



Universidad Nacional del Comahue - Centro Regional Universitario Bariloche

COPÉPODOS PARÁSITOS DE PECES DE AGUA DULCE DEL EXTREMO SUR DE LA REGIÓN NEOTROPICAL



Trabajo de Tesis para optar al título de Doctora en Biología

Lic. María Agustina Waicheim

Director: Dr. Gustavo P. Viozzi

Co Director: Dr. Carlos A. Rauque

Año 2022

RESUMEN

Más de 300 especies de copépodos han adoptado el parasitismo como forma de vida. La mayor parte de las especies de la familia Ergasilidae, pertenece al género *Ergasilus*, con más de 180 especies. En Argentina se reportó la presencia de 4 especies de este género, registrándose *E. sieboldi* en el Río Salado y en la Patagonia, pero dado que fue originalmente descrita de peces paleárticos, surgen dudas acerca de su identidad específica. La familia Lernaeidae comprende más de 114 especies de agua dulce y salobre. En la Argentina se han descrito dos especies del género *Lernaea*, la introducida, *L. cyprinacea* y una especie nativa, *Lernaea argentinensis*. *Lernaea cyprinacea* en la Patagonia se registró en peces del río Colorado y en carácidos introducidos del río Negro. En esta tesis se describe la diversidad de copépodos parásitos de los géneros *Ergasilus* y *Lernaea*, del extremo sur de la región Neotropical y se analizan los patrones de infección en peces de agua dulce de la Patagonia. Los objetivos específicos para los ergasíidos son: recopilar los reportes de infecciones de la región Neotropical y describir las especies de Patagonia y de la región Pampeana (Cap. 1). Describir la distribución actual de las especies en Patagonia, evaluar los factores que determinan su ocurrencia en ambientes acuáticos y comparar el estatus de las especies hospedadoras (Cap. 2). Describir estadios tempranos del ciclo de vida del copépodo y evaluar la variación estacional de la infección (Cap. 3). Para *Lernaea* sp. los objetivos son: recopilar los reportes de infecciones en la región Neotropical y determinar la identidad específica de *Lernaea* sp. de Patagonia (Cap. 4). Actualizar su distribución en Patagonia comparando el estatus de los hospedadores y evaluar el proceso de invasión mediante entrevistas (Cap. 5).

Para coleccionar peces de tamaño pequeño y juveniles se utilizaron redes de arrastre, medio mundo y trampas cebadas. Para las especies de tamaño grande se utilizaron redes agalleras y algunas muestras fueron compradas a pescadores. Se revisaron los peces en busca de copépodos, que fueron fijados con alcohol (96%) y fotografiados utilizando MEB. Se utilizó el medio de Hoyer para confeccionar preparados permanentes. Fragmentos de la región 18S ADNr fueron amplificados para *Ergasilus* sp. y para *Lernaea* sp. Para analizar los factores que afectan la distribución de *Ergasilus* sp. se evaluaron las características ambientales y la presencia de especies de peces. Para describir estadios de *Ergasilus* sp. los sacos ovígeros fueron colocados en incubadora. Además, se trabajó con muestras de ergasíidos provenientes del río Salado y la Bahía de Samborombón, con ejemplares tipo de *Ergasilus sieboldi* var.

patagonicus depositados por Szidat (1956) y con un lernéido depositado por Brian (1944).

Se registraron un total de 41 especies del género *Ergasilus* en la región Neotropical. Se describió a *Ergasilus yandemontei* n. sp. y se describieron dos especies nuevas de *Ergasilus* y una especie nueva de *Tiddergasilus* para la región pampeana. Para *E. yandemontei* los factores que afectaron su ocurrencia y distribución fueron la presencia de *O. hatcheri* y *G. maculatus*. La infección fue registrada en 13 ambientes, desde los 38°S hasta los 45°S. La especie hospedadora que mostró los niveles de infección más altos fue *O. hatcheri*, seguida por *P. trucha*. A partir de los sacos ovígeros incubados, sólo se lograron obtener y describir estadios nauplius I. Este copépodo no se encontró presente en peces del lago Escondido pese a haber sido registrado previamente. Los valores máximos de prevalencia se encuentran en los meses de otoño, primavera y verano y las hembras grávidas se registraron en primavera y verano. Se corroboró mediante estudios moleculares la identidad de *L. cyprinacea* en Patagonia. La distribución de *L. cyprinacea* es amplia en la Argentina y en 12 ambientes de Patagonia se registró al parásito. En todas las especies de peces, con la excepción de *C. carpio*, se registraron hembras grávidas. Las prevalencias e intensidades más altas de copepoditos en branquias fueron registradas para *C. carpio*.

La mayor diversidad de ergasilidos se observa en Brasil, lo que puede relacionarse a que en la cuenca del Amazonas, existe una enorme riqueza de peces. En el presente trabajo se describió y renombró como *Ergasilus yandemontei* una especie de ambientes patagónicos, que fue descrita originalmente en el Hemisferio Norte (*E. sieboldi* var. *patagonicus*) y por otro lado se estudió la morfología de 3 especies nuevas pertenecientes a dos géneros (*Ergasilus* y *Tiddergasilus*) provenientes de la región pampeana.

Odontesthes hatcheri y *P. trucha* son los hospedadores principales para *E. yandemontei*, mientras que *G. maculatus* aunque presenta valores de infección muy bajos en lagos andinos podría sustentar a las poblaciones del parásito por su alta abundancia relativa. En el lago Morenito se registró un ciclo de vida fuertemente estacional con reclutamiento en otoño, mantenimiento de hembras ingravidas en invierno y producción de huevos en primavera y verano. En el Lago Pellegrini, la estacionalidad no es tan marcada, probablemente debido a las mayores temperaturas del agua durante el año, aunque las variaciones siguen un patrón similar a la del lago Morenito. En este trabajo se reporta por primera vez la extinción local de un parásito para la Argentina. A partir de la observación del ejemplar de *L. argentinensis*, se encontró que dada la ubicación de las patas y la estructura de anclaje, podría

pertenecer a otro género, tal como ha sido indicado por otros autores. El presente trabajo es el primer estudio que incluye un análisis morfológico y molecular sobre el copépodo invasor *L. cyprinacea* en Patagonia. La presencia de copepoditos y hembras adultas grávidas en peces pequeños como *C. interruptus* y *J. lineata*, podría indicar que estos hospedadores, que son utilizados como carnada estarían cumpliendo un rol importante en la dispersión del parásito. A pesar de que los niveles de infección por parte de las hembras adultas de *L. cyprinacea* en *C. carpio* fueron muy bajos, este hospedador parece tener un rol importante en dispersar al parásito y potenciar sus ciclos de vida en el ambiente, debido a las altas cargas de copepoditos en las branquias. De acuerdo a los entrevistados, se puede inferir que en el río Negro la aparición de *L. cyprinacea* fue previa a la invasión de las carpas. Todos los entrevistados mencionan a las percas y a los pejerreyes como las especies más afectadas. En Patagonia, la represa de Arroyito sobre el río Limay parece estar actuando como barrera para la dispersión de la carpa y del copépodo. En el río Neuquén la carpa ha superado barreras como el dique Ballester, ingresando al lago Pellegrini y aguas abajo del dique El Chañar. Sin embargo, peces de la sub región Brasílica han logrado sortear estos obstáculos y habrían co introducido el parásito en nuevos ambientes. Todas las localidades estudiadas del río Limay y aguas arriba de la ciudad de Choele choel en el río Negro, y los sitios ubicados en el río Neuquén representan nuevas localidades para *L. cyprinacea*. *Cyprinus carpio* y *J. lineata* son nuevos hospedadores en Patagonia. Es de esperar que el parásito logre infectar a otras especies de peces y aumente su rango de distribución.

ABSTRACT

More than 300 species of copepods have adopted parasitism as a way of life. Most of the species of the Ergasilidae family belong to the *Ergasilus* genus, with more than 180 species. In Argentina, the presence of 4 species of this genus was reported, with *E. sieboldi* being recorded in the Río Salado and in Patagonia, but given that it was originally described from Palaearctic fish, doubts arise about its specific identity. The Lernaeidae family comprises more than 114 fresh and brackish water fish species. Two species of the genus *Lernaea* have been described in Argentina, the introduced *L. cyprinacea*, and a native species, *Lernaea argentinensis*. *Lernaea cyprinacea* in Patagonia was recorded in fishes from the Colorado River and in introduced characids from the Negro River. In this study the diversity of parasitic copepods of the genera *Ergasilus* and *Lernaea* in freshwater fish from the extreme south of the Neotropical region was described and their infection patterns were analyzed in Patagonia. The specific objectives for ergasilids are: to compile reports of infections from the Neotropical region and describe the species from Patagonia and the Pampean region (Chap. 1). Describe the current distribution of the species in Patagonia, evaluate the factors that determine their presence in aquatic environments and compare the status of the hosts species (Chap. 2). Describe early stages of the copepod life cycle and assess the seasonal variation of infection (Chap. 3). For *Lernaea* sp. the objectives are: to collect reports of infections in the Neotropical region and determine the specific identity of *Lernaea* sp. from Patagonia (Chap. 4). Update its distribution in Patagonia by comparing the status of the hosts and evaluating the invasion process through interviews (Chap. 5).

Trawls nets, half-world nets, and baited traps were used to collect small and juvenile fish. For large species, gillnets were used and some samples were purchased from fishermen. Fish were checked for copepods, which were fixed with alcohol (96%) and photographed using SEM. Hoyer's medium was used to make permanent slides. Fragments of the 18S rDNA region were amplified for *Ergasilus* sp. and for *Lernaea* sp. To analyse the factors that affect the distribution of *Ergasilus* sp., environmental characteristics and the presence of fish species were evaluated. To describe stages of *Ergasilus* sp. the ovigerous sacs were placed in an incubator. In addition, we worked with samples of ergasilids from the Salado River and with type specimens of *Ergasilus sieboldi*

var. *patagonicus* deposited by Szidat (1956) and with a lernaeid deposited by Brian (1944).

A total of 41 species of the genus *Ergasilus* were recorded in the Neotropical region. *Ergasilus yandemontei* n. sp. and two new species of *Ergasilus* and one new species of *Tiddergasilus* were described for the Pampas region. For *E. yandemontei*, the factors that affected its occurrence and distribution were the presence of the *O. hatcheri* and *G. maculatus*. The infection was recorded in 13 environments, from 38°S to 45°S. The host species that showed the highest infection levels was *O. hatcheri*, followed by *P. trucha*. From the incubated ovigerous sacs, only nauplius I stages were obtained and described. This copepod was not found present in fish from Lake Escondido despite having been previously recorded. The maximum values of prevalence are found in the months of autumn, spring and summer and ovigerous females were recorded in spring and summer. The identity of *L. cyprinacea* in Patagonia was confirmed by molecular studies. The distribution of *L. cyprinacea* is wide in Argentina and the parasite was recorded in 12 environments in Patagonia. In all fish species, with the exception of *C. carpio*, gravid females were recorded. The highest prevalences and intensities of copepodites in gills were recorded for *C. carpio*.

The greatest diversity of ergasilids is observed in Brazil, which can be related to the fact that in the Amazon basin, there is an enormous richness of fishes. In the present work, a Patagonian species *E. sieboldi* var. *patagonicus* originally described in the Northern Hemisphere was described and renamed as *Ergasilus yandemontei*, and on the other hand, the morphology of 3 new species belonging to two genera (*Ergasilus* and *Tiddergasilus*) from the Pampean region were described.

Odontesthes hatcheri and *P. trucha* are the main hosts for this copepod, while *G. maculatus*, although it presents very low values of infection in Andean lakes, it could sustain the parasite populations due to the high relative abundance. In Morenito Lake a strong seasonal pattern of variation with autumn recruitment, overwintering ingravid females, egg production in spring and summer. In Pellegrini Lake, the seasonality is less strong than in the Morenito Lake, probably due to the higher water temperatures through the year, although the variations follow a similar pattern to those of the Morenito Lake. In this work, the local extinction of a parasite for Argentina is reported for the first time. From the observation of the deposited material, of *L. argentinensis* it was observed that it could belong to another genus as was previously assessed by other authors. This work is the

first study that includes a morphological and molecular analysis of the invasive copepod *L. cyprinacea* in Patagonia. The presence of copepodites and gravid adult females in small fish such as *C. interruptus* and *J. lineata* which are used as bait could be playing an important role in the dispersal of the parasite. Despite the fact that the levels of infestation by adult females of *L. cyprinacea* in *C. carpio* were very low, this host seems to have an important role in parasite dispersion, and to enhance the infection in the environment due to the high load of copepodites in gills. According to the interviewees, it seems that in the Río Negro the appearance of *L. cyprinacea* was prior to the invasion of the carp. All interviewees mention perch and silverside as the most infected species. In Patagonia, the Arroyito dam on the Limay River appears to be acting as a barrier to the dispersal of carp and copepods. In the Neuquén river, *C. carpio* has overcome barriers such as the Ballester dam, and has established in Pellegrini Lake and downstream of the El Chañar dam. However, fish from the Brazilian sub-region have managed to overcome these obstacles and have co-introduced the parasite into new environments. All the studied localities of the Limay river and upstream of the city of Choele choel in the Negro river, and the sites located in the Neuquén river represent new localities for *L. cyprinacea*. *Cyprinus carpio* and *J. lineata* are new hosts in Patagonia. It is expected that the parasite will infect other fish species and increase its range of distribution.

Índice

Resumen	1
Abstract	4
Índice	7
Introducción General	9
Objetivos	22
Materiales y Métodos generales	24
Capítulo I: Estudio taxonómico de copépodos ergasilidos en la Patagonia continental y la región pampeana	50
Introducción.....	50
Objetivos.....	60
Materiales y Métodos.....	61
Resultados.....	66
<i>El género Ergasilus en ambientes de agua dulce de la región Neotropical</i>	66
<i>Descripción de especies del género Ergasilus de Patagonia</i>	69
<i>Descripción de especies del género Ergasilus de la región Pampeana</i>	78
Discusión.....	87
Capítulo II: Distribución y especificidad de <i>Ergasilus yandemontei</i> en peces patagónicos nativos e introducidos	93
Introducción.....	93
<i>Distribución y factores ambientales</i>	93
<i>Especificidad y estatus de los hospedadores</i>	94
Objetivos.....	98
Materiales y Métodos.....	99
Resultados.....	102
<i>Distribución Geográfica</i>	102
<i>Ocurrencia de Ergasilus yandemontei y factores ambientales</i>	104
<i>Estatus de las especies hospedadoras</i>	110
Discusión.....	118
Capítulo III: Ciclo de vida y variación estacional de <i>Ergasilus yandemontei</i> en ambientes patagónicos	123
Introducción.....	123
Objetivos.....	126
Materiales y Métodos.....	127
<i>Toma de muestras</i>	127
<i>Incubación de Huevos</i>	128
Resultados.....	130
<i>Morfología estadio Nauplius I</i>	130
<i>Variación Estacional</i>	132
Discusión.....	140

<i>Morfología del estadio Nauplius I</i>	140
<i>Variación Estacional</i>	141
Capítulo IV: Distribución de <i>Lernaea</i> spp. (Linnaeus, 1758) en la región Neotropical e identificación específica en Patagonia	144
Introducción.....	144
Objetivo General.....	155
Materiales y Métodos.....	156
<i>El género <i>Lernaea</i> en la Región Neotropical</i>	156
<i>Caracterización morfológica</i>	156
<i>Caracterización molecular</i>	157
Resultados.....	160
<i>Caracterización morfológica de <i>L. cyprinacea</i></i>	164
<i>Caracterización morfológica de <i>L. argentinensis</i></i>	168
<i>Análisis Molecular de ejemplares de <i>Lernaea</i> sp. en Patagonia</i>	169
Discusión.....	171
Capítulo V: Invasión de <i>Lernaea cyprinacea</i> en Patagonia	177
Introducción.....	177
Objetivo General.....	183
Materiales y Métodos.....	184
Resultados.....	186
<i>Hospedadores y localidades en el norte de la Patagonia</i>	186
<i>Entrevistas</i>	193
Discusión.....	203
<i>Análisis de las entrevistas</i>	209
Conclusiones Generales	212
Referencias	215
Agradecimientos	227
Artículos de Respaldo	228

Copépodos parásitos de peces de agua dulce del extremo sur de la región Neotropical

INTRODUCCIÓN GENERAL

Importancia del parasitismo

El parasitismo es una forma de vida tan exitosa que ha evolucionado independientemente en diferentes linajes trascendiendo todos los límites filogenéticos (Bush et al. 2001; Roberts y Janovy 2005). Los parásitos metazoos incluyen representantes de casi todos los phyla a través del árbol de la vida. Es difícil estimar un número acertado de especies parásitas para cada grupo, aunque más del 10% de las especies de metazoos descritas son parásitas (Poulin 2014). Incluyendo a los microorganismos, se estima que los parásitos representan más de la mitad de las especies vivas. Se puede decir que los parásitos metazoos de animales son el producto de por lo menos 60 transiciones evolutivas independientes de una forma de vida libre a una parásita obligada (Poulin y Morand 2004; Poulin 2014). Sin embargo, los parásitos son organismos usualmente olvidados en los estudios sobre la conservación de la biodiversidad (Roberts y Janovy 2005). Esto se debe en parte a que son difíciles de estudiar por su pequeño tamaño, ciclos de vida complejos e impedimentos taxonómicos (Bush et al. 2001). Una pequeña fracción de parásitos tiene importancia médica o veterinaria y es el foco de muchos estudios, el resto, aunque representa una parte importante de los ecosistemas y de la biodiversidad global, es generalmente ignorado. Por otro lado, la tasa de aparición de especies nuevas no pareciera disminuir y dado a que muchos parásitos presentan un alto grado de especificidad por su hospedador, esto sugiere que estamos en presencia de un gran número de especies crípticas que aún desconocemos (Poulin 2014).

Existen muchas razones por las cuales los parásitos deberían ser incluidos en los estudios sobre biodiversidad ya que proveen una mirada histórica y biogeográfica de los organismos, de la estructura de los ecosistemas, y de los procesos detrás de las diversificaciones de la vida (Poulin y Morand 2004). Entender las relaciones entre la riqueza específica de hospedadores y la de especies parásitas, puede ser un punto de partida para identificar “hostspots”

de diversidad. El estudio sobre la fauna de parásitos además provee información acerca del estatus de los ecosistemas, brindando otra herramienta para los trabajos en conservación (Bush et al. 2001).

Desde una perspectiva ecológica la relación hospedador-parásito, debe considerar en simultáneo la ecología del hospedador en el ciclo de vida del parásito, así como también, al hospedador como hábitat para el parásito. Los hospedadores representan pequeños parches dentro de una gran matriz que es su ambiente (Roberts y Janovy 2005). Muchos factores abióticos y bióticos que afectan la ecología del hospedador también impactan al parásito. Si bien el hábitat principal del parásito es el hospedador, los estadios de transmisión como esporas, huevos y juveniles deben sobrevivir las condiciones abióticas del ambiente. Usualmente, un hospedador, vertebrado o invertebrado, representa un ambiente regulado por múltiples mecanismos y a la vez una fuente rica en nutrientes (Roberts y Janovy 2005). Por otro lado, el parásito debe lidiar con su hospedador que se encuentra vivo y es capaz de responder fisiológica e inmunológicamente ante la presencia del parásito. En la ecología del parasitismo es tan importante estudiar las interacciones entre parásito y hospedador como aquellas relaciones que involucran al hospedador y su ambiente (Bush et al. 2001). Los parásitos pueden ser importantes agentes reguladores de las poblaciones, las comunidades y los ecosistemas, dado que pueden afectar la capacidad reproductiva de los hospedadores, su crecimiento, comportamiento y supervivencia (Roberts y Janovy 2005). Por otro lado, los parásitos pueden afectar las estructuras de las cadenas alimenticias y aunque en muchos casos, pueden resultar insignificantes en la contribución de energía que circula en las redes tróficas, en otros casos, pueden ser muy abundantes, siendo considerable su biomasa e incluso, mayor que la de los hospedadores (Lafferty et al. 2008).

Copépodos parásitos

Se conocen alrededor de 50000 especies de crustáceos, de las cuales unas 13000 son copépodos, que constituyen un grupo de micro crustáceos y conforman una parte muy importante de las comunidades del plancton, bentos y aguas subterráneas (Bush et al. 2001; Thatcher 2006). La mayor diversidad

se encuentra en ambientes marinos, sin embargo, cerca de 2800 especies son de agua dulce y están presentes en casi todos los ambientes (Boxshall y Defaye 2008). Más de 300 especies de copépodos dulceacuícolas han adoptado el parasitismo como forma de vida, en numerosos linajes de manera independiente (Boxshall y Jaume 2000). Infectan generalmente a peces, aunque algunos parasitan invertebrados o bien pueden vivir como comensales epibiontes (Boxshall y Defaye 2008). Los copépodos parásitos presentan una gran variedad de morfologías, hábitats, patrones de desarrollo y ciclos de vida. Las morfologías corporales varían desde copépodos semejantes a aquellos de vida libre hasta formas muy modificadas que no presentan semejanzas con un copépodo típico. Dentro de las modificaciones morfológicas se pueden mencionar: reducción de los apéndices locomotores, incremento en el tamaño corporal, acompañado por cambios en las proporciones del cuerpo, desarrollo de nuevas estructuras o modificaciones de apéndices preexistentes para sujetarse al hospedador, fusión de los somitos del cuerpo, reducción de los órganos de los sentidos y reducción en el número de estadios de vida libre (Bush et al. 2001; Boxshall y Halsey 2004; Roberts y Janovy 2005). El desarrollo post-embriionario de los copépodos se divide en dos fases: nauplius y copepodito. Cada una de las fases se subdivide en una serie de estadios. Un estadio representa un periodo de tiempo durante el cual el exoesqueleto del cuerpo no cambia su arquitectura ni configuración, mientras que generalmente éste cambia notablemente durante la muda entre dos estadios (Ferrari y Dahms 2007).

Invasiones Biológicas

Las **especies invasoras** son consideradas una de las razones de pérdida de la biodiversidad y una amenaza para las especies nativas. Se considera invasor a aquellos organismos que han sido introducidos fuera de su área natural de origen, estableciendo poblaciones auto sustentables en nuevos ambientes y dispersándose más allá del área donde fueron introducidos, produciendo en general un impacto negativo en el ambiente, la economía y la salud humana (Lymbery et al. 2014). El proceso de invasión puede ser dividido en una serie de etapas (introducción, establecimiento e invasión), en las que

existen barreras (geográficas, cautiverio o cultivo, supervivencia, reproducción, dispersión, ambientales) que deben ser sorteadas para que una especie o población pase a la siguiente etapa (Blackburn et al. 2011; Lymbery et al. 2014). Las especies pueden ser definidas con distintos términos dependiendo la etapa de invasión que hayan alcanzado (Figura 1).

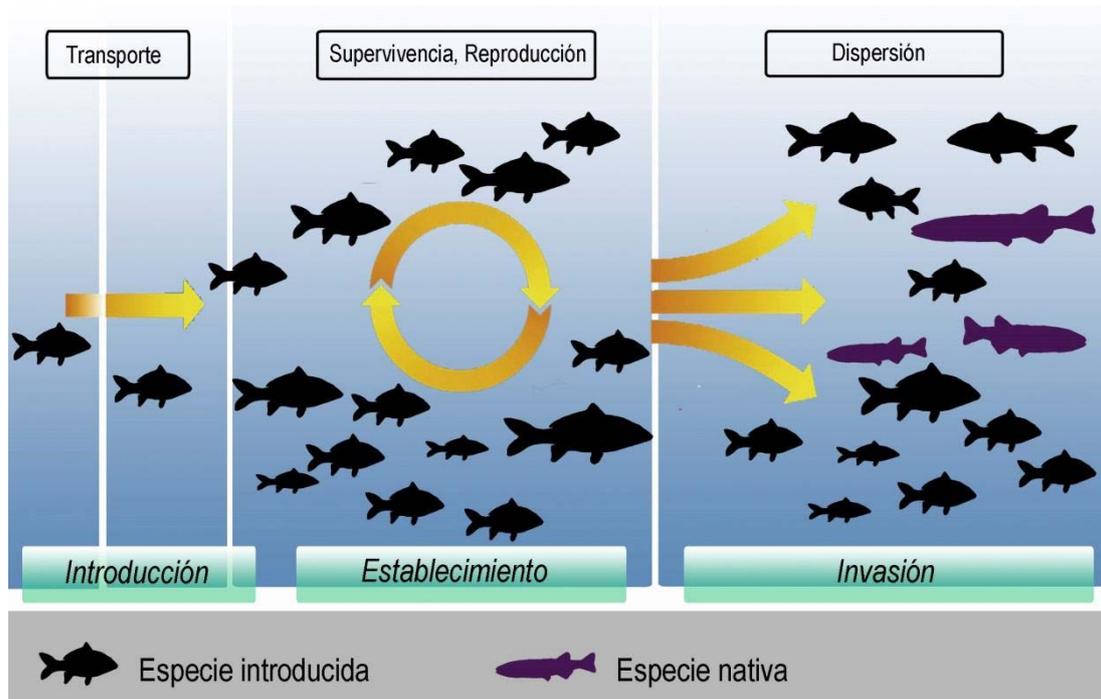


Figura 1: Proceso de invasión de una especie en un ambiente nuevo. (Modificado de Lymbery et al. 2014).

Las especies invasoras pueden afectar a las nativas de manera directa, a través de mecanismos como la competencia y la depredación o de manera indirecta, produciendo alteraciones en el hábitat o cambiando la dinámica de las enfermedades (Telfer y Bown 2012; Lymbery et al. 2014). Los parásitos pueden jugar un rol muy importante en la mediación del impacto producido por las especies introducidas. Éstas, en general, en las primeras etapas de invasión, pueden presentar un menor número de especies parásitas, o ninguna y menores valores de infección que los hospedadores nativos, lo cual podría proveerles una ventaja en los nuevos ambientes colonizados (Fig. 2. A) (Torchin et al. 2003; Lagrue 2017). Esta pérdida de enemigos (“enemy release”) puede deberse a que los individuos introducidos no transportan la totalidad de las especies parásitas que poseen en su lugar de origen o bien a la

incapacidad de una especie parásita para completar todo su ciclo de vida en un nuevo ambiente y por otro lado a una limitación de los parásitos nativos para parasitar la nueva especie hospedadora. Torchin et al. (2003) compararon la riqueza de parásitos de 26 especies de hospedadores (incluyendo moluscos, crustáceos, peces, aves y mamíferos) en sus ambientes donde son nativos y en donde fueron introducidos, y se observó que el número de especies parásitas en poblaciones nativas fue el doble que en poblaciones introducidas, por otro lado, los valores de infección fueron menores en estas últimas.

