymorphus* sp. puede ayudar a explicar este agrupamiento. En los otros grupos, algunos de ellos compuestos por un único ambiente, se reunieron cuerpos de agua con características diferentes y por lo tanto es difícil explicar su agrupamiento. Aspectos como el pequeño tamaño de muestra, las características ambientales o las de los hospedadores definitivos pueden influir en estos agrupamientos. Solamente en los casos de la laguna Antonio (parque nacional Laguna Blanca) y el lago Roca (provincia de Tierra del Fuego) conformados ambos por un ambiente, el carácter

transitorio, la poca profundidad y la ausencia de plantas acuáticas en sus costas para la primera y la latitud para la segunda, podrían explicar su posición en el agrupamiento.

El análisis discriminante indicó que *A. tumescens* se distribuyó preferentemente en los ambientes de vertiente Pacífica. Además, datos no publicados indican que esta especie parásita presenta mayores valores de prevalencia en *G. maculatus* en estos mismos ambientes. Este fenómeno podría estar relacionado con la historia de vida de los parásitos, el uso de hospedadores autogénicos que limitaría la capacidad de dispersión y la presencia de *P. trucha* que genera diferencias en el ensamble de especies de peces.

Si bien los organismos registrados en este estudio utilizaron distintas localizaciones en los anfípodos, la mayoría fueron encontrados en el hemocele (diez organismos sobre 19), conformando un gremio. Los individuos de este gremio podrían presentar interacciones entre ellos, dependiendo de las rutas de transmisión. Se ha mencionado una serie de hipótesis que explicarían la riqueza de parásitos en un hospedador, entre ellas algunas relacionadas con la dieta (Combes, 1995). En *Hyaella*, esta hipótesis podría explicar el alto número de endoparásitos registrados en el hemocele respecto de las otras localizaciones, considerando que los anfípodos son especies claves para las cadenas tróficas (Kennedy, 2006b) y que la depredación de los hospedadores es una estrategia que les permite a los parásitos alcanzar a los depredadores tope.

CONCLUSIONES

Se capturaron anfípodos pertenecientes al género *Hyaella* en 43 ambientes localizados entre las provincias de Neuquén (lago Los Barriales; 38°27'S - 68°44'O) y de Tierra del Fuego (lago Roca; 54°55'S - 68°30'O). De los ambientes relevados, seis fueron transitorios y 37 permanentes.

La mayor parte de los estudios se concentraron en ambientes de la provincia de Río Negro, la bahía Verde del lago Mascardi (41°17'S; 71°38'O), ambiente permanente y con peces y en las lagunas Fantasma (41°17'S; 71°34'O) y Los Juncos (41°03'; 71°00'), ambientes temporarios sin peces. Este último ambiente permaneció con agua en los dos años de muestreo.

Se registraron cuatro especies de acantocéfalos, dos de ellas, *Acanthocephalus tumescens* y *Pomphorhynchus patagonicus* utilizan a peces como hospedadores definitivos y las dos restantes, *Corynosoma* sp. y *Polymorphus* sp. utilizarían a aves. Todas las especies usan a *Hyaella* spp. como hospedador intermediario. De las dos especies de acantocéfalos autógenas, *A. tumescens* estuvo más distribuida que *P. patagonicus* mientras que entre las alogénicas, *Corynosoma* sp. estuvo más distribuida que *Polymorphus* sp., siendo estas dos últimas especies citadas por primera vez en anfípodos en Patagonia.

Los anfípodos parasitados por *Corynosoma* sp. y por *A. tumescens* mostraron fototropismo positivo y fueron generalmente más oscuros, observándose la hemolinfa por transparencia de su cutícula. Los cistacantos de *Corynosoma* sp. fueron de color rojo mientras que los de *A. tumescens* fueron de color marrón claro. Los individuos infectados por *Corynosoma* sp. mostraron igual tasa de actividad que los sanos y presentaron una menor concentración de carotenoides, correspondiéndose los valores de absorbancia encontrados, con los hallados para β -carotenos y astaxantinas. Estos cambios pueden tener un rol importante ayudando a la transmisión de las larvas de acantocéfalos desde el hospedador intermediario hacia el definitivo, debido a que aumentan el riesgo de depredación.

Los cistacantos de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. fueron más frecuentes en los anfípodos no apareados y en las hembras sin gónadas mientras que las acantelas de ambas especies estuvieron similarmente distribuidas entre los anfípodos no apareados y apareados y entre las hembras con huevos, con ovocitos y sin gónadas. Algunos cistacantos de *Corynosoma* sp. fueron encontrados en anfípodos que presentaron una combinación de caracteres morfológicos masculinos y femeninos como aumento del

tamaño de los gnatopodos y presencia de espinas curvas en el primer par de urópodos, papilas genitales, oostegitos y huevos o crías indicando que la infección puede inducir intersexualidad. Estos patrones indican que solamente la presencia de cisticantos produciría alteraciones en el comportamiento reproductivo, en la oogénesis y en la morfología de los anfípodos.

Acanthocephalus tumescens y *P. patagonicus* fueron transmitidas experimentalmente desde el pez nativo *Galaxias maculatus* (puyen chico) hacia especies de peces ictiófagas, la nativa *Percichthys trucha* y la introducida *Oncorhynchus mykiss*. Las tasas de transmisión estimadas fueron de 6,9% para *P. trucha* (*A. tumescens*) y de 5,6% para *O. mykiss* (*P. patagonicus*). En la infección en *P. trucha* con *A. tumescens*, ambos sexos fueron transmitidos y no se registró crecimiento ni maduración de los individuos.

Galaxias maculatus actuaría como un vehículo para la transmisión en ambas especies de acantocéfalos. Sin embargo, su rol en la transmisión hacia los peces depredadores sería menos importante para *P. patagonicus*, considerando el estatus que tienen las especies de peces pequeños en los ciclos de vida de ambos acantocéfalos.

En los tres ambientes muestreados mensualmente, la bahía Verde del lago Mascaradi y las lagunas Fantasma y Los Juncos, se encontraron ciclos de vida estacionales en los anfípodos, sin embargo los de la laguna Los Juncos presentan mayores similitudes con los de la bahía Verde, dado que en ambos ambientes la liberación de crías ocurriría desde finales del invierno y hasta principios del otoño. Estas similitudes podrían atribuirse a la estabilidad relacionada con la permanencia del agua en ambos ambientes.

En las lagunas Fantasma y Los Juncos, los anfípodos presentaron los mayores valores de prevalencia de *Corynosoma* sp., la única especie de acantocéfalo registrada, en la primavera, sin embargo en la primera los valores fueron menos variables. *Corynosoma* sp. infectó a todos los estados de desarrollo y a casi todas las clases de longitud de los anfípodos, sin embargo se distribuyó preferentemente en los machos más grandes en la laguna Fantasma y en los indeterminados de tamaño intermedio a grande en la laguna Los Juncos.

En la bahía Verde del lago Mascaradi, se registraron *A. tumescens* y *Corynosoma* sp., la primera infectó preferentemente a los anfípodos juveniles más pequeños en invierno mientras que *Corynosoma* sp. infectó a los machos de tamaño intermedio en primavera. Las segregaciones encontradas en la infección estacional y por tamaño y por estado de desarrollo del hospedador ocurrirían como consecuencia de que estas especies de acantocéfalos presentan rutas de transmisión diferentes y ocasionarían los bajos valores de prevalencia encontrados en las infecciones mixtas.

En los tres ambientes, la infección con *Corynosoma* sp. fue estacional con sus mayores valores en primavera, sin embargo la bahía Verde del lago Mascardi y la laguna Los Juncos presentaron mayores similitudes. Este patrón puede estar asociado con una mayor estabilidad debido a la falta de sequías estacionales como ocurre en la laguna Fantasma.

Los cistacantos de *A. tumescens* fueron más grandes y presentaron mayores variaciones en su volumen que los de *Corynosoma* sp., lo que indicaría que los primeros tienen mayor plasticidad. El análisis de la competencia intra e interespecífica indica que sólo los cistacantos de *A. tumescens*, presentaron competencia en infecciones múltiples (competencia intraespecífica) que puede deberse a su mayor volumen y a las limitaciones espaciales en el hemocele del anfípodo.

Los cistacantos de *A. tumescens* y de *Corynosoma* sp. fueron más grandes en los anfípodos más grandes, fenómeno que puede ser atribuido al mayor volumen del hospedador que otorgaría mayor espacio y más recursos para los parásitos. Las variaciones estacionales del volumen presentaron sus mayores valores en primavera y los menores en otoño e invierno. Estos fenómenos pueden influir en la transmisión, considerando que en primavera cuando los cistacantos son más grandes, tendrían mayores posibilidades de transmitirse y como consecuencia, los adultos serían más grandes, alcanzarían la maduración en menor tiempo y producirían mayor número de huevos.

En ambas especies de acantocéfalos, las distintas rutas de transmisión y la presencia de segregaciones en la infección serían las causas que evitarían la competencia interespecífica.

Además de las cuatro especies de acantocéfalos (*A. tumescens*, *P. patagonicus*, *Corynosoma* sp. y *Polymorphus* sp.), se registraron 15 organismos asociados a *Hyalella* spp., entre ellos seis epibiontes (peritríquidos, foliculínidos, notocotílidos, *Catantopis chilinae*, *Notocotylus biomphalariae* y rotíferos) y nueve endoparásitos (*Thelohania* sp., *Microsporidium* sp., microfálido sp. 1, ciclofilídeos sp. 1, sp. 2, sp. 3, sp. 4, acuárido sp. 1, *Hedruris* sp.).

La riqueza específica de los endoparásitos y de los organismos asociados presentó un promedio de 2,86 y de 4,45, respectivamente y decreció desde el este hacia el oeste y desde el norte hacia el sur.

Los peritríquidos y *Corynosoma* sp. fueron los más distribuidos, la amplia distribución de los primeros puede ser atribuida a su carácter de epibionte irrestricto y la de la segunda, a su carácter de alogénica. A pesar de que el ciclofilídeo sp. 4, el microfálido sp. 1 y *Polymorphus* sp. son alogénicos, estuvieron escasamente distribuidos.

El análisis de la similitud indicó que las lagunas del parque nacional Laguna Blanca conforman un grupo relativamente homogéneo, probablemente relacionado con la presencia de parásitos exclusivos como *Polymorphus* sp. En los otros grupos, algunos de ellos compuestos por un único ambiente, se reunieron cuerpos de agua con características muy diferentes que no permiten explicar claramente su posición en el agrupamiento. Solamente en los casos de la laguna Antonio (parque nacional Laguna Blanca) y el lago Roca (provincia de Tierra del Fuego) conformados ambos por un ambiente, el carácter transitorio, la poca profundidad y la ausencia de plantas acuáticas en sus costas para la primera y la latitud para la segunda, podrían explicar su posición en el agrupamiento.

Acanthocephalus tumescens se distribuyó preferentemente en los ambientes de vertiente Pacífica. Este fenómeno podría ser influenciado por la historia de vida de los parásitos, el uso de hospedadores autogénicos que limitaría la capacidad de dispersión y diferente ensamble de especies de peces como *P. trucha*.

Las especies de acantocéfalos analizadas presentaron en los ambientes acuáticos andino patagónicos complejas estrategias que facilitarían la transmisión hacia los hospedadores definitivos que incluyen alteraciones en el comportamiento (fototropismo), en la morfología (carotenoides) y en la anatomía (intersexualidad) y segregación estacional, por tamaño y por estados de desarrollo del hospedador intermediario.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adamo, S. A., 2002.** Modulating the modulators: parasites, neuromodulators and host behavioral changes. *Brain, Behavior and Evolution*, 60: 370-377.
- Agresti, A., 2002.** Categorical data analysis. John Wiley and Sons Press, New York, 710 pp.
- Aizen, M. A. & C. Ezcurra, 1998.** High incidence of plant-animal mutualisms in the woody flora of the temperate forest southern South America: biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral*, 8: 217-236.
- Alibert, P., L. Bollache, D. Corberant, V. Guesdon & F. Cézilly, 2002.** Parasitic infection and developmental stability: fluctuating asymmetry in *Gammarus pulex* infected with two acanthocephalan species. *Journal of Parasitology*, 88: 47-54.
- Alonso, C., V. Rocco, J. P. Barriga, M. A. Battini & H. Zagarese, 2004.** Surface avoidance by freshwater zooplankton: field evidence on the role of ultraviolet radiation. *Limnology and Oceanography*, 49: 225-232.
- Amato, J. F. R., S. B. Amato, P. B. Araujo & A. F. Quadros, 2003.** First report of pigmentation dystrophy in terrestrial isopods, *Atlantoscia floridana* (van Name) (Isopoda, Oniscidea), induced by larval acanthocephalans. *Revista Brasileira de Zoología*, 20: 711-716.
- Amin, O. M., 1985.** Classification en Biology of the Acanthocephala. D. W. T. Crompton & B. B. Nickol Edits. Cambridge University Press, Cambridge, 27-72.
- Amin, O. M., 1988.** Acanthocephala from lake fishes in Wisconsin: on the ecology of *Leptorhynchoides thecatus* (Rhadinorhynchidae). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 55: 252-255.
- Amin, O. M., L. A. Burns & M. J. Redlin, 1980.** The ecology of *Acanthocephalus parksidei* Amin, 1975 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in its isopod intermediate host. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 47: 37-46.
- Anderson, R. C., 2000.** Nematode parasites of vertebrates, their development and transmission. CABI Publishing, Cambridge, 650 pp.
- Añón Suárez, D., 1991.** Distribución del bentos del lago Escondido (Río Negro, Argentina) con especial énfasis en los quironómidos (Diptera, Chironomidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26: 1-9.
- Añón Suárez, D., 1997.** Estructura y dinámica de la taxocenosis Chironomidae (Diptera, Nematocera) de un lago Andino. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 181 pp.
- Armenta, R. E., I. Guerrero-Lagarreta & S. Huerta, 2002.** Extracción de caroproteínas a partir de residuos de camarón fermentados. *Revista Mexicana de Ingeniería Química*, 1: 49-55.
- Ashley, D. C. & B. B. Nickol, 1989.** Dynamics of the *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala) suprapopulation in a Great Plains reservoir. *Journal of Parasitology*, 75: 46-54.
- Awachie, J. B. E., 1966.** The development and life history of *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788 (Acanthocephala). *Journal of Helminthology*, 40: 11-32.
- Awachie, J. B. E., 1967.** Experimental studies on some host-parasite relationships of the Acanthocephala. Co-invasion of *Gammarus pulex* by *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788 and *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782). *Acta Parasitologica Polonica*, 15: 69-74.