Los hospedadores pueden ser introducidos junto con sus parásitos en un nuevo ecosistema. Estas especies parásitas introducidas pueden ser una amenaza para los hospedadores nativos si superan las barreras de introducción, establecimiento y dispersión y son capaces de cambiar de hospedador (“switch host”) (Tompkins et al. 2003), dando como resultado la emergencia de nuevas relaciones parásito-hospedador proceso conocido como “Spillover” (Fig. 2. B). Los parásitos que han llegado junto con su hospedador, a un área fuera de su distribución natural, son denominados parásitos co-introducidos, mientras que aquellos parásitos co-introducidos que han logrado infectar a un hospedador nativo, son denominados co-invasores (LyMBERY et al. 2014).

En algunos casos, los parásitos nativos pueden parasitar a los hospedadores introducidos. Puede suceder que los nuevos hospedadores potencien el ciclo de los parásitos nativos, incrementando los niveles de infección en los hospedadores nativos, proceso conocido como “Spillback” (Kelly et al. 2009) (Fig. 2. C). Los impactos de este proceso son difíciles de evaluar, ya que requieren de comparaciones cuantitativas como un aumento en la tasa de infección del parásito en presencia de un hospedador invasor (Chalkowski et al. 2018). Sin embargo, existen evidencias de especies introducidas que resultaron ser hospedadores adecuados para parásitos nativos e incluso mostraron ser mejores hospedadores que los hospedadores nativos, por ejemplo algunos parásitos mostraron una tasa de reproducción mayor en estos nuevos hospedadores (Kelly et al. 2009).

Por otro lado, este tipo de transmisión (de parásitos nativos a hospedadores introducidos) puede resultar en una disminución de los niveles de infección de los hospedadores nativos, afectando negativamente la

población de la especie parásita nativa, proceso conocido como “Dilución” (Fig. 2. D). Por ejemplo, en el río Ouche en Francia, el acantocéfalo *Pomphorynchus laevis* posee 2 especies de anfípodos como hospedadores intermedios, una especie nativa (*Gammarus pulex*) y una que ha sido introducida (*Gammarus roeselii*). Varios estudios mostraron que *P. laevis* induce varios cambios de comportamiento, fisiológicos y fenotípicos en *G. pulex*, sin embargo, no produce estos efectos en *G. roeselii*. Esta incapacidad de manipular a la especie de anfípodo introducida, *G. roeselii*, hace a este hospedador ineficiente para la transmisión del parásito disminuyendo la probabilidad de que la especie parásita pueda completar su ciclo de vida. Por esta razón, la especie hospedadora introducida termina siendo un camino sin salida, afectando la dinámica de *P. laevis* (Lagrué et al. 2007; Lagrué 2017).

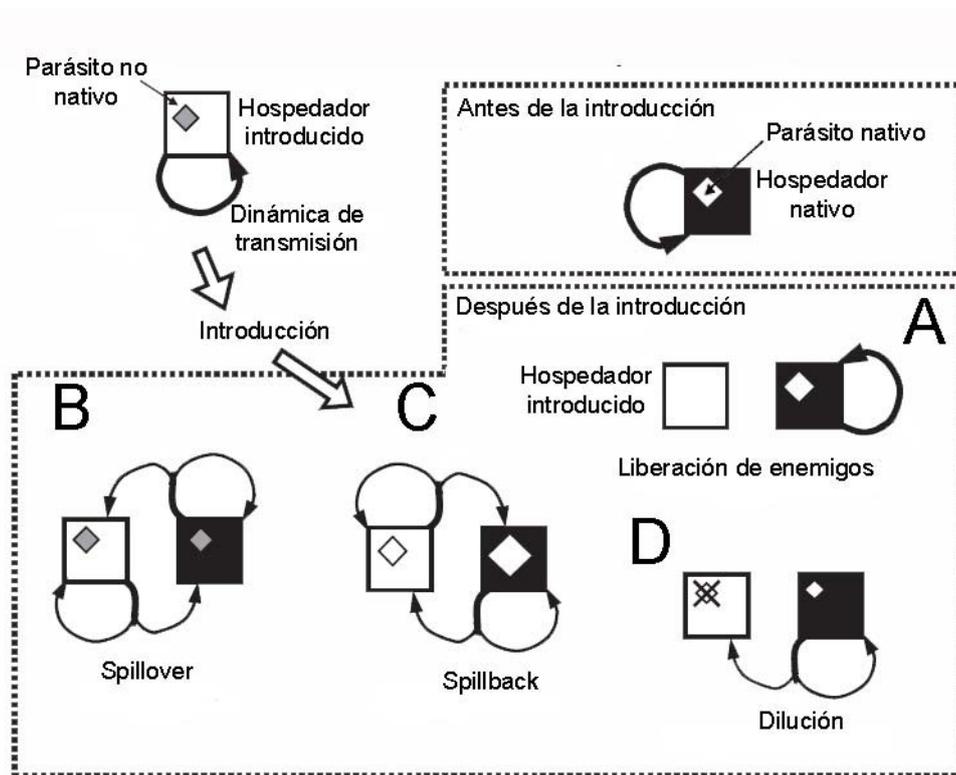


Figura 2: Ejemplos hipotéticos de transmisiones de parásitos, luego de la introducción de una especie hospedadora en un nuevo ecosistema. **A.** Liberación de enemigos; **B.** Spillover; **C.** Spillback; **D.** Dilución. (Modificado de Lagrué 2017).

La fauna de peces de agua dulce de América del Sur es la más diversa de todos los continentes, con más de 4000 especies registradas y se estima que cerca de 1550 especies aún no han sido descritas. La distribución actual

de la fauna íctica en el continente es el resultado de la historia geológica, el movimiento de placas tectónicas, las glaciaciones, las limitaciones fisiológicas, las interacciones ecológicas, la introducción de especies, el impacto antrópico, la temperatura y el cambio climático (Macchi et al. 1999; Aigo et al. 2008; Cussac et al. 2008; Crichigno et al. 2016). Las cuencas del Amazonas, Orinoco, Paraguay y Paraná, entre otras, albergan gran parte de la biodiversidad de peces del continente (Luque et al. 2013).

A lo largo de América del Sur, de norte a sur y de este a oeste, se observa un cambio en la fauna de peces y un decrecimiento de la diversidad (Arratia et al. 1997). Basado en la diversidad y en la distribución de peces, Ringuélet (1975) distinguió dos grandes áreas en el continente, las Subregiones Brasileña y Austral. En la Argentina los peces de agua dulce pertenecen a las dos subregiones biogeográficas (Almirón et al. 1997). La subregión Brasileña abarca el norte y centro este del país; mientras que la Austral se extiende por la Patagonia y una parte del centro-oeste (Almirón et al. 1997). El límite entre las dos subregiones ha sido discutido por muchos autores (Ringuélet 1975; Almirón et al. 1997). De acuerdo a Almirón et al. (1997) la subregión Austral se extiende hacia el norte hasta el río Colorado y su fauna no sobrepasa ese límite (Fig. 3). Algunas de las especies de peces de esta subregión están más emparentadas a especies de Australia y Nueva Zelanda que a las del resto de América del Sur (Almirón et al. 1997). Por otra parte, la subregión Brasileña se extiende hacia el sur hasta el río Negro, sin embargo, la presencia aislada del carácido *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903 en la cuenca del arroyo Valcheta de aguas termales, indica que la distribución de la fauna de peces brasileños en el pasado fue aún mayor (Ortubay et al. 1997). Las especies brasileñas *Jenynsia lineata* y *Cnesterodon decemmaculatus* también han sido registradas en esta cuenca; sin embargo, su dispersión está relacionada principalmente a actividades antropogénicas (Ortubay et al. 1997; López et al. 2002).

Por otro lado, López et al. (2002) establecieron 11 ecoregiones para la Argentina (Fig. 4), distribuidas dentro de las 3 Provincias Ictiogeográficas propuestas por Ringuélet (1975) y Arratia et al. (1983). La Provincia Paranoplatense incluye las Ecoregiones: Misionera, Potámica Subtropical, Río Uruguay Inferior, Este Paranoplatense, Endorreico Central, Oeste

Paranoplatense, Salado Sur-Vallimanca y Desembocadura Bonaerense. La Provincia Sub Andina-cuyana incluye la Ecoregión Sub andina-cuyana y la Provincia Patagónica incluye las Ecoregiones: Patagónica y Somuncurá (Fig. 4). La Subregión Brasílica está representada por dos dominios, Andina incluyendo la porción sur de la Provincia de Titicaca y el dominio del Paraná incluyendo Alto Paraná y la Provincia Paranoplatense. La subregión Austral está representada en Argentina, por las Provincias Sub Andina-cuyana y Patagónica.

La disminución de especies desde el norte al sur se puede observar por ejemplo en la cuenca endorreica Salí Dulce, que presenta sólo un 20 % de las especies paranoplatenses, el río de La Plata contiene el 30 %, mientras que la cuenca del Salado posee sólo un 10% de las especies paranoplatenses (López y Miquelarena 2005). La provincia Paranoplatense, contiene el mayor número de especies, de géneros y de familias de la Argentina. En cambio, la Patagonia Argentina, se caracteriza por tener una baja diversidad de especies, de las cuales más de la mitad han sido introducidas (intencional o accidentalmente) (Pascual et al. 2007). En el norte de la Patagonia, el área comprendida entre los ríos Colorado y Negro es considerada un ecotono que presenta un solapamiento de las distribuciones de las faunas de peces de las subregiones Austral y Brasílica (Figura 3). La menor diversidad ocurre en Tierra del Fuego dónde sólo hay Salmónidos y algunos galáxidos (Cussac et al. 2008).

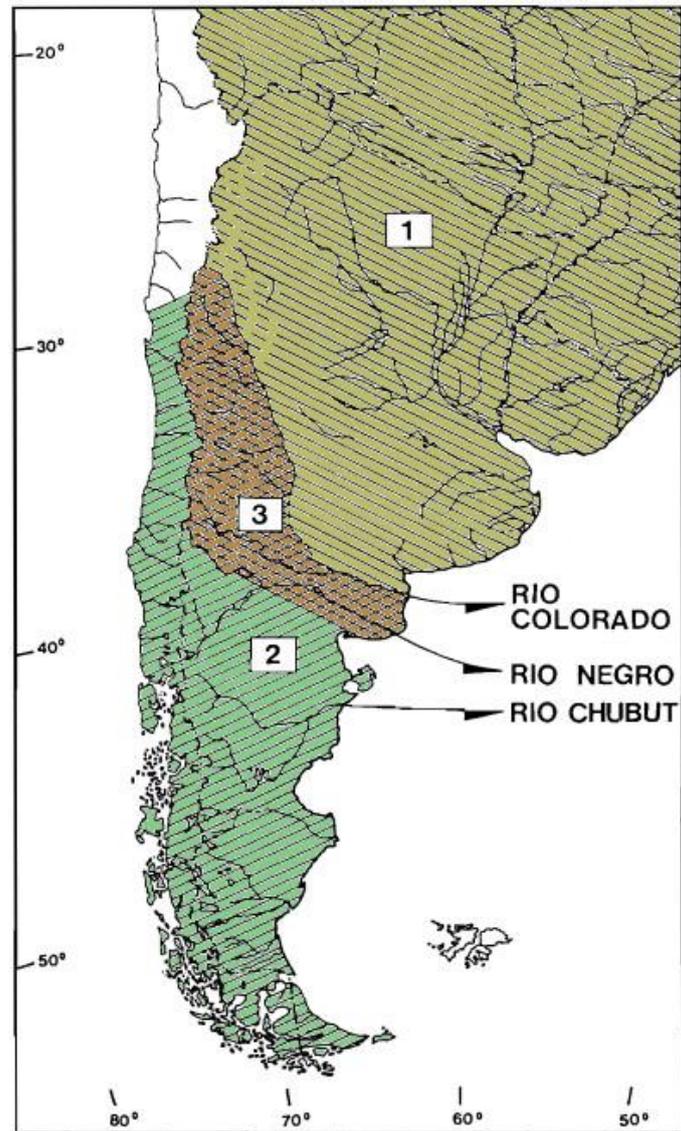


Figura 3: Límites de las regiones ictiogeográficas: 1. Subregión Brasileña; 2. Subregión Austral; 3. Área de solapamiento entre las dos subregiones. (Modificado de Almirón et al. 1997).



Figura 4: Límites de las 11 ecoregiones para la Argentina de acuerdo a López et al. (2002) (Modificado de Cussac et al. 2008).

Varias de las especies introducidas han logrado ser numéricamente dominantes en algunos ambientes, tal es el caso de la Trucha arco iris, *Oncorhynchus mykiss* la cual es dominante en muchos lagos y ríos andinos (Alvear et al. 2007; Pascual et al. 2007; Aigo et al. 2008; Cussac et al. 2008). Los salmónidos han sido introducidos intencionalmente en Patagonia como embriones a lo largo de todo el siglo XX (Macchi et al. 1999; Pascual et al. 2007; Macchi y Vigliano 2014). Actualmente existen poblaciones auto sustentables de *O. mykiss*, el Salmón del Atlántico *Salmo salar* (Linnaeus), la trucha marrón *Salmo trutta* (Linnaeus) y la trucha de arroyo *Salvelinus fontinalis* (Mitchill). Además, el salmón Chinook *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) ha invadido la Patagonia como resultado de escapes de pisciculturas en Chile (Wegrzyn y Ortubay 2009) y la trucha de lago *Salvelinus namaycush* (Walbaum) se ha establecido en algunos lagos de la Provincia de Santa Cruz (Wegrzyn y Ortubay 2009). La carpa común *Cyprinus carpio* (Linnaeus) fue introducida en el centro de Argentina desde Europa (Rosso 2007). En 1980 esta especie invadió el río Colorado en el norte de la Patagonia, probablemente debido a un crecimiento extraordinario del río Salado (López Cazorla y Sidorkewicz 2002). A principios del 2000, la carpa común fue registrada en la

cuenca del Río Negro, constituyendo el río Limay inferior, su límite más austral (Alvear et al. 2007; Waicheim et al. 2014; Crichigno et al. 2016). Es posible que la especie haya sido introducida en el río por pobladores de la región en el año 2002, en la localidad de Luis Beltrán (39°19'S, 65°46'O) y rápidamente la especie colonizó ambientes aguas arriba de la cuenca (Pérez y López Cazorla 2009). El pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes) fue translocado a Patagonia como embriones para la pesca deportiva a mitad del siglo pasado (Rosso 2007). Además otras especies de la sub región Brasílica han ampliado su distribución en el norte de la Patagonia, al ser utilizadas como carnada y para acuarismo (Pérez y López Cazorla 2009): las mojarritas *Astyanax eigenmanniorum* (Cope), *Psalidodon pampa* Casciotta, Almirón y Azpelicueta, y *Cheirodon interruptus* (Jenyns), el dientudo *Oligosarcus jenynsii* (Günther), la tachuela *Corydoras paleatus* (Jenyns) y las madrecitas *Jenynsia lineata* (Jenyns) y *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns) (Almirón et al. 1997; Liotta 2005; Alvear et al. 2007; Pascual et al. 2007).

Parásitos de peces de Patagonia

Los estudios sobre las comunidades de parásitos de peces de agua dulce en la Patagonia abarcan principalmente lagos de la cabecera del río Limay. Los ensambles de peces en el norte de la Patagonia están compuestos por peces presa como *Galaxias maculatus* Jenyns y peces piscívoros como *Percichthys trucha* Valenciennes y varios salmónidos como por ejemplo *O. mykiss*, *S. trutta* y *S. salar*. Las comunidades de parásitos de peces presa nativos en la región andino patagónica están en general dominadas por metacercarias de digeneos, principalmente de la familia Diplostomidae. Sólo la parasitofauna de *G. maculatus* ha sido relevada espacial y temporalmente en forma intensiva. De las 33 especies parásitas registradas en esta especie de pez, sólo se registró una especie de copépodo que ha sido citada como *Ergasilus sieboldi* o *Ergasilus* sp. Además se registraron 5 mixozoos, 12 digeneos, 2 monogeneos, 3 cestodes, 2 acantocéfalos, 7 nematodes y 1 bivalvo (Viozzi et al. 2009). En *P. trucha* hay registros de 30 especies de parásitos de las cuales 11 son digeneos, 3 monogeneos, 2 cestodes, 3

acantocéfalos, 7 nematodos, 3 crustáceos y 1 bivalvo (Ortubay et al. 1994; Fernández et al. 2010).

Parásitos de peces introducidos en Patagonia

Los parásitos de los peces introducidos en Patagonia, pueden ser clasificados en 3 grandes grupos: parásitos co-introducidos junto con sus hospedadores, estadios larvales de parásitos nativos y estadios adultos de parásitos nativos (Rauque et al. 2018).

Los salmónidos albergan especies de parásitos generalistas, la gran mayoría propios de la fauna de peces nativos y de los cuales gran parte ingresa por la dieta (Ortubay et al. 1994; Fernández et al. 2010). El salmónido *O. mykiss* es la especie que presenta la mayor riqueza parasitaria con 18 especies registradas, de las cuales 6 son digeneos, 1 monogeneo, 2 cestodes, 4 nematodos, 3 acantocéfalos, 1 crustáceo y 1 bivalvo; un 88% corresponden a parásitos nativos (Rauque et al. 2018).

Desde la década de 1950 se conoce la presencia de especies del género *Dibothriocephalus* (*D. latus* y *D. dendriticus*), cestodes zoonóticos, que parasitan como larvas a salmónidos (Kuchta et al. 2018). *Dibothriocephalus latus* fue introducida por las migraciones humanas de principios del siglo XX y los salmónidos facilitaron el establecimiento del ciclo de vida en Patagonia, transfiriéndose a peces nativos como *G. maculatus* y *P. trucha* (Semenas 2006; Viozzi et al. 2009). Por otra parte, la parasitofauna de la carpa común en Patagonia, ha comenzado a ser relevada recientemente, registrándose en el río Neuquén, la presencia de 6 especies parásitas, 3 de las cuales han sido co introducidas: *Schizocotyle acheilognathi*, *Dactylogyrus extensus* y *Pseudacolpenteron* sp. (Waicheim et al. 2014; Rauque et al. 2018). En base a los estudios en otras partes del mundo podemos inferir que las 2 primeras tienen el potencial de ser transferidas a poblaciones de peces nativos (Dove y Ernst 1998; Scholz et al. 2012). Particularmente, el cestode *S. acheilognathi* es reconocido por producir patologías en la fauna de peces nativos alrededor del mundo (Salgado-Maldonado y Pineda-López 2003; Scholz et al. 2012; Kuchta et al. 2018). Con respecto a otros hospedadores introducidos en Patagonia, como el pejerrey bonaerense, los registros de parásitos son escasos,

habiéndose citado mayormente larvas de digeneos y nematodos (Ortubay et al. 1994; Rauque et al. 2018). Si bien ciertas especies de peces brasílicos en Patagonia se han convertido, en algunos ambientes, en especies numéricamente dominantes y es probable que fenómenos como el cambio climático propicien su dispersión (Cussac et al. 2008), existen pocos registros publicados sobre helmintos parásitos de estos peces en Patagonia (Rauque et al. 2018). Se ha registrado además la presencia del copépodo asiático *Lernaea cyprinacea* en peces autóctonos del río Colorado (Ortubay et al. 1994) y en carácidos introducidos del río Negro (Plaul et al. 2010). *Lernaea cyprinacea* ha sido diseminada en todo el mundo por el transporte de peces, en especial junto con la introducción de la carpa, teniendo el potencial para parasitar a la fauna nativa y producir graves patologías (Avenant-Oldewage 2012). Por otro lado, Szidat (1956) reportó la presencia de un copépodo paleártico, el cual identificó como una variedad patagónica de *Ergasilus sieboldi* Szidat, 1956. Esta especie también fue citada para peces de ambientes de la cuenca parano platense (Montes y Martorelli 2017). Adicionalmente se reportaron estadios larvales y machos de vida libre de esta especie en lagos andino patagónicos (Modenutti y Balseiro 1989).

Existen varios estudios sobre parásitos helmintos en Patagonia, principalmente en la región de los lagos andinos del noroeste patagónico. Faltan estudios sobre crustáceos parásitos en peces patagónicos, sobre todo en los ambientes de los ríos Colorado, Neuquén, Limay y Negro, una zona de transición entre las subregiones Brasílica y Austral, donde las introducciones de peces y parásitos tienen más probabilidades de ocurrir, como es el caso de *Lernaea* sp. Además la mayoría de los ambientes de agua dulce de la Patagonia permanecen aún sin explorar (Viozzi et al. 2009; Rauque et al. 2018).

OBJETIVOS

CAPÍTULO 1

OBJETIVO GENERAL

Compilar datos de especies de *Ergasilus* y estudiar la taxonomía de los copépodos ergasílicos presentes en ambientes acuáticos de la Patagonia continental y la región pampeana.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Recopilar los reportes de infecciones por copépodos de ergasílicos en peces dulceacuícolas de la región Neotropical.
- ❖ **B.** Describir e identificar mediante estudios morfológicos las especies de ergasílicos presentes en peces dulceacuícolas de Patagonia y de la región Pampeana. Obtener la secuencia de ADN de ergasílicos de Patagonia para comparaciones con otras especies.

CAPÍTULO 2

OBJETIVO GENERAL

Describir la distribución de *Ergasilus yandemontei*, evaluar su especificidad y el estatus de las distintas especies hospedadoras en Patagonia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Describir la distribución geográfica actual de *E. yandemontei* y listar las especies de peces que parasita.
- ❖ **B.** Evaluar los factores que determinan la ocurrencia de *E. yandemontei* en ambientes acuáticos de la Patagonia Argentina.
- ❖ **C.** Evaluar el estatus de las especies de peces hospedadoras de *E. yandemontei*.

CAPÍTULO 3

OBJETIVO GENERAL

Estudiar el ciclo de vida y la estacionalidad del copépodo *Ergasilus yandemontei* en ambientes de la Patagonia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Describir los estadios tempranos que conforman el ciclo de vida del copépodo mediante el cultivo de huevos en el laboratorio.
- ❖ **B.** Analizar las variaciones de la infección por hembras del copépodo en peces de ambientes andinos y comparar valores de infección con un lago de estepa.

CAPÍTULO 4

OBJETIVO GENERAL

Relevar la ocurrencia de las especies del género *Lernaea* en la región Neotropical e identificar las especies descritas en la Argentina, con énfasis en los ejemplares de Patagonia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Recopilar los reportes de infecciones por copépodos del género *Lernaea* en peces dulceacuícolas de la región Neotropical.
- ❖ **B.** Determinar, mediante estudios morfológicos y/o moleculares, las especies del género *Lernaea* presentes en peces dulceacuícolas de Argentina con énfasis en los ejemplares de Patagonia.

CAPÍTULO 5

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el proceso de invasión de *L. cyprinacea* en la Patagonia Argentina y actualizar la distribución de la especie, comparando la infección en distintos hospedadores.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Actualizar la distribución del copépodos *Lernaea cyprinacea* en Patagonia y comparar el estatus de los distintos hospedadores.
- ❖ **B.** Evaluar el proceso de invasión de *Lernaea cyprinacea*, mediante entrevistas a distintos actores relacionados con el manejo de la fauna de peces de las cuencas del Río Negro y Colorado.

MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

El estudio se realizó en el período comprendido entre los años 2015 y 2020. Los muestreos se realizaron en ambientes acuáticos de la Patagonia Argentina; en distintos sitios de las cuencas de los ríos Limay, Neuquén, Negro, Colorado y Senguer y en el arroyo Valcheta (Fig. 5; Tabla 1).

Además, se trabajó con muestras de copépodos aislados de peces provenientes del río Salado y de la Bahía de Samborombón en el estuario del río de La Plata (ver Capítulo 1); y con ejemplares de la serie tipo de la descripción de *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* depositados por Szidat (1956) en la Colección Nacional de Parasitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (MACN-Pa) (ver Cap. 1). Para los muestreos se contó con la asistencia técnica del personal de la Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas (AIC), de la Dirección de Pesca de las provincias de Chubut y Río Negro, docentes y alumnos de la Universidad Nacional de La Pampa y del personal de apoyo técnico en tareas de campo del INIBIOMA.

Materiales y Métodos Generales



Figura 5: Mapa indicando los ambientes muestreados pertenecientes a las cuencas de los ríos Colorado, Neuquén, Limay, Negro, Senguer y al Arroyo Valcheta.

Materiales y Métodos Generales

Tabla 1: Lista de ambientes muestreados en cada cuenca, coordenadas geográficas, especies hospedadoras, fecha de colección y tamaño de cada muestra.

Cuenca	Sitio	Coordenadas	Hospedador	Fecha	n			
R. Colorado	1) Rincón de los sauces	37°23' S; 68°55' O	<i>O. viedmensis</i>	16/10/2019	1			
			<i>C. decemmaculatus</i>	16/10/2019	2			
			<i>J. lineata</i>	16/10/2019	4			
	2) Emb. Casa de Piedra	38°20' S; 67°40' O	<i>C. carpio</i>		17/11/2016	2		
					20/10/2019	5		
				<i>O. mykiss</i>	17/11/2016	2		
				<i>O. bonariensis</i>	17/11/2016	5		
					20/10/2019	10		
				<i>O. hatcheri</i>	17/11/2016	3		
				<i>J. lineata</i>	17/11/2016	37		
3) Emb. Los Barreales	38°35' S; 68°50' O	<i>C. interruptus</i>		22/01/2019	6			
			<i>O. mykiss</i>	27/04/2016	5			
				20/10/2017	1			
			<i>O. hatcheri</i>	27/04/2016	9			
				20/10/2017	2			
				20/10/2019	5			
			<i>C. decemmaculatus</i>	22/01/2019	16			
			<i>J. lineata</i>	22/01/2019	4			
			<i>P. trucha</i>	27/04/2016	1			
				29/04/2016	5			
				20/10/2017	1			
				18/10/2017	1			
			4) Emb. Mari Menuco	38°36' S; 68°37' O	<i>O. hatcheri</i>		20/10/2019	5
							18/10/2017	4
						<i>P. trucha</i>	18/10/2017	3
	20/10/2019	5						
5) El Chañar	38°37' S; 68°18' O	<i>O. mykiss</i>					25/10/2017	1
						<i>O. hatcheri</i>	24/10/2017	3
			<i>P. trucha</i>	24/10/2017	3			
6) Villa Manzano	38°40' S; 68°12' O	<i>C. decemmaculatus</i>		07/01/2016	7			
			<i>J. multidentata</i>	07/01/2016	2			
7) Barda del Medio	38°43' S; 68°09' O	<i>C. paleatus</i>		23/01/2019	1			
			<i>C. decemmaculatus</i>	23/01/2019	10			
			<i>J. lineata</i>	23/01/2019	29			
8) Dique Ing. Ballester	38°43' S; 68°10' O	<i>C. carpio</i>		04/06/2015	9			
9) L. Pellegrini	38°40' S; 68°00' O	<i>C. carpio</i>		20/03/2019	13			
				15/02/2020	5			
			<i>C. interruptus</i>	07/01/2016	21			
				08/03/2016	7			
				29/05/2017	1			
			03/01/2019	3				

Materiales y Métodos Generales

		<i>C. paleatus</i>	07/01/2016	3	
			08/03/2016	2	
			22/01/2019	1	
		<i>O. bonariensis</i>	29/05/2017	3	
		<i>O. hatcheri</i>	29/05/2017	2	
			26/12/2016	12	
			08/03/2016	5	
			01/05/2015	3	
			15/02/2020	1	
			03/01/2019	1	
		<i>C. decemmaculatus</i>	07/01/2016	6	
			08/03/2016	2	
			29/05/2017	5	
			22/01/2019	25	
		<i>J. lineata</i>	08/03/2016	36	
			27/12/2016	12	
			29/05/2017	36	
			22/01/2019	9	
			15/02/2020	31	
		<i>P. trucha</i>	07/01/2016	5	
			08/03/2016	8	
			26/12/2016	10	
			29/05/2017	6	
			03/01/2019	49	
			15/02/2020	1	
	10) China muerta	38°59' S; 68°15' O	<i>C. carpio</i>	26/01/2017	2
				14/02/2017	2
			<i>O. hatcheri</i>	14/02/2017	1
			<i>P. trucha</i>	14/02/2017	5
				26/01/2017	5
	11) Senillosa	39°01' S; 68°26' O	<i>G. maculatus</i>	03/01/2019	28
	12) Arroyito	39°14' S; 68°40' O	<i>C. carpio</i>	14/05/2015	4
			<i>G. maculatus</i>	07/05/2015	8
			<i>O. mykiss</i>	07/05/2015	3
			<i>O. hatcheri</i>	07/05/2015	10
				01/10/2019	5
			<i>J. multidentata</i>	15/05/2015	3
			<i>P. trucha</i>	15/05/2015	1
	13) L. Moquehue	38°54' S; 71°16' O	<i>O. hatcheri</i>	09/04/2019	12
	14) L. Aluminé	38°55' S; 71°10' O	<i>O. mykiss</i>	10/04/2019	10
	15) L. Machónico	40°20' S; 71°29' O	<i>G. maculatus</i>	09/04/2019	15
			<i>S. trutta</i>	09/04/2019	4
			<i>S. fontinalis</i>	09/04/2019	3
			<i>O. mykiss</i>	09/04/2019	1
	16) Emb. Ramos Mejía	39°30' S; 69°00' O	<i>S. salar</i>	12/05/2016	2

Materiales y Métodos Generales

			01/10/2019	5
		<i>O. mykiss</i>	12/05/2016	3
		<i>O. hatcheri</i>	12/05/2016	5
			01/10/2019	5
		<i>P. trucha</i>	12/05/2016	4
17) Emb. Piedra del Águila	40°20' S; 70°10' O	<i>S. trutta</i>	07/04/2017	3
			06/12/2018	10
			04/10/2019	5
		<i>O. mykiss</i>	07/04/2017	2
			06/12/2018	3
			04/10/2019	5
		<i>O. hatcheri</i>	07/04/2017	3
			20/10/2019	1
		<i>P. trucha</i>	07/04/2017	2
			04/10/2019	3
18) Emb. Alicura	40° 40' S; 71° 00' O	<i>S. salar</i>	28/04/2017	4
		<i>S. trutta</i>	17/04/2018	4
		<i>O. mykiss</i>	28/04/2017	2
			17/04/2018	5
		<i>O. hatcheri</i>	17/04/2018	4
		<i>P. trucha</i>	28/04/2017	5
			17/04/2018	4
19) R. Caleufú	40°23'S; 70°43' O	<i>H. macraei</i>	06/03/2018	3
		<i>G. maculatus</i>	06/03/2018	21
		<i>P. trucha</i>	06/03/2018	5
20) R. Pichi Leufu	41°5' S; 70°49' O	<i>H. macraei</i>	17/03/2019	19
		<i>O. mykiss</i>	17/03/2019	11
21) L. Gutierrez	41° 05' S; 71°25' O	<i>O. viedmensis</i>	25/10/2017	1
			13/12/2016	1
		<i>G. platei</i>	23/05/2016	1
22) Laguna El Trébol	41°04' S; 71°30' O	<i>G. maculatus</i>	12/04/2016	8
23) L. Moreno Oeste	41°05' S; 71°32' O	<i>G. maculatus</i>	06/03/2018	20
24) L. Morenito	41°02' S; 71°32' O	<i>G. maculatus</i>	11/04/2016	3
			11/01/2017	3
			26/01/2017	61
			02/02/2017	19
			25/03/2017	10
			31/03/2017	82
			19/05/2017	102
			12/07/2017	60
			30/08/2017	25
			28/09/2017	52
			19/10/2017	25
			29/11/2017	13

Materiales y Métodos Generales

			23/12/2017	25
			24/01/2018	12
			01/03/2018	2
			28/03/2018	20
			02/08/2018	46
			14/09/2018	38
			05/10/2018	13
			27/11/2018	25
			20/12/2018	10
		<i>P. trucha</i>	25/01/2019	9
25) L. Escondido	40°14' S; 71°33' O	<i>G. maculatus</i>	11/04/2016	44
			22/04/2016	8
			26/10/2016	38
			23/03/2017	45
			15/09/2017	8
			27/11/2018	19
		<i>P. trucha</i>	22/04/2016	20
26) L. Espejo Grande	40°38' S; 71°45' O	<i>S. fontinalis</i>	01/03/2017	5
		<i>O. mykiss</i>	01/03/2017	2
		<i>P. trucha</i>	01/03/2017	4
27) Allen	38°58' S; 67°49' O	<i>C. carpio</i>	01/05/2018	3
			01/11/2018	2
			01/08/2018	2
		<i>O. bonariensis</i>	02/11/2018	1
		<i>O. hatcheri</i>	02/11/2018	4
			01/05/2018	5
			01/08/2018	9
		<i>P. trucha</i>	01/05/2018	1
			01/08/2018	3
			07/11/2018	3
28) Villa Regina	39°06' S; 67°04' O	<i>C. carpio</i>	15/05/2018	3
		<i>O. mykiss</i>	15/05/2018	2
		<i>O. hatcheri</i>	15/05/2018	5
		<i>P. trucha</i>	15/05/2018	2
29) Darwin	39°12' S; 65°46' O	<i>O. bonariensis</i>	22/10/2018	2
		<i>J. lineata</i>	22/10/2018	36
30) Choele choel	39°06' S; 67°04' O	<i>C. decemmaculatus</i>	22/10/2018	2
		<i>J. lineata</i>	22/10/2018	15
31) Pomona	39°29' S; 65°36' O	<i>C. paleatus</i>	21/10/2018	30
		<i>G. maculatus</i>	21/10/2018	1
		<i>C. decemmaculatus</i>	21/10/2018	2
		<i>J. lineata</i>	21/10/2018	13
32) General Conesa	40°06' S; 64°26' O	<i>C. carpio</i>	01/05/2018	4
			02/11/2018	6
		<i>O. hatcheri</i>	01/05/2018	4

Materiales y Métodos Generales

			<i>C. decemmaculatus</i>	21/10/2018	1
			<i>J. lineata</i>	21/10/2018	20
	33) Guardia Mitre	40°26' S; 63°41' O	<i>C. paleatus</i>	21/10/2018	3
			<i>C. decemmaculatus</i>	21/10/2018	8
			<i>J. lineata</i>	21/10/2018	17
A. Valcheta	34) Arroyo Valcheta	40°35' S; 65°58' O	<i>C. interruptus</i>	07/12/2016	15
			<i>G. bergii</i>	07/12/2016	15
			<i>C. decemmaculatus</i>	07/12/2016	15
R. Senguer	35) L. Musters	45°25' S; 69°11' O	<i>O. mykiss</i>	04/04/2016	12
			<i>P. trucha</i>	04/04/2016	22
			<i>O. hatcheri</i>	04/04/2016	10
	36) R. Senguer	45°36' S; 69°10' O	<i>H. macraei</i>	04/04/2016	7

Caracterización del área de estudio

Cuenca del río Colorado

Las aguas del río Colorado son compartidas por las provincias de Neuquén, Río Negro, Mendoza, La Pampa y Buenos Aires y su cuenca drena una superficie aproximada de 47459 km² y delimita el norte de la Patagonia. El río Colorado representa el límite entre las provincias de Mendoza y Neuquén y entre Río Negro y La Pampa. Pertenece al grupo de los ríos Patagónicos de vertiente atlántica, formado por la confluencia de los ríos Grande y Barrancas. Desde los orígenes en la Cordillera de los Andes, hasta su desembocadura en el Océano Atlántico, presenta una extensión de 1200 km, de los cuales cerca de 900 km corresponden al río Colorado. La cuenca presenta un régimen nival, con crecidas a partir del mes de octubre o noviembre, que pueden extenderse según las condiciones climáticas hasta enero y febrero. Sobre el cauce del río se construyó el embalse Casa de Piedra (67°39' O - 38°11' S), en jurisdicción de las provincias de La Pampa y Río Negro. El lago tiene una superficie aproximada de 360 km² y una profundidad máxima de 40 m. Los objetivos de la presa son regular el caudal del río Colorado, controlar y atenuar las crecidas, y el aprovechamiento del agua para habilitación de áreas de riego y producción hidroenergética. De acuerdo a las concentraciones de fósforo y clorofila *a* en el agua, el embalse ha sido clasificado como oligo-mesotrófico (López-Cazorla y Sidorkewicj 2002; López Cazorla et al. 2011).

Cuenca del río Negro

Las aguas del río Negro atraviesan en dirección noroeste sudeste, la provincia de Río Negro y un pequeño sector del sur de la provincia de Buenos Aires en las cercanías de la localidad de Carmen de Patagones y drena un área aproximada de 125500 km². El río nace de la confluencia de dos importantes cauces, el río Neuquén y el río Limay que drenan un amplio frente cordillerano, y se escurre desde su nacimiento por un valle formado por la intensa erosión desarrollada en las mesetas patagónicas. Hasta su desembocadura en el océano Atlántico, varía su estructura; en algunos tramos se comporta como un cauce único y bien definido y en otros forma extensos brazos, formando amplios meandros. En el alto valle se desarrollan actividades agrícolas intensivas bajo riego, se cultivan frutas, especialmente manzana y pera. A lo largo de aproximadamente 100 km de valle irrigado se encuentra la mayor concentración de población de la provincia, siendo las principales ciudades Cipolletti, Allen, General Roca y Villa Regina (Alvear et al. 2007; Miglioranza et al. 2013).

El río Neuquén, se ubica en el sector norte de la provincia neuquina y limita con el noroeste de la provincia de Río Negro, y drena una superficie aproximada de 49958 km². El río nace en el Cajón de los Chenques, y recibe al río Varvaco, su principal afluente. Los mayores caudales le llegan desde la cordillera a través de los ríos Trocomán y Agrio. Su régimen es torrencial y solía caracterizarse por violentas crecidas que en el pasado provocaban grandes desbordes del río Negro, pero que actualmente son reguladas gracias al complejo de embalses Cerros Colorados y a diferentes obras de infraestructura complementarias como el lago Pellegrini. Las mayores crecidas ocurren desde mayo a julio por acción de las precipitaciones; y de octubre a diciembre producto del deshielo (Roig et al. 2018).

El Complejo Cerros Colorados, situado en el curso inferior del río Neuquén tiene como principales funciones: asegurar la provisión de agua para las actividades antrópicas, controlar las crecidas y generar energía eléctrica. Consiste en 4 diques y 2 embalses mayores: Los Barreales (profundidad máxima 120 m, superficie 413,1 km²) y Mari Menuco (profundidad máxima 140 m, superficie 173,9 km²); y 2 embalses menores:

Materiales y Métodos Generales

Portezuelo Grande (profundidad variable y superficie hasta 40 km²) y El Chañar (profundidad máxima 20 m, superficie 6,67 km²).

El lago Pellegrini (profundidad máxima 18 m, superficie 112 km²) situado aguas abajo del Complejo Cerros Colorados, es un lago artificial cerca de la ciudad de Cinco Saltos. Era originalmente un área de depresión natural, conocida como la Cuenca Vidal. El lago se originó, a partir de la construcción del Dique Ing. Ballester y el desvío de sus excedentes de agua de riego a través del Canal Regulador Arroyón. El lago se emplea para pesca comercial de *P. trucha* y *O. hatcheri*, pesca deportiva, y además como un área de recreación y turismo (Amalfi 2009).

El río Limay, se sitúa en el sector sur de la provincia del Neuquén y el sector oeste de la provincia de Río Negro, drena una superficie aproximada de 56000 km². Tiene su nacimiento en el lago Nahuel Huapi a los 790 msnm y recorre 430 km de sudoeste a noreste hasta su unión con el río Neuquén. El río Limay se caracteriza por tener gran cantidad de afluentes que drenan cerca de 40 lagos de origen glaciario, algunos de los tributarios más importantes son los ríos Traful y Collón Curá.

Sobre el río, se construyeron 5 embalses cuyo principal objetivo es la generación de energía hidroeléctrica: Alicura (profundidad máxima 115 m, superficie 67,5 km²), Piedra del Águila (profundidad máxima 120 m, superficie 285 km²), Pichi Picún Leufú (profundidad máxima 25 m, superficie 19 km²), Ramos Mejía (profundidad máxima 60 m, superficie 116 km²) y Arroyito (profundidad máxima 20 m, superficie 38,6 km²). Estas represas mermaron considerablemente la longitud original del río, y juntas producen gran porcentaje de la energía eléctrica de la región y del país. Por otro lado, los embalses son utilizados para la navegación turística, la pesca deportiva, el turismo y actividades recreativas. En los embalses Alicura y Piedra del Águila, se han instalado más de 10 piscifactorías debido a las buenas condiciones para la cría de salmónidos (Othaz Brida 2020).

Cuenca del Arroyo Valcheta

El arroyo Valcheta es un curso de agua, que nace en las máximas alturas de la meseta de Somuncurá y recorre cerca de 80 Km para desembocar en la laguna Curicó. Es una cuenca endorreica que comienza en varias surgentes termales ubicadas al sureste de la provincia de Río Negro. El arroyo se forma por la confluencia de 2 brazos principales “frio” y “caliente” que se originan a su vez, por afluentes que reciben el aporte de innumerables manantiales que nacen en el nivel de las aguas de infiltración y escurren en un cauce pedregoso arenoso entre la vegetación acuática sumergida (Miquelarena et al. 2011). Este arroyo alberga 2 especies de vertebrados endémicas: la mojarra desnuda (*G. bergii*) y la rana de Valcheta (*Pleurodema somuncurensis*) y 2 especies endémicas de moluscos (*Heleobia rionegrensis* y *Potamolithus valchetensi*) (Pérez et al. 2015). En el año 1986 se declara a la Meseta de Somuncurá como Reserva Provincial, y en los últimos años se realizaron diversas iniciativas dirigidas a la conservación de esta zona y de sus especies.

Cuenca del río Senguer

La cuenca del río Senguer, ocupa una superficie aproximada de 28025 km² y recorre cerca de 360 km. El río Senguer tiene sus nacientes en los lagos La Plata y Fontana, sobre la Cordillera de los Andes próximos al límite con Chile. El río desemboca en la mayor cuenca lacustre de las mesetas patagónicas, integradas por los lagos Musters y Colhue Huapi, ubicados en el centro sur de la provincia del Chubut, zona denominada Valle de Sarmiento. La cuenca es de tipo endorreica (con desagüe intermitente al Océano Atlántico). El año hidrológico del río Senguer comienza en el mes de abril, cuando se producen los primeros aumentos de caudal, con valores máximos a fines del invierno y durante la primavera, cuando ocurren las precipitaciones pluviales y el derretimiento de las nieves. El caudal del lago Musters, es aprovechado para el suministro de agua potable a las localidades de Comodoro Rivadavia, Colonia Sarmiento, Rada Tilly y Caleta Olivia. Además, en sus aguas se practica la pesca deportiva y comercial (Scordo et al. 2017).

Caracterización de las especies hospedadoras analizadas

Orden Cypriniformes

Familia Cyprinidae

Cyprinus carpio Linnaeus 1758 (Fig. 6. A)

(“carpa común”)

Es una de las especies de peces de agua dulce de más amplia distribución en el mundo. En la Argentina fue introducida a mediados del siglo XIX en la provincia de Entre Ríos y a principios del siglo XX fue sembrada en los lagos de Palermo y de la ciudad de La Plata y transportada hacia los embalses del centro del país (Colautti 2001; Rosso 2006). En 1980 esta especie invadió el río Colorado en el norte de la Patagonia, probablemente debido a un crecimiento extraordinario del río Salado (López Cazorla y Sidorkewicz 2002). A principios del 2000, la carpa común fue registrada en el río Negro y posteriormente aguas arriba en los ríos Neuquén y Limay, constituyendo actualmente, su límite más austral (Alvear et al. 2007; Waicheim et al. 2014; Crichigno et al. 2016). Es posible que la especie haya sido introducida en el río Negro, por pobladores de la región en el año 2002, en la localidad de Luis Beltrán (39°19'S, 65°46'O) y rápidamente la especie colonizó ambientes aguas arriba de la cuenca (Pérez y López Cazorla 2009). Su introducción produce daños evidentes en los ecosistemas ya que puede provocar cambios en la calidad del agua y en la riqueza y abundancia de las macrófitas y de los invertebrados (Miller y Crowl, 2006). En lagunas de la provincia de Buenos Aires, se alimenta de fragmentos vegetales, crustáceos e insectos (Colautti y Lenicov 2001), mientras que en el río Negro come detritos, algas, macrófitas, gastrópodos y larvas de insectos (Alvear et al. 2007). Posee un cuerpo robusto, ligeramente curvado en el vientre y arqueado en el dorso con el tronco cubierto por escamas de gran tamaño. Presenta una boca protractil en posición sub terminal con dos barbillas sensitivas a cada lado. La especie presenta una talla promedio de 380 a 470 mm y puede alcanzar los 1000 mm (Ringuelet et al. 1967).

Orden Characiformes

Familia Characidae

Cheirodon interruptus (Jenyns, 1842) (Fig. 6. B)

Especie de origen brasílico, que se distribuye en Uruguay, Brasil y Chile (donde ha sido introducida). En Argentina se distribuye en el noroeste, noreste, este y centro del país alcanzando hacia el sur la cuenca del río Negro. En la actualidad su distribución está en aumento y se ha registrado en el arroyo Valcheta (Liotta 2005; Pérez et al. 2015). Al igual que otras especies de mojarra, posee el cuerpo alargado y comprimido. Presenta un hocico corto con boca pequeña y terminal; y la línea lateral incompleta. Las hembras son de mayor tamaño alcanzando los 62 mm, mientras que los machos llegan a 48 mm de longitud. Su dieta se compone principalmente por larvas y adultos de insectos acuáticos (Rosso 2007). La especie es de rápida adaptación al cautiverio y muy resistente, por lo que es muy utilizada como carnada por muchos pescadores (Rosso 2007).

Gymnocharacinus bergii Steindachner 1903 (Fig. 6. C)

(“mojarra desnuda”)

Endémica de la planicie de Somuncurá en el Noreste de la Patagonia, esta especie de origen brasílico está restringida a la cabecera del arroyo Valcheta (Ortubay et al. 1997). Es un pez de talla pequeña, que puede alcanzar los 100 mm de longitud total, posee una aleta caudal con lóbulos redondeados y carece de aleta adiposa. La boca es terminal. Los juveniles comienzan a reabsorber las escamas y en los adultos de más de 50 mm de longitud, sólo se observan escamas en la línea lateral y en la zona posterior al opérculo. Las larvas se alimentan de ostrácodos, larvas de quironómidos y ácaros. Los juveniles y los adultos, poseen una boca que les permite raspar y alimentarse de algas del perifiton (Ortubay y Cussac 2000). Esta especie es considerada en peligro crítico, siendo su área actual de distribución extremadamente pequeña (menos de 40 km²), fragmentada y en disminución (Ortubay et al. 1997; Cussac et al. 2008; Miquelarena et al. 2011).

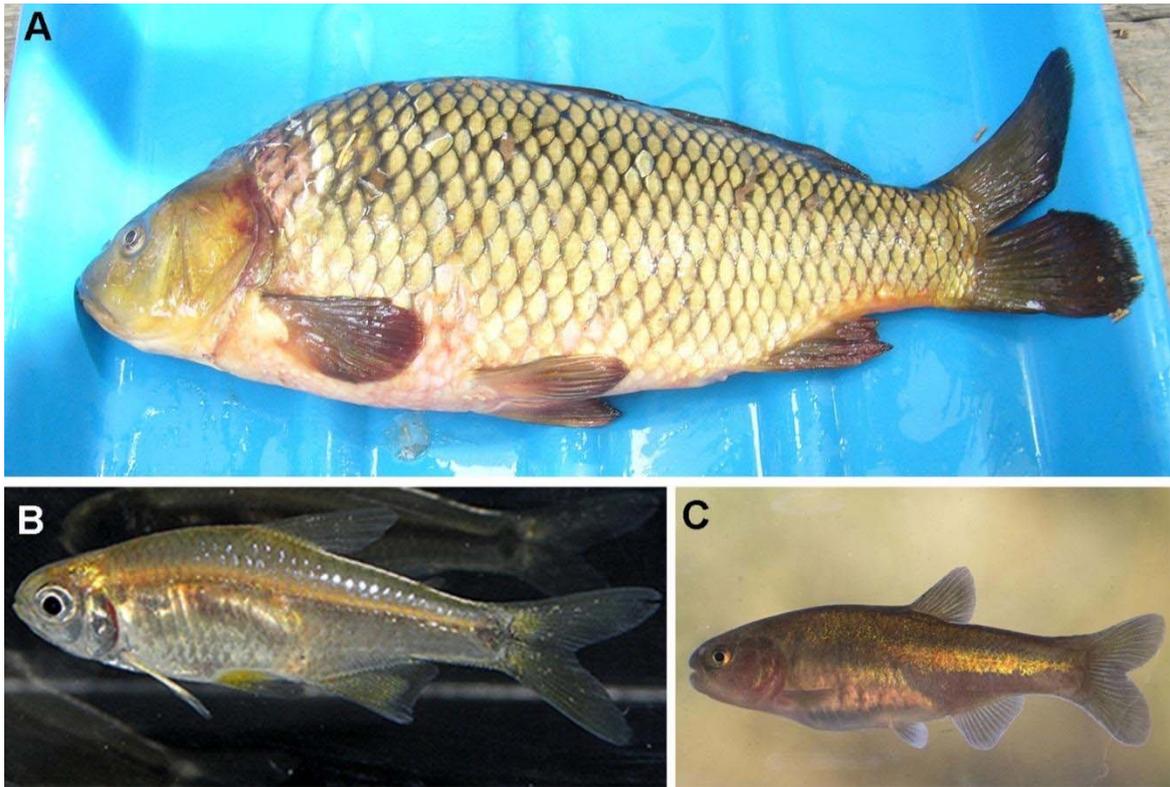


Figura 6: Aspecto general de las especies muestreadas: **A.** *Cyprinus carpio*; **B.** *Cheirodon interruptus*; **C.** *Gymnocharacinus bergii*.

Orden Siluriformes

Familia Diplomystidae

Olivaichthys viedmensis (MacDonagh, 1931) (Fig. 7. A)

(“bagre aterciopelado”)

Esta especie se encuentra en ambientes lóticos y lénticos del Norte de la Patagonia (Liotta 2005). Posee un cuerpo relativamente bajo, cubierto por papilas epidérmicas que le dan aspecto aterciopelado. Presenta neuromastos superficiales distribuidos en la región cefálica, dorso del cuerpo y sobre la línea lateral en toda su extensión. La cabeza es corta, deprimida con una boca amplia subterminal y un único par de barbillas maxilares cortas. La aleta dorsal y pectoral con espinas bien desarrolladas y aserradas, la aleta adiposa moderadamente larga y baja y la caudal ahorquillada (Ringuelet 1967). Presenta una coloración grisácea con reflejos morados y motas oscuras distribuidas por todo el cuerpo, excepto en la región ventral, la cual es clara y homogénea. Puede alcanzar los 350 mm de longitud. Es una especie que

busca refugio y se alimenta en el fondo de ríos y lagos, come insectos, crustáceos y otros invertebrados acuáticos (Ferriz 1994).

Familia Callichthyidae

Corydoras paleatus (Jenyns 1842) (Fig. 7. B)

(“tachuela”)

Esta especie de origen brasílico, posee una amplia distribución incluyendo Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Argentina (Baigún et al. 2002). Es un pez de talla pequeña, los machos no superan los 50 mm mientras que las hembras no llegan a 70 mm de longitud. Cuerpo cilíndrico a la altura de la aleta pélvica, comprimido gradualmente hacia la aleta caudal. Boca pequeña, subterminal (Rosso 2007). Preda principalmente sobre invertebrados de fondo de los cuerpos de agua, como microcrustáceos y larvas de quironómidos (Rosso 2007). La especie fue registrada por primera vez en el río Negro en 1995 y unos años más tarde en el curso inferior del río Limay (Baigún et al. 2002). En los últimos años se ha observado un progresivo incremento en la frecuencia de ocurrencia y en la abundancia de este pez. Es común encontrarla en bolsas de carnada viva que se emplean para la pesca deportiva y además se comercializa para acuarismo, razones que podrían favorecer su dispersión (Pérez y López Cazorla 2009).

Familia Trichomycteridae

Hatcheria macraei Girard 1855 (Fig. 7. C)

(“bagre del torrente”)

Esta especie de bagrecito presenta una amplia distribución en América del Sur, abarcando en Argentina un área comprendida entre las latitudes 28°46' S (provincia de La Rioja) y 49° S (provincia de Santa Cruz) (Liotta 2005). La especie presenta un cuerpo alargado con el pedúnculo caudal comprimido lateralmente y cabeza deprimida con un par de barbillas maxilares en cada ángulo de la boca y un par de barbillas nasales (Miquelarena et al. 1997). El origen de la aleta dorsal se ubica posterior a la mitad total del cuerpo. La coloración del cuerpo es castaño oliváceo, con

Materiales y Métodos Generales

motas oscuras, más claro en el vientre, puede alcanzar hasta los 300 mm de longitud. Los juveniles y los adultos poseen una dieta carnívora bentófila, siendo sus principales presas las larvas de quironómidos, de tricópteros y cladóceros (Ferriz 2012). Este pez es de hábitos nocturnos, durante el día se esconde en cuevas de roca o permanece debajo de la arena, se alimenta de insectos y otros organismos acuáticos (Miquelarena et al. 1997).