- Aznar, F. J., G. Pérez-Ponce de León & J. A. Raga, 2006.** Status of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) based on anatomical, ecological, and phylogenetic evidence with the erection of *Pseudocorynosoma* n. gen. *Journal of Parasitology*, 92: 548-564.
- Bakker, T. C. M., D. Mazzi & S. Zala, 1997.** Parasite-induced changes in behavior and colour make *Gammarus pulex* more prone to fish predation. *Ecology*, 78: 1098-1104.
- Balseiro, E. & B. Modenutti, 1990.** Zooplankton dynamics of lake Escondido (Río Negro, Argentina) with special reference to a population of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Calanoidea). *International Review für Hydrobiologie*, 75: 475-491.
- Barger, M. & B. B. Nickol, 1998.** Structure of *Leptorhynchoides thecatus* and *Pomphorhynchus bulbocolli* (Acanthocephala) eggs in habitat partitioning and transmission. *Journal of Parasitology*, 83: 534-537.
- Barger, M. & B. B. Nickol, 1999.** Effects of coinfection with *Pomphorhynchus bulbocolli* on development of *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala) in amphipods (*Hyaella azteca*). *Journal of Parasitology*, 85: 60-63.
- Barnard, C. J., 1990.** Parasitic relationships en Parasitism and host behaviour. C. J. Barnard & J. M. Behnke Edits. Taylor and Francis Press, London, 1-33.
- Barrett, J. & P. E. Butterworth, 1968.** The carotenoids of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala) and its intermediate host, *Gammarus pulex*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 27: 575-581.
- Barriga, J. P., M. A. Battini, P. J. Macchi, D. Milano & V. E. Cussac, 2002.** Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 36: 345-359.
- Bastidas, M. A., 2003.** Distribución de tecamebianos y rotíferos en las zonas litoral y pelágica del lago Escondido. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional del Comahue, 99 pp.
- Bates, R. M. & C. R. Kennedy, 1990.** Interactions between the acanthocephalans *Pomphorhynchus laevis* and *Acanthocephalus anguillae* in rainbow trout: testing an exclusion hypothesis. *Parasitology*, 100: 435-444.
- Batten, P. J. & D. L. DeGiusti, 1949.** A gregarine parasite in the amphipod, *Hyaella azteca*. *Journal of Parasitology*, 35: 31.
- Bauer, A., S. Trouvé, A. Grégoire, L. Bollache & F. Cézilly, 2000.** Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on the behaviour of native and invader gammarid species. *International Journal for Parasitology*, 30: 1453-1457.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend, 1987.** Ecología, individuos, poblaciones y comunidades. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 886 pp.
- Bello, M. T., 2002.** Los peces autóctonos de la Patagonia Argentina. Distribución natural. Cuadernos Universitarios CRUB N° 43, Universidad Nacional del Comahue, 54 pp.
- Benesh, D. P., L. M. Duclos & B. B. Nickol, 2005.** The behavioral response of amphipods harbouring *Corynosoma constrictum* (Acanthocephala) to various components of light. *Journal of Parasitology*, 91: 731-736.

- Bentley, C. R. & H. Hurd, 1993.** *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala): elevation of haemolymph protein concentrations in the intermediate host, *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *Parasitology*, 107: 193-198.
- Bethel, W. M. & J. C. Holmes, 1973.** Altered evasive behavior and responses to light in amphipods harboring acanthocephalan cystacanths. *Journal of Parasitology*, 59: 945-956.
- Bethel, W. M. & J. C. Holmes, 1974.** Correlation of development of altered evasive behavior in *Gammarus lacustris* (Amphipoda) harboring cystacanths of *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) with the infectivity to the definitive host. *Journal of Parasitology*, 60: 272-274.
- Bethel, W. M. & J. C. Holmes, 1977.** Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behavior induced by larval acanthocephalans. *Canadian Journal of Zoology*, 55: 110-115.
- Boero, J. J. & J. E. Led, 1968.** El parasitismo de la fauna autóctona III. Los parásitos de las aves argentinas. *Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Plata*, 10: 97-129.
- Boero, J. J. & J. E. Led, 1971.** El parasitismo de la fauna autóctona V. Los parásitos de las aves argentinas. *Analecta Veterinaria*, 3: 91-103.
- Bollache, L. & F. Cézilly, 2004.** State-dependent pairing behaviour in male *Gammarus pulex* (L.) (Crustacea, Amphipoda): effects of time left to moult and prior pairing status. *Behavioural processes*, 66: 134-137.
- Bollache, L., G. Gambade & F. Cézilly, 2001.** The effects of two acanthocephalan parasites, *Pomphorhynchus laevis* and *Polymorphus minutus*, on pairing success in male *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49: 296-303.
- Bollache, L., T. Rigaud & F. Cézilly, 2002.** Effects of two acanthocephalan parasites on the fecundity and pairing status of female *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Invertebrate Pathology*, 79: 102-110.
- Bonetto, A. A., W. Dioni & P. Depetris, 1971.** Investigaciones limnológicas en la cuenca del Río Manso y Lago Mascardi. Publicación N° 4, Departamento de Recursos Naturales y Energía. Fundación Bariloche, 63 pp.
- Brock, M. A., D. L. Nielsen, R. J. Shiel, J. D. Green & J. D. Langley, 2003.** Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology*, 48: 1207-1218.
- Brusca, R. C. & G. J. Brusca, 2003.** *Invertebrates*. Sinauer Associates Press, Sunderland, 880 pp.
- Bush, A. O., R. W. Heard & R. M. Overstreet, 1993.** Intermediate host as source communities. *Canadian Journal of Zoology*, 71: 1358-1363.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz & A. W. Shostak, 1997.** Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83: 575-583.
- Cabrera, A. L. & A. Willink, 1980.** *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Serie de Biología, Monografía N° 13, 122 pp.
- Canevari, M., P. Canevari, G. R. Carrizo, G. Harris, J. R. Mata & R. J. Straneck, 1991.** Nueva guía de aves argentinas, Tomo II, Fundación Acindar, Buenos Aires, 411 pp.

- Casett, M. A., F. R. Momo & A. D. N. Giorgi, 2001.** Dinámica poblacional de dos especies de anfípodos y su relación con la vegetación acuática en un microambiente de la cuenca del Río Luján (Argentina). *Ecología Austral*, 11: 79-85.
- Cavalier-Smith, T., 1998.** A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews*, 73: 203-266.
- Cavalieri, F., 1977.** Amphipoda en Biota acuática de Sudamérica Austral. S. H. Hurlbert Edit. San Diego State University Press, San Diego, 154-156.
- Cézilly, F., A. Gregoire & A. Bertin, 2000.** Conflict between co-occurring manipulative parasites? An experimental study of the joint influence of two acanthocephalan parasites on the behaviour of *Gammarus pulex*. *Parasitology*, 120: 625-630.
- Cheng, T. C., 1986.** General parasitology. Academic Press College Division, Orlando, 827 pp.
- Choisy, M., S. P. Brown, K. D. Lafferty & F. Thomas, 2003.** Evolution of trophic transmission in parasites: why add intermediate host? *The American Naturalist*, 162: 172-181.
- Chubb, J. C., 1982.** Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. IV. Adult Cestoda, Nematoda, and Acanthocephala. *Advances in Parasitology*, 20: 1-292.
- Combes, C. 1995.** Parasite distribution en Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions. C. Combes Edit. University of Chicago Press, Chicago, 112-146.
- Conover, W. J., 1980.** Practical nonparametric statistics. John Wiley & Sons Press, New York, 493 pp.
- Cook, J. A., J. C. Chubb & C. J. Veltkamp, 1998.** Epibionts of *Asellus aquaticus* (L.) (Crustacea, Isopoda): an SEM study. *Freshwater Biology*, 39: 423-438.
- Corliss, J. O., 1979.** The ciliated protozoa, characterization, classification and guide to the literature. Pergamon Press, Oxford, 455 pp.
- Cothran, R. D., 2004.** Precopulatory mate guarding affects predation risk in two freshwater amphipod species. *Animal Behaviour*, 68: 1133-1138.
- Crompton, D. W. T., 1985.** Reproduction en Biology of the Acanthocephala. D. W. T. Crompton & B. B. Nickol Edits. Cambridge University Press, Cambridge, 213-271.
- Crompton, D. W. T. & J. G. Harrison, 1965.** Observations on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) from a wildfowl reserve in Kent. *Parasitology*, 55: 345-355.
- Crompton, D. W. T. & B. B. Nickol, 1985.** Biology of the Acanthocephala. Cambridge University Press, Cambridge, 519 pp.
- Currey, R. J. C. & R. Poulin, 2006.** Do parasites affect burrowing depth and habitat choice of sand hoppers, *Talorchestia quoyana* (Amphipoda, Talitridae)? *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 40: 509-518.
- Cussac, V. E., S. Ortubay, G. Iglesias, D. Milano, M. E. Lattuca, J. P. Barriga, M. Battini & M. Gross, 2004.** The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography* 31: 103-121.
- Daciuk, J., 1968.** La fauna del parque nacional Laguna Blanca (estudio zo ecológico preliminar). *Anales de Parque Nacionales*, 11: 225-302.
- De Fina, A. L., 1972.** El clima de la región de los bosques andino-patagónicos argentinos en La región de los bosques andino-patagónicos, Dimitri Edit. INTA, Colección Científica, 35-50 pp.
- DeGiusti, D. L., 1949a.** Partial development of *Echinorhynchus coregoni* in *Hyalella azteca* and the cellular reaction of the amphipod to the parasite. *Journal of Parasitology*, 35: 31.

- DeGiusti, D. L., 1949b.** The life cycle of *Leptorhynchoides thecatus* (Linton), an acanthocephalan of fish. *Journal of Parasitology*, 35: 437-460.
- Dembitsky, V. M. & T. Rezanka, 1996.** Comparative study of the endemic freshwater fauna of lake Baikal-VII. Carotenoid composition of the deep-water amphipod crustacean *Acanthogammarus (Brachyuropus) grewingkii*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 114B: 383-387.
- DeMont, D. J. & K. C. Corkum, 1982.** The life cycle of *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) with some observations on parasite-induced, photophilic behavior in ostracods. *Journal of Parasitology*, 68: 125-130.
- Dezfuli, B., 2000.** Host-parasite interface between *Asellus aquaticus* (Isopoda) and larvae of *Acanthocephalus anguillae* (Acanthocephala). *Folia Parasitologica*, 47: 154-156.
- Dezfuli, B. & L. Giari, 1999.** Amphipod intermediate host of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala), parasite of water birds, with notes on ultrastructure of host-parasite interface. *Folia Parasitologica*, 46: 117-122.
- Dezfuli, B., E. Rossetti, C. Bellettato & B. Maynard, 1999.** *Pomphorhynchus laevis* in its intermediate host *Echinogammarus stammeri* in the river Brenta, Italy. *Journal of Helminthology*, 73: 95-102.
- Dezfuli, B., L. Giari & R. Poulin, 2000.** Species associations among larval helminths in an amphipod intermediate host. *International Journal for Parasitology*, 30: 1143-1146.
- Dezfuli, B., L. Giari & R. Poulin, 2001.** Costs of intra-specific and interspecific host sharing in acanthocephalan cystacanths. *Parasitology*, 122: 483-489.
- Dezfuli, B., S. Volponi, I. Beltrami & R. Poulin, 2002.** Intra- and interspecific density-dependent effects on growth in helminth parasites of the cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Parasitology*, 124: 537-544.
- Dezfuli, B., B. Maynard & T. A. Wellnitz, 2003.** Activity levels and predator detection by amphipods infected with an acanthocephalan parasites, *Pomphorhynchus laevis*. *Folia Parasitologica*, 50: 129-134.
- Díaz, M., 1994.** Fitoplancton de lagos andino-patagónicos y su relación con factores abióticos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, 178 pp.
- Diéguez, M. C. & E. Balseiro, 1998.** Colony size in *Conochilus hippocrepis*: defensive adaptation to predator size. *Hydrobiologia*, 387/388: 421-425.
- Dioni, W., 1972.** Un nuevo género de Folliculinidae de agua dulce: *Botticula ringueleti* n. gen. n. sp. del Río Paraná medio. *Acta Zoológica Lilloana*, 29: 309-315.
- Duclos, L. M., B. J. Danner & B. B. Nickol, 2006.** Virulence of *Corynosoma constrictum* (Acanthocephala: Polymorphidae) in *Hyalella azteca* (Amphipoda) throughout parasite ontogeny. *Journal of Parasitology*, 92: 749-755.
- Dunn, A. & J. Dick, 1998.** Parasitism and epibiosis in native and non-native gammarids in freshwater in Ireland. *Ecography*, 21: 593-598.
- Esch, G. W. & J. C. Fernández, 1993.** A functional biology of parasitism. Ecological and evolutionary implications. Chapman & Hall Press, London, 337 pp.
- Esch, G. W. & J. C. Fernández, 1994.** Snail-trematode interaction and parasite community dynamics in aquatic systems: a review. *American Midland Naturalist*, 131: 209-237.
- Esch, G., A. Bush & J. Aho, 1990.** Parasites communities: patterns and processes. Chapman & Hall Press, London, 335 pp.

- Etchegoin, J. A., 1997.** Sistemas parasitarios presentes en la albufera Mar Chiquita. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, 244 pp.
- Etchegoin, J. A., 2001.** Dinámica de los sistemas parasitarios en Reserva de biosfera Mar Chiquita, características físicas, biológicas y ecológicas. O. Iribarne Edit. Editorial Martín, Mar del Plata, 171-185.
- Etchegoin, J. A. & S. R. Martorelli, 1997.** Description of a new species of *Maritrema* (Digenea: Microphallidae) from Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina) with notes on its life cycle. *Journal of Parasitology*, 83: 709-713.
- Fauchier, J. & F. Thomas, 2001.** Interaction between *Gammarinema gammari* (Nematoda), *Microphallus papillorobustus* (Trematoda) and their common host *Gammarus insensibilis* (Amphipoda). *Journal of Parasitology*, 87: 1479-1481.
- Fielding, N. J., C. MacNeil, N. Robinson, J. T. A. Dick, R. W. Elwood, R. S. Terry, Z. Ruiz & A. M. Dunn, 2005.** Ecological impacts of the microsporidian parasite *Pleistophora mulleri* on its freshwater amphipod host *Gammarus duebeni celticus*. *Parasitology*, 131: 331-336.
- Flores, V., 2005.** Estructura comunitaria de digeneos larvales en *Chilina dombeiana* y *Heleobia hatcheri* (Mollusca, Gastropoda) de la región andino patagónica. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, 346 pp.
- Flores, V. & N. Brugni, 2002.** *Catatropis chilinae* n. sp. (Digenea: Notocotilidae) from *Chilina dombeiana* (Gastropoda: Pulmonata) and notes on its life-cycle in Patagonia. *Systematic Parasitology*, 54: 89-96.
- Flores, V. & N. Brugni, 2005.** *Notocotylus biomphalarie* n. sp. (Digenea: Notocotylidae) from *Biomphalaria peregrina* (Gastropoda: Pulmonata) in Patagonia, Argentina. *Systematic Parasitology*, 61: 207-214.
- Fontaneto, D., H. Segers & G. Melone, 2004.** Epizoic rotifers (Rotifera: Monogononta, Bdelloidea) from the gill chambers of *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785). *Journal of Natural History*, 38: 1225-1232.
- Ford, A. T., T. F. Fernandes, S. A. Rider, P. A. Read, C. D. Robinson & I. M. Davies, 2004.** Endocrine disruption in a marine amphipod? Field observations of intersexuality and demasculinisation. *Marine Environmental Research*, 58: 169-173.
- Fox, J. G., S. B. Snyder, G. D. Schmidt & L. H. Campbell, 1974.** Infection with the nematode *Streptocara incognita* in the Chilean flamingo. *Journal of Wildlife Diseases*, 10: 66-69.
- France, R. L., 1992.** Biogeographical variation in size-specific fecundity of the amphipod *Hyaella azteca*. *Crustaceana*, 62: 240-248.
- Franz, K. & J. Kurtz, 2002.** Altered host behaviour: manipulation of energy depletion in tapeworm-infected copepods? *Parasitology*, 125: 187-196.
- Fredensborg, B. L. & R. Poulin, 2005a.** Larval helminths in intermediate host: does competition early in life determine the fitness of adult parasites? *International Journal for Parasitology*, 35: 1061-1070.
- Fredensborg, B. L. & R. Poulin, 2005b.** In vitro cultivation of *Maritrema novaezealandensis* (Microphallidae): the effect of culture medium on excystation, survival and egg production. *Parasitology Research*, 95: 310-313.