Figura 7: Aspecto general de las especies muestreadas: **A.** *Olivaichthys viedmensis*; **B.** *Corydoras paleatus*; **C.** *Hatcheria macraei*.

Orden Galaxiiformes

Familia Galaxiidae

Galaxias maculatus (Jenyns 1842) (Fig. 8. A)

(“puyen chico”)

Presenta una distribución circumpolar con poblaciones en Australia, Tasmania, Isla Lord Howe, Nueva Zelanda, Isla Chatham, Chile y Argentina (Cussac et al. 2008). Se distribuye en casi toda la Patagonia, dominando numéricamente los ensambles de peces de la mayoría de los lagos andinos donde habita. En el Noroeste de la Patagonia argentina sólo se encuentran poblaciones encerradas que realizan generalmente migraciones internas

cuando habitan lagos profundos y sin macrófitas (Macchi 2004). Los cardúmenes de adultos y juveniles, dependiendo de las condiciones climáticas diarias y estacionales, habitan la zona litoral, sub-litoral o zonas más profundas, encontrándose hasta 60 metros en algunos ambientes acuáticos de la región, como en el lago Gutiérrez (Barriga et al. 2002). El puyen chico en su estadio adulto es de tamaño pequeño, alcanza una talla máxima aproximada de 100 mm, su cuerpo es comprimido y fusiforme y sin escamas (Semenas 1999). La especie es de régimen carnívoro, los adultos consumen principalmente microcrustáceos planctónicos y larvas de insectos, en especial dípteros, aumentando el tamaño de las presas con la edad (Cervellini et al. 1993).

Galaxias platei Steindachner, 1898 (Fig. 8. B)

(“puyen grande”)

Esta especie presenta un amplio rango latitudinal, ocupando el centro y sur de Chile desde la ciudad de Valdivia, los Andes patagónicos en Argentina hasta Tierra del Fuego y las Islas Malvinas (Cussac et al. 2008). Su amplia distribución está relacionada con varias adaptaciones a la vida bentónica en profundidad. El cuerpo es alargado con aspecto cilíndrico y sin escamas. La cabeza es corta y aplanada dorsalmente, presenta el origen de la aleta anal posterior al origen de la aleta dorsal y la aleta caudal es truncada. La coloración es en general parduzca o amarillenta con el vientre claro. Es de tamaño mediano, puede alcanzar los 330 mm de longitud total y pesar más de 1 kg en algunos ambientes (Miquelarena et al. 1997). Los adultos se alimentan principalmente de anfípodos, larvas de quironómidos, peces, moluscos, hirudíneos, larvas de insectos e insectos terrestres (Ferriz 2014).



Figura 8: Aspecto general de las especies muestreadas: **A.** *Galaxias maculatus*; **B.** *Galaxias platei*.

Orden Salmoniformes

Familia Salmonidae

Salmo salar Linnaeus, 1758 (Fig. 9. A)

("salmón encerrado")

La especie originaria del Hemisferio Norte, fue introducida en la región patagónica en la primera década del siglo XX. Su aspecto es similar a la trucha marrón de la que puede diferenciarse por su hocico más aguzado, su forma general más estilizada y el borde de la aleta caudal ligeramente más cóncavo. El cuerpo presenta una coloración plateada con la cabeza y el dorso azulados. Los flancos presentan manchas negras, el vientre es claro y las aletas dorsales oscuras. La aleta anal posee franjas azules. Estos salmones pueden alcanzar una longitud de 850 mm y un peso de hasta 11 kg

(Miquelarena et al. 1997). Se alimentan de insectos, crustáceos, peces y otros organismos acuáticos (Wergzyn y Ortubay 2009).

Salmo trutta (Linnaeus 1758) (Fig. 9. B)

(“trucha marrón”)

Especie migratoria originaria de Europa, áreas costeras del norte de África bordeando el Mediterráneo y oeste de Asia, fue introducida en Argentina durante 1904 en el área de San Carlos de Bariloche (Miquelarena et al. 1997). Posee un cuerpo rollizo, cubierto de pequeñas escamas, y aleta caudal de borde posterior recto o ligeramente cóncavo. La coloración de fondo es dorado, con el dorso más oscuro, presenta manchas negras y anaranjadas distribuidas irregularmente. Pueden alcanzar los 100 cm de largo y 16 kg de peso (Miquelarena et al. 1997). La trucha marrón, es considerada una especie fuertemente piscívora y oportunista, dado que se alimenta vorazmente de otros peces y de cangrejos y langostas de río (Macchi et al. 1999). También se alimenta de invertebrados, anfibios, pichones de aves acuáticas y pequeños roedores (Wegrzyn y Ortubay 2009).

Salvelinus fontinalis (Mitchill, 1814) (Fig. 9. C)

(“trucha de arroyo”)

Especie originaria del noreste de América del Norte, ha sido ampliamente introducida en otros territorios de Norte América, así como en América del Sur, Europa y África del Sur. En Argentina fue introducida durante 1904 en el área de San Carlos de Bariloche (Miquelarena et al. 1997). Se diferencia de las otras especies de salmónidos presentes en Patagonia, principalmente por su coloración característica. Presenta una coloración castaño oliváceo con tonalidades iridiscentes, los flancos poseen pequeñas manchas rojas con halo claro azulado y manchas amarillas verdosas. La región ventral es anaranjada o rojiza, especialmente en los machos durante el período reproductivo. Las aletas pectorales, ventrales y anal, tienen una coloración rosa carmín con el borde color crema y bordeado por una mancha negra irregular. Estos salmónidos alcanzan hasta los 530 mm de longitud y un peso cercano a los 4 kg. La dieta se compone de insectos, moluscos, crustáceos y peces (Juncos et al. 2015).

Oncorhynchus mykiss (Walbaum 1792) (Fig. 9. D)

(“trucha Arco iris”)

Esta especie de salmónido, fue introducida a la Argentina desde los Estados Unidos y sembrada por primera vez sin éxito en la provincia de Buenos Aires (Miquelarena et al. 1997). Posteriormente fue llevada a San Carlos de Bariloche donde prosperó y actualmente, junto con la trucha marrón, son las especies de salmónidos de mayor distribución en todas las provincias patagónicas (Aigo et al. 2008). Este pez, presenta un tamaño grande y vientre redondeado, con el cuerpo cubierto por numerosas escamas pequeñas. Aleta caudal recta o ligeramente cóncava y boca grande. La coloración es oscura en el dorso con reflejos verde-oliváceos, con motas negras igual que en los flancos. El vientre es claro y en los ejemplares adultos una franja purpúrea longitudinal va desde el ojo hasta la aleta caudal. La especie puede alcanzar hasta los 650 mm de longitud y pesar 12 kg (Miquelarena et al. 1997). La dieta se compone de insectos, moluscos, crustáceos y peces (Juncos et al. 2015).

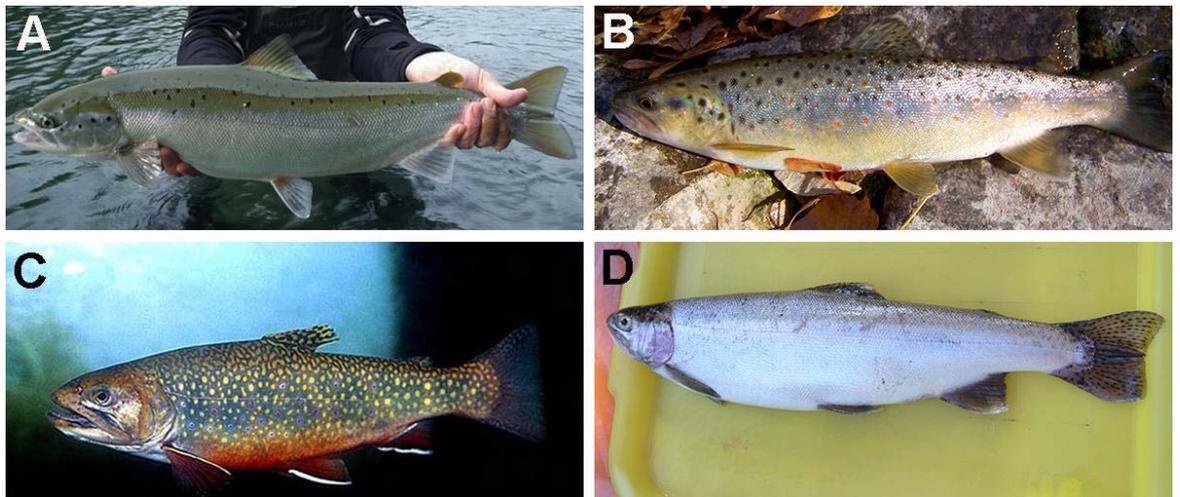


Figura 9: Aspecto general de las especies muestreadas: **A.** *Salmo salar*; **B.** *Salmo trutta*; **C.** *Salvelinus fontinalis*; **D.** *Oncorhynchus mykiss*.

Orden Atheriniformes

Familia Atherinopsidae

Odontesthes bonariensis Valenciennes, 1835 (Fig. 10. A)

(“pejerrey bonaerense”)

Es una especie de origen brasílico, cuya distribución original es la cuenca del río de la Plata, el río Paraná y la cuenca del río Salado. Actualmente, su distribución es más amplia, incluyendo varios ambientes de la cuenca del río Negro (Liotta 2005; Aigo et al. 2008). Es una especie de pez eurihalina, que puede habitar ambientes con diferentes grados de salinidad (Rosso 2007). Esto, sumado a su valor deportivo y a la calidad de su carne, hizo que la especie haya sido transplanteda en numerosos ambientes del país (Miquelarena et al. 1997). Presenta un cuerpo esbelto, con una marcada curvatura ventral. Cabeza cónica y alargada con la boca protráctil con pequeños dientes en hilera. Dos aletas dorsales, aletas pectorales elevadas y aleta caudal escamada en su base y de lóbulos casi iguales. La coloración es típicamente plateada, con el dorso más oscuro y tonalidades iridiscentes azuladas o verdosa, con una típica franja o estola plateada a lo largo de los flancos. La especie puede alcanzar una longitud de hasta 700 mm (Miquelarena et al. 1997; Rosso 2007). Se alimenta principalmente de zooplancton durante el primer año de vida, y luego pasa a tener un régimen carnívoro, consumiendo insectos y moluscos (Mancini y Grosman 1998).

Odontesthes hatcheri (Eigenmann 1909) (Fig. 10. B)

(“pejerrey patagónico”)

Se distribuye en la Región Andina comprendiendo un amplio rango latitudinal que va desde los 37°S hasta los 54°S. Es común encontrarlo en ríos, lagos y reservorios de las cuencas que desembocan al Atlántico y Pacífico (Aigo et al. 2008). Su distribución ha sido afectada por la introducción de una especie relacionada: el pejerrey bonaerense. Ambas especies coexisten actualmente en algunos lagos y embalses debido a prácticas de siembra y pueden cruzarse y producir progenie híbrida y fértil (Pascual et al. 2007). Posee un cuerpo alargado, con vientre prominente y una franja plateada longitudinal a nivel del centro de cada lado del cuerpo. La especie puede alcanzar una longitud de 400 mm, y las hembras hasta 429 mm (siendo en general mayores que los machos) (Ruiz 2007). La especie es de régimen

omnívoro, su dieta varía de acuerdo a la estación del año, incluyendo algas, invertebrados del zooplacton y animales pequeños como caracoles e insectos (Miquelarena et al. 1997).

Orden Cyprinodontiformes

Familia Poeciliidae

Cnesterodon decemmaculatus (Jenyns 1842) (Fig. 10. C)

(“madrecita”)

Su distribución es muy amplia abarcando parte de Brasil, Uruguay y gran parte de Argentina, llegando actualmente hasta el río Limay (Liotta 2005). Es un pez pequeño de hasta 50 mm, vivíparo, con marcada diferenciación sexual. Presenta cuerpo comprimido, boca oblicua, dorso recto o aplanado, ojos grandes, pedúnculo caudal alto y comprimido lateralmente. Los machos presentan una aleta anal modificada en gonopodio (Rosso 2007). Posee gran éxito en su estrategia reproductiva, son de rápido crecimiento y corta vida generacional. Es una especie microomnívora (Rosso 2007).

Familia Anablepidae

Jenynsia lineata (Jenyns, 1842) (Fig. 10. D)

(“madrecita de agua”)

Dentro del género *Jenynsia*, esta especie de origen brasílico, es la más distribuida. Hasta años recientes, la especie era considerada como *J. multidentata* (Amorim 2018). Es un pez de talla pequeña, el macho es más delgado y pequeño que la hembra y puede alcanzar los 70 mm de longitud. Como otras especies del género, se caracteriza por presentar un gonopodio tubular formado por algunos radios anales (Rosso 2007). Se encuentra en ambientes de agua dulce y salobre desde la costa hasta los 1200 m.s.n.m. en Tucumán, y desde el estado de Río de Janeiro en Brasil hasta la cuenca del río Negro en Argentina (Amorim 2018). La madrecita ya había sido registrada en los ríos Colorado y Negro durante el siglo XX. Sin embargo, los nuevos registros indican un desplazamiento hacia el sur (Aigo et al. 2008). La dieta se

compone de anfípodos, quironómidos, microinvertebrados y ostrácodos (Rosso 2007).

Orden Centrarchiformes

Familia Percichthyidae

Percichthys trucha (Valenciennes 1833) (Fig. 10. E)

(“perca criolla”, “trucha criolla”)

Se distribuye desde los 33° S hasta Tierra del Fuego en Chile y desde la misma latitud hasta los 50° S, en la provincia de Santa Cruz en Argentina (Ruzzante et al. 2003). La cabeza es mediana y cónica con opérculos terminados en una fuerte espina y los huesos pre operculares son aserrados (Rosso 2007). Los ejemplares juveniles, habitan las costas y nadan en cardúmenes, mientras que los ejemplares mayores de un año habitan zonas más profundas del cuerpo de agua. Las percas adultas son zoófagas, su dieta incluye invertebrados bentónicos y planctónicos y peces pequeños (Macchi 2004). La presencia de *P. trucha* en los ensambles de peces ejerce un fuerte efecto sobre el funcionamiento ecológico de los lagos de Patagonia (Pascual et al. 2007). Esta especie ha sido considerada un complejo de especies que posteriormente se demostró, con estudios moleculares, que se trata de morfotipos (Ruzzante et al. 2011).

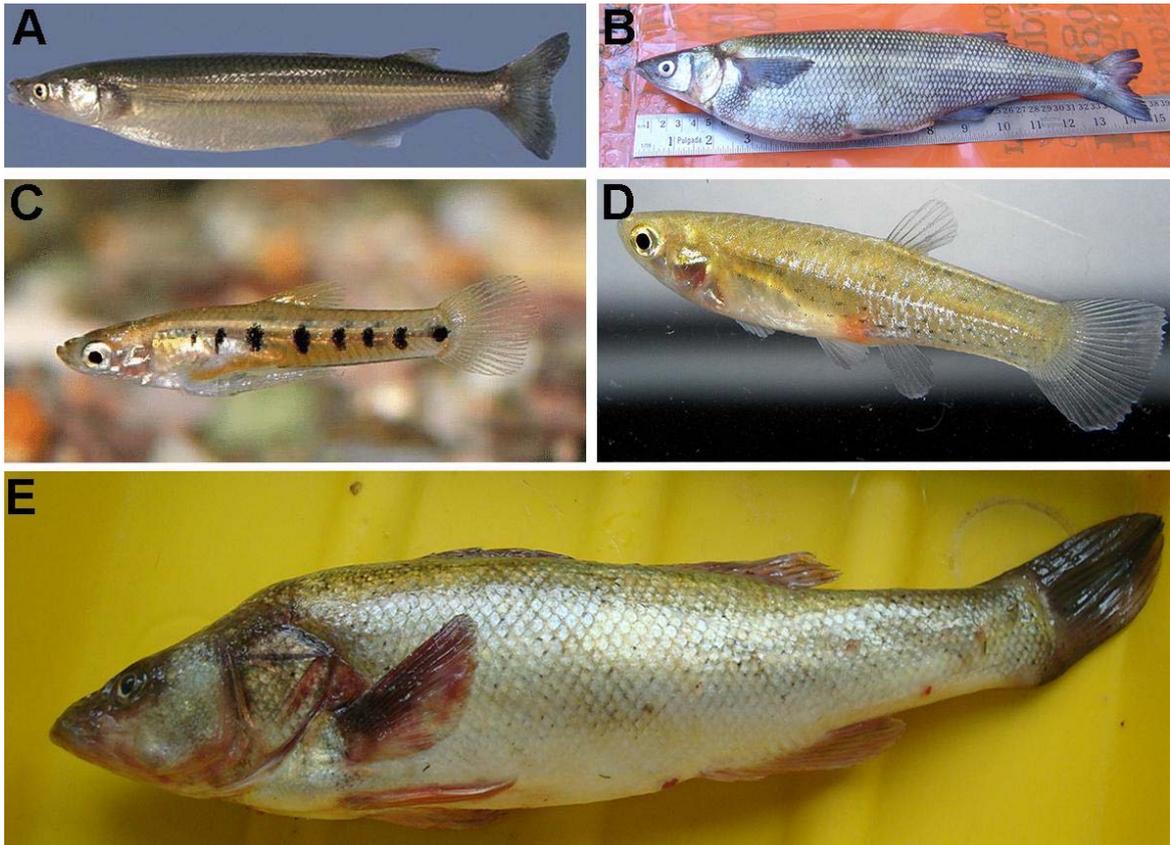


Figura 10: Aspecto general de las especies muestreadas: **A.** *Odontesthes bonariensis*; **B.** *Odontesthes hatcheri*; **C.** *Cnesterodon decemmaculatus*; **D.** *Jenynsia lineata*; **E.** *Percichthys trucha*.

Muestreos

Toma de muestras de peces

Para coleccionar ejemplares de las especies de peces de tamaño pequeño y juveniles se utilizaron redes de arrastre, red medio mundo, trampas cebadas y redes de mano, en las costas de los ríos y lagos (Fig. 11). Para las especies de tamaño grande se utilizaron redes agalleras y algunas muestras frescas (recién muertas) fueron compradas a pescadores artesanales como en el caso de los lagos Pellegrini y Musters (Fig. 12). Los peces vivos fueron transportados al Laboratorio de Parasitología del INIBIOMA en recipientes con aireadores. Los peces grandes, capturados con redes agalleras o comprados a los pescadores, se trasladaron en heladeras con hielo. En el laboratorio los peces fueron sacrificados, pesados y medidos.

Materiales y Métodos Generales

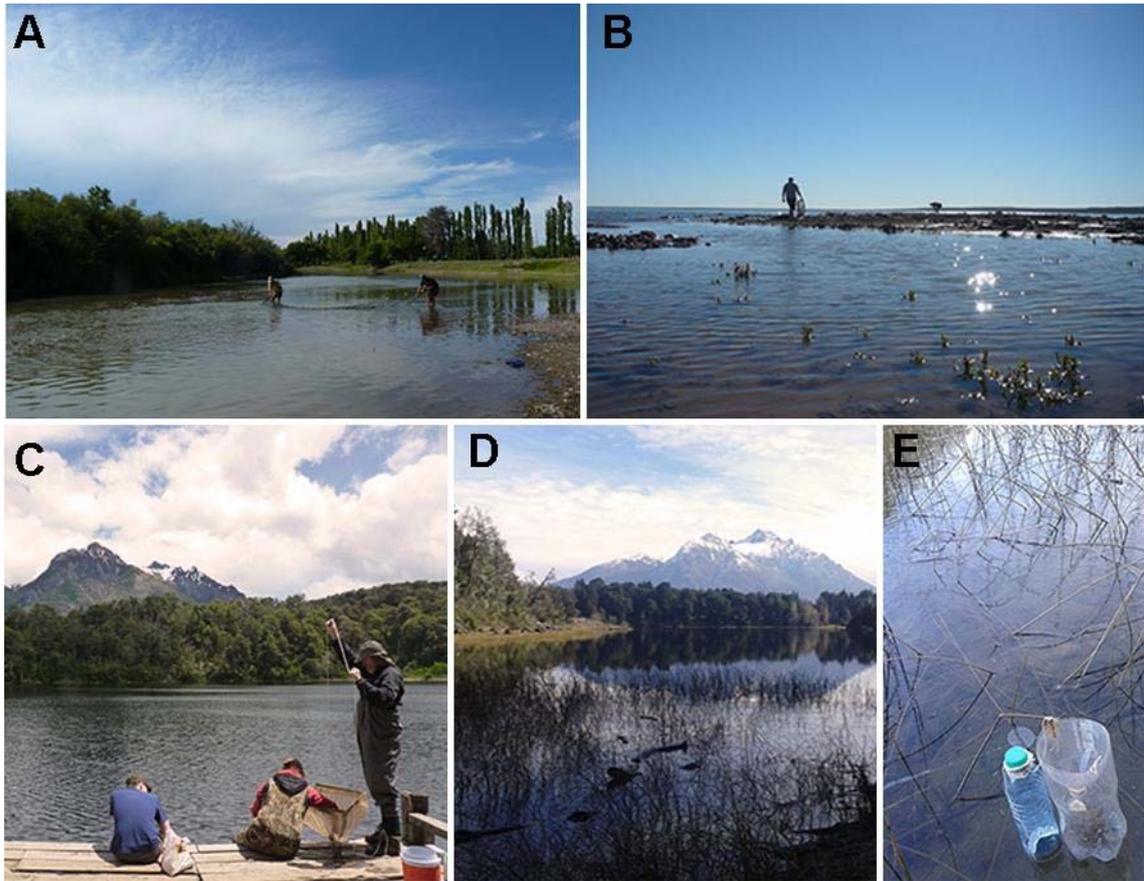


Figura 11: Toma de muestras. **A.** Río Negro, utilizando red de arrastre; **B.** Río Colorado, colocando redes trampa; **C.** Lago Escondido, utilizando red medio mundo; **D.** y **E.** Lago Morenito, área costera con trampas cebadas.

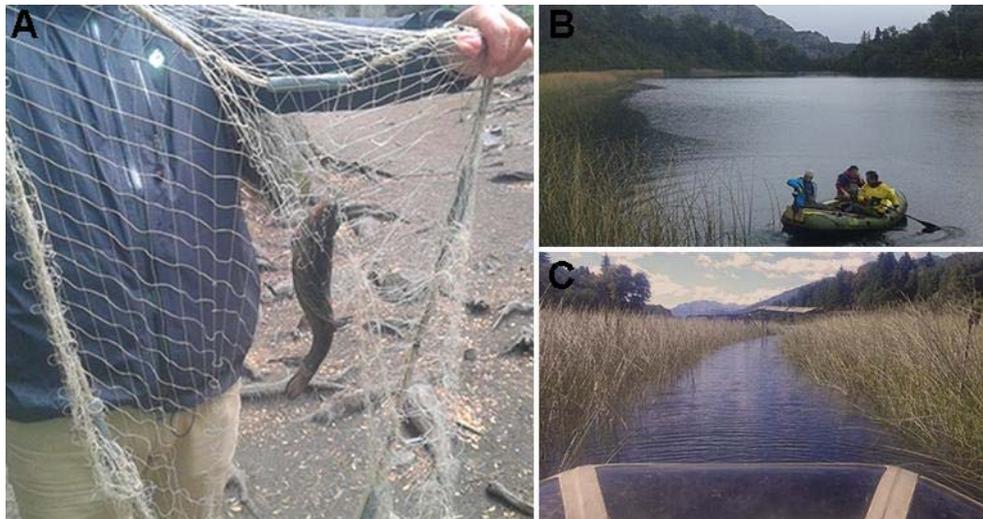


Figura 12: Toma de muestras. **A.** Ejemplar de *Percichthys trucha* en red agallera; **B.** **C.** colocando redes agalleras en los lagos Escondido y Morenito.

Colección de los copépodos

Los copépodos fueron aislados directamente de los hospedadores en el laboratorio. Se revisó bajo lupa binocular el tegumento, las aletas, las branquias y las cavidades bucal y opercular de los peces en busca de copépodos. Los mismos fueron removidos del tejido del hospedador utilizando pinzas y agujas para evitar el daño de las antenas en el caso de los ergasíidos y las ramas laterales del ancla en el caso de los lerneidos (estructura de sujeción al hospedador) (Fig. 14). Los especímenes fueron fijados con alcohol (96%) y se realizó la disección de algunos ejemplares. Se utilizó el medio de Hoyer para transparentar los especímenes y confeccionar preparados permanentes (Humason 1979). Los dibujos fueron hechos utilizando un microscopio con cámara clara. La terminología para la descripción morfométrica del cuerpo de los copépodos y sus apéndices se realizó de acuerdo a Boxshall y Halsey (2004). Las medidas corporales se realizaron utilizando un ocular graduado.

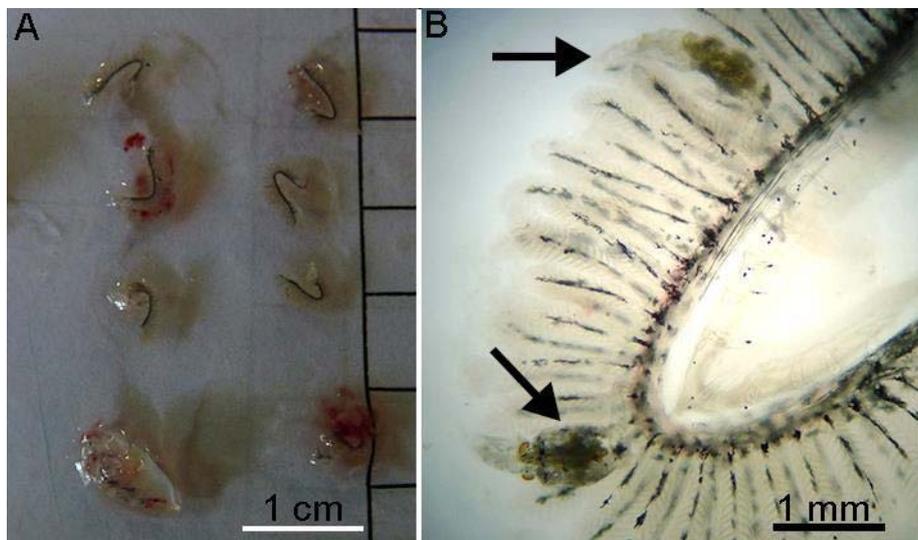


Figura 13: Branquias de *Galaxias maculatus*. **A.** Vista general; **B.** Detalle de branquia con ergasíidos (indicados con flechas).

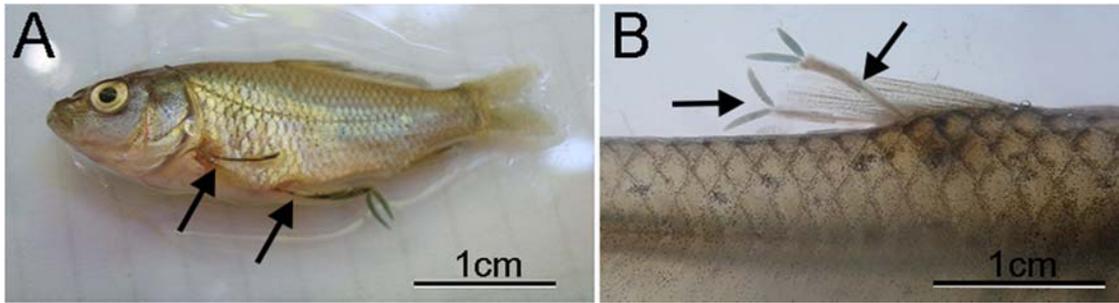


Figura 14: Peces parasitados con hembras de *Lernaean cyprinacea* (indicadas con flechas). **A.** ejemplar juvenil de *Cyprinus carpio*; **B.** Vista de aleta dorsal de *Jenynsia lineata*.

Análisis de los datos

Se calcularon los siguientes parámetros poblacionales según Bush et al. (1997):

***Prevalencia:** porcentaje de individuos infectados con una determinada especie parásita respecto del total de hospedadores examinados.

***Intensidad media:** número promedio de parásitos de una especie en los hospedadores infectados.

***Abundancia media:** número promedio de parásitos de una especie en el total de peces examinados.

Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa StatSoft Statistica 8 y el paquete estadístico R (R Core Team 2020).

Capítulo 1

**Estudio taxonómico de copépodos ergasílicos en la Patagonia continental
y la región pampeana**

INTRODUCCIÓN

La familia Ergasilidae von Nordmann, 1832 es una de las familias más grandes del Orden Cyclopoida y comprende cerca de 30 géneros y más de 260 especies descritas (Walter y Boxshall 2021). La mayoría son ectoparásitos de peces de agua dulce, localizándose en general en las branquias de diversas especies (Amado et al. 1995; Boxshall y Halsey 2004). La mayor parte de las especies de esta familia pertenece al género *Ergasilus*, con más de 180 especies descritas en el mundo, en su mayoría de agua dulce, con algunas pocas excepciones representadas por unas 30 especies que ocurren en ambientes estuarinos y costas marinas (Boxshall y Halsey 2004). Los copépodos de este género son, en su mayoría, parásitos de peces actinoptergios, y se aferran a los filamentos branquiales con sus antenas subqueladas (Kearn 2004). Algunas especies utilizan otros microhábitats en el pez, sujetándose a aletas y fosas nasales (Boxshall y Defaye 2008; Varella et al. 2019). Las características morfológicas de estos copépodos se asemejan a aquellos de vida libre, con pocas adaptaciones a la vida parásita (Lester y Roubal 1995; Roberts y Janovy 2005). El conocimiento sobre ergasílicos en América es incompleto, siendo América del Norte y Brasil las áreas más estudiadas (Mendes Marques 2014). Sin embargo, un área muy extensa del continente correspondiente a América Central, México y gran parte de América del Sur permanece casi sin estudios (Suárez-Morales y Santana-Piñeros 2008). Según Boxshall y Defaye (2008), la región Neotropical es la que alberga el mayor número de especies de agua dulce de la familia Ergasilidae, seguida por la región Paleártica; y con la mitad de especies, las regiones Neártica y Oriental (Figura 1.1). En la región Neotropical se conocen representantes de 18 géneros de la familia Ergasilidae: *Ergasilus* von Nordmann, 1832, *Therodamas* Krøyer, 1863, *Acusicola* Cressey, 1970, *Brasergasilus* Thatcher y Boeger, 1983,

Gamidactylus Thatcher y Boeger, 1984, *Vaigamus* Thatcher y Robertson, 1984, *Gamispatulus* Thatcher y Boeger, 1984, *Gamispinus* Thatcher y Boeger, 1984, *Amplexibranchius* Thatcher y Paredes, 1985, *Rhinergasilus* Boeger y Thatcher, 1988, *Prehendorastrus* Boeger y Thatcher, 1990, *Miracetyma* Malta, 1993, *Pindapixara* Malta, 1995, *Pseudovaigamus* Amado, Ho y Rocha, 1995, *Anklobranchius* Thatcher, 1999, *Gauchergasilus* Montu y Boxshall, 2002, *Urogasilus* Rosim, Boxshall y Ceccarelli, 2013 y *Tiddergasilus* Marques y Boeger, 2018 (Luque et al. 2013; Mendes Marques 2014; Mendes Marques y Boeger 2018; Walter y Boxshall 2021). El primer representante de la familia en ser descrito para la región Neotropical, fue *Ergasilus iheringi* Tidd, 1942 parásito de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1749).

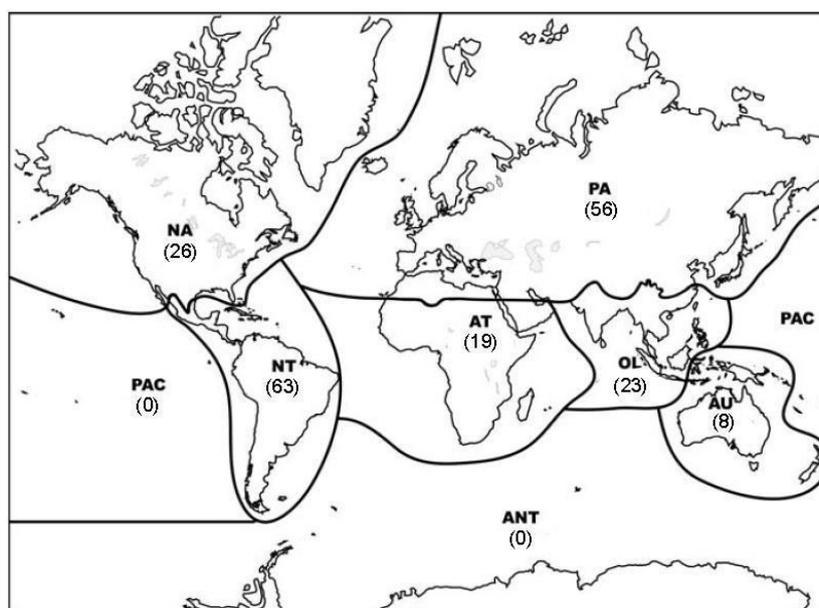


Figura 1.1: Distribución geográfica de especies de agua dulce de la familia Ergasilidae de acuerdo a cada región zoogeográfica. (PA) Paleártica; (NA) Neártica; (NT) Neotropical; (AT) Afrotropical; (OL) Oriental; (AU) Australasia; (PAC) Islas del Océano Pacífico; (ANT) Antártica. El número de especies se indica entre paréntesis para cada región. (Modificado de Boxshall y Defaye 2008).

La morfología de las hembras de la familia ergasilidae se asemeja en gran medida a la de los ciclopoideos de vida libre. El cefalosoma posee incorporado el somito del maxilipedio y puede estar separado del somito que lleva el primer par de patas o estar fusionado con éste, conformando un cefalotórax (Kabata 1979). El cefalotórax puede variar en forma y posteriormente se encuentran 4 somitos torácicos libres que poseen un par de

patas cada uno, el complejo genital formado por la fusión de los dos últimos somitos torácicos, y 3 somitos abdominales (Kabata 1979). La estructura de los apéndices de las hembras difiere relativamente poco entre las especies, lo que sumado a su pequeño tamaño ha generado descripciones inadecuadas o con errores, que dificultan las comparaciones (Kabata 1979). La antena I es un apéndice uniramado, armado con setas y en general con 6 segmentos. La antena II es uniramada con articulación libre entre el primer y segundo segmento y con el tercer segmento sub quelado y con una garra. Se observan diferencias en la forma, el tamaño y las proporciones de los segmentos de las antenas, que permiten distinguir especies y géneros. Las piezas bucales son pequeñas, usualmente ubicadas cerca del centro, en la superficie ventral del cefalotórax. La morfología de los 4 pares de patas nadadoras birramadas son muy parecidas entre todos los géneros de ergasílicos (Kabata 1979). En individuos del género *Neoergasilus*, el exópodo de la pata IV posee 1 o 2 segmentos mientras que el endópodo puede presentar de 1 a 3 segmentos (Kabata 1979; Boxshall y Halsey 2004). La pata V es uniramada y puede variar desde una pequeña seta, a veces acompañada por una base en forma de papila, a un apéndice con 2 segmentos. La pata VI está ausente. Las especies de todos los géneros poseen uropodios bien desarrollados.

El cuerpo de las hembras del género *Ergasilus*, puede dividirse en 2 regiones: el prosoma y el urosoma. El prosoma está conformado por el cefalotórax y 3 somitos libres. El cefalotórax está compuesto del cefalosoma y el 1er somito pedígero (entre estas dos partes puede haber una articulación no funcional). El cefalosoma posee 5 pares de apéndices, las anténulas, las antenas (modificadas como órganos de sujeción) y las partes bucales (Fig.1.2). Las anténulas (también conocidas como primeras antenas), son órganos sensoriales uniramados con 6 segmentos armados con setas (pelos sensoriales) y estetascos (pelos sensoriales formados por quimiorreceptores) (Fig.1.3). Muchas especies neotropicales, poseen una única seta en el primer segmento a diferencia de otros *Ergasilus* que presentan 3 setas (El-Rashidy y Boxshall 2002). Las antenas (también denominadas segundas antenas), son uniramadas y están compuestas por una coxabase (coxa fusionada con una base) y un endópodo con 3 segmentos más una garra curvada (Fig.1.4). Las piezas bucales están formadas por las mandíbulas, maxilas y maxíbulas

(Fig.1.5). Los maxilipedios están presentes sólo en los machos. Las mandíbulas generalmente están formadas por 3 piezas equipadas con dientes afilados, que pueden estar ausentes en algunas especies. Las maxilas están compuestas por una sincoxa y una base, con dientes en el lado superior y pueden tener una seta con espínulas. Las maxílulas son piezas pequeñas ubicadas entre las mandíbulas y las maxilas y pueden presentar 2 elementos setales en la región del centro. Cada somito torácico posee un par de patas birramadas utilizadas para la natación. Las patas I a IV comprenden una coxa, una base y 2 ramas (el exópodo y el endópodo) (Fig. 1.6). Cada rama puede tener de 1 a 3 segmentos y se encuentran ornamentadas con espinas y/o setas con pelos. En muchos ergasilidos neotropicales el endópodo de la pata I posee 2 segmentos en lugar de 3 como presentan otras especies (Fig. 1.6) (Thatcher 2006; Mendes Marques 2014). La pata V es un vestigio y en las especies neotropicales, pueden poseer 1 o 2 setas distales. El urosoma consiste del quinto somito pequeño que posee el V par de patas, el somito genital y tres somitos abdominales libres. El urópodo o rami caudal, no está segmentado y se ubica en el margen posterior del somito anal. Cada rama caudal puede poseer 4 elementos: una seta media larga, una seta interna terminal localizada justo al lado de la seta media, una seta terminal externa y una seta posterolateral (Fig. 1.7). Los sacos ovígeros pueden estar presentes en las hembras maduras y pueden variar en tamaño, diámetro y organización de los huevos según la especie. Los sacos se encuentran insertados en las aberturas genitales ubicadas en la superficie dorsal del segmento genital (Fig. 1.8) (El-Rashidy y Boxshall 1999; Mendes Marques 2014).

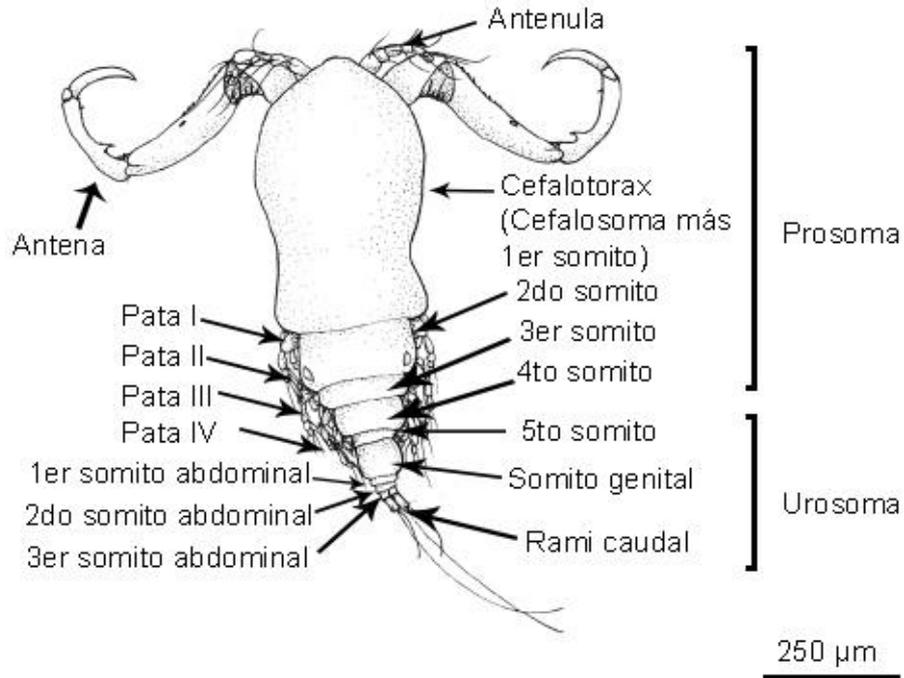


Figura 1.2: *Ergasilus salmini*, esquema general de una hembra en vista dorsal. (Modificado de Mendes Marques et al. 2015).

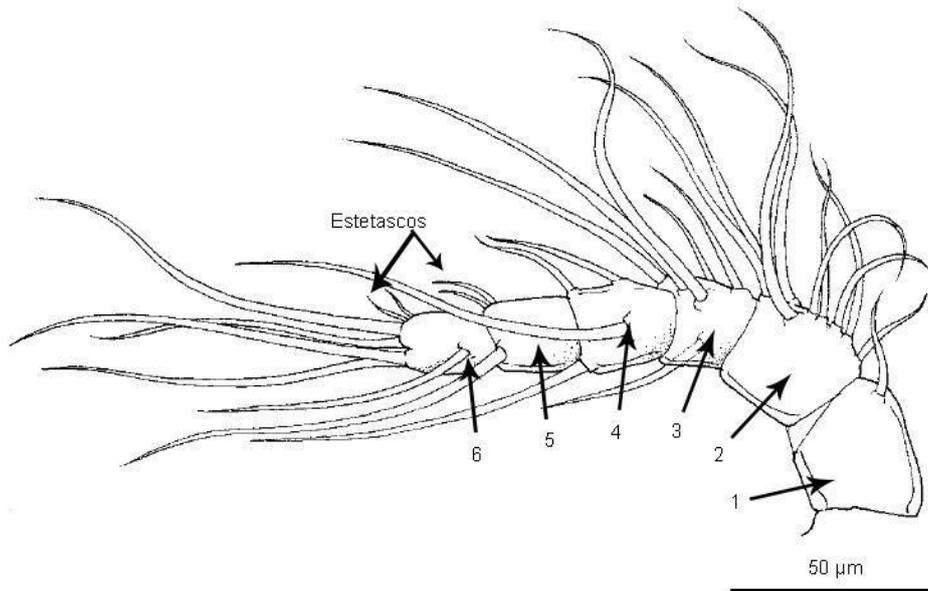


Figura 1.3: *Ergasilus thatcheri*, esquema de la anténula de una hembra. Las flechas del 1 al 6 indican los segmentos de la anténula. (Modificado de Engers et al. 2000).

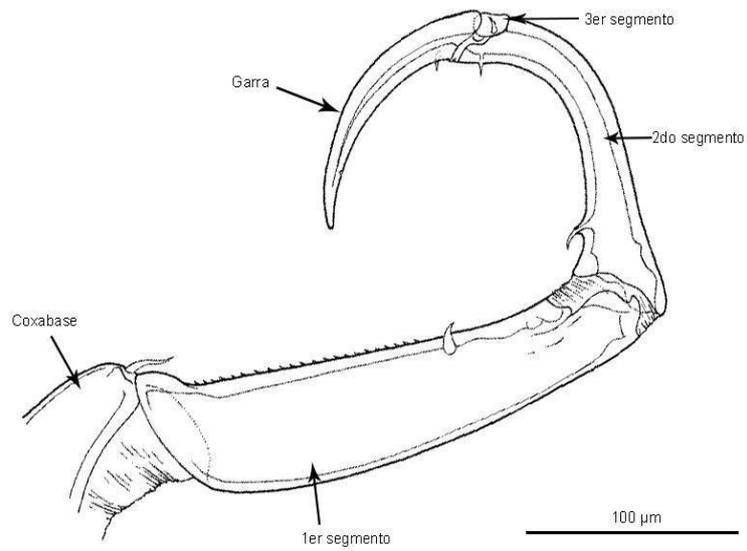


Figura 1.4: *Ergasilus thatcheri*, esquema de la antena de una hembra. (Modificado de Engers et al. 2000).

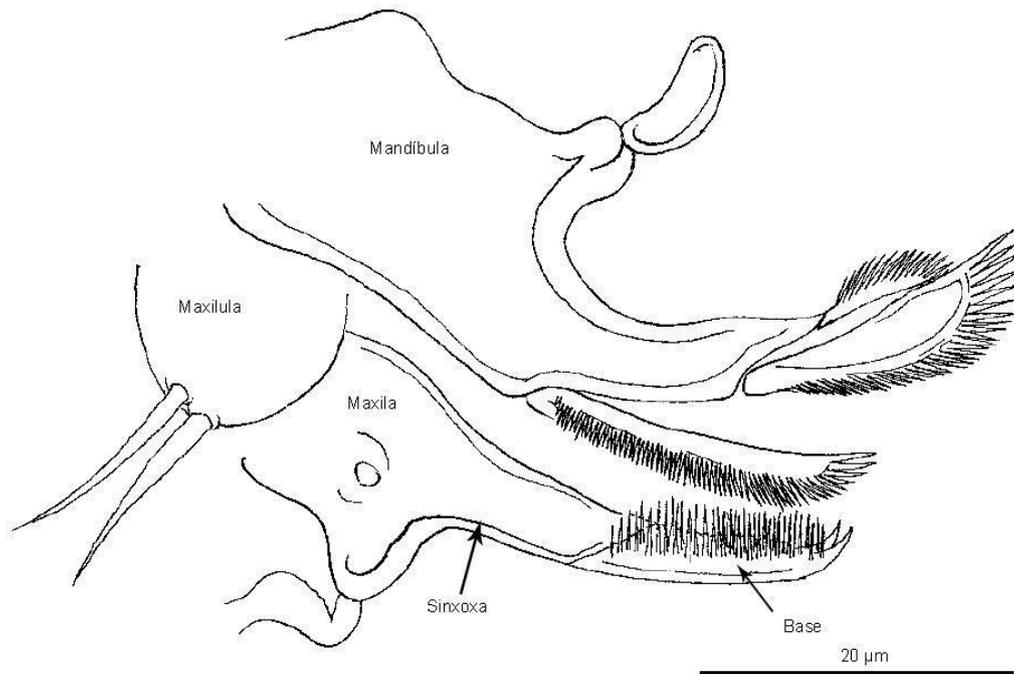


Figura 1.5: *Ergasilus thatcheri*, esquema de las piezas bucales. (Modificado de Engers et al. 2000).

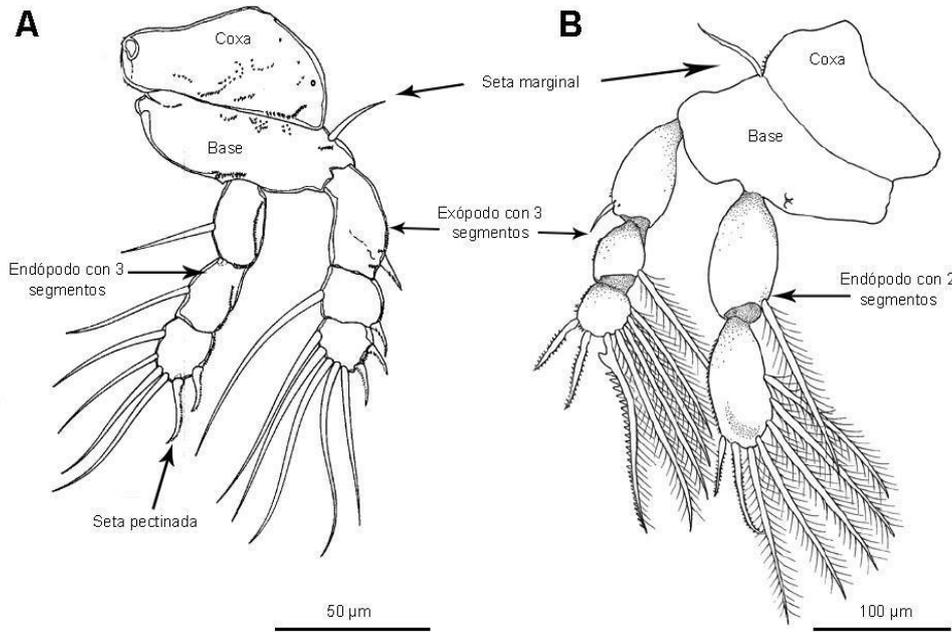


Figura 1.6: Esquema pata I. **A.** *Ergasilus briani*, modificado de Alston et al. (1993); **B.** *Ergasilus thatcheri*. (Modificado de Engers et al. 2000).

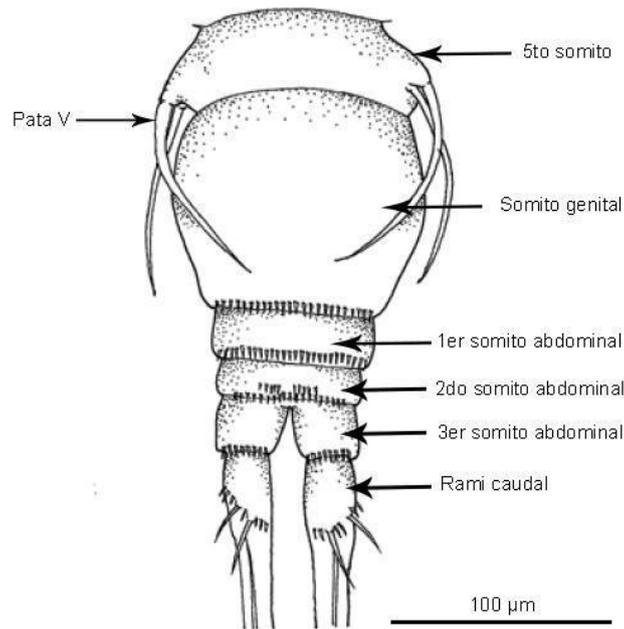


Figura 1.7: *Ergasilus thatcheri*, detalle del urosoma (vista ventral). (Modificado de Engers et al. 2000).

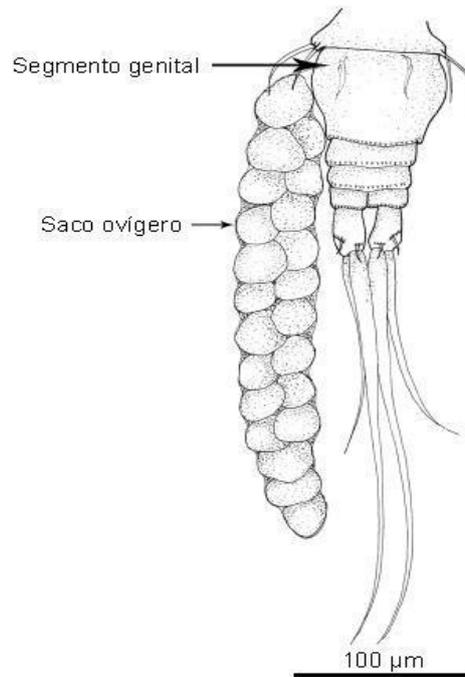


Figura 1.8: *Ergasilus salmini*, detalle de urosoma con un saco ovigero (vista ventral). (Modificado de Mendes Marques et al. 2015).

La familia Ergasilidae no parece estar emparentada con los otros dos grupos de familias dentro de los ciclopoideos que parasitan a peces y probablemente representan una colonización independiente de peces como hospedadores (Boxshall y Halsey 2004). La sistemática de esta familia tiene la particularidad de estar construida en base a la descripción de las hembras adultas parásitas. Existen pocos estudios moleculares que ayuden a entender las relaciones filogenéticas dentro de este grupo (Song et al. 2008). A partir de un estudio filogenético realizado por El-Rashidy y Boxshall (1999) el género *Ergasilus* mostró ser polifilético, y actualmente la sistemática y la clasificación de la familia en su totalidad permanece inestable. En la región Neotropical, varias especies del género comparten caracteres morfológicos importantes entre los ergasílicos de distintas cuencas, lo cual sugiere un origen común y una dispersión regional junto con procesos de aislamiento (Muriel-Hoyos et al. 2015). Un estudio filogenético de *Ergasilus* spp., reflejó varios eventos de cambios de hospedador a lo largo de la historia de diversificación del género. La filogenia mostró dos linajes, uno compuesto por ergasílicos de aguas marinas y otro por especies de agua dulce. Las distancias filogenéticas entre grupos de hospedadores, no mostró ser una limitante para la habilidad de cambiar de hospedador. Sin embargo, para comprender la evolución del clado

en la región, es necesario conocer más la diversidad del género. Existen varias cuencas con una gran riqueza de peces de las cuales se desconoce su fauna de ergasíidos (Muriel-Hoyos et al. 2015) y resulta fundamental implementar el uso de técnicas moleculares (Mendes Marques 2014). Existen algunas secuencias depositadas en GenBank entre estas se encuentran las siguientes especies: *Ergasilus tumidus*, *Ergasilus anchoratus*, *Ergasilus wilsoni*, *Ergasilus hypomesi*, *Ergasilus scalaris*, *Ergasilus briani*, *Ergasilus peregrinus*, *Ergasilus yaluzangbus*, *Ergasilus danjiangs*, *Ergasilus sieboldi* y *Ergasilus* sp (Song et al. 2008; Khodami et al. 2017; Mič et al. 2023).