- Fredensborg, B. L. & R. Poulin, 2006.** Parasitism shaping host life-history evolution: adaptive responses in a marine gastropod to infection by trematodes. *Journal of Animal Ecology*, 75: 44-53.
- Gaillard, M., C. Juillet, F. Cézilly & M. Perrot-Minnot, 2004.** Carotenoids of two freshwater amphipod species (*Gammarus pulex* and *G. roeseli*) and their common acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 139B: 129-136.
- García, J. J. & N. B. Camino, 1987.** Estudios preliminares sobre parásitos de anfípodos (Crustacea: Malacostraca) en la República Argentina. *Neotrópica*, 33: 57-64.
- García Varela, M., G. Pérez-Ponce de León, P. de la Torre, M. P. Cummings, S. S. S. Sarma & J. P. Laclette, 2000.** Phylogenetic relationships of Acanthocephala base on analysis of 18s ribosomal RNA gene sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 50: 532-540.
- Gardiner, M. S., 1978.** *Biología de los Invertebrados*. Ediciones Omega, Barcelona, 940 pp.
- Gerrish, G. A. & C. E. Cáceres, 2003.** Genetic versus environmental influence on pigment variation in the ephippia of *Daphnia pulicaria*. *Freshwater Biology*, 48: 1971-1982.
- Gil de Pertierra, A. A. & L. Semenas, 2006.** *Ailinella mirabilis* gen. n., sp. n. (Eucestoda: Pseudophyllidea) from *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae), in the Andean-Patagonian region of Argentina. *Folia Parasitologica*, 53: 276-286.
- Gil de Pertierra, A. A., L. Spatz & L. L. Doma, 1996.** Systematics and metapopulation dynamics of *Pomphorhynchus sphaericus* n. sp. (Acanthocephala: Pomphorhynchidae) from freshwater Siluriform fishes in the subtropical region of Argentina. *Research and Reviews in Parasitology*, 56: 33-39.
- Giorgi, A. D. N. & B. Tiraboschi, 1999.** Evaluación experimental del efecto de dos grupos de macroinvertebrados (anfípodos y gasterópodos) sobre algas epifitas. *Ecología Austral*, 9: 35-44.
- Gleason, L. N., 1984.** Population composition and dispersal pattern of *Pomphorhynchus bulbocolli* in *Hypentelium nigricans* from the West Fork of Drake's Creek, Kentucky. *American Midland Naturalist*, 112: 273-279.
- Gleason, L., 1987.** Population dynamics of *Pomphorhynchus bulbocolli* in *Gammarus pseudolimnaeus*. *Journal of Parasitology*, 73: 1099-1101.
- Golvan, Y. J. & I. De Buron, 1988.** Les Hôtes des acanthocéphales. II – Les hôtes définitifs. 1. poissons. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 63: 349-375.
- González, E. R., 2003.** The freshwater amphipods *Hyaella* Smith, 1874 in Chile (Crustacea: Amphipoda). *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 623-637.
- Grey, A. J. & G. G. Hayunga, 1980.** Evidence for alternative site selection by *Glaridacris laruei* (Cestoidea: Caryophyllidea) as a result of interespecific competition. *Journal of Parasitology*, 66: 371-372.
- Grigera, D., C. A. Úbeda, A. Trejo, C. Alonso & M. Pillado, 1994.** Laguna Fantasma. Descripción general y fundamentos para su conservación. Informe Técnico, Universidad Nacional del Comahue, 14 pp.
- Grosso, L. & M. Peralta, 1999.** Anfípodos de agua dulce sudamericanos. Revisión del género *Hyaella* Smith I. *Acta Zoológica Lilloana*, 45: 79-98.

- Haine, E. R., K. Boucansaud & T. Rigaud, 2005. Conflict between parasites with different transmission strategies infecting an amphipod host. *Proceedings: Biological Sciences*, 272: 2505-2510.
- Hamann, M. I., 1982a. Parásitos en peces de la familia Doradidae del río Paraná medio, República Argentina (Pisces, Siluriformes). *Historia Natural*, 2: 193-199.
- Hamann, M. I., 1982b. Parásitos del pacú (*Colossoma mitrei*) del río Paraná medio, República Argentina (Pisces, Serrasalminidae). *Historia Natural*, 2: 153-160.
- Hamann, M. I., 1982c. Parásitos del sábalo (*Prochilodus platensis* Holmberg, 1889) del río Paraná medio, República Argentina (Pisces, Tetragonopteridae). *Historia Natural*, 2: 233-237.
- Hamann, M. I. & O. J. Lombardero, 1981-1982. Las helmintiasis de los peces del río Paraná superior. *Veterinaria, Corrientes*, 2: 161-172.
- Hansen, E. K. & R. Poulin, 2005. Impact of microphallid trematode on the behaviour and survival of its isopod intermediate host: phylogenetic inheritance? *Parasitology Research*, 97: 242-246.
- Hanzelová, V. & D. Gerdeaux, 2003. Seasonal occurrence of the tapeworm *Proteocephalus longicollis* and its transmission from copepod intermediate host to fish. *Parasitology Research*, 91: 130-136.
- Haye, P. A. & F. P. Ojeda. 1998. Metabolic and behavioral alterations in the crab *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) induced by its acanthocephalan parasite *Profilicollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 228: 73-82.
- Herlyn, H., O. Piskurek, J. Schmitz, U. Ehlers & H. Zischler. 2003. The syndermatan phylogeny and the evolution of acanthocephalan endoparasitism as inferred from 18s rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 26: 155-164.
- Hindsbo, O., 1972. Effects of *Polymorphus* (Acanthocephala) on colour and behaviour of *Gammarus lacustris*. *Nature*, 238:333.
- Hine, P. M. & C. R. Kennedy, 1974a. The population biology of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* (Müller) in the River Avon. *Journal of Fish Biology*, 6: 665-679.
- Hine, P. M. & C. R. Kennedy, 1974b. Observations on the distribution, specificity and pathogenicity of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* (Müller). *Journal of Fish Biology*, 6: 521-535.
- Hirsch, R. P., 1980. Distribution of *Polymorphus minutus* among its intermediate hosts. *International Journal for Parasitology*, 10: 243-248.
- Hnath, J. G., 1969. Transfer of an adult acanthocephalan from one fish host to another. *Transactions of the American Fisheries Society*, 98: 332.
- Holcman-Spector, B., F. Mañe-Garzón & E. Dei-Cas, 1977a. Una larva cistacantha (Acanthocephala) de la cavidad general de *Chasmagnathus granulata* Dana, 1851. *Revista de Biología del Uruguay*, 5: 67-76.
- Holcman-Spector, B., F. Mañe-Garzón & E. Dei-Cas, 1977b. Ciclo evolutivo y descripción de *Falsificollis chasmagnathi* n. sp. (Acanthocephala). *Revista de Biología del Uruguay*, 5: 77-91.
- Holmes, J. C. & S. Zohar, 1990. Pathology and host behaviour en Parasitism and host behaviour. C. J. Barnard & J. M. Behnke Edits. Taylor & Francis Press, London, 34-63.

- Holmes, J. C., R. P. Hobbs & T. S. Leong, 1977.** Populations in perspective: community organization and regulation of parasite populations en Regulation of parasite populations. G. W. Esch Edit. Academic Press, New York, 209-245.
- Hudson, P. J., A. P. Dobson & K. D. Lafferty, 2006.** Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? Trends in Ecology and Evolution, 21: 381-385.
- Hurlbert, S. H., 1977.** Biota acuática de Sudamérica Austral. San Diego State University Press, San Diego, 342 pp.
- Hyman, L. H., 1951.** The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes, and Entoprocta. Volumen III. McGraw Hill Book Company, New York, 572 pp.
- Hynes, H. B. N. & W. L. Nicholas, 1957.** The development of *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) in the intermediate host. Annals of Tropical Medicine and Parasitology, 51: 380-391.
- Kennedy, C. R., 1975.** Ecological animal parasitology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 163 pp.
- Kennedy, C. R., 1977.** The regulation of fish parasite populations en Regulation of parasite populations. G. W. Esch Edit. Academic Press, New York, 63-109.
- Kennedy, C. R., 1985.** Site segregation by species of Acanthocephala in fish, with special reference to eels *Anguilla anguilla*. Parasitology, 90: 375-390.
- Kennedy, C. R., 1993.** Acanthocephala en Asexual reproduction and reproductive biology of invertebrates. A. D. Adiyodi & K. G. Adiyodi Edits. Oxford and IBH Press, New Delhi, 279-295.
- Kennedy, C. R., 1999.** Post-cyclic transmission in *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). Folia Parasitologica, 46: 111-116.
- Kennedy, C. R., 2003.** Evolution of host-parasite systems in the Acanthocephala: speciation and scale in the genus *Pomphorhynchus* en Taxonomie, écologie et evolution des métazoaires parasites. Tomo II. C. Combes & J. Jourdan Edits. Perpignan Press, France, 11-35.
- Kennedy, C. R., 2006a.** Life cycles and transmission en Ecology of the Acanthocephala. C. R. Kennedy Edit. Cambridge University Press, Cambridge 12-27.
- Kennedy, C. R., 2006b.** Specificity en Ecology of the Acanthocephala. C. R. Kennedy Edit. Cambridge University Press, Cambridge, 52-74.
- Kennedy, C. R., 2006c.** Host-Parasite interactions en Ecology of the Acanthocephala. C. R. Kennedy Edit. Cambridge University Press, Cambridge, 75-100.
- Kennedy, C. R., 2006d.** Biogeography and distribution en Ecology of the Acanthocephala. C. R. Kennedy Edit. Cambridge University Press, 28-51.
- Kennedy, C. R., 2006e.** Relations to ecosystem changes en Ecology of the Acanthocephala. C. R. Kennedy Edit. Cambridge University Press, Cambridge, 179-199.
- Kennedy, C. R., 2006f.** Population dynamics en Ecology of the Acanthocephala. C. R. Kennedy Edit. Cambridge University Press, Cambridge, 101-124.
- Kennedy, C. R. & J. F. Guégan, 1994.** Regional versus local helminth parasite richness in British freshwater fish: saturated or unsaturated parasite communities? Parasitology, 109: 175-185.
- Kennedy, C. R., D. Di Cave, F. Berrilli & P. Orecchia, 1997.** Composition and structure of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* from Italian lagoons. Journal of Helminthology, 71: 35-40.

- Khalil, L. F., A. Jones & R. A. Bray, 1994.** Keys to the cestode parasites of vertebrates. CABI Publishing, Cambridge, 751 pp.
- Kim, S. B, K. L. Tsui & M. Borodovsky, 2006.** Multiple testing in large-scale contingency tables: inferring pair-wise amino acid patterns in β -sheets. *International Journal of Bioinformatics Research and Applications*, 2: 193-217.
- Knudsen, R., H. M. Gabler, A. M. Kuris & P. A. Amundsen, 2001.** Selective predation on parasitized prey: a comparison between two helminth species with different life-history strategies. *Journal of Parasitology*, 87: 941-945.
- Kokkotis, T. & J. D. McLaughlin, 2006.** Pathogenicity of the hymenolepidid cestode *Microsomacanthus hopkinsi* in its intermediate host, *Hyaella azteca*: implications for transmission, host fitness, and host populations. *Canadian Journal of Zoology*, 84: 32-41.
- Konecny, R., B. Sures & A. Chovanec, 2001.** Are acanthocephalans potential bioindicators? Fifth International Acanthocephala Workshop, 13.
- Korbee, N., F. L. Figueroa & J. Aguilera, 2006.** Acumulación de aminoácidos tipo micosporina (MAAs): biosíntesis, fotocontrol y funciones ecofisiológicas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79: 119-132.
- Kostadinova, A. K. & D. I. Gibson, 1994.** Microphallid trematodes in the amphipod *Gammarus subtypicus* Stock, 1966 from a Black Sea lagoon. *Journal of Natural History*, 28: 37-45.
- Kreiter, A. & L. Semenas, 1997.** Helmintos parásitos de *Larus dominicanus* en la Patagonia Argentina. *Boletín Chileno de Parasitología*, 52: 39-42.
- Kruschwitz, L. G., 1978.** Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyaella azteca*. *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 58: 16-21.
- Laberge, R. J. A. & J. D. McLaughlin, 1989.** *Hyaella azteca* (Amphipoda) as an intermediate host of the nematode *Streptocara cassicauda*. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 2335-2340.
- Lafferty, K. D. 1999.** The evolution of trophic transmission. *Parasitology Today*, 15: 111-115.
- Lassiere, O. L. & D. W. T. Crompton, 1988.** Evidence for post-cyclic transmission in the life history of *Neoechinorhynchus rutili* (Acanthocephala). *Parasitology*, 97: 339-343.
- Latham, A. D. M. & R. Poulin, 2001.** Effect of acanthocephalan parasites on the behaviour and coloration of the mud crab *Macrophthalmus hirtipes* (Brachyura: Ocypodidae). *Marine Biology*, 139: 1147-1154.
- León, R. J. C., D. Bran, M. Collantes, J. M. Paruelo & A. Soriano, 1998.** Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral*, 8: 125-144.
- Leung T. L. F. & R. Poulin, 2006.** Effects of the trematode *Maritrema novaezealandensis* on the behaviour of its amphipod host: adaptive or not? *Journal of Helminthology*, 80: 271-275.
- Lom, J. & I. Dyková, 1992.** Protozoan parasites of fishes. Elsevier Press, Amsterdam, 315 pp.
- Lopretto, E. C., 1982.** Contribución a la bioecología del anfípodo dulceacuícola *Hyaella pampeana* Cavallieri. *Neotrópica*, 28: 97-101.
- Lopretto, E. C., 1983a.** Contribución a la bioecología del anfípodo dulceacuícola *Hyaella pampeana* Cavallieri. III. Desarrollo postembrionario. *Limnobiós*, 2: 471-490.
- Lopretto, E. C., 1983b.** Contribución a la bioecología del anfípodo dulceacuícola *Hyaella pampeana* Cavallieri. I. Comportamiento reproductivo. *Limnobiós*, 2: 371-378.