En Argentina se reportó la presencia de *Ergasilus chelangulatus* Thatcher y Brasil-Sato, 2008 en siluriformes (Chemes y Takemoto 2014), *Ergasilus atafonensis* Motta y Amado, 1995 y *Ergasilus versicolor* Wilson, 1911 en mugiliformes y *Ergasilus sieboldi* en cyprinodontiformes del Río Salado, en las proximidades de la Bahía de Samborombón y en ateriniformes, siluriformes y galaxiiformes de la Patagonia (Szidat 1956; Alarcos y Etchegoin 2010; Montes 2012; Montes y Martorelli 2015; Montes y Martorelli 2017). Esta última especie descrita originalmente en Europa, parasita a varias especies de peces de importancia económica, convirtiéndose en una amenaza, especialmente en peces de cultivo de Europa y Asia, como por ejemplo *Tinca tinca* (Linnaeus, 1758), *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1758 y *Coregonus wartmanni* (Bloch, 1784) y en ocasiones ha provocado mortandades de peces, produciendo enormes pérdidas (Kabata 1979; Barker y Cone 2000; Piasecki et al. 2004). Szidat (1956) reportó en Patagonia la presencia de *E. sieboldi* en *O. hatcheri* (pejerrey patagónico), *Odontesthes bonariensis* (pejerrey bonaerense) y *Percichthys trucha* (perca) en el lago Pellegrini (Cuenca del río Neuquén). Este autor describió a la especie como una variedad patagónica, la cual denominó *E. sieboldi* var. *patagonicus* Szidat, 1956. Adicionalmente se reportaron estadios larvales y machos de vida libre de esta especie en lagos andino patagónicos (Modenutti y Balseiro 1989). Además, se ha registrado la presencia de *Ergasilus* sp. en las especies nativas *Galaxias maculatus* (puyen chico), *O. hatcheri* y *P. trucha* en el embalse Mari Menuco y en los lagos Filo Hua Hum, Escondido, Moreno y Morenito (López et al. 1981; Ortubay et al. 1994; Viozzi et al. 2009). El grado de especificidad que muestran los copépodos del género *Ergasilus* por el hospedador es variable, existiendo especies registradas para

una amplia lista de hospedadores, como es el caso de *E. sieboldi* (Piasecki et al. 2004) y otras en cambio, muestran una relación estrecha con el ambiente y con el hospedador (Domingues y Mendes Marques 2010).

Dado que *E. sieboldi* fue originalmente descrita parasitando peces de la región Paleártica, surgen dudas acerca de la identidad específica de los copépodos que parasitan a peces patagónicos de agua dulce y de la región pampeana.

OBJETIVO GENERAL

Compilar datos de especies de *Ergasilus* y estudiar la taxonomía de los copépodos ergasílicos presentes en ambientes acuáticos de la Patagonia continental y la región pampeana.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Recopilar los reportes de infecciones por copépodos de ergasílicos en peces dulceacuícolas de la región Neotropical.

- ❖ **B.** Describir e identificar mediante estudios morfológicos las especies de ergasílicos presentes en peces dulceacuícolas de Patagonia y de la región Pampeana. Obtener la secuencia de ADN de ergasílicos de Patagonia para comparaciones con otras especies.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para relevar los casos de infecciones por copépodos de agua dulce del género *Ergasilus* en la región Neotropical, la búsqueda fue realizada en las siguientes bases de datos: Google Scholar, Scopus, Scielo, Research Gate, Pubmed y la base de datos de Walter y Boxshall 2021. Los términos utilizados en la búsqueda incluyeron en Castellano, en Inglés y en Portugués las siguientes palabras: *Ergasilus*, Pez, Peces, combinadas con México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Cuba, Haití, República Dominicana, Jamaica, Bahamas, Puerto Rico, Costa Rica, Panamá, Belice, Venezuela, Colombia, Surinam, Guyana, Ecuador, Perú, Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Argentina y Chile. Todas las fuentes de metadatos fueron consultadas hasta julio 2021 y se extrajeron datos de artículos científicos. En el caso de Argentina, también se incluyeron informes técnicos, tesis y resúmenes de congresos.

Los ejemplares de *O. hatcheri* y *P. trucha* del Lago Pellegrini (38°42'16.69"S; 67°58'39.98"O) fueron comprados a pescadores comerciales (Fig. 1.9) y posteriormente transportados al Laboratorio de Parasitología del INIBIOMA. Además se capturaron ejemplares de *G. maculatus* y *P. trucha* del Lago Morenito (41°3'25.14"S, 71°30'56.07"O) (Fig. 1.10). Los peces fueron revisados bajo lupa binocular, se revisó tegumento, aletas, branquias, fosas nasales y cavidades bucal y opercular (Ver Materiales y Métodos generales).

Los copépodos fueron removidos de los filamentos branquiales utilizando pinzas y agujas bajo lupa, para evitar el daño de las antenas (estructura de sujeción al hospedador; Fig. 1.11). Los especímenes fueron fijados con alcohol (96%) y se realizó la disección de algunos ejemplares. Se utilizó el medio de Hoyer (preparado según Humason 1979) para transparentar los especímenes y confeccionar preparados permanentes. Los dibujos fueron hechos utilizando un microscopio con cámara clara. La terminología para la descripción morfométrica del cuerpo de los copépodos y sus apéndices se realizó de acuerdo a Boxshall y Halsey (2004). Las medidas corporales (Fig.1.12) se realizaron utilizando un ocular graduado y se presentan en micrómetros con el rango seguido de la media entre paréntesis. El holotipo, los paratipos y

especímenes voucher fueron depositados en la colección de Parásitos del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN-Pa).

Se obtuvieron fotografías de copépodos fijados con Hoyer, utilizando el microscopio óptico y una cámara digital. Algunos individuos fueron deshidratados en una serie de alcoholes de concentración creciente, se realizó el secado con punto crítico y congelamiento, luego se realizó el baño en oro y a continuación fueron fotografiados utilizando un Microscopio Electrónico de Barrido JEOL JSM 100 del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina. Otros individuos fueron deshidratados en una serie de alcoholes, secados con punto crítico y congelamiento y luego bañados en oro con un equipo Q150V Plus para recubrimientos ultrafinos en aplicaciones de alto vacío. Posteriormente fueron fotografiados con un Microscopio Electrónico de Barrido Phillips 515 10kv del Centro Atómico Bariloche, Argentina. Además, ejemplares de *E. sieboldi var. patagonicus* (317/1; 317/2; 317/3), depositados por Szidat (1956) en la colección del MACN-Pa fueron examinados, dibujados y fotografiados para su comparación.

La obtención de las secuencias de ADN se realizó en el Laboratorio de Ecología Molecular e Parasitología Evolutiva – LEMPE, de la Universidad Federal do Paraná, a cargo del Dr. Walter Boeger, en Curitiba, Brasil, durante una pasantía de la autora de este trabajo. Fragmentos de la región 18S ADNr fueron amplificados con los primers 18SF (5'-AAG GTG TGM CCT ATC AAC T-3') (Littlewood y Olson, 2001) y 18SR (5'-TTA CTT CTA AAC GCT C-3'). Las reacciones de PCR fueron hechas con un volumen final de 25 µL conteniendo: 10-30 ng ADN, 1.5 µl MgCl₂ (50mM), 0.4 µL dNTP (25mM), 2.5µL PCR-Buffer (10x), 0.3 µl de cada primer (50pmoles/µL), 1U Platinum Taq DNA-polymerase (Invitrogen) y agua destilada para completar el volumen total para la reacción. El programa de PCR consistió de una desnaturalización a 95°C por 5 min, 40 ciclos de amplificación (94°C por 30s, temperaturas de alineación por 45s, y de extensión a 72°C por 1 min) y finalmente 72°C por 5 min. Se realizaron controles negativos para evaluar posibles contaminaciones de los reactivos. Luego de la amplificación, se realizó una electroforesis en agarosa con los productos de las reacciones y se visualizó bajo luz ultravioleta. Las muestras amplificadas positivas fueron purificadas con el kit Minelute (Qiagen®), siguiendo las indicaciones del fabricante. Se secuenció con el kit BigDye®

CAPÍTULO 1 – Materiales y Métodos

(Applied Biosystems) siguiendo el protocolo provisto por el fabricante. Los productos de la secuenciación fueron purificados con Sephadex G-50 (GE) y secuenciados con un secuenciador automático ABi 3130 (Applied Biosystems) DNA. Las secuencias fueron editadas con el programa Geneious v.4.5 (<http://www.geneious.com/>, Drummond et al. 2011). Se realizó el depósito de las secuencias en la base de datos GenBank. La nueva secuencia generada fue comparada con otras secuencias similares disponibles en la base de datos de GenBank, utilizando la herramienta de búsqueda “Basic Local Alignment Search Tool (BLAST).



Figura 1.9: Lago Pellegrini, Provincia de Río Negro.



Fig. 1.10: Lago Morenito, Provincia de Río Negro.

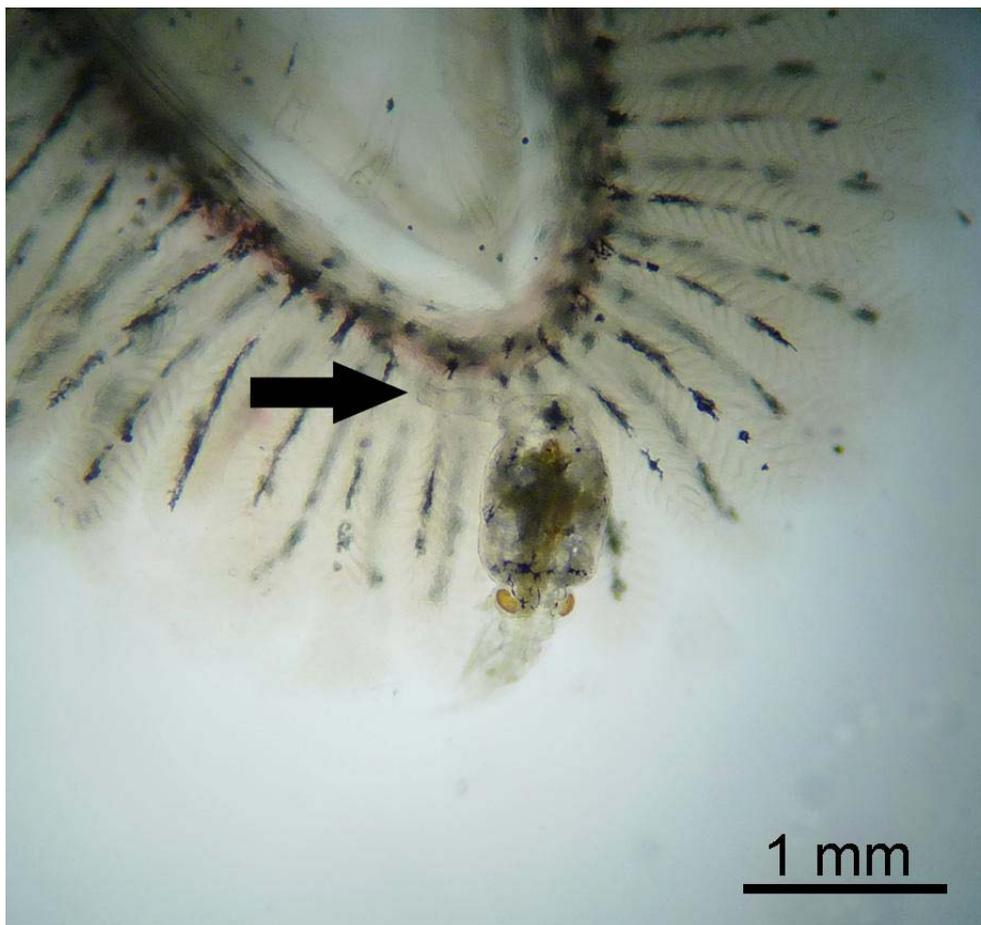


Fig. 1.11: Hembra adulta del género *Ergasilus* de peces patagónicos, sujeta a los filamentos branquiales de un ejemplar de *Galaxias maculatus* proveniente del lago Morenito, Bariloche. La flecha indica la antena.

Además, se obtuvieron muestras de ergasíidos, fijadas en alcohol 96%, aislados de peces provenientes de muestreos realizados por el Dr. Martin Montes del Centro de Estudios Parasitológicos y Vectores (CEPAVE), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Universidad Nacional de La Plata (CCT-La Plata-CONICET-UNLP) para realizar las descripciones taxonómicas. Las especies de peces colectadas fueron el siluriforme pimelódido *Parapimelodus valenciennis* (bagre misionero); el ciprinodontiforme anablépido *Jenynsia lineata* (madrecita); el mugiliforme mugílido *Mugil liza* (lisa) y el characiforme charácido *Astyanax rutilus* (mojarrita), provenientes de la región pampeana: Bahía de Samborombón, Río Salado, Punta Rasa.

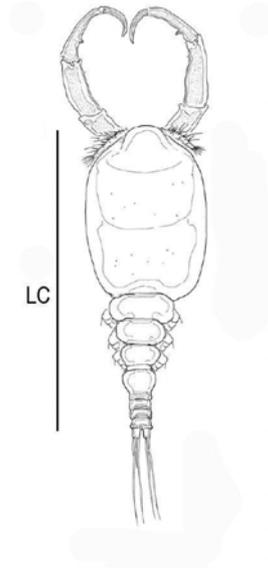


Fig. 1.12: Esquema general de *Ergasilus davidi*. La barra vertical representa la longitud del cuerpo (LC). (Modificado de Suárez-Morales y Santana-Piñeros 2008).

RESULTADOS

El género Ergasilus en ambientes de agua dulce de la región Neotropical.

En base a los artículos científicos publicados, la base de datos proporcionada por Walter y Boxshall (2021) e informes técnicos, tesis y resúmenes de congresos, se registraron un total de 41 especies del género *Ergasilus* en la región Neotropical (Tabla 1.1). En la tabla se incluyó el país y la localidad, la especie hospedadora, el orden y la familia del hospedador.

Se registraron 30 especies del género *Ergasilus* para Brasil (actualmente la especie *E. inheringi* pertenece al género *Tiddergasilus* Marques y Boeger 2018). En Argentina las especies registradas fueron 7 (4 identificadas a nivel específico), en México fueron 6, en Colombia 5 (3 identificadas a nivel específico), en Puerto Rico 3 y Chile 2. En varios países sólo se encontró el registro de 1 especie de *Ergasilus* (Bolivia, Costa Rica, Ecuador, Guyana, Perú, Uruguay).

Un total de 82 especies de peces se registraron como hospedadoras para *Ergasilus* spp.; 32 pertenecientes al Orden Characiformes, 14 a Perciformes, 10 a Mugiliformes, 10 a Siluriformes, 5 a Beloniformes, 4 a Myliobatiformes, 3 a Atheriniformes, 1 a Centrarchiformes, 1 a Cyprinodontiformes, 1 a Galaxiiformes y 1 a Tetraodontiformes.

En Brasil el Orden Characiformes fue el que presentó el mayor número de hospedadores con 27 especies. Seguido por los órdenes Siluriformes y Mugiliformes con 7 y 6 especies respectivamente. En Colombia, el Orden Characiformes fue el más representativo con 4 especies hospedadoras, mientras que en México fue el orden Perciformes con 4 especies y en Argentina el Orden Siluriformes con 4 especies (Tabla 1.1). Por otro lado, el Orden Characiformes fue el que mostró una mayor riqueza de especies de *Ergasilus* (17), seguido por los órdenes Perciformes (11) y Mugiliformes (8). El principal sitio de infección son las branquias de los peces, en 3 casos los copépodos se registraron en las fosas nasales.

Tabla 1.1: Especies del género *Ergasilus* registradas en ambientes de agua dulce para los países de la Región Neotropical.

País	<i>Ergasilus</i>	Hospedador	Familia	Orden	Sitio de Infección	Localidad	Referencia
Brasil	<i>Ergasilus aefonensis</i> Motta y Amado, 1995	<i>Moaíl curamo</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís		Amado y Rocha 1995
		<i>Moaíl trichodon</i> Poey, 1875	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís		Amado y Rocha 1995
		<i>Moaíl platanus</i> Günther, 1860	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís		Amado y Rocha 1995
		<i>Moaíl guimardiana</i> Morrison, Mircho, Oliveira, Kan y Geahra, 2007	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís		Amado y Rocha 1995
	<i>Ergasilus bahiensis</i> Amado y Rocha, 1997	<i>Moaíl itao</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís		Amado y Rocha 1995
		<i>Moaíl curamo</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís	Río Paraguassú Estado de Bahia	Amado y Rocha 1995
		<i>Brycon amazonicus</i> (Spix y Agassiz, 1829)	Byconidae	Characiformes	bra nquís	Río Paraná	Takemoto et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Brycon cephalus</i> (Günther, 1860)	Byconidae	Characiformes	bra nquís	Río Paraná	Takemoto et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Brycon melanopterus</i> (Cope, 1872)	Byconidae	Characiformes	bra nquís	Manaus, Amazonas	Maques 2014
		<i>Leporinus elongatus</i> Valenciennes, 1850	Anostomidae	Characiformes	bra nquís	Río Paraná	Takemoto et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Leporinus lacustris</i> Amara, 1945	Anostomidae	Characiformes	bra nquís	Río Paraná	Takemoto et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1837)	Anostomidae	Characiformes	bra nquís	Río Paraná	Takemoto et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Gallophrys macropodus</i> (Lichtenstein, 1819)	Pimelodidae	Siluriformes	bra nquís	Río Amazonas, Manaus, Amazonas	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014
		<i>Pimelodus maculatus</i> Lacépède, 1803	Pimelodidae	Siluriformes	bra nquís	Minas Gerais, rio São Francisco	Thatcher y Brasil-Sato 2008; Luque et al. 2013
	<i>Ergasilus chelonotus</i> Thatcher y Brasil-Sato, 2008	<i>Gichlo monodus</i> Agassiz, 1831	Cichlidae	Perciformes	bra nquís	rio Amazonas; rio Solimões	Araújo et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Gichlo omeacensis</i> Humboldt, 1821	Cichlidae	Perciformes	bra nquís	rio Amazonas	Araújo et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Gichlo omeacensis</i> Humboldt, 1821	Cichlidae	Perciformes	bra nquís	rio Amazonas	Araújo et al. 2009; Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
	<i>Ergasilus colomesus</i> Thatcher y Boeger, 1983	<i>Colomesus asellus</i> (Müller y Troschel, 1849)	Tetraodontidae	Tetraodontiformes	bra nquís	Río Amazonas, Manaus, Amazonas	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014
		<i>Moaíl cephalus</i> Linnaeus, 1758	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís	Brazil	Boasha II et al. 2002
	<i>Ergasilus cyanopticus</i> Carvalho, 1962						
	<i>Ergasilus foresti</i> Boasha II, Araujo y Morita, 2002						
	<i>Ergasilus holobryconis</i> Malta y Varela, 1996	<i>Brycon paze</i> Müller y Troschel, 1845	Byconidae	Characiformes	bra nquís	rio Piauí Estuario, Estado de Sergipe	Boasha II et al. 2002
		<i>Holobrycon paze</i> Mueller y Troschel, 1845	Byconidae	Characiformes	bra nquís	rio Ji-Paraná, Machado	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
							Maques 2014
	<i>Ergasilus hydrolycus</i> Thatcher, Boeger y Robertson, 1984	<i>Hydrolycus scaberrimus</i> (Cuvier, 1819)	Cynodontidae	Characiformes	bra nquís	Amazonas	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014
	<i>Ergasilus hypophthalmi</i> Boeger, Martinsy Thatcher, 1993	<i>Hypophthalmus edentatus</i> Spix y Agassiz, 1829	Pimelodidae	Siluriformes	bra nquís	Amazonas	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014
		<i>Hypophthalmus fimbriatus</i> Kner, 1858	Pimelodidae	Siluriformes	bra nquís	Amazonas	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013
<i>Ergasilus jaraquensis</i> Thatcher y Robertson, 1982	<i>Semaprochilodus insignis</i> (Jardine, 1841)	Prochilodontidae	Characiformes	bra nquís	Lagos de várzea	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
	<i>Potamorhina latior</i> (Spix y Agassiz, 1829)	Curimatidae	Characiformes	bra nquís	Lagos de várzea	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
<i>Ergasilus lacustris</i> Maques, Boeger y Brasil-Sato, 2015	<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)	Byconidae	Characiformes	bra nquís	Lago Lago Dourada	Mendes Maquez et al. 2015	
<i>Ergasilus leporinus</i> Thatcher, 1981	<i>Leporinus fasciatus</i> (Bloch, 1794)	Anostomidae	Characiformes	bra nquís	Manaus, Amazonas	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014	
<i>Ergasilus orientalis</i> Yamaguti, 1939	<i>Potamorhaphis omeacensis</i> (Jardine, 1843)	Belontiidae	Beloformes	bra nquís	no se indica	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
<i>Ergasilus platycus</i> Thatcher, 1984	<i>Gichlossoma</i> sp.	Cichlidae	Perciformes	bra nquís	Río Itaipu, Departamento de Valle	Thatcher 2000; Mariel-Hoyos et al. 2015	
<i>Ergasilus salmisi</i> Thatcher y Brasil-Sato, 2008	<i>Salminus franciscanus</i> Lima y Britski, 2007	Byconidae	Characiformes	bra nquís	rio São Francisco, Minas Gerais	Thatcher y Brasil-Sato 2008; Elias et al. 2010	
<i>Ergasilus sinifasciatus</i> Maques, Boeger y Brasil-Sato, 2015	<i>Salminus franciscanus</i> Lima y Britski, 2007	Byconidae	Characiformes	bra nquís	Río São Francisco, Minas Gerais	Mendes Maquez et al. 2015	
<i>Ergasilus thatcheri</i> Engers, Boeger y Brandon, 2000	<i>Rhamdio quelen</i> (Quoy y Gaimard, 1824)	Heptapteridae	Siluriformes	bra nquís y	Barragem do Canapé, Cachoeira do Sul	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014	
<i>Ergasilus thurax</i> Malta y Morey, 2019	<i>Rhamphodon vulpinus</i> Spix y Agassiz, 1829	Cynodontidae	Characiformes	fossas nasales	lagos inundados	Murrieta Morey et al. 2019; Varela et al. 2019	
<i>Ergasilus trionotus</i> Malta, 1996	<i>Leporinus triostus</i> Lütken, 1875	Anostomidae	Characiformes	bra nquís		Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
	<i>Leomolyx omeacensis</i> (Kner, 1858)	Anostomidae	Characiformes	bra nquís	rio Jaramari	Maques 2014	
<i>Ergasilus trypanophilus</i> Domingues y Maques, 2010	<i>Pleurotrypani nemore</i> Rosa, Castello y Thomson, 1987	Potamotrygonidae	Myliobatiformes	bra nquís	Pará	Domingues y Maques 2010; Luque et al. 2013	
	<i>Potamotrypani scobina</i> Garrman, 1913	Potamotrygonidae	Myliobatiformes	bra nquís	Pará	Domingues y Maques 2010; Luque et al. 2013	
	<i>Potamotrypani orbilanyi</i> (Castelnuovo, 1855)	Potamotrygonidae	Myliobatiformes	bra nquís	Pará	Domingues y Maques 2010; Luque et al. 2013	
	<i>Potamotrypani</i> sp.	Potamotrygonidae	Myliobatiformes	bra nquís	Pará	Domingues y Maques 2010; Luque et al. 2013	
<i>Ergasilus turucayus</i> Malta y Varela, 1996	<i>Acetorhynchus felciostus</i> (Bloch, 1794)	Acetorhynchidae	Characiformes	bra nquís	rio Pacaás Novos, Guajará-Mirim	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014	
	<i>Acetorhynchus felciostus</i> (Cuvier, 1819)	Acetorhynchidae	Characiformes	bra nquís		Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
<i>Ergasilus unoposus</i> Malta, 1993	<i>Prochilodus nigricans</i> Spix y Agassiz, 1829	Prochilodontidae	Characiformes	bra nquís	rio Uruçá, Itapicani	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013; Maques 2014	
<i>Ergasilus versicolor</i> Wilson, 1911 (syn. <i>E. elegans</i> Wilson 1916)	<i>Moaíl cephalus</i> Linnaeus, 1758	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís	Río Grande do Norte, São Paulo	Luque et al. 2013	
	<i>Moaíl curamo</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís	Río Grande do Norte, São Paulo	Luque et al. 2013	
<i>Ergasilus xinguanis</i> Taborda, Paschoaly y Luque, 2016	<i>Geophagus oxyroctus</i> (Kallander, 1991)	Cichlidae	Perciformes	bra nquís	rio Xingu Estado de Pará	Lopes Taborda et al. 2016	
	<i>Geophagus olifrons</i> (Meckel, 1840)	Cichlidae	Perciformes	bra nquís	rio Xingu Estado de Pará	Lopes Taborda et al. 2016	
<i>Ergasilus yemenicus</i> Malta y Varela, 1995	<i>Pyracanthus notemani</i> Kner, 1858	Serrasalimidae	Characiformes	bra nquís		Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
	<i>Serrasalimus eigenmanni</i> Norman, 1929	Serrasalimidae	Characiformes	bra nquís		Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
	<i>Serrasalimus rhombus</i> (Linnaeus, 1766)	Serrasalimidae	Characiformes	bra nquís		Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	
<i>Ergasilus</i> sp.	<i>Astyanax aliphanonae</i> Garutti y Britski, 2000	Characidae	Characiformes	bra nquís	Río de Janeiro, Upper Paraná	Takemoto et al. 2009; Luque et al. 2013	
	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)	Characidae	Characiformes	bra nquís		Takemoto et al. 2009; Luque et al. 2013	
	<i>Moaíl itao</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	bra nquís		Takemoto et al. 2009; Luque et al. 2013	
	<i>Pimelodus maculatus</i> Lacépède, 1803	Pimelodidae	Siluriformes	bra nquís		Takemoto et al. 2009; Luque et al. 2013	
	<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1837)	Prochilodontidae	Characiformes	bra nquís		Takemoto et al. 2009; Luque et al. 2013	
	<i>Trochelyopterus omeacensis</i> (Steindachner, 1877)	Auchenipteridae	Siluriformes	bra nquís		Takemoto et al. 2009; Luque et al. 2013	
	<i>Gallophrys macropodus</i> (Lichtenstein, 1819)	Pimelodidae	Siluriformes	fossas nasales	Rondonia	Varela et al. 2019	
	<i>Sorubim lima</i> (Bloch y Schneider, 1801)	Pimelodidae	Siluriformes	fossas nasales	Rondonia	Varela et al. 2019	
<i>Tetodonisus iheringii</i> (syn. <i>Ergasilus iheringii</i> Tikh., 1947)	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	Erythrinidae	Characiformes	bra nquís	Capimna Grande, Paraíba	Elias et al. 2010; Luque et al. 2013	

País	Eragilus	Hóspeder	Familia	Orden	Síto de Infección	Localidad	Referencia
Colombia	<i>Eragilus aequalis</i> Cressey y Collette, 1970	<i>Strangylole flavobalis</i> (Regan, 1903)	Beloniidae	Beloniformes	banquias	Río Dagua	Cressey y Collette 1970; Thatcher 2000
	<i>Eragilus curticrus</i> Muriel-Hoyos, Santana-Piñeros, Cruz-Quintana y Suárez-Morales, 2015	<i>Brycanopsalacapsini</i> (Fernández-Vélez, 1950)	Iguanodectidae	Characiformes	banquias	Río Vichada, Cuenca del río Orinoco	Muriel-Hoyos et al. 2015
	<i>Eragilus platibus</i> Thatcher, 1984	<i>Strangylole scopularis</i> (Jordan y Gilbert, 1882)	Beloniidae	Beloniformes	banquias	Río Dagua	Gaviria y Anguren-Riáño 2019
	<i>Eragilus</i> sp.	<i>Ochossoma</i> sp.	Cichlidae	Periformes	banquias	Río Pital	Thatcher 2000; Muriel-Hoyos et al. 2015
	<i>Eragilus</i> sp.	<i>Mugil incilis</i> Hancock, 1830	Mugilidae	Mugiliformes		Complejo lagunar de la Bahía de Ciénaga	
	<i>Eragilus</i> sp.	<i>Oaqueba kraussi</i> (Steindachner, 1878)	Cichlidae	Periformes			Gaviria y Anguren-Riáño 2019
		<i>Ochossoma</i> sp.	Cichlidae	Periformes			
		<i>Nemipterus</i> sp.	Characidae	Characiformes			
		<i>Nemipterus rhodostomus</i> Ahl, 1924	Characidae	Characiformes			
		<i>Megalomphalus sweglesii</i> (Géru, 1881)	Characidae	Characiformes			
Bolivia	<i>Eragilus turkeyi</i> Marques, Clebsh, Cordova y Boeger, 2017	<i>Serrasalmus hallandi</i> Eigenmann, 1915	Serrasalmidae	Characiformes	banquias	Río Paraguá	Marques et al. 2017
México	<i>Eragilus erethosis</i> Roberts, 1969	<i>Moyeheas uraphthalmus</i> (Günther, 1862)	Cichlidae	Periformes	banquias	L. Catemaco, Veracruz	Jiménez García y Suárez-Morales 2017
	<i>Eragilus cerasites</i> Roberts, 1969	<i>Creochromis</i> sp.	Cichlidae	Periformes	banquias	L. Catemaco, Veracruz	
	<i>Eragilus devidi</i> Suárez-Morales y Santana-Piñeros, 2008	<i>Loten us erquentensis</i> (Peters, 1869)	Lutjanidae	Periformes	banquias	Chiapas	Jiménez-García y Suárez-Morales 2017
	<i>Eragilus ilize</i> Køwer, 1863 (syn. <i>E. nenus</i> Beneden, 1870)	<i>Gntrpamus rabelia</i> Jordan y Gilbert, 1882	Centropomidae	Periformes	banquias	Chiapas	Suárez-Morales y Santana-Piñeros 2008
	<i>Eragilus maqilis</i> Vogt, 1877					Costas marinas México	Jiménez-García y Suárez-Morales 2017
	<i>Eragilus versicolor</i> Wilson, 1911	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	Mugilidae	Mugiliformes		Baja California	Valles-Ríos et al. 2000
	<i>Eragilus cuadrensis</i> El-Rashidy y Boothall, 2002	<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes			El-Rashidy y Boothall 2002
		<i>Mugil hospes</i> Jordan y Culver, 1895	Mugilidae	Mugiliformes			El-Rashidy y Boothall 2002
		<i>Mugil ilize</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	Buenos Aires	Montes 2012
		<i>Luciapimelodus pati</i> (Valenciennes, 1835)	Pimelodidae	Siluriformes	banquias	Río Salado, Bahía Samborombón	Marcotegui 2011
Argentina	<i>Eragilus chelonegulus</i> Thatcher y Basil-Sato, 2008	<i>Pimelodus elbicens</i> (Valenciennes, 1840)	Pimelodidae	Siluriformes	banquias	Río Coronda	Chemes y Talemoto 2014
		<i>Pimelodus maculatus</i> Lacépède, 1803	Pimelodidae	Siluriformes	banquias		Chemes y Talemoto 2014
	<i>Eragilus sieboldi</i> Nordmann, 1832	<i>Jenyns lineata</i> (Jenyns, 1842)	Amblyptidae	Cyprinodontiformes	banquias	Bahía de Samborombón	Montes y Martorelli 2017
	<i>Eragilus versicolor</i> Wilson, 1911	<i>Mugil ilize</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	Buenos Aires	Montes y Martorelli 2015
	<i>Eragilus</i> sp.	<i>Mugil platensis</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	Cerca de la laguna Mar Chiquita	Alarcos y Etchegoin 2010
	<i>Eragilus</i> sp.	<i>Odontaspis sergentinensis</i> (Valenciennes, 1835)	Atherinopsidae	Atheriniformes	banquias	Río Salado	Alarcos y Etchegoin 2010; Marcotegui 2011
	<i>Eragilus</i> sp.	<i>Perupimelodus valenciennis</i> (Lütken, 1874)	Pimelodidae	Siluriformes	banquias	Río Salado	Marcotegui 2011
	<i>Eragilus</i> sp.	<i>Galaxias maculatus</i> (Jenyns, 1842)	Galaxiidae	Galaxiiformes	banquias	L. Filo Hue Hum, L. Morenito, L. Escondido,	Ortubay et al. 1994; De Monte 1997; Vicczi et al. 2009
		<i>Odontaspis sanrorensis</i> (Valenciennes, 1835)	Atherinopsidae	Atheriniformes	banquias	L. Pellegrini	Sidat 1956
		<i>Odontaspis shastheri</i> (Valenciennes, 1835)	Atherinopsidae	Atheriniformes	banquias	Emb. Mari Menuco, L. Pellegrini	Ortubay et al. 1994
	<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes, 1833)	Percichthyidae	Centraciformes	banquias	Escondido	Ortubay et al. 1994; De Monte 1997	
Costa Rica	<i>Eragilus spatulus</i> Cressey in Cressey y Collette 1970	<i>Strangylole bimaculata</i> (Walbaum, 1792)	Beloniidae	Beloniformes	banquias	Tortuguero	Cressey y Collette 1970
		<i>Strangylole merina</i> (Walbaum, 1792)	Beloniidae	Beloniformes	banquias	Tortuguero	Cressey y Collette 1970
Perú	<i>Eragilus caeterus</i> Anupuy-Vamila, 1998	<i>Oche monoculus</i> Agassiz, 1833	Cichlidae	Periformes	banquias	Estado de Loro	Mathews et al. 2018
Chile	<i>Eragilus ilize</i> Køwer, 1863	<i>Ochetobrachius semifasciatus</i> Steindachner, 1875	Cichlidae	Periformes	banquias	Estado de Loro	Mathews et al. 2018
		<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	Coquimbo, Concepción	Fernández Barja (1987)
	<i>Eragilus versicolor</i> Wilson, 1911	<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	Concepción	Fernández Barja (1987)
Guyana	<i>Eragilus perabehensis</i> El-Rashidy y Boothall, 1999	<i>Agonostomus manirata</i> (Bancroft, 1834)	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	Guyana	El-Rashidy y Boothall (1999)
Puerto Rico	<i>Eragilus curema</i> Wilson C.B., 1911	<i>Lepomis curtus</i> (Linnaeus, 1758)	Centracidae	Periformes	banquias	L. Ciénaga Lago Plata	Bunkley-Williams y Williams 1994
	<i>Eragilus ilize</i> Køwer, 1863	<i>Mugil tichodon</i> Poey, 1875	Mugilidae	Mugiliformes	baquias	río Bucaná, río Guanajibo	Bunkley-Williams y Williams 1994
		<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	río Bucaná, río Guanajibo	Bunkley-Williams y Williams 1994
	<i>Eragilus versicolor</i> Wilson, 1911	<i>Lepomis microlophus</i> (Günther, 1859)	Centracidae	Periformes	banquias		Bunkley-Williams y Williams 1994
Uruguay	<i>Eragilus ilize</i> Køwer, 1863	<i>Mugil azeilenis</i> (Ribeiro, 1915)	Mugilidae	Mugiliformes	banquias	Río de la Plata, Montevideo	Thomsen 1949

Descripción de especies del género Ergasilus de Patagonia.

Familia Ergasilidae von Nordmann, 1832

Género Ergasilus von Nordmann, 1832

Ergasilus yandemontei n. sp. (Ver artículo de respaldo, Waicheim et al. 2021).

Syn. *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* Szidat, 1956

Hospedador tipo: *Odontesthes hatcheri* Eigenmann (Atheriniformes, Atherinopsidae).

Otros hospedadores: *Percichthys trucha* Valenciennes (Centrarchiformes: Percichthyidae); *Galaxias maculatus* Jenyns (Galaxiiformes: Galaxiidae).

Localidad tipo: Lago Pellegrini, cuenca del río Neuquén, Río Negro, Argentina.

Otras localidades: Lago Morenito cuenca del río Limay, Río Negro, Argentina.

Material tipo: Holotipo: Hembra adulta (MACN-Pa 699). Paratipos: 9 hembras adultas (MACN-Pa 700/1-9).

Material examinado para comparar: 15 ejemplares montados en tres preparados permanentes de *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus*: 317/1; 317/2; 317/3 depositados por Szidat (1956).

Sitio de infección: Filamentos branquiales.

Registro de la secuencia depositada en GenBank: MT969345

Siguiendo las regulaciones del Artículo 8.5 de la versión modificada del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (International Code of Zoological Nomenclature; ICZN, 2012) se registró la nueva especie en Zoobank (F47889CA-9F66-44F1-BA7F-BEF182095E6F). La identificación (Life Science

Identifier) (LSID) para *Ergasilus yandemonti* n. sp. es urn:lsid:zoobank.org:act:F47889CA-9F66-44F1-BA7F-BEF182095E6F.

Etimología: El nombre específico es en memoria de Yan De Monte, estudiante de la Universidad Nacional del Comahue, quien comenzó el estudio sobre la dinámica poblacional de la especie en un lago Andino de la Patagonia.

Descripción

Hembra Adulta. [Basada en 10 ejemplares; Fig. 1.13 A]. La longitud del cuerpo desde el margen anterior del prosoma hasta el margen caudal del rami es de 969-1,065 (1,038) (n=10). Cuerpo conformado por prosoma y urosoma, con sensilas distribuidas en la superficie cefálica (Fig. 1. 13; 1.16). El prosoma consiste de un cefalosoma triangular con anténulas y antenas visibles en vista dorsal y 4 somitos pedígeros. Cefalosoma y 1er somito pedígero no fusionado. El cefalosoma es más largo que ancho. El urosoma está conformado por el 5to somito pedígero, un somito genital doble y 3 somitos abdominales libres (Fig. 1.14 C). El somito genital doble con forma de barril, con la superficie ventral ornamentada con espínulas y 2 hileras de espínulas en el margen ventral posterior. Los somitos libres abdominales con hileras de espínulas en los márgenes ventrales posteriores, decreciendo en ancho en sentido posterior; el 1er y 2do somito casi iguales en largo. Somito anal bipartido y más pequeño que los 2 que lo preceden. El rami caudal más largo que ancho, cada ramus armado con una seta media larga, una seta mediana lateral y 2 setas pequeñas, filas de espínulas presentes en la superficie ventral anteriores a las setas. Dos sacos ovígeros, más largos que anchos, cada uno con 2-3 hileras de huevos (1.13 B). La anténula (Fig. 1.13 C) con 6 segmentos, se hace más estrecha hacia la región distal de la misma. Armada con setas simples (s) y estetascos (ae); la fórmula setal desde el segmento proximal hasta el distal es la siguiente: 1s, 10s, 5s, 3s + 1ae, 2s, 6s + 1ae. La antena (Fig. 1.13 D) comprende una coxabase, 3 segmentos endopodiales con una garra terminal. La coxabase es corta, más ancha en la parte proximal, la membrana entre la coxabase y el 1er segmento no está inflada. El primer segmento endopodial es casi 3 veces más largo que la coxabase; en el centro y sobre el margen interno presenta una sensila. El 2do segmento endopodial es curvo, y presenta una

longitud similar al 1er segmento, con una sensila ubicada cerca del medio del segmento y una sensila más pequeña distal. El 3er segmento más pequeño, con una única seta. Garra con una pequeña fosa distal en el margen cóncavo. Las piezas bucales se conforman de: mandíbula, maxilas y maxílulas; los maxilipedios están ausentes. La mandíbula posee 3 cuchillas; la anterior muy delicada, ornamentada con dientes en el margen anterior, y otras robustas ornamentadas con dientes en el margen posterior (Fig. 1.14 A). La maxílula con 2 setas. La maxila con 2 segmentos, el segmento distal ornamentado con numerosos dientes en el margen anterior (1.14 B). Los platos interpodiales de todas las patas se encuentran ornamentados con espínulas (Fig. 1.14 C). Las patas nadadoras 1-4 son birramadas, con coxa y base separadas. La armadura de las patas se detalla en la Tabla 1. 2.

Tabla 1.2: Armadura de las patas nadadoras (1-4) de la especie *Ergasilus yandemontei* n. sp. Los números romanos representan la cantidad de espinas y los números arábigos la de setas.

	Coxa	Base	Exópodo	Endópodo
Pata 1	0-0	0-1	I-0; 0-1; II*-4	0-1; II-5
Pata 2	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Pata 3	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Pata 4	0-0	0-1	0-0; I-5	0-1; 0-2; I-3

*seta pectinada

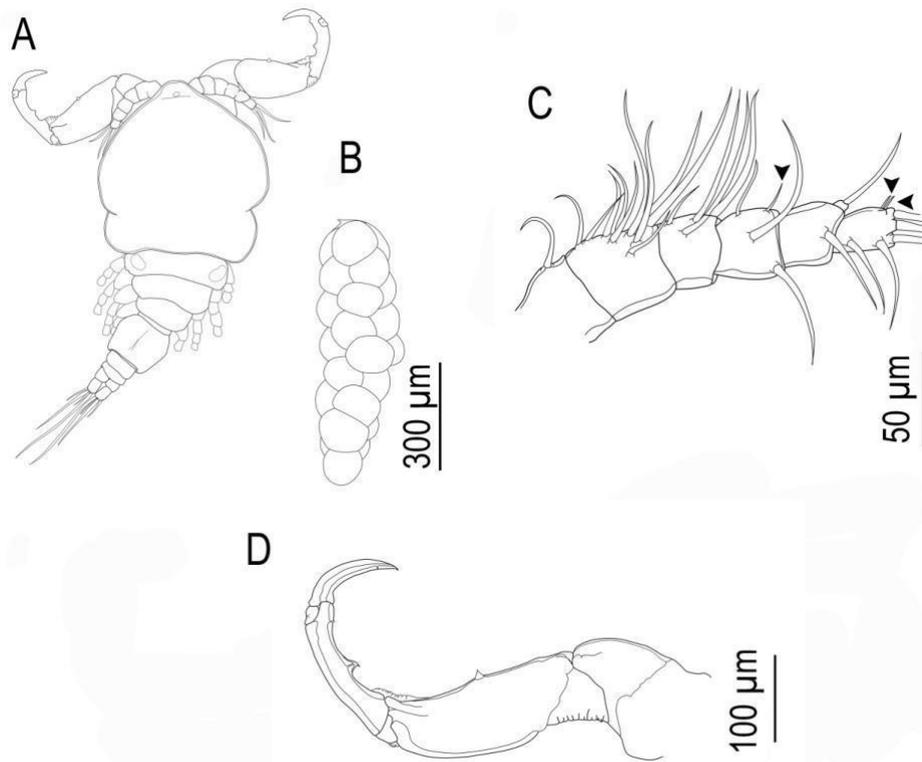


Figura 1.13: *Ergasilus yandemonti* n. sp. **A.** Hembra adulta, vista dorsal; **B.** Saco ovífero; **C.** Anténula, las flechas negras indican los estetáscos; **D.** Antena.

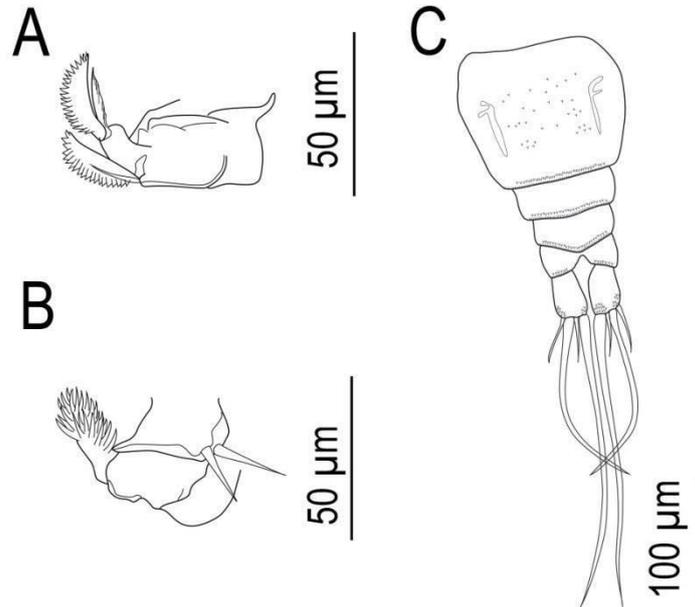


Figura 1.14: *Ergasilus yandemonteí* n. sp. **A.** Mandíbula; **B.** Maxílula y maxila; **C.** Abdomen y rami caudal.

La pata 1 (Fig. 1.15 A) posee una coxa sin espinulas; la base con una seta proximal hacia el lado externo. El exópodo presenta 3 segmentos, el 1ero con pelos en el margen interno, sin setas. En el margen externo presenta una

espinas distales. El 2do segmento con espínulas en el margen externo, con 1 seta del lado interno y sin espinas distales. El 3er segmento con espínulas distales en el margen externo, con una seta pectinada y 4 setas con pelos y 2 espinas distales con espínulas. El endópodo con 2 segmentos, el 1er segmento con espínulas a lo largo de todo el margen externo y con 1 seta, el 2do segmento con espínulas en el margen externo, con 5 setas y 2 espinas, sólo la espinas del lado externo espinulada.

Las patas 2 y 3 similares (Fig. 1.15 B). La coxa ornamentada con espínulas, la base sin espínulas, con una seta proximal. El exópodo con 3 segmentos; el 1er segmento con pelos en el margen interno, con espínulas en el margen externo y una espinas distal, sin setas. El 2do segmento con espínulas en el margen externo y con 1 seta, sin espinas. El 3er segmento con espínulas en el margen externo, con 6 setas y 1 espinas. El endópodo con 3 segmentos, el 1ero con espínulas en el margen externo y con 1 seta, el 2do con espínulas en el margen externo y 2 setas, sin espinas distales. El 3er segmento con espínulas en el margen externo con 4 setas y 1 espinas distal.

La pata 4 (Fig. 1.15 C) posee la coxa ornamentada con espínulas. La base con una seta externa. El exópodo con 2 segmentos, el 1ero sin pelos, sin seta ni espinas distales. El 2do segmento con 5 setas, espinas distales presente. El endópodo con 3 segmentos, el 1ero con espínulas en el margen externo y con una seta. El 2do con espínulas en el margen externo, con 2 setas; el 3er segmento con espínulas en el margen externo con 3 setas y una espinas distal. La pata 5 está representada por un pequeño lóbulo con una seta pequeña.

Los ejemplares de *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* depositados por Szidat (1956) en MACN-Pa presentan un cefalosoma con forma triangular y más largo que ancho (Fig. 1.17 A). La antena (Fig. 1.17 B) comprende una coxabase, 3 segmentos endopodiales con una garra terminal. La coxabase es corta, más ancha en la parte proximal, la membrana entre la coxabase y el 1er segmento no está inflada. El primer segmento presenta, en el centro y sobre el margen interno, una sensila. El 2do segmento endopodial es curvo y posee una longitud similar al 1er segmento, presenta una sensila ubicada cerca del medio del segmento y una sensila más pequeña distal. El 3er segmento más pequeño, con una única seta. Garra con una pequeña fosa distal en el margen cóncavo. La pata 1 (Fig. 1.17 C) posee una coxa sin espínulas; la base con una

seta proximal hacia el lado externo. El exópodo presenta 3 segmentos, el 1ero con pelos en el margen interno, sin setas. En el margen externo presenta una espina distal. El 2do segmento con espínulas en el margen externo, con 1 seta del lado interno y sin espina distal. El 3er segmento con espínulas distales en el margen externo, con una seta pectinada y 4 setas con pelos y 2 espinas distales con espínulas. El endópodo con 2 segmentos, el 1er segmento con espínulas a lo largo de todo el margen externo y con 1 seta, el 2do segmento con espínulas en el margen externo, con 5 setas y 2 espinas, sólo la espina del lado externo espinulada. El rami caudal (Fig. 1.17 D) más largo que ancho, cada ramus presentó una seta media larga, una seta mediana lateral y 2 setas pequeñas.

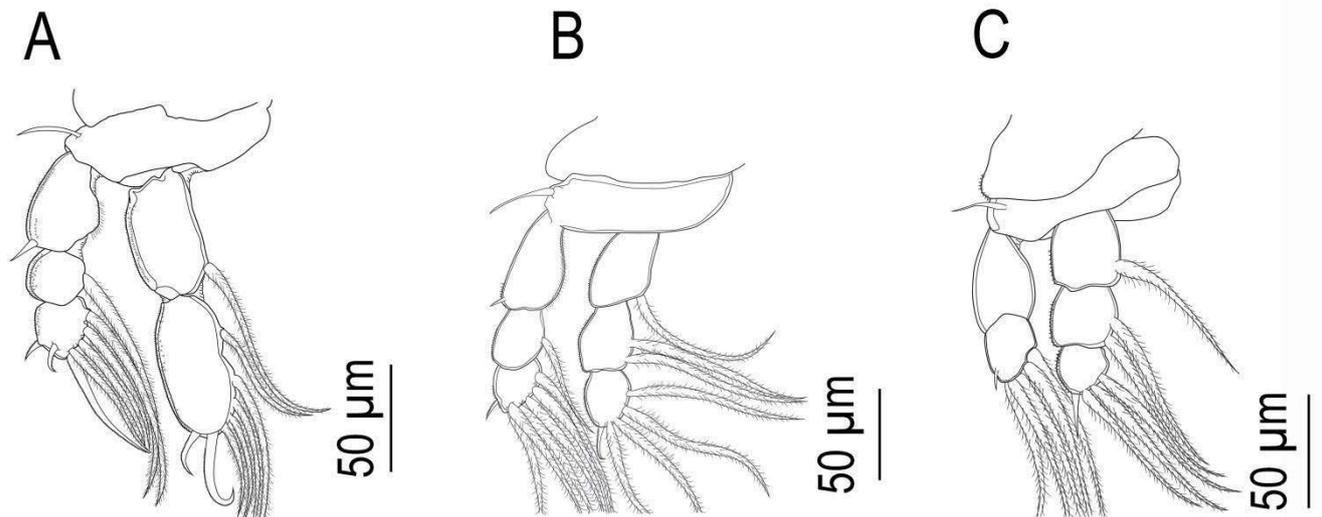


Figura 1.15: *Ergasilus yandemonti* n. sp. Patas nadadoras. **A.** Pata 1; **B.** Pata 3; **C.** Pata 4.

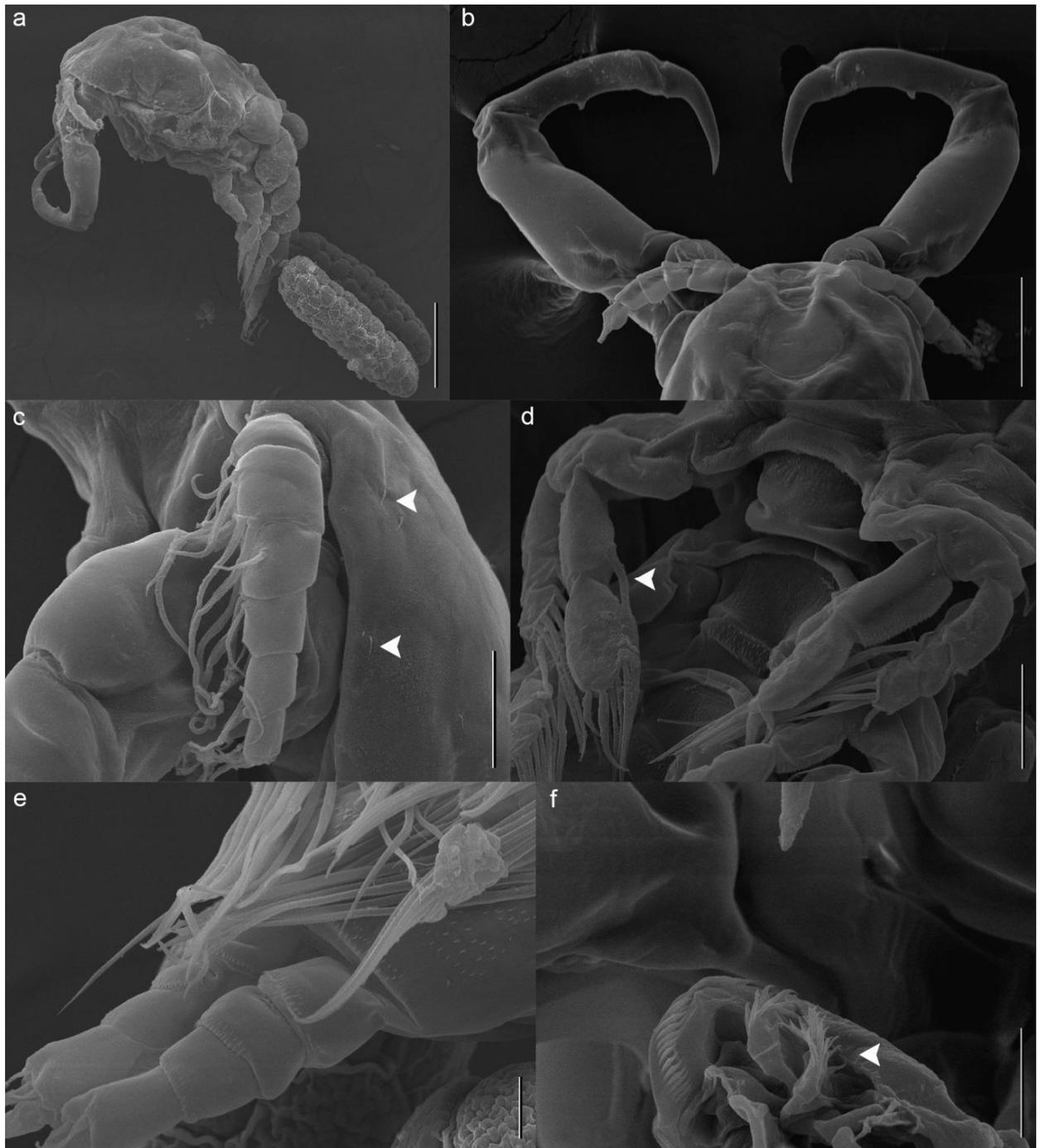


Fig. 1.16: Fotografías de hembras adultas de *Ergasilus yandemontei* n. sp. tomadas con Microscopio Electrónico de Barrido. **A.** Vista lateral de una hembra adulta con sacos ovígeros; **B.** Antena y anténula, en vista dorsal; **C.** Vista dorso lateral de la anténula; las flechas indican las sensilas distribuidas en el cefalosoma **D.** Vista ventral de los platos interpodiales ornamentados con espinulas y 1er par de patas, la flecha indica el endopodio con 2 segmentos; **E.** Vista ventral del abdomen y el rami caudal ornamentado con espinulas; **F.** Piezas bucales. Las barras representan las siguientes medidas: **A.** 200 μm ; **B.** 100 μm ; **C.** y **D.** 50 μm ; **E.** y **F.** 20 μm .