- Luchini, L., 1975.** Estudio ecológico preliminar de las diatomeas perifíticas y bentónicas como alimento de anfípodos lacustres (lago Cardiel, Santa Cruz). *Physis*, 34: 85-97.
- Lunaschi, L. I., 1997.** *Pomphorhynchus patii* sp. nov. (Palaeacanthocephala: Pomphorhynchidae) en peces siluriformes del río de la Plata (Argentina). *Gayana Zoologica*, 61: 1-5.
- Macchi, P. J., 1991.** Ecología trófica de los peces autóctonos del lago Moreno (brazo Morenito). Tesina de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, 106 pp.
- Macchi, P. J., 2004.** Respuestas poblacionales de *Galaxias maculatus* a la depredación por parte de *Percichthys trucha* y los salmónidos introducidos en la Patagonia. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, 172 pp.
- Macchi, P. J., V. E. Cussac, M. F. Alonso & M. A. Denegri, 1999.** Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in Northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish*, 8: 227-236.
- Macchi, P. J., M. A. Pascual & P. H. Vigliano, 2007.** Differential piscivory of the native *Percichthys trucha* and exotic salmonids upon the native forage fish *Galaxias maculatus* in Patagonian Andean lakes. *Limnologica*, 37: 76-87.
- MacNeil, C., J. T. A. Dick, M. J. Hatcher, R. S. Ferry, J. E. Smith & A. M. Dunn, 2003a.** Parasite-mediated predation between native and invasive amphipods. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences*, 270: 1309-1314.
- MacNeil, C., N. J. Fielding, K. D. Hume, J. T. A. Dick, R. W. Elwood, M. J. Hatcher & A. M. Dunn, 2003b.** Parasite altered micro-distribution of *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *International Journal for Parasitology*, 33: 57-64.
- Manly, B. F. J., 1994.** Multivariate statistical methods. A primer. Chapman & Hall Press, New York, 215 pp.
- Mañe-Garzón, F. & R. Montero, 1973.** Una nueva especie de rotífero Bdelloidea *Anomopus chasmagnati* n. sp. de la cavidad branquial del cangrejo de estuario *Chasmagnathus granulata* Dana 1851 (Decapoda, Branchyura). *Revista de Biología del Uruguay*, 1: 139-144.
- Mañe-Garzón, F. & E. Dei-Cas, 1974.** Un acanthocéphale nouveau *Wolffhugelia matercula* n. gen., n. sp. de l'intestin de *Fitzroyia lineata* (Jenyns) (Poisson) en Uruguay. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 49: 83-89.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris & G. A. Schad, 1982.** The use of ecological terms in parasitology (reports of an ad-hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal of Parasitology*, 68: 131-133.
- Martorelli, S. R., 1986.** Estudio sistemático y biológico de un digeneo perteneciente a la familia Microphallidae Travassos, 1920. II: desarrollo del ciclo biológico de *Microphallus szidati* en dos ambientes de condiciones ecológicas diferentes. *Revista Ibérica de Parasitología*, 46: 379-385.
- Martorelli, S. R., 1989.** El rol de *Cyrtograpsus angulatus* (Crustacea; Brachyura) en los ciclos de vida de *Microphallus szidati* (Digenea; Microphallidae) y *Falsificollis chasmagnathi* (Acanthocephala; Filicollidae). Algunos aspectos de su ecología parasitaria. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 84: 567-574.
- Martorelli, S. R., 2002.** Parásitos y epibiontes del langostino *Pleoticus muelleri* (Bate 1888) en el Atlántico Sud-occidental. I Congreso Iberoamericano Virtual, 647-665.

- Martorelli, S. R. & N. H. Sardella, 1998.** Ciliados (Protista: Ciliophora) en branquias de *Artemesia longinaris* y *Pleoticus muelleri* (Crustacea Decapoda). Notas del Museo de la Plata, Zoología, 214: 167-176.
- Maynard, B. J., L. Demartini & W. G. Wright, 1996.** *Gammarus lacustris* harboring *Polymorphus paradoxus* show altered patterns of serotonin-like immunoreactivity. Journal of Parasitology, 82: 663-666.
- Maynard, B. J., T. A. Wellnitz, N. Zanini, W. G. Wright & B. S. Dezfuli, 1998.** Parasite-altered behavior in a crustacean intermediate host: field and laboratory studies. Journal of Parasitology, 84: 1102-1106.
- Mazzi, D. & T. C. M. Bakker, 2003.** A predator's dilemma: prey choice and parasite susceptibility in three-spined sticklebacks. Parasitology, 126: 339-347.
- McCormick, A. L. & B. B. Nickol, 2004.** Postcyclic transmission and its effect on the distribution of *Paulisentis missouriensis* (Acanthocephala) in the definitive host *Semotilus atromaculatus*. Journal of Parasitology, 90: 103-107.
- Menni, R. C., 2004.** Peces y ambientes en la Argentina continental. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires, 316 pp.
- Menu Marque, S., J. J. Morrone & C. Locascio de Mitrovich, 2000.** Distributional patterns of the South American species of *Boeckella* (Copepoda: Centropagidae): a track analysis. Journal of Crustacean Biology 20: 262-272.
- Mermoz, M. & C. Martín, 1986.** Mapa de vegetación del Parque y la Reserva Nacional Nahuel Huapí, Administración Nacional de Parques Nacionales, Bariloche, 22 pp.
- Messick, G. A., R. M. Overstreet, T. F. Nalepa & S. Tyler, 2004.** Prevalence of parasites in amphipods *Diporeia* spp. from Lakes Michigan and Huron, USA. Diseases of Aquatic Organisms, 59: 159-170.
- Milano, D., D. E. Ruzzante, V. E. Cussac, P. J. Macchi, R. A. Ferriz, J. P. Barriga, J. C. Aigo, M. E. Lattuca & S. J. Walde, 2006.** Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. Biological Journal of the Linnean Society, 87: 69-82.
- Miserendino, M. L., 2001.** Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. Hydrobiologia, 444: 147-158.
- Modenutti, B. E. & G. L. Pérez, 2001.** Planktonic ciliates from an oligotrophic South Andean lake, Morenito lake (Patagonia, Argentina). Brazilian Journal of Biology, 61: 389-395.
- Modenutti, B., E. Balseiro, M. C. Diéguez, C. Queimaliños & R. Albariño, 1998a.** Heterogeneity of fresh-water Patagonian ecosystems. Ecología Austral, 8: 155-165.
- Modenutti, B., E. Balseiro, C. Queimaliños, D. Añon Suárez, M. C. Diéguez & R. Albariño, 1998b.** Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. Lakes and Reservoirs: Research and Management, 3: 179-186.
- Modenutti, B., E. Balseiro & C. Queimaliños, 2000.** Ciliate community structure in two South Andean lakes: the effect of lake water on *Ophridium naumanni* distribution. Aquatic Microbial Ecology, 21: 299-307.
- Moore, J., 2002a.** Behavioral alterations and parasites transmission en Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, Oxford, 35-88 pp.

- Moore, J., 2002b.** Behavioral alterations and the fitness and longevity of hosts en Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, Oxford, 119-156 pp.
- Moore, J. & N. J. Gotelli, 1990.** A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis en Parasitism and host behaviour. C. J. Barnard & J. M. Behnke Edits. Taylor & Francis Press, London, 193-233.
- Morales, G., & L. Pino de Morales, 1987.** Parasitología cuantitativa. Fundación Fondo Editorial Acta Científica Venezolana, Caracas, 132 pp.
- Moravec, F., 1998.** Nematodes of freshwater fishes of the neotropical region. Academy of Sciences of the Czech Republic Press, Praha, 464 pp.
- Morris, S. C. & D. W. T. Crompton, 1982.** The origins and evolution of the Acanthocephala. Biological Reviews, 57: 85-115.
- Munro, W. R., 1953.** Intersexuality in *Asellus aquaticus* L. parasitized by a larval acanthocephalan. Nature, 172: 313.
- Muñoz, G. 2005.** Metacercarias de la familia Microphallidae (Trematoda: Digenea) en el anfípodo *Hyale grandicornis* en la costa de Maule, Chile Central. Parasitología Latinoamericana, 60: 165-169.
- Muzón, J. & N. von Ellenrieder, 2000.** Estado de conservación de los Odonata en Argentina en: Situación ambiental Argentina 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 184-186.
- Muzzall, P. & W. Bullock, 1978.** Seasonal occurrence and host parasite relationships of *Neoechinorhynchus saginatus* Van Cleave and Bangham, 1949 in the fall fish *Semotilus corporalis* (Mitchill). Journal of Parasitology, 64: 860-865.
- Narosky, T., 1982.** Aves argentinas. Guía para el reconocimiento de la avifauna bonaerense. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires, 128 pp.
- Navone, G. T., N. H. Sardella & J. T. Timi, 1998.** Larvae and adults of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda: Anisakidae) in fishes and crustaceans in the south west Atlantic. Parasite, 5: 127-136.
- Nicholas, W. L. & H. B. N. Hynes, 1958.** Studies on *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782) (Acanthocephala) as a parasite of the domestic duck. Annals of Tropical Medicine and Parasitology, 52: 36-47.
- Nickol, B. B., 1985.** Epizootiology en Biology of the Acanthocephala. D. W. T. Crompton & B. B. Nickol Edits. Cambridge University Press, Cambridge, 307-346.
- Nickol, B. B., 1995.** Phylum Acanthocephala en Fish diseases and disorders. P. T. K. Woo Edit. CAB International Press, Cambridge, 447-474.
- Oetinger, D. F., 1987.** Effects of *Acanthocephalus dirus* (Acanthocephala) on morphometrics and reproduction of *Caecidotea intermedius* (Crustacea: Isopoda). Transactions of the American Microscopic Society, 106: 240-248.
- Oetinger, D. F. & B. B. Nickol, 1974.** A possible function of the fibrillar coat in *Acanthocephalus jacksoni* eggs. Journal of Parasitology, 60: 1055-1056.
- Oetinger, D. F. & B. B. Nickol, 1981.** Effects of acanthocephalans on pigmentation of freshwater isopods. Journal of Parasitology, 67: 672-684.

- Oetinger, D. F. & B. B. Nickol, 1982a.** Developmental relationships between acanthocephalans and altered pigmentation in freshwater isopods. *Journal of Parasitology*, 68: 463-469.
- Oetinger, D. F. & B. B. Nickol, 1982b.** Spectrophotometric characterization of integumental pigments from uninfected and *Acanthocephalus dirus*-infected *Asellus intermedius*. *Journal of Parasitology*, 68: 270-275.
- Oliva, A., C. Úbeda, I. Vignes & A. Uriondo, 1981.** Contribución al conocimiento de la ecología alimentaria del bagre amarillo (*Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803) de río de la Plata (Pisces, Pimelodidae). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires*, 1: 31-50.
- Oliva, M. E., J. L. Luque & A. Cevallos, 1992.** Parásitos de *Emerita analoga* (Stimpson) (Crustacea): implicancias ecológicas. *Boletín de Lima*, 79: 77-80.
- Olmos, V. & G. Muñoz, 2006.** Estado de conocimiento de los parásitos eumetazoos de organismos dulceacuícolas de Chile. *Gayana*, 70: 122-139.
- Olmos, V., P. Victoriano, E. Habit & C. Valdovinos, 2003.** Parásitos de peces nativos de la cuenca del Río Laja (Chile Central) y alcances sobre sus ciclos de vida. *Archivos de Medicina Veterinaria*, 35: 195-203.
- Ortubay, S., C. Úbeda, L. Semenas & C. Kennedy, 1991.** *Pomphorhynchus patagonicus* n. sp. (Acanthocephala, Pomphorhynchidae) from freshwater fishes of Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology*, 77: 353-356.
- Ortubay, S. G., L. G. Semenas, C. A. Úbeda, A. E. Quaggiotto & G. P. Viozzi, 1994.** Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia argentina y sus parásitos metazoos. Dirección de Pesca, Río Negro, Argentina, 110 pp.
- Ortubay, S., V. Cussac, M. Battini, J. Barriga, J. Aigo, M. Alonso, P. Macchi, M. Reissig, J. Yoshioka & S. Fox, 2006a.** Is the decline of birds and amphibians in a steppe lake of northern Patagonia a consequence of limnological changes following fish introduction? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16: 93-105.
- Ortubay, S., V. Cussac, M. Battini, J. Barriga, J. Aigo, P. Candarle, B. Modenutti, E. Balseiro, C. Queimaliños, M. Reissig, P. Vigliano, M. Rechenq & M. E. Cuello, 2006b.** Laguna Blanca: restauración ecológica, uso racional y pesca artesanal. Desde la Patagonia: difundiendo saberes, 3: 30-35.
- Outreman, Y., L. Bollache, S. Plaistow & F. Cézilly, 2002.** Patterns of intermediate host use and levels of association between two conflicting manipulative parasites. *International Journal for Parasitology*, 32: 15-20.
- Paruelo, J. M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O. Sala & A. Rodolfo, 1998.** The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral*, 8: 85-101.
- Pascual, M., P. Macchi, J. Urbanski, F. Marcos, C. Riva Rossi, M. Novara & P. Dell'Arciprete, 2002.** Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence - absence data. *Biological Invasions*, 4: 101-113.
- Pedrozo, F & P. Vigliano, 1995.** Lago Mascaradi y Lago Nahuel Huapí en Catálogo de lagos y embalses de la Argentina. A. Calcagno, M. Fioriti, F. Pedrozo, P. Vigliano, H. López, C. Rey, M. Razquín, & R. Quiróz Edits. Ministerio de Economía y Obras y Servicios Públicos, Secretaría de Obras Públicas, Subsecretaría de Recursos Hídricos Argentina, Sin numeración.

- Peralta, M. A., 2001.** Crustacea, Eumalacostraca en Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos sudamericanos. H. R. Fernández & E. Domínguez Edits. Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán, 257-282.
- Perrot-Minnot, M. J., 2004.** Larval morphology, genetic divergence, and contrasting levels of host manipulation between forms of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). International Journal for Parasitology, 34: 45-54.
- Podestá, R. B. & J. C. Holmes, 1970.** The life cycles of three polymorphids (Acanthocephala) occurring as juveniles in *Hyalella azteca* (Amphipoda) at Cooking Lake, Alberta. Journal of Parasitology, 56: 1118-1123.
- Poretti, T. I., M. A. Casset & F. Momo, 2003.** Composición química y dinámica poblacional de *Hyalella curvispina* en el arroyo Las Flores (cuenca del río Luján). Biología Acuática, 20: 45-48.
- Poulin, R., 1995.** Adaptive changes in the behaviour of parasitized animals: a critical review. International Journal for Parasitology, 25: 1371-1383.
- Poulin, R., 2005.** Relative infection levels and taxonomic distances among the host species used by a parasite: insights into parasite specialization. Parasitology, 130: 109-115.
- Poulin, R., M. A. Curtis & M. E. Rau, 1992.** Effects of *Eubothrium salvelini* (Cestoda) on the behaviour of *Cyclops vernalis* (Copepoda) and its susceptibility to fish predators. Parasitology, 105: 265-271.
- Poulin, R., L. Giari, E. Simoni & B. S. Dezfuli, 2003a.** Effects of conspecifics and heterospecifics on individual worm mass in four helminth species parasitic in fish. Parasitology Research, 90: 143-147.
- Poulin, R., K. Nichol & A. D. M. Latham, 2003b.** Host sharing and host manipulation by larval helminths in shore crabs: cooperation or conflict? International Journal for Parasitology, 33: 425-433.
- Poulin, R., M. Wise & J. Moore, 2003c.** A comparative analysis of adult body size and its correlates in acanthocephalan body size. International Journal for Parasitology, 33: 799-805.
- Pulgar, J., M. Aldana, E. Vergara & M. George-Nascimento, 1995.** La conducta de la jaiba estuarina *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) en relación al parasitismo por el acantocéfalo *Profilicollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985) en el Sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural, 68: 439-450.
- Pulkkinen, K., A. F. Pasternk, T. Hasu & E. T. Valtonen, 2000.** Effect of *Triaenophorus crassus* (Cestoda) infection on behavior and susceptibility to predation of the first intermediate host *Cyclops strenuus* (Copepoda). Journal of Parasitology, 86: 664-670.
- Puytorac, P., A. Batisse, G. Deroux, A. Fleury, J. Grain, M. Laval-Pueto & M. Tuffrau, 1993.** Proposition of a new classification of the phylum Ciliophora Doflein, 1901 (Protozoa). Animal Biology and Pathology, 316: 716-720.
- Quirós, R & E. Drago, 1985.** Relaciones entre variables físicas, morfométricas y climáticas en lagos patagónicos. Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, 16: 181-199.
- Rauque, C., L. Semenas & G. Viozzi, 2002.** Post-cyclic transmission in *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala, Echinorhynchidae). Folia Parasitologica, 49: 127-130.

- Rauque, C., G. Viozzi & L. Semenas, 2003.** Component population study of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno (Argentina). *Folia Parasitologica*, 50: 72-78.
- Rauque, C., L. Semenas & G. Viozzi, 2006.** Seasonality of recruitment and reproduction of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno (Patagonia, Argentina). *Journal of Parasitology, En Prensa*.
- Read, A. F., 1990.** Parasites and the evolution of host sexual behaviour en Parasitism and host behaviour. C. J. Barnard & J. M. Behnke Edits. Taylor and Francis Press, London, 117-157.
- Reissig, M., C. Queimaliños & E. Balseiro, 2003.** Effects of *Galaxias maculatus* on nutrients dynamics and phytoplankton biomass in a north Patagonian oligotrophic lake. *Environmental Biology of Fishes*, 68: 15-24.
- Reissig, M., B. Modenutti, E. Balseiro & C. Queimaliños, 2004.** The role of the predaceous copepod *Parabroteas sarsi* in the pelagic food web of a large deep Andean lake. *Hydrobiologia*, 524: 67-77.
- Reissig, M., C. Trochine, C. Queimaliños, E. Balseiro & B. Modenutti, 2006.** Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian plateau. *Biological Conservation*, 132: 437-447.
- Ringuelet, R. A., 1955.** Protozoos folliculínicos y esponjas perforantes en consorcios con la ostra comestible argentina. *Notas del Museo de la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de la Plata*, 18: 175-190.
- Roberts, L. S. & J. Janovy, 2005.** Foundations of parasitology. McGraw Hill Press, New York, 702 pp.
- Rodgers-Gray, T. P., J. E. Smith, A. E. Ashcroft, R. E. Isaac & A. M. Dunn, 2004.** Mechanisms of parasite-induced sex reversal in *Gammarus duebeni*. *International Journal for Parasitology*, 34: 747-753.
- Rohde, K., 1978a.** Latitudinal gradients in species diversity and their causes I. A review of the hypotheses explaining the gradients. *Biologisches Zentralblatt*, 97: 393-403.
- Rohde, K., 1978b.** Latitudinal gradients in species diversity and their causes II. Marine parasitological evidence for a time hypothesis. *Biologisches Zentralblatt*, 97: 405-418.
- Rojas, J. M. & F. P. Ojeda, 2005.** Altered dopamine levels induced by the parasite *Profilicollis antarcticus* on its intermediate host, the crab *Hemigrapsus crenulatus*. *Biological Research*, 38: 259-266.
- Ruzzante, D. E., S. J. Walde, V. E. Cussac, M. L. Dalebout, J. Seibert, S. Ortubay & E. Habit, 2006.** Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology*, 15: 2949-2968.
- Schell, S. C., 1985.** Handbook of trematodes of North America North of Mexico. University Press of Idaho, Moscow, 263 pp.
- Schmidt, G. D., 1985.** Development and life cycles en *Biology of the Acanthocephala*. D. W. T. Crompton & B. B. Nickol Edits. Cambridge University Press, Cambridge, 273-305.
- Schmidt, G. D. & E. J. Huggins, 1973.** Acanthocephala of South American fishes. Part 2. Palaeacanthocephala. *Journal of Parasitology*, 59: 836-838.

- Semenas, L., 1999.** Estructura comunitaria de parásitos en *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) y *Percichthys trucha* (Pisces, Percichthyidae) del lago Escondido (Río Negro, Argentina). Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, 263 pp.
- Semenas, L. & A. Trejo, 1997.** Redescription of *Acanthocephalus tumescens* (von Linstow, 1896) (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae) in *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae) in Patagonia (Argentina). *Systematic Parasitology*, 36: 13-16.
- Semenas, L., S. Ortubay & C. Úbeda, 1992.** Studies on the development and life history of *Pomphorhynchus patagonicus* Ortubay, Úbeda, Semenas et Kennedy, 1991 (Palaeacanthocephala). *Research and Reviews in Parasitology*, 52: 89-93.
- Sheridan, L. A. D., R. Poulin, D. F. Ward & M. Zuk, 2000.** Sex differences in parasitic infections among arthropod host: is there a male bias? *Oikos*, 88: 327-334.
- Sokal, R. R. & J. Rohlf, 1981.** *Biometry*. Freeman & Company Press, New York, 859 pp.
- Southwood, T. R. E., 1978.** *Ecological methods: With particular reference to the study of insect populations*. Chapman & Hall Press, London, 524 pp.
- Sparkes, T. C., V. M. Wright, D. T. Renwick, K. A. Weil, J. A. Talkington & M. Milhalyov, 2004.** Intra-specific host sharing in the manipulative parasite *Acanthocephalus dirus*: does conflict occur over host modification? *Parasitology*, 129: 335-340.
- Spivak, E. D. & M. A. Politis, 1989.** High incidence of limb autotomy in a crab population from a coastal lagoon in the province of Buenos Aires, Argentina. *Canadian Journal of Zoology*, 67: 1976-1985.
- Spivak, E. D. & N. Sánchez, 1992.** Prey selection by *Larus belcheri atlanticus* in Mar Chiquita lagoon, Buenos Aires, Argentina: a possible explanation for its discontinuous distribution. *Revista Chilena de Historia Natural*: 65: 209-220.
- Starling, J. A., 1985.** Feeding, nutrition and metabolism en *Biology of the Acanthocephala*. D. W. T. Crompton & B. B. Nickol Edits. Cambridge University Press, Cambridge, 125-212.
- Steinauer, M. L. & B. B. Nickol, 2003.** Effects of cystacanth body size on adult success. *Journal of Parasitology*, 89: 251-254.
- Stevens, G. C., 1989.** The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist*, 133:240-256.
- Sures, B. & R. Siddall, 2003.** *Pomphorhynchus laevis* (Palaeacanthocephala) in the intestine of chub (*Leuciscus cephalus*) as an indicator of metal pollution. *International Journal for Parasitology*, 33: 65-70.
- Thomas, F., F. Renaud, J. M. Derethe, A. Lambert, T. de Meeüs & F. Cézilly, 1995.** Assortative pairing in *Gammarus insensibilis* (Amphipoda) infected by a trematode parasite. *Oecologia*, 104: 259-264.
- Thomas, F., F. Renaud & F. Cézilly, 1996a.** Assortative pairing by parasitic prevalence in *Gammarus insensibilis* (Amphipoda): patterns and processes. *Animal Behaviour*, 52: 683-690.
- Thomas, F., O. Verneau, F. Santalla, F. Cézilly & F. Renaud, 1996b.** The influence of intensity of infection by a trematode parasite on the reproductive biology of *Gammarus insensibilis* (Amphipoda). *International Journal for Parasitology*, 26: 1205-1209.

- Thomas, F., T. de Meeüs & F. Renaud, 1996c.** Pattern of infection of *Gammarus aequicauda* (Amphipoda) with metacercariae of *Levinseniella tridigitata* (Trematoda: Microphallidae). *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 63: 8-11.
- Thomas, F., K. Mete, S. Hellvey, F. Santalla, O. Verneau, T. de Meeus, F. Cézilly & F. Renaud, 1997.** Hitch-hiker parasites or how to benefit from the strategy of another parasite. *Evolution*, 51: 1316-1318.
- Thomas, F., F. Renaud & R. Poulin, 1998a.** Exploitation of manipulators: hitch-hiking as a parasite transmission strategy. *Animal Behaviour*, 56: 199-206.
- Thomas, F., M. Villa, I. Montoliu, F. Santalla, F. Cézilly & F. Renaud, 1998b.** Analyses of a debilitating parasite (*Microphalus papillorobustus*, Trematoda) and its "hitchhiker" parasite (*Maritrema subdolum*, Trematoda) on survival of their intermediate host (*Gammarus insensibilis*, Amphipoda). *Journal of the Helminthological Society of Washington*, 65: 1-5.
- Thomas, F., J. Fauchier & K. D. Lafferty, 2002.** Conflict of interest between a nematode and a trematode in an amphipod host: test of the "sabotage" hypothesis. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51: 296-301.
- Thomasson, K., 1959.** Nahuel Huapí. Plankton of some lakes in an Argentine National Park, with notes on terrestrial vegetation. *Acta Phytogeographica Suecica*, 42: 1-84.
- Thompson, S. N., 1990.** Physiological alterations and host behaviour en Parasitism and host behaviour. C. J. Barnard & J. M. Behnke Edits. Taylor and Francis Press, London, 64-94.
- Thompson, S. N. & M. Kavaliers, 1994.** Physiological bases for parasite-induced alterations of host behaviour. *Parasitology*, 109: 119-138.
- Tingbao, Y., & L. Xianghua, 2001.** Seasonal population dynamics of *Neoechinorhynchus qinghaiensis* in *Gymnocypris przewalskii przewalskii* from Qinghai Lake, China. *Journal of Helminthology*, 75: 93-98.
- Torres, P., 1995.** Some trematode, nematode, and acanthocephalan parasites of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, introduced into Chile. *Journal of Helminthology*, 62: 257-259.
- Torres, P., E. Ruiz, C. Rebolledo, A. Mira, V. Cubillos, N. Navarrete, W. Gesche, A. Montefusco, L. Valdes & A. Alberdi, 1990.** Parasitismo en peces y comunidades humanas ribereñas de los Lagos Huillincó y Natri (Isla Grande de Chiloé), Chile. *Boletín Chileno de Parasitología*, 45: 47-55.
- Torres, P., E. Ruiz, W. Gesche & A. Montefusco, 1991.** Gastrointestinal helminths of fish-eating birds from Chiloé Island, Chile. *Journal of Wildlife Diseases*, 27: 178-179.
- Torres, P., A. Contreras, V. Cubillos, W. Gesche, A. Montefusco, C. Rebolledo, A. Mira, J. Arenas, J. C. Miranda, S. Asenjo, & R. Schlatter, 1992.** Parasitismo en peces, aves piscívoras y comunidades ribereñas de los Lagos Yelcho y Tagua-Tagua, X Región de Chile. *Archivos Médicos Veterinarios*, 24: 77-92.
- Torres, P., R. Schlatter, A. Montefusco, W. Gesche, E. Ruiz & A. Contreras, 1993.** Helminth parasites of piscivorous birds from lakes in the south of Chile. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 88: 341-343.
- Trejo, A., 1992.** A comparative study of the host-parasite relationship of *Pomphorhynchus patagonicus* (Acanthocephala) in two species of fish from Lake Rosario (Chubut, Argentina). *Journal of Parasitology*, 78: 711-715.

- Trejo, A., 1994.** Observations on the host specificity of *Pomphorhynchus patagonicus* (Acanthocephala) from the Alicura Reservoir (Patagonia, Argentina). *Journal of Parasitology*, 80: 829-830.
- Trejo, A., L. Semenas, & G. Viozzi, 2000.** *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) in *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) of lake Gutiérrez, Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology*, 86: 188-191.
- Trochine, C., B. Modenutti & E. Balseiro, 2005.** When prey mating increases predation risk: the relationship between the flatworm *Mesostoma ehrenbergii* and the copepod *Boeckella gracilis*. *Archiv für Hydrobiologie*, 163: 555-569.
- Úbeda, C., A. Trejo, L. Semenas & S. Ortubay, 1994.** Status of three different fish host of *Pomphorhynchus patagonicus* Ortubay, Úbeda, Semenas et Kennedy, 1991 (Acanthocephala) in Lake Rosario (Argentina). *Research and Reviews in Parasitology*, 54: 87-92.
- Uglem, G. L. & S. M. Beck, 1972.** Habitat specificity and correlated aminopeptidase activity in the acanthocephalans *Neoechinorhynchus cristatus* and *N. crassus*. *Journal of Parasitology*, 58: 911-920.
- Uznanski, R. L. & B. B. Nickol, 1976.** Structure and function of the fibrillar coat of *Leptorhynchoides thecatus* eggs. *Journal of Parasitology*, 62: 569-573.
- Uznanski, R. L. & B. B. Nickol, 1980.** Parasite population regulation: lethal and sublethal effects of *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala: Rhadinorhynchidae) on *Hyalella azteca* (Amphipoda). *Journal of Parasitology*, 66: 121-126.
- Valtonen, T. & M. Julkunen, 1995.** Influence of the transmission of parasites from prey fishes on the composition of the parasite community of a predatory fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 233-245.
- Van Cleave, H. J., 1945.** The acanthocephalan of the genus *Corynosoma* I. The species found in water birds of North America. *Journal of Parasitology*, 31: 332-340.
- Van Cleave, H. J. & W. C. Starrett, 1940.** The acanthocephala of wild ducks in central Illinois, with descriptions of two new species. *Transactions of American Microscopic Society*, 59: 348-353.
- Vandenbergh, G. F., D. Adriaens, T. Verslycke & C. R. Janssen, 2003.** Effects of 17 α -ethinylestradiol on sexual development of the amphipod *Hyalella azteca*. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 54: 216-222.
- Väyrynen, T., R. Siddall, E. T. Valtonen & J. Taskinen, 2000.** Patterns of trematode parasitism in lymnaeid snails from northern and central Finland. *Annales Zoologica Fennici* 37: 189-199.
- Vizcaíno, S. I., 1989.** Acanthocephalan parasites of Argentine birds I. Morphological complements to the knowledge of *Polymorphus (Profilicollis) chasmagnathi* comb. nov. (Polymorphidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 24: 189-192.
- Vizcaíno, S. I. & L. I. Lunaschi, 1987.** Acantocéfalos de peces argentinos I. *Gorytocephalus talaensis* sp. nov. (Neoechinorhynchidae) parásita de *Curimata biornata* (Pisces-Curimatidae). *Neotrópica*, 33: 51-56.
- Von Linstow, O., 1896.** Nematelminthen. *Hamburger Magalhaensische Sammelreise*: 1-22.
- Vucetich, M. C., 1972.** Presencia en la Argentina de *Ascobius lentus* Henneguy (Ciliata, Folliculinidae). *Neotrópica*, 18: 91-93.

- Wallace, R. L., 2002.** Rotifers: exquisite metazoans. *Integrative and Comparative Biology*, 42: 660-667.
- Ward, P. I., 1983.** Advantages and a disadvantages of large size for male *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 14: 69-76.
- Wedekind, C. & P. J. Jakobsen, 1998.** Male-biased susceptibility to helminth infection: an experimental test with a copepod. *Oikos*, 81: 458-462.
- Wellborn, G. A. & S. E. Bartholf, 2005.** Ecological context and the importance of body and gnathopod size for pairing success in two amphipod ecomorphs. *Oecologia*, 143: 308-316.
- Wellnitz, T., L. Giari, B. Maynard & B. S. Dezfuli, 2003.** A parasite spatially structures its host population. *Oikos*, 100: 263-268.
- Whitfield, P. J., 1979.** The biology of parasitism: an introduction to the study of associating organisms. Edward Arnold Press, London, 277 pp.
- Williams, C. M., R. Poulin & B. J. Sinclair, 2004.** Increased haemolymph osmolality suggests a new route for behavioural manipulation of *Talorchestia quoyana* (Amphipoda: Talitridae) by its mermithid parasite. *Functional Ecology*, 685-691.
- Wilson, B. A. & J. H. Hubschman, 1985.** Host-parasite relationships of *Tanaorhamphus longirostris* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) in the intermediate host, *Diaptomus pallidus* (Crustacea: Copepoda). *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 52: 71-75.
- Yamaguti, S., 1963.** Systema Helminthum: Acanthocephala. Volumen V. Interscience Publishers, New York, 423 pp.
- Zohar, A. S. & J. C. Holmes, 1998.** Pairing success of male *Gammarus lacustris* infected by two acanthocephalans: a comparative study. *Behavioral Ecology*, 9: 206-211.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que de alguna u otra forma han intervenido para lograr esta tesis:

En primer lugar quiero mencionar a mi esposa Irma y a mi hijo Julián quienes alegran mis días.

A mis padres Carlos y Aurora y a mi hermana Karina los cuales constantemente me han dado ánimo y me han incentivado.

A mis amigos Leo y Juan Pablo por brindarme su amistad incondicional.

A mis compañeros de laboratorio: Gustavo Viozzi, Norma Brugni y Verónica Flores quienes colaboraron con diversos aspectos de la tesis.

A la Dra. Liliana Semenas por haberme brindado la oportunidad de realizar este trabajo ya que sin su ayuda nada de esto hubiera sido posible.

A la Dra. Nora Baccalá del Centro Regional Universitario Bariloche por sus sugerencias en las Pruebas Estadísticas.

A la Dra. María del Carmen Diéguez del Laboratorio de Fotobiología por su ayuda en la determinación de la concentración de carotenoides de los anfípodos.

Al Dr. Juan García del CEPAVE por su ayuda en la determinación taxonómica de los microsporidios de los anfípodos.

A la Dra. Carmen Úbeda del Centro Regional Universitario Bariloche por los datos sobre la presencia de la fauna de aves en la laguna Los Juncos.

Al Técnico Víctor Báez del Centro de Salmonicultura de la Universidad Nacional del Comahue por facilitar las instalaciones para las infecciones experimentales.

A la Delegación Técnica de Parques Nacionales por proveer los permisos para tomar las muestras (peces y anfípodos).

Al Dr. Patricio Torres de la Universidad Austral de Chile por su ayuda en la obtención de bibliografía.

APÉNDICE 1

Descripción de *Corynosoma* sp.

INTRODUCCIÓN

El género *Corynosoma* fue originalmente propuesto por Lühe (1904) para la especie marina *Corynosoma strumosum* (Yamaguti, 1963). Actualmente hay 30 especies descritas que tienen distribución mundial (Yamaguti, 1963; Aznar et al., 2006). La principal característica que presentan las especies de este género es la presencia de armadura genital (espinas rodeando al poro genital) en machos, aunque pueden también aparecer en las hembras dependiendo de las especies (Yamaguti, 1963; Aznar, et al., 2002). En 1918, fue descrita la primera especie de agua dulce, *Corynosoma constrictum*, que usa a una amplia variedad de especies de Gruiformes y de Anseriformes como hospedadores definitivos (Van Cleave, 1918, 1945). Posteriormente se describieron seis especies más que parasitan a aves acuáticas y se distribuyen sólo en América (Van Cleave y Starrett, 1940; Van Cleave, 1945; Machado Filho, 1961a, b, 1962; Molfi y Fernandes, 1953; Schmidt, 1965; Aznar et al., 2006).

Si bien el género *Corynosoma* incluye especies marinas y de agua dulce, se ha demostrado que ambos grupos presentan características anatómicas, ecológicas y de los ciclos de vida que las diferencian a nivel molecular y filogenético (García Varela et al., 2005; Aznar et al., 2006). Las especies de agua dulce infectan principalmente a anseriformes como hospedadores definitivos y a distintos crustáceos como intermediarios mientras que las marinas utilizan a peces como hospedadores paraténicos en el ciclo de vida (Aznar et al., 2006). Además, a nivel intraespecífico, las especies son altamente variables en sus caracteres morfológicos y morfométricos (Sardella et al., 2005).

Las siete especies de agua dulce descritas son *Corynosoma anatarium*, *C. constrictum*, *Corynosoma enrietti*, *Corynosoma iheringi*, *Corynosoma longilemnicatus*, *Corynosoma molfi-fernandesii*, *Corynosoma peposacae*, (Van Cleave, 1918, 1945; Machado Filho, 1961a, b, 1962; Molfi y Fernandes, 1953). Todas las especies, excepto *C. anatarium* y *C. constrictum* que fueron descritas en América del Norte, han sido descritas en Brasil.

En Argentina, la única especie registrada es *C. peposacae* en el pato picazo *Netta peposaca* y en el pato maicero *Anas georgica* en la provincia de Chaco (Boero y Led, 1968). Esta especie fue originalmente descrita en Brasil, también en el pato picazo y además en el pato brasileiro *Amazonetta brasiliensis* y en el pato gargantilla *Anas*

bahamensis en los estados de San Pablo, Minas Gerais y Río de Janeiro (Travassos, 1926).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se colectaron anfípodos infectados naturalmente con cistacantos de *Corynosoma* sp. en la bahía Verde del lago Mascardi. Los anfípodos fueron llevados vivos al laboratorio y disecados bajo lupa binocular estereoscópica para obtener los cistacantos.

Para las infecciones experimentales se utilizaron animales de criadero de un día de vida, pollos *Gallus gallus domesticus* y patos *Anas* sp. Se les administraron dosis variables de cistacantos según el siguiente detalle:

- ✓ Dos pollos con dosis de 40 cistacantos
- ✓ Un pollo con dosis de 60 cistacantos
- ✓ Dos patos con dosis de 50 cistacantos

El esquema de sacrificio de patos y de pollos fue el siguiente:

- ✓ Un pollo a los 15 días postinfección
- ✓ Dos pollos a los 21 días postinfección
- ✓ Un pato a los 7 días postinfección
- ✓ Un pato a los 14 días postinfección

Los animales experimentales fueron sacrificados por sobredosis de éter y posteriormente disecados para la obtención de los acantocéfalos. Los tubos digestivos de las aves fueron revisados bajo lupa binocular estereoscópica y los acantocéfalos colectados y fijados en formaldehído 2%. Posteriormente, algunos fueron transparentados en lactofenol para su estudio.

Para la caracterización de los especímenes experimentales obtenidos se utilizaron los caracteres descriptivos propuestos por Yamaguti (1963) y por Aznar et al. (2006) (**tabla 1**).

Tabla 1: Caracteres descriptivos utilizados para la caracterización de los especímenes de *Corynosoma* sp.

	Carácter	0	1	2	3
1	Forma de la probocis	Cilíndrica	Ovoide	-	-
2	Largo del cuello	Corto (largo menor o igual que el ancho)	Largo (largo mayor que el ancho)	-	-
3	Forma del tronco	Cilíndrico	Fusiforme	Piriforme	Forma de pipa
4	Constricción del tronco	Ausente	Presente	-	-
5	Disco de fijación	Ausente	Presente	-	-
6	Distribución de la espinas del tronco	Limitado a la parte anterior del soma	También en la parte posterior del soma	-	-
7	Espinas del tronco anterior	Sin áreas desnudas	Un anillo que crea dos campos de espinas anteriores	Un área sin espinas o con pequeñas espinas con forma semilunar	-
8	Espinas genitales	Ausentes	Presentes	-	-
9	Forma de los lemniscos	Cilíndricos	Claviformes	Redondeados	-
10	Largo de los lemniscos	Más largos que el receptáculo de la probocis	Iguales o más cortos que el receptáculo de la probocis	-	-
11	Número de glándulas cementantes	4	6 u 8	-	-
12	Forma de las glándulas cementantes	Cilíndricas	Piriformes	-	-
13	Disposición de los testículos	En tandem	Contiguos o levemente inclinados	-	-
14	Prolongaciones polares en la membrana media del huevo	Ausentes	Presentes	-	-

RESULTADOS

La infección en patos produjo resultados positivos mientras que la de pollos resultó negativa. En la primera, se obtuvieron diez ejemplares de *Corynosoma* sp. a los siete días y 11 a los 14 días postinfección lo que representa una transmisión del 20% y del 22% respectivamente. Se obtuvieron machos y hembras y todos los especímenes fueron encontrados vivos y fijados al tercio posterior del intestino de las aves.

Los acantocéfalos recuperados presentaron: probocis cilíndrica con 16 hileras longitudinales de 12 ganchos, cuello largo, cuerpo fusiforme con constricción que divide al soma en una región anterior y una posterior. Receptáculo de la probocis con pared doble y ganglio ubicado en el último tercio. Lemniscos cilíndricos, iguales, no recurvados en el extremo y más largos que el receptáculo, llegando hasta el soma posterior. Armadura somática y genital presentes. La armadura somática presenta disposición quincusial, se distribuye tanto en la región dorsal como en la ventral y llega casi hasta la constricción entre ambos somas. Poro genital terminal.

Los machos (**figura 1**) presentan testículos subesféricos en tandem ubicados en la parte posterior del soma. Las 4 glándulas cementantes son cilíndricas conforman un único grupo y son de igual tamaño. Bolsa de Saefftigen bien desarrollada y bursa con dos bolsillos bursales. La armadura genital está formada por numerosas espinas en un campo separado de la armadura del soma anterior y distribuidas al menos en cuatro hileras.

Las hembras (**figura 2**) presentan un útero muy largo y una vagina pequeña con estructuras glandulares en su extremo distal. La probable armadura genital en la hembra estaría formada por una única espina ubicada lateralmente por encima del poro genital. Las hembras sólo presentaron esferas ováricas.

Figura 1: Ejemplar experimental macho de *Corynosoma* sp.: A) Aspecto general, B) Detalle de la parte anterior, C) Detalle de la parte posterior del soma y C) Detalle de la armadura genital.

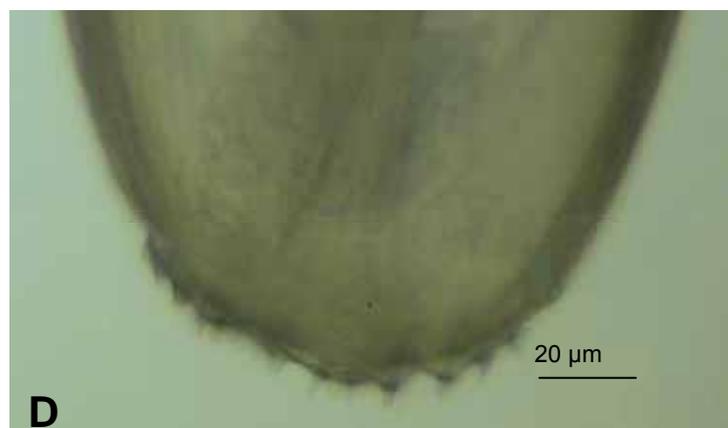


Figura 2: Ejemplar experimental hembra de *Corynosoma* sp.: A) Aspecto general, B) Detalle de la parte anterior, C) Detalle de la parte posterior del soma, C) Detalle de la vagina y D) Detalle de la esfera ovárica.



Los caracteres encontrados en los especímenes experimentales de *Corynosoma* sp. se corresponderían con los de *Corynosoma peposacae* (**tabla 2**).

Tabla 2: Caracteres registrados en los especímenes experimentales de *Corynosoma* sp. y en los de *Corynosoma peposacae* según Aznar et al. (2006).

	Caracteres													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Corynosoma</i> sp.	0	1	1	1	0	0	n.o.	1	0	0	0	0	0	n.o.
<i>Corynosoma peposacae</i>	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1

n.o.= no observado

COMENTARIOS

La identificación de especies en el género *Corynosoma*, ha sido comúnmente dificultosa debido a que las determinaciones están basadas en pocos rasgos morfológicos y morfométricos y por la gran variación intraespecífica que presentan las especies de este género (García Varela et al., 2005; Sardella et al., 2005; Aznar et al., 2006). En particular, las especies de agua dulce son generalmente registradas en numerosas aves acuáticas, como *C. constrictum* que ha sido citada en 12 de ellas (Van Cleave, 1945). Esto indica que las especies del género serían poco específicas para su hospedador definitivo.

Las especies de agua dulce del género *Corynosoma* son similares a las del género *Polymorphus* de América del Norte, considerando características como la musculatura y los ciclos de vida. Sólo las diferencian, la presencia de seis glándulas cementantes y la armadura genital como un campo aislado al menos en los machos, en comparación con las cuatro glándulas cementantes y la falta de armadura genital de *Polymorphus* (Aznar et al., 2006). Esto sugeriría que las especies de *Corynosoma* de agua dulce están estrechamente relacionadas con las del género *Polymorphus* (Aznar et al., 2006).

Las características encontradas en los adultos experimentales obtenidos indican que la especie sería próxima a *Corynosoma peposacae* (Travassos, 1926; Boero y Led, 1968). De las descripciones previas no se puede inferir cual es el hospedador más adecuado para esta especie dado que en ninguna de ellas se especifica el estatus de maduración de las hembras y en particular, en el caso del pato maicero *Anas georgica* sólo se encontraron hembras inmaduras (Boero y Led, 1968). En este estudio no se encontraron hembras grávidas a los 14 días postinfección, sin embargo es probable que sea necesario mayor tiempo de infección para obtenerlas.

La presencia de *C. peposacae* en diferentes especies de Anseriformes en Argentina y en Brasil (Travassos, 1926; Boero y Led, 1968) y el éxito de las infecciones con patos indica que en los ambientes de agua dulce de Patagonia, los hospedadores definitivos podrían ser Anseriformes. De todos los hospedadores previamente citados, sólo el pato picazo *Netta peposaca* y el pato maicero se distribuyen en nuestra región (ver capítulo 1), lo que indica que podrían ser los hospedadores definitivos para la especie.

Considerando la dificultad para la identificación de las especies del género y que las descripciones originales son ambiguas, es necesario no sólo redescubrir las especies de *Corynosoma* de agua dulce sino además realizar estudios moleculares y filogenéticos, que permitan una clara diferenciación de las mismas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aznar, F. J., B. Berón-Vera, E. A. Crespo & J. A. Raga, 2002.** Presence of genital spines in a male of *Corynosoma cetaceum* Johnston and Best, 1942 (Acanthocephala). *Journal of Parasitology*, 88: 403-404.
- Aznar, F. J., G. Pérez-Ponce de León & J. A. Raga, 2006.** Status of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) based on anatomical, ecological, and phylogenetic evidence with the erection of *Pseudocorynosoma* n. gen. *Journal of Parasitology*, 92: 548-564.
- Boero, J. J. & J. E. Led, 1968.** El parasitismo de la fauna autóctona III. Los parásitos de las aves argentinas. *Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Plata*, 10: 97-129.
- García Varela, M., F. J. Aznar, G. Pérez-Ponce de León, D. Piñero & J. P. Laclette, 2005.** Molecular phylogeny of *Corynosoma* Lühe, 1904 (Acanthocephala) based on 5.8s and internal transcribed spacer sequences. *Journal of Parasitology*, 345-352.
- Machado Filho, D. A., 1961a.** Contribuição para o conhecimento do gênero *Corynosoma* Lühe, 1904 (Metacanthocephala, Palaeacanthocephala, Polymorphidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 59: 181-184.
- Machado Filho, D. A., 1961b.** Nova contribuição para o conhecimento do gênero "*Corynosoma*" Lühe, 1904 (Metacanthocephala, Palaeacanthocephala, Polymorphidae). *Revista Brasileira de Biología*, 21: 249-251.
- Machado Filho, D. A., 1962.** Sobre *Corynosoma enrietti* Molfi & Fernandes, 1953 (Metacanthocephala, Palaeacanthocephala, Polymorphidae). *Revista Brasileira de Biología*, 22: 143-151.
- Molfi, A. & B. Fernandes, 1953.** "*Corynosoma enrietti*" n. sp., parasita de patos e marrecos domésticos. *Arquivos de Biologia e Tecnologia*, 8: 3-6.
- Sardella, N. H., S. Mattiucci, J. T. Timi, R. O. Bastida, D. H. Rodríguez & G. Nascetti, 2005.** *Corynosoma australe* Johnston, 1937 and *C. cetaceum* Johnston & Best, 1942 (Acanthocephala: Polymorphidae) from marine mammals and fishes in Argentinian waters: allozyme markers and taxonomic status. *Systematic Parasitology*, 61: 143-156.
- Schmidt, G. D., 1965.** *Corynosoma bipapillum* sp. n. from bonaparte's gull *Larus philadelphia* in Alaska, with a note on *C. constrictum* Van Cleave, 1918. *Journal of Parasitology*, 51: 814-816.
- Travassos, L., 1926.** Contribuições para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira XX. Revisão dos Acanthocephalos brasileiros. Parte II. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz*, 19: 31-125.
- Van Cleave, H. J., 1918.** The acanthocephalan of the North American birds. *Transactions of American Microscopic Society*, 37: 19-47.
- Van Cleave, H. J., 1945.** The acanthocephalan of the genus *Corynosoma* I. The species found in water birds of North America. *Journal of Parasitology*, 31: 332-340.
- Van Cleave, H. J. & W. C. Starrett, 1940.** The acanthocephala of wild ducks in central Illinois, with descriptions of two new species. *Transactions of American Microscopic Society*, 59: 348-353.
- Yamaguti, S., 1963.** *Systema Helminthum: Acanthocephala*. Volumen V. Interscience Publishers, New York, 423 pp.

APÉNDICE 2

Rauque, C. A. & L. Semenas, 2007. Infection pattern of two sympatric acanthocephalan species in the amphipod *Hyalella patagonica* (Amphipoda: Hyalellidae) from Lake Mascardi (Patagonia, Argentina). *Parasitology Research*, 100: 1271-1276.

Infection pattern of two sympatric acanthocephalan species in the amphipod *Hyaella patagonica* (Amphipoda: Hyaellidae) from Lake Mascardi (Patagonia, Argentina)

Carlos A. Rauque · Liliana Semenas

Received: 29 August 2006 / Accepted: 21 November 2006 / Published online: 10 January 2007
© Springer-Verlag 2007

Abstract The aim of the present study was to describe the infection pattern of the acanthocephalans *Acanthocephalus tumescens* and *Corynosoma* sp. co-occurring in the intermediate host the amphipod *Hyaella patagonica*. Samples were collected monthly from June 2002 to May 2004 from Lake Mascardi. Amphipods were measured and classified by developmental stages. Single and double infections of larval acanthocephalans were recorded and prevalence and mean intensity were calculated. An annual life cycle of *H. patagonica* could be inferred with recruitment of juveniles from spring to autumn. Males and females were found all year round but females were significantly more abundant. Single infections were mainly found in smaller juvenile amphipods during winter for *A. tumescens* and in intermediate and large male amphipods during spring and summer for *Corynosoma* sp. Double infections showed low values and were mainly found in intermediate sized amphipods during spring. A segregation of the infection by season, size and developmental stages of the host was recorded and would tend to avoid competition considering these two acanthocephalan species have different definitive hosts: fishes for *A. tumescens* and aquatic birds for *Corynosoma* sp.

Studies about the ecology of parasites and interactions of two parasites species within the same host have been done mainly in the definitive hosts, especially on vertebrates

(Bates and Kennedy 1990; Bush et al. 1993; Etchegoin 1997). However, studies on the intermediate hosts could give clues on their life cycles and showed negative effects not only in parasites (Awachie 1967; Barger and Nickol 1999) but also in the hosts (Zohar and Holmes 1998).

In Patagonia, three acanthocephalan species were recorded: *Acanthocephalus tumescens*, *Pomphorhynchus patagonicus* and *Corynosoma* sp. The amphipod *Hyaella patagonica* is the intermediate host for the three species. The native fishes *Galaxias maculatus*, *Galaxias platei*, *Diplomystes viedmensis*, *Odontesthes hatcheri*, *Percichthys trucha* and *Percichthys colhuapiensis* and the introduced *Oncorhynchus mykiss*, *Salmo trutta*, *Salmo salar*, *Salvelinus fontinalis* and *Salvelinus namaycush* are the definitive hosts for *A. tumescens* and *P. patagonicus* (Ortubay et al. 1994; Trejo 1994; Rauque et al. 2003). The definitive host for *Corynosoma* sp. is an unknown aquatic bird. Studies about the biology of amphipods were not done in Patagonia and investigations about acanthocephalan infections were only done in fishes showing generally seasonal cycles influenced by temperature with recruitment and maturation in spring and autumn (Úbeda et al. 1994; Trejo et al. 2000; Rauque et al. 2006).

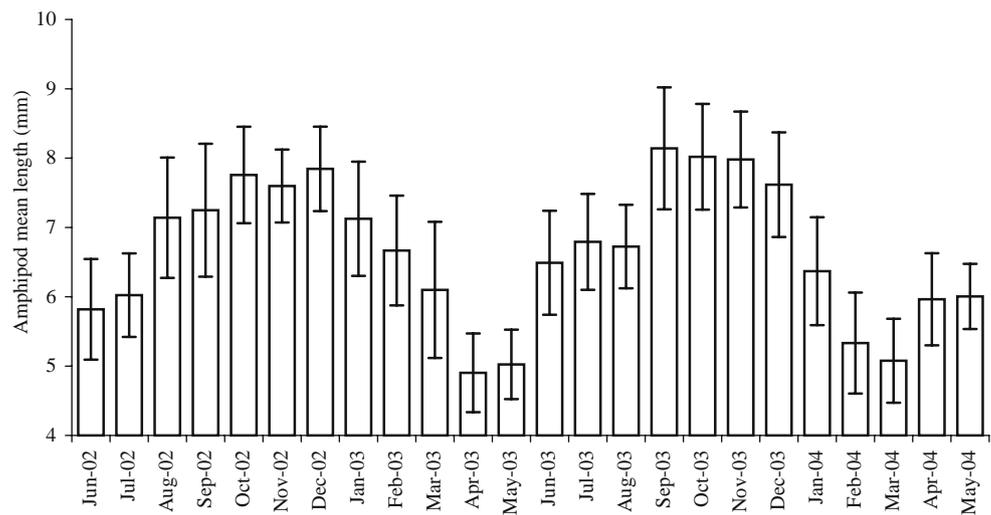
Considering the scarce knowledge of acanthocephalan infection in the intermediate hosts in Patagonia, the aim of the present study is to describe the infection pattern in the two sympatric acanthocephalan species: *A. tumescens* and *Corynosoma* sp. in its intermediate host, *H. patagonica* from Lake Mascardi.

Materials and methods

The oligotrophic Lake Mascardi (41°17'S; 71°38'W) flows towards the Pacific. It has an area of 39.2 km², a maximum

C. A. Rauque (✉) · L. Semenas
Laboratorio de Parasitología,
Centro Regional Universitario Bariloche,
Universidad Nacional del Comahue,
Quintral 1250,
8400 San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina
e-mail: crauque@crub.uncoma.edu.ar

Fig. 1 Monthly mean length (\pm SD) of *H. patagonica* in Lake Mascardi



depth of 218 m and is situated at 796 masl. In the sampling area, coastal vegetation is composed of the macrophytes *Schoenoplectus californicus*, *Myriophyllum quitense* and *Potamogeton linguatus*.

Samples of the amphipod *H. patagonica* were monthly collected with sieves from vegetation below the waterline, near to the shore from June 2002 to May 2004. Water temperature was recorded. The amphipods were brought to the laboratory, fixed with 5% formalin and measured under the microscope from head to telson (total length). Specimens under 5.68 mm were considered juveniles and longer amphipods without secondary sexual characteristics nor gonads were considered undetermined. Specimens were sexed and females were classified in two categories: ingravids and gravids. Amphipods were dissected and larvae of acanthocephalans identified and counted. Prevalence and mean intensity were calculated (Bush et al. 1997). Of the total infected amphipods, the proportion of infected

amphipods with single (*A. tumescens* or *Corynosoma* sp.) and double (both species) infections was also calculated.

The Wilcoxon test was used to compare the proportion of male and female amphipods. The Mann–Whitney test was used to compare the length of amphipod between males and females. The Kruskal–Wallis test was used to compare: (1) the amphipod length between seasons and (2) the amphipod length in the three types of infections (Conover 1980). Tests were performed with a significance level of 5%.

Results

Life cycle of amphipods

Collected specimens of *H. patagonica* ranged between 2.7 and 13.8 mm with a mean length of 6.9 (\pm 1.7) mm.

Fig. 2 Monthly proportion of gravid and ingavid females of *H. patagonica* in Lake Mascardi

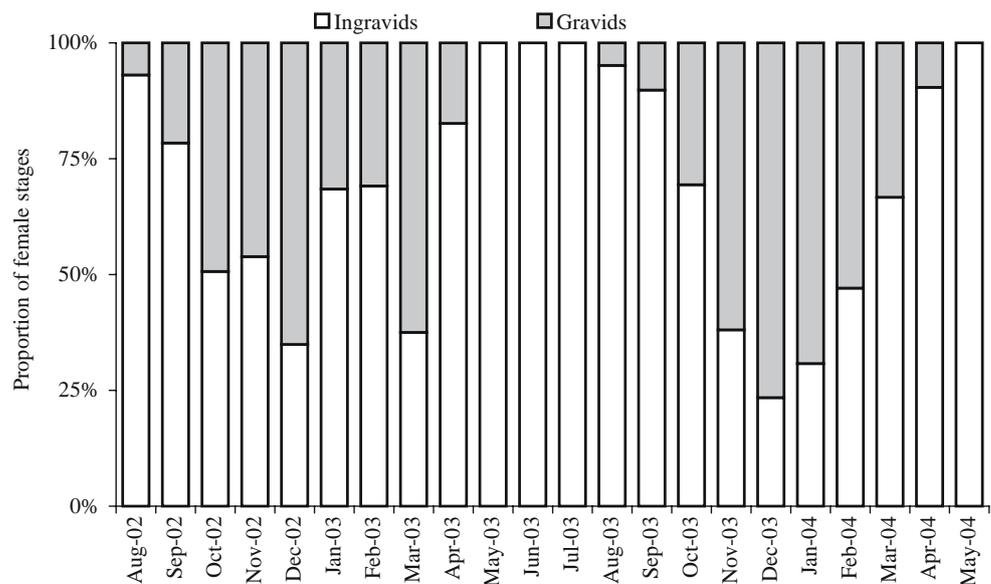
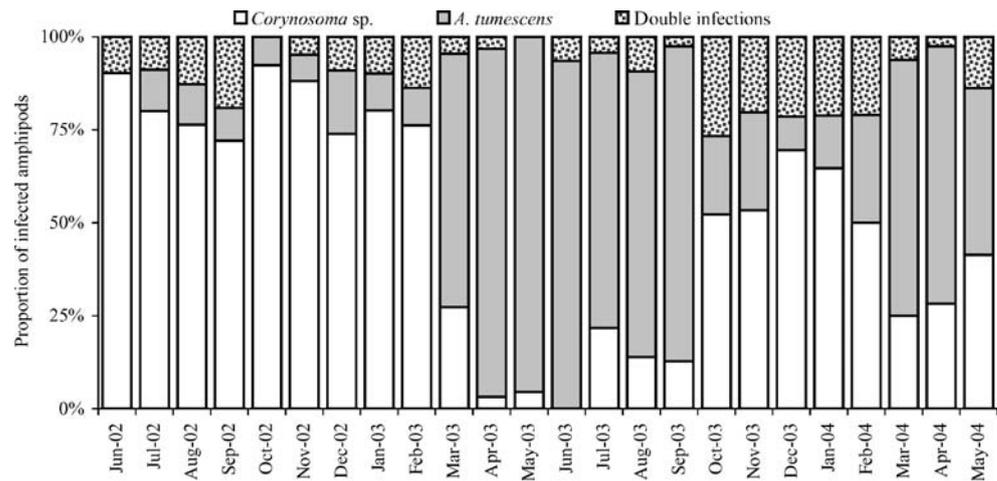


Fig. 3 Monthly proportion of specimens of *H. patagonica* infected with single and double infections of *Corynosoma* sp. and *A. tumescens* in Lake Mascaradi



Significant differences of the mean length of amphipods were found between seasons ($X^2=1.819$; $n=5,766$; $p<0.05$) with high values in spring (October–December 2002, September–December 2003) and low values in autumn (April–May 2003) and in late summer (February–March 2004) (Fig. 1). Males and females were present all year round and no significant differences in length between sexes were found ($Z=-0.419$; $n=4,292$; $p>0.05$). Females

were significantly more abundant than males ($Z=-4.03$; $n=24$; $p<0.05$). Gravid females were not found in late autumn and early winter (May–July 2003 and May 2004) and the highest proportion was registered in summer (December 2002 and 2003). Ingravid females were found all year round with high proportion in late autumn and early winter (May–July 2003 and May 2004) (Fig. 2).

Table 1 Sampling date and water temperature, sample size, prevalence and mean intensity of single and double infections of *Corynosoma* sp. and *A. tumescens* in Lake Mascaradi

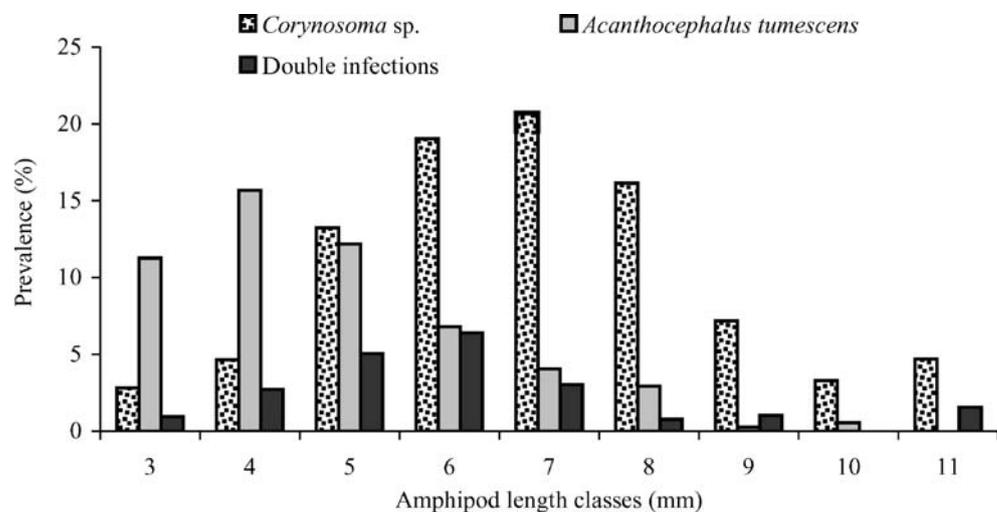
Sampling date	Water temperature (°C)	Sample size	<i>Corynosoma</i> sp.		<i>Acanthocephalus tumescens</i>		Double infections	
			Prevalence (%)	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean intensity	Prevalence (%)	Mean intensity
Jun-02	7	151	24.5	1.1	0.0	–	2.6	2.5
Jul-02	8	114	31.6	1.1	4.4	1.0	3.5	2.0
Aug-02	6.5	207	20.3	1.1	2.9	1.0	3.4	2.4
Sep-02	8	273	17.9	1.1	2.2	1.0	4.8	2.2
Oct-02	11	287	8.4	1.0	0.7	1.0	0.0	–
Nov-02	13	203	18.2	1.0	1.5	1.0	1.0	2.0
Dec-02	16	278	23.4	1.0	5.4	1.3	2.9	2.4
Jan-03	17	300	32.3	1.0	4.0	1.2	4.0	2.0
Feb-03	16	283	29.3	1.0	3.9	1.2	5.3	2.6
Mar-03	20	106	5.7	1.0	14.2	1.2	0.9	2.0
Apr-03	16	132	0.8	1.0	22.0	1.2	0.8	2.0
May-03	11	138	1.4	1.0	30.4	1.1	0.0	–
Jun-03	9	89	0.0	–	32.6	1.3	2.2	2.0
Jul-03	7	264	1.9	1.2	6.4	1.4	0.4	2.0
Aug-03	8	285	2.1	1.0	11.6	1.2	1.4	2.5
Sep-03	9	352	1.4	1.0	9.4	1.3	0.3	2.0
Oct-03	10	387	12.1	1.0	4.9	1.4	6.2	2.2
Nov-03	13.5	347	18.2	1.0	8.9	1.5	6.9	2.2
Dec-03	17	405	30.4	1.1	4.0	1.0	9.4	2.3
Jan-04	19	350	18.3	1.1	4.0	1.1	6.0	2.4
Feb-04	21	152	12.5	1.1	7.2	1.0	5.3	2.6
Mar-04	19.5	199	2.0	1.0	5.5	1.3	0.5	2.0
Apr-04	10.5	356	3.1	1.0	7.6	1.4	0.3	2.0
May-04	9	173	6.9	1.0	7.5	1.2	2.3	2.0
Total	–	5,831	14.4	1.1	6.9	1.2	3.4	2.3

Acanthocephalan infection

Single and double infections were recorded nearly all year round, but generally the proportion of the latter was low (Fig. 3). The overall prevalence of single infection with *Corynosoma* sp. was 14.4% and with *A. tumescens* was 6.9% and that of double infections was 3.4%. *Corynosoma* sp. showed the highest value of prevalence (32.3%) in January 2003, *A. tumescens* (32.6%) in June 2003 and double infections (9.4%) in December 2003 (Table 1). The highest proportion of single infections with *Corynosoma* sp. occurred during June and October 2002 and January 2003 and that of *A. tumescens* in March–September 2003 (Fig. 3). The highest proportion of double infections was found in September during 2002 and in October during 2003 (Fig. 3). The mean intensity ranged from 1 to 1.3 in single infections and from 2 to 2.6 in double infections (Table 1).

Single infections of *A. tumescens* were found in amphipods from 3.2 to 10.9 mm, those of *Corynosoma* sp. in amphipods from 3.4 to 11.8 mm and double infections were recorded in amphipods from 3.4 to 11.4 mm (Fig. 4). The highest value of prevalence with single infections of *A. tumescens* (15.7%) was recorded in amphipods of 4 mm meanwhile in single infections of *Corynosoma* sp. (20.7%) was recorded in amphipods of 7 mm (Fig. 4). The highest value of prevalence with double infections (6.4%) was recorded in amphipods of 6 mm. The mean length of infected amphipods showed significant differences among the three type of infections ($\chi^2=240.9$; $n=1,421$; $p<0.05$). All developmental stages showed single and double infections (Fig. 5). The highest values of prevalence of double infections were recorded in undetermined amphipods (7.9%), in single infections of *A. tumescens* in juveniles (28.2%) and in single infections of *Corynosoma* sp. in males (30.4%) (Fig. 5).

Fig. 4 Prevalence of single and double infections of *Corynosoma* sp. and *A. tumescens* in length classes of *H. patagonica* in Lake Mascaradi

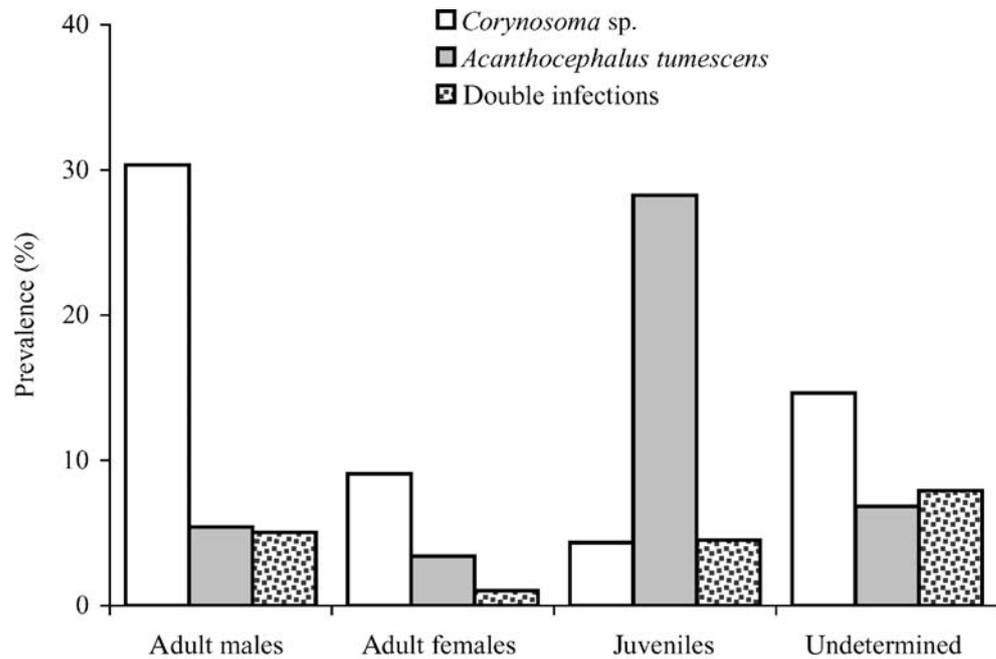


Discussion

An annual life cycle of the amphipod *H. patagonica* in Lake Mascaradi could be inferred considering that the mean length of amphipods significantly varied between seasons with the biggest amphipods recorded in spring and the smallest in late summer and autumn. Recruitment of juveniles would occur from spring to autumn considering that the highest proportion of gravid females was found in summer. This seasonality could be attributed to the variations of temperature and photoperiod during the year found in cold temperate lakes. Similar characteristics were recorded for *Hyalella azteca* from Lake Pawnee in Nebraska and for *Hyalella curvispina* from River Luján in Central Argentina (Kruschwitz 1978; Casset et al. 2001). Males and females were found all year round but the proportion of sexes favoured females as in *H. azteca* (Kruschwitz 1978). No differences in size of sexes were found in Lake Mascaradi, although in the genus *Hyalella*, males are generally bigger than females (Grosso and Peralta 1999; González 2003), being size differently affected by predators (Wellborn and Bartholf 2005) and biological characteristics of the amphipod species in the lakes (González 2003).

Although the length range of infected amphipods by single and double infections were similar and all developmental stages were infected, the mean length of infected amphipods showed significant differences among the three types of infections. Single infections with *Corynosoma* sp. were mainly found in intermediate and large sized male amphipods, those with *A. tumescens* in the smaller juvenile amphipods and double infections in the intermediate sized amphipods. Differences of infection related with size were previously reported in *Leptorhynchoides thecatus*, *Pomphorhynchus bulbocolli* and *Polymorphus marilis* where bigger amphipods were affected (Gleason 1987; Ashley and Nickol 1989; Zohar and Holmes 1998),

Fig. 5 Prevalence of single and double infections of *Corynosoma* sp. and *A. tumescens* in developmental stages of *H. patagonica* in Lake Mascardi



meanwhile in *Polymorphus paradoxus*, smaller amphipods were infected (Zohar and Holmes 1998). Differences of the infection related with developmental stages were also observed in Lake Mascardi. This kind of differences had been previously cited in other species of amphipods, for example females of *Gammarus pseudolimnaeus* have high values of infection with *P. bulbocolli* (Gleason 1987) and males of *Gammarus pulex* with *Pomphorhynchus laevis* and *Polymorphus minutus* (Bollache et al. 2001). In Lake Mascardi, the segregation of the infection between developmental stages and size of hosts could be associated with a differential immune response between sexes and/or with differential use of habitat among amphipod populations as previously cited by other authors (Wedekind and Jakobsen 1998; Sheridan et al. 2000).

Although single and double infections were recorded nearly all year round, a seasonal segregation could be observed. The single infections with *Corynosoma* sp., occurring mainly during late spring and early summer, could be attributed to the migratory habits of the definitive host, anseriform, gruiform, charadriiform and podicipediform aquatic birds. *A. tumescens* had high values of gravid females during spring and autumn in the fish definitive host (Rauque et al. 2006) but single infections in amphipods were generally found during winter. This delay between the availability of eggs and high values of prevalence in the amphipods could be associated with the developmental period of cystacanths in *A. tumescens*. Seasonal segregation was previously observed in other aquatic environments (Outreman et al. 2002).

Eggs of *A. tumescens* are smaller and have no filaments (Semenas and Trejo 1997), meanwhile eggs of *Corynosoma*

sp. are bigger and have filaments. Considering that the former can float in water and the latter are entangled to coastal vegetation, studies should be done in Lake Mascardi to know if the different characteristics of the eggs could be another source of segregation as previously pointed for *L. thecatus* and *P. bulbocolli* parasitizing the amphipod *H. azteca* (Barger and Nickol 1998).

Associations between different species of acanthocephalans in the intermediate host are products of selection favouring pathways of transmission (Dezfuli et al. 2000). In Lake Mascardi, the segregation related with seasonality, size and developmental stages of *H. patagonica*, which result to low values of double infections would cause a partitioning of resources related with the strategies of life cycles of *A. tumescens* and *Corynosoma* sp. Small amphipods are mainly infected by *A. tumescens* in winter, meanwhile bigger ones are infected by *Corynosoma* sp. in spring and summer. Also, an altered behaviour of infected amphipods, previously cited by Moore (2002) would contribute to the overlap in the habitat of the intermediate and definitive hosts increasing the chances of infection. The segregations recorded in Lake Mascardi would avoid competition considering the two acanthocephalan species use the same intermediate host, but use fishes and aquatic birds as definitive hosts.

Acknowledgements Financial support was provided by the Universidad Nacional del Comahue B-115 and CONICET PIP 02752. C. A. Rauque has a fellowship funded by CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina). Samples were collected under the permission of the National Park authorities.

References

- Ashley DC, Nickol BB (1989) Dynamics of the *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala) suprapopulation in a Great Plains reservoir. *J Parasitol* 75:46–54
- Awachie JBE (1967) Experimental studies on some host–parasite relationships of the Acanthocephala. Co-invasion of *Gammarus pulex* by *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788 and *Polymorphus minutus* (Goeze, 1782). *Acta Parasitol Pol* 15:69–74
- Barger MA, Nickol BB (1998) Structure of *Leptorhynchoides thecatus* and *Pomphorhynchus bulbocollis* (Acanthocephala) eggs in habitat partitioning and transmission. *J Parasitol* 83:534–537
- Barger MA, Nickol BB (1999) Effects of coinfection with *Pomphorhynchus bulbocollis* on development of *Leptorhynchoides thecatus* (Acanthocephala) in amphipods (*Hyaella azteca*). *J Parasitol* 85:60–63
- Bates RM, Kennedy CR (1990) Interactions between the acanthocephalans *Pomphorhynchus laevis* and *Acanthocephalus anguillae* in rainbow trout: testing an exclusion hypothesis. *Parasitology* 100:435–444
- Bollache L, Gambade G, Cézilly F (2001) The effects of two acanthocephalan parasites, *Pomphorhynchus laevis* and *Polymorphus minutus*, on pairing success in male *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda). *Behav Ecol Sociobiol* 49:296–303
- Bush AO, Heard RW Jr, Overstreet RM (1993) Intermediate host as source communities. *Can J Zool* 71:1358–1363
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 83:575–583
- Casset MA, Momo FR, Giorgi ADN (2001) Dinámica poblacional de dos especies de anfipodos y su relación con la vegetación acuática en un microambiente de la cuenca del Río Luján (Argentina). *Ecol Austral* 11:79–85
- Conover WJ (1980) Practical nonparametric statistics. Wiley, New York
- Dezfuli BS, Giari L, Poulin R (2000) Species associations among larval helminths in an amphipod intermediate host. *Int J Parasitol* 30:1143–1146
- Etchegoin JA (1997) Sistemas parasitarios presentes en la albufera Mar Chiquita. Ph.D. Thesis, Universidad Nacional de Mar del Plata
- Gleason LN (1987) Population dynamics of *Pomphorhynchus bulbocollis* in *Gammarus pseudolimnaeus*. *J Parasitol* 73:1099–1101
- González ER (2003) The freshwater amphipods *Hyaella* Smith, 1874 in Chile (Crustacea: Amphipoda). *Rev Chil Hist Nat* 76:623–637
- Grosso L, Peralta M (1999) Anfipodos de agua dulce sudamericanos. Revisión del género *Hyaella* Smith. I. *Acta Zool Lilloana* 45:79–98
- Kruschwitz LG (1978) Environmental factors controlling reproduction of the amphipod *Hyaella azteca*. *Proc Okla Acad Sci* 58:16–21
- Moore J (2002) Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, Oxford
- Ortubay SG, Semenas LG, Úbeda CA, Quaggiotto AE, Viozzi GP (1994) Catálogo de peces dulceacuicolas de la Patagonia Argentina y sus parásitos metazoos. Dir Pes Sub Rec Nat Prov R Negro Publishers, Bariloche
- Outreman Y, Bollache L, Plaistow S, Cézilly F (2002) Patterns of intermediate host use and levels of association between two conflicting manipulative parasites. *Int J Parasitol* 32:15–20
- Rauque C, Viozzi G, Semenas L (2003) Component population study of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno (Argentina). *Folia Parasitol* 50:72–78
- Rauque C, Semenas L, Viozzi G (2006) Seasonality of recruitment and reproduction of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno (Patagonia, Argentina). *J Parasitol* 92(6) (in press)
- Semenas L, Trejo A (1997) Redescription of *Acanthocephalus tumescens* (von Linstow, 1896) (Palaeacanthocephala: Echinorhynchidae) in *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae) in Patagonia (Argentina). *Syst Parasitol* 36:13–16
- Sheridan LAD, Poulin R, Ward DF, Zuk M (2000) Sex differences in parasitic infections among arthropod hosts: is there a male bias?. *Oikos* 88:327–334
- Trejo A (1994) Observations on the host specificity of *Pomphorhynchus patagonicus* (Acanthocephala) from the Alicura Reservoir (Patagonia, Argentina). *J Parasitol* 80:829–830
- Trejo A, Semenas L, Viozzi G (2000) *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) in *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) of lake Gutiérrez, Patagonia, Argentina. *J Parasitol* 86:188–191
- Úbeda C, Trejo A, Semenas L, Ortubay S (1994) Status of three different fish host of *Pomphorhynchus patagonicus* Ortubay, Úbeda, Semenas et Kennedy, 1991 (Acanthocephala) in Lake Rosario (Argentina). *Res Rev Parasitol* 54:87–92
- Wedekind C, Jakobsen PJ (1998) Male-biased susceptibility to helminth infection: an experimental test with a copepod. *Oikos* 81:458–462
- Wellborn GA, Bartholf SE (2005) Ecological context and the importance of body and gnathopod size for pairing success in two amphipod ecomorphs. *Oecologia* 143:308–316
- Zohar AS, Holmes JC (1998) Pairing success of male *Gammarus lacustris* infected by two acanthocephalans: a comparative study. *Behav Ecol* 9:206–211