Fig. 1.17: *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* depositado por Szidat (1956) en la Colección Nacional de Parasitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN-Pa 317/1; 317/2; 317/3). **A.** Vista ventral del cefalosoma; **B.** Antena; **C.** Pata 1, la flecha indica el endópodo con 2 segmentos; **D.** Rami caudal en vista dorsal. Las barras representan las siguientes medidas: **A.** 100 μm ; **B–D.** 50 μm

Se obtuvo 1 secuencia de la región 18S del ADNr la cual fue depositada en GenBank. Las secuencias similares obtenidas utilizando la herramienta de búsqueda “Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) se detallan en la tabla 1.3.

Tabla 1.3: Secuencias de la región 18S del ADNr similares a la secuencia obtenida de ejemplares de Patagonia. Se detallan aquellas secuencias que presentaron un porcentaje de similitud > 97,5 %.

Nombre	Porcentaje de Similitud	Longitud	Número de Acceso
<i>Ergasilus sieboldi</i>	97,85%	1380	MW810238.1
<i>Neoergasilus japonicus</i>	97,82%	1358	MW810236.1
<i>Neoergasilus japonicus</i>	97,81%	1355	MH167970.1
<i>Sinergasilus major</i>	97,79%	1327	MZ575592.1
<i>Acusicola margulisiae</i>	97,76%	1374	MN852694.1
<i>Sinergasilus major</i>	97,75%	1368	MZ047814.1
<i>Neoergasilus japonicus</i>	97,74%	1358	MW810237.1
<i>Neoergasilus japonicus</i>	97,73%	1355	MH167969.1
<i>Ergasilus anchoratus</i>	97,66%	1349	MZ558064.1
<i>Pseudergasilus parasiluri</i>	97,62%	1460	DQ107568.1
<i>Neoergasilus japonicus</i>	97,52%	1710	KR048752.1
<i>Sinergasilus undulatus</i>	97,52%	1351	MZ575163.1

Descripción de especies del género Ergasilus de la región Pampeana

Familia Ergasilidae von Nordmann, 1832.

Género *Ergasilus* von Nordmann, 1832

Ergasilus n. sp. 1

Hospedador tipo: *Parapimelodus valenciennis* (Lütken, 1874) (Siluriformes, Pimelodidae).

Sitio de infección: Filamentos branquiales.

Localidad tipo: Bahía de Samborombón, Buenos Aires, Argentina.

Descripción

Hembra Adulta. [Basada en 10 ejemplares; Fig. 1.18A]. La longitud del cuerpo desde el margen anterior del prosoma hasta el margen caudal del rami es de 768-1036,8 (928,5) (n=7). Cuerpo conformado por prosoma y urosoma (Fig. 1.18A). El prosoma consiste de un cefalosoma triangular con anténulas y antenas visibles en vista dorsal y 4 somitos pedígeros. Cefalosoma y 1er somito fusionado parcialmente. Rostro marcado, el cefalosoma es más largo que ancho. El urosoma está conformado por el 5to somito pedígero, un somito genital doble y 3 somitos abdominales libres (Fig. 1.18E). El somito genital doble posee forma de barril y está ornamentado con una hilera de espínulas en el margen posterior de la superficie ventral. Los somitos libres abdominales son casi iguales en largo y presentan 1 hilera de espínulas en los márgenes ventrales posteriores. El somito anal es bipartido. El rami caudal es más largo que ancho, cada ramus está armado con una seta interna larga, una seta media larga y 2 setas más pequeñas. Además presenta una pequeña fila de espínulas en la superficie ventral del lado externo, anteriores a las setas. Los sacos ovígeros (2) son más largos que anchos, y cada uno presenta 2-3 hileras de huevos (Fig. 1.18C).

La anténula (Fig. 1.18B) está formada por 6 segmentos y se hace más estrecha hacia la región distal de la misma. Está armada con setas simples (s); la fórmula setal desde el segmento proximal hasta el distal es la siguiente: 1s, 9s, 5s, 4s, 3s, 6s. La antena (Fig. 1.18D) comprende una coxabase y 3 segmentos endopodiales con una garra terminal. La coxabase es corta y la membrana entre la coxabase y el 1er segmento no está inflada. El primer segmento del endopodio es 2 veces más largo que la coxabase. El 2do segmento del endopodio es curvo, es más angosto y presenta una mayor longitud que el 1er segmento, con una sensila ubicada cerca del medio del segmento. El 3er segmento es más pequeño. La garra con una pequeña fosa distal en el margen cóncavo y una estructura dentiforme prominente en el medio del margen interno. Las piezas bucales se conforman de: mandíbula, maxilas y maxílulas; los maxilipedios están ausentes. La mandíbula posee 3 cuchillas; la anterior muy delicada, las tres ornamentadas con dientes en uno de los márgenes (Fig. 1.18F). La maxila con 2 segmentos, el segmento distal ornamentado con numerosos dientes. Los platos interpodiales de todas las patas se encuentran ornamentados con espínulas. Las patas nadadoras 1-4 son birramadas, con coxa y base separadas (Fig. 1.18GHI). La armadura de las patas se detalla Tabla 1.4.

Tabla 1.4: Armadura de las patas nadadoras (1-4) de la especie *Ergasilus* n. sp. 1. Los números romanos representan la cantidad de espinas y los números arábcos la de setas.

	Coxa	Base	Exópodo	Endópodo
Pata 1	0-0	0-1	I-0; 0-1; II-5*	0-1; II-5
Pata 2	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Pata 3	0-0	0-1	I-0; 0-1; I-6	0-1; 0-2; I-4
Pata 4	0-0	0-1	0-0; I-5	0-1; 0-2; I-3

*seta pectinada

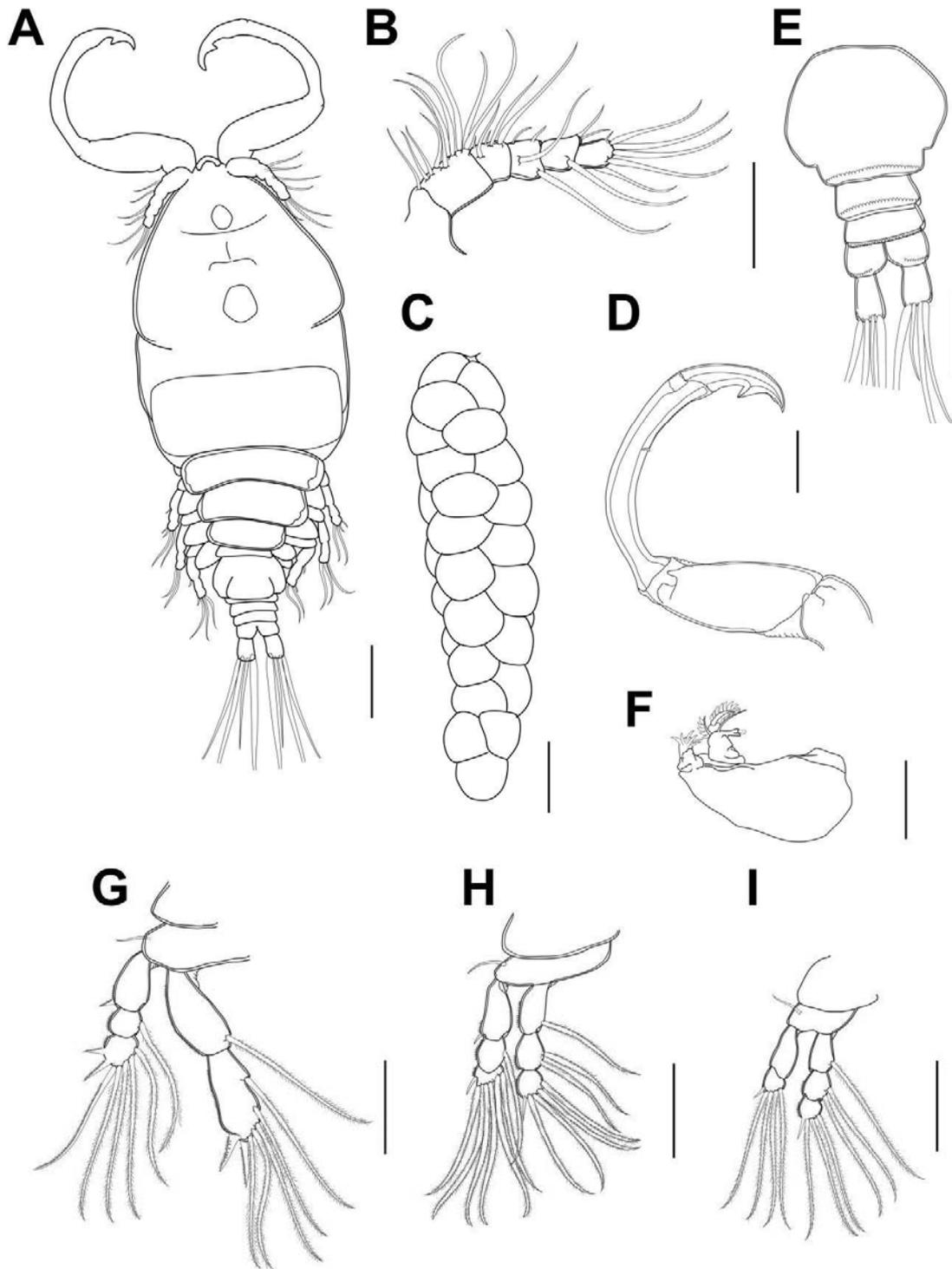


Figura 1.18: *Ergasilus n. sp. 1*. **A.** Hembra adulta, vista dorsal; **B.** Anténula, **C.** Saco Ovígero; **D.** Urosoma; **E.** Antena; **F.** Piezas Bucales; **G.** Pata I; **H.** Pata II; **I.** Pata IV. Las barras representan: 100 μ m.

Familia Ergasilidae von Nordmann, 1832

Género *Ergasilus* von Nordmann, 1832

Ergasilus n. sp. 2

Hospedador tipo: *Jenynsia lineata* (Jenyns, 1842); (Cyprinodontiformes, Anablepidae).

Otros hospedadores: *Mugil liza* Valenciennes, 1836; (Mugiliformes, Mugilidae).

Sitio de Infección: Filamentos branquiales.

Localidad tipo: Río Salado, Bahía de Samborombón, Buenos Aires, Argentina.

Descripción

Hembra Adulta. [Basada en 7 ejemplares; Fig. 1.19A]. La longitud del cuerpo desde el margen anterior del prosoma hasta el margen caudal del rami es de 688-851,7 (752,5) (n=7). Cuerpo conformado por prosoma y urosoma (Fig. 1.19A). El prosoma consiste de un cefalosoma inflado y con forma triangular con anténulas y antenas visibles en vista dorsal y 4 somitos pedígeros. El primer somito pedígero inflado. Cefalosoma y 1er somito no fusionados. El cefalosoma es más ancho que largo. El urosoma está conformado por el 5to somito pedígero, un somito genital doble y 3 somitos abdominales libres (Fig. 1.19D). El somito genital doble posee forma de barril. Los somitos libres abdominales son parecidos en largo. El rami caudal está armado con una seta interna larga, 2 setas medias más pequeñas y una seta mediana. Las piezas bucales no se observaron con claridad.

La anténula (Fig. 1.19B) está formada por 6 segmentos y se hace más estrecha hacia la región distal de la misma. Está armada con setas simples (s); la fórmula setal desde el segmento proximal hasta el distal es la siguiente: 3s, 10s, 6s, 3s+1ae, 2s, 4s+1ae.

La antena (Fig. 1.19C) comprende una coxabase y 3 segmentos endopodiales con una garra terminal. La coxabase es larga y la membrana entre esta estructura y el 1er segmento no está inflada. El primer segmento endopodial es 2 veces más largo que ancho, presenta en el margen interno una sensila. El 2do segmento endopodial es levemente más angosto y presenta una longitud similar al 1er segmento, con una sensila ubicada entre el medio del segmento y su unión al primer segmento y una sensila más pequeña distal. El 3er segmento es más pequeño. La garra es robusta, curvada y larga.

Las patas nadadoras 1-4 son birramadas, con coxa y base separadas (Fig. 1.19EFG). La armadura de las patas se detalla en la Tabla 1. 5.

Tabla 1.5: Armadura de las patas nadadoras (1-4) de la especie *Ergasilus* n. sp. 2. Los números romanos representan la cantidad de espinas y los números arábigos la de setas.

	Coxa	Base	Exópodo	Endópodo
Pata I	0-0	0-1	I-0;I-1;II-5	0-1;0-1;II-4
Pata II	0-0	0-1	I-0;0-1;0-6	0-1;0-1;I-4
Pata III	0-0	0-1	I-0;0-1;0-6	0-1;0-1;I-4
Pata IV	0-0	0-1	0-0;0-5	0-1;0-2;I-3

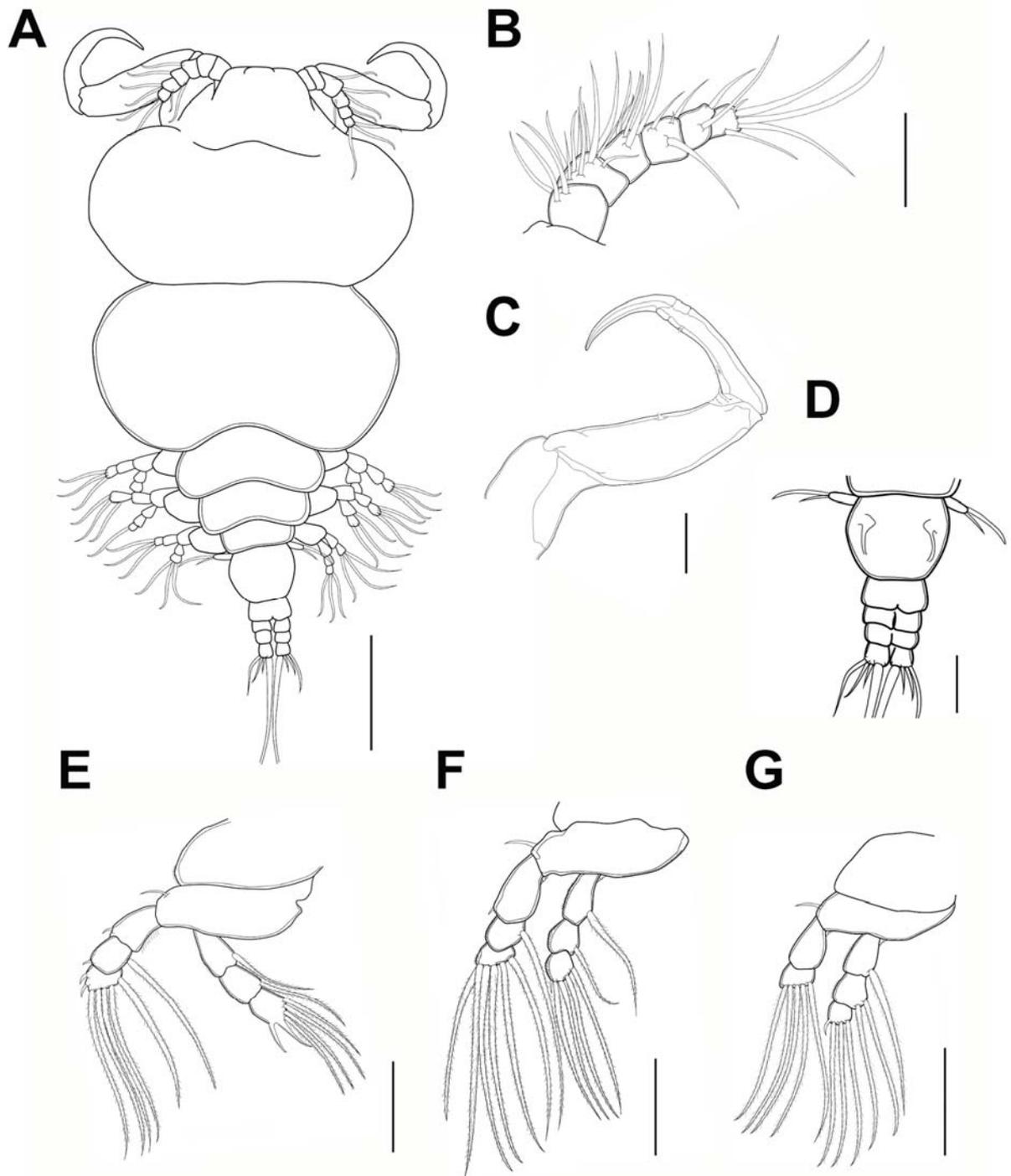


Figura 1.19: *Ergasilus* n. sp. 2. **A.** Hembra adulta, vista dorsal; **B.** Anténula, **C.** Antena; **D.** Urosoma; **E.** Pata I; **F.** Pata II; **G.** Pata IV. Las barras representan: **A:** 100 μm ; **B-G:** 50 μm .

Familia Ergasilidae von Nordmann, 1832

Género *Tiddergasilus* Marques y Boeger, 2018

Tiddergasilus n. sp.

Hospedador tipo: *Astyanax rutilus* (Jenyns, 1842) (Characiformes, Characidae).

Sitio de infección: Filamentos branquiales.

Localidad tipo: Bahía de Samborombón, Buenos Aires, Argentina.

Diagnosis del género

El cuerpo de la hembra adulta comprende un prosoma y urosoma; posee un cefalosoma bien definido. Las antenas están modificadas para agarrarse al hospedador, con coxabase, 2-3 segmentos y una garra distal única. La anténula con 6 segmentos. Mandíbula con 2 cuchillas (mediana y posterior). Cuatro pares de patas. La pata I con un exópodo con 3 segmentos y endópodo con 2 segmentos y presencia de una seta pectinada.

Descripción

Hembra Adulta. [Basada en 6 ejemplares; Fig. 1.20A]. La longitud del cuerpo desde el margen anterior del prosoma hasta el margen caudal del rami es de 650,7-780,2 (702,1) (n=7). Cuerpo conformado por prosoma y urosoma (Fig. 20A). El prosoma consiste de un cefalosoma no inflado unido parcialmente al primer segmento pedígero, seguido por tres somitos libres. El cefalotórax es largo, casi tres veces su ancho; con anténulas y antenas visibles en vista dorsal. El urosoma está conformado por el 5to somito pedígero, un somito genital doble y 3 somitos abdominales libres (Fig. 1.20D). El somito genital doble posee forma de barril, más ancho que largo. Los somitos libres abdominales son casi iguales en largo. El somito anal es bipartido. El rami caudal es más largo que ancho, cada ramus está armado con una seta interna larga, una seta media larga y 2 setas más pequeñas.

La anténula (Fig. 1.20C) está formada por 6 segmentos y se hace más estrecha hacia la región distal de la misma. Está armada con setas simples (s);

la fórmula setal desde el segmento proximal hasta el distal es la siguiente: 1s, 10s, 5s, 4s, 2s, 5s.

La antena (Fig. 1.20B) es pequeña y robusta, con una coxabase y un endopodio de 3 segmentos y una garra terminal. La membrana entre la coxabase y el primer segmento no está inflada. El primer segmento con una sensila pequeña en el margen interno. El 2do segmento más angosto y casi 3 veces más corto que el 1er segmento y carece de sensilas. El tercer segmento es pequeño seguido por una garra robusta y curvada (formando un ángulo cercano a 90°). Las piezas bucales no se observaron en su totalidad. Las patas nadadoras son 4, todas son birramosas y comprenden de un protopodio con 2 segmentos: una coxa y una base (Fig. 1.20EFG). La armadura de las patas se detalla en la Tabla 1.6.

Tabla 1.6: Armadura de las patas nadadoras (1-4) de la especie *Tiddergasilus* n. sp. Los números romanos representan la cantidad de espinas y los números arábigos la de setas.

	Coxa	Base	Exópodo	Endópodo
Pata 1	0-0	0-1	I-0; 0-1; II-5*	0-1; II-5
Pata 2	0-0	0-01	I-0; 0-1; I-6	0-1; I-5
Pata 3	0-0	0-01	I-0; 0-1; I-6	0-1; I-5
Pata 4	0-0	0-1	0-0; I-5	0-1; I-3

*seta pectinada

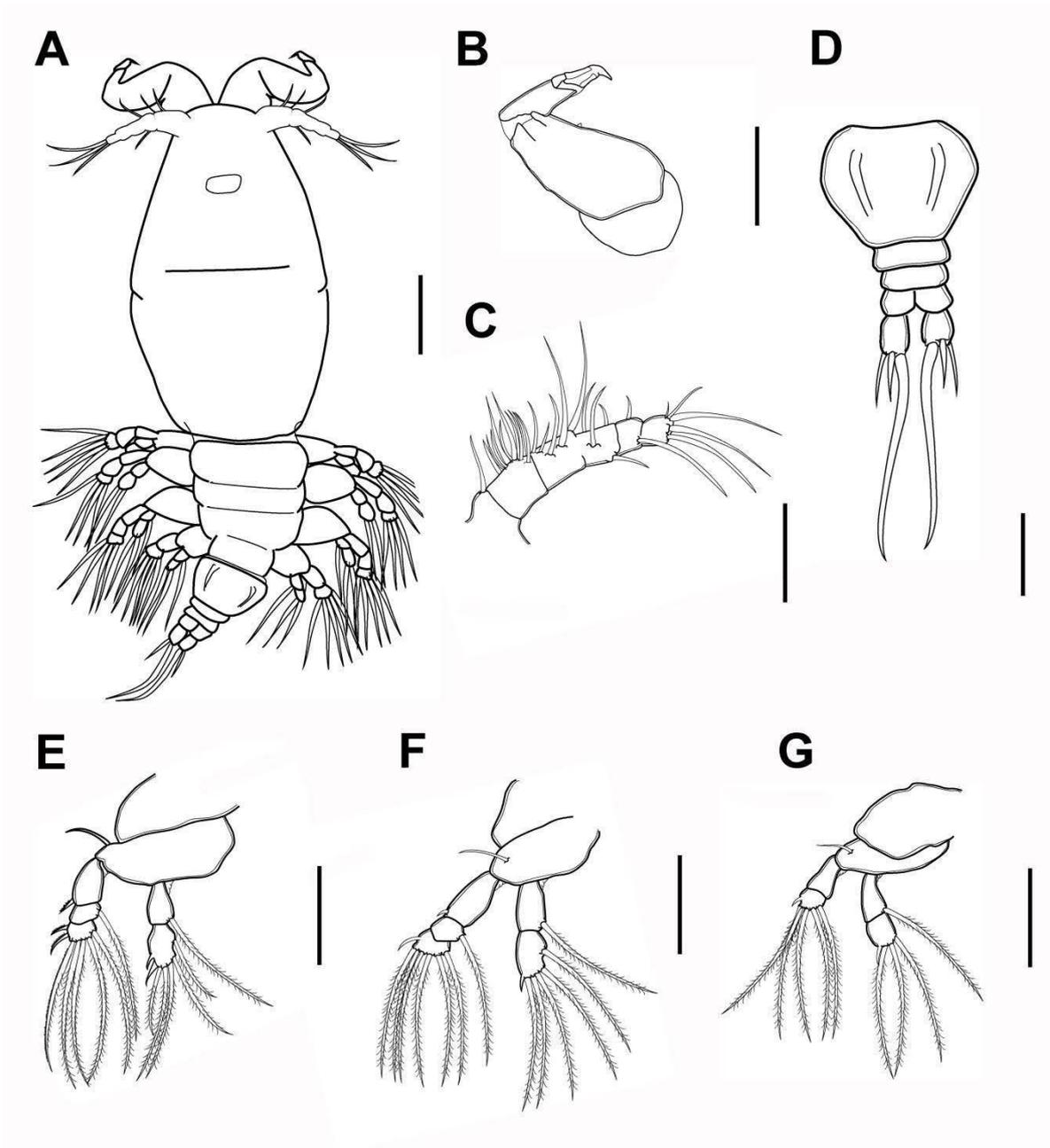


Figura 1.20: *Tiddergasilus* n. sp. **A.** Hembra adulta, vista dorsal; **B.** Antena; **C.** Anténula; **D.** Urosoma; **E.** Pata I; **F.** Pata II y **G.** Pata IV. Las barras representan las siguientes medidas: **A.:** 100 μm y **B-G:** 50 μm .

DISCUSIÓN

De acuerdo a Boxshall y Defaye (2008), la región Neotropical alberga una alta riqueza de ergasilidos, con más de 60 especies registradas de agua dulce. Sin embargo, el conocimiento acerca de estos copépodos en la región es incompleta y es de esperar que el número de especies descritas aumente a medida que aumenten los estudios (Suárez-Morales y Santana-Piñeros 2008; Muriel-Hoyos et al. 2015). Actualmente existen cerca de 40 especies del género *Ergasilus* en la región Neotropical, cerca de 30 especies corresponden a Brasil. Mientras que los registros en el resto de los países oscila entre 1 a 7 especies. Esto puede relacionarse, por un lado, a que en la cuenca del Amazonas, existe una enorme riqueza de peces y es posible que a lo largo de la historia hayan ocurrido eventos de cambios de hospedador (“host switching”) dando una diversificación del género *Ergasilus* en estos ambientes (Boxshall y Defaye 2008; Mendes Marques 2014). Por otro lado, puede deberse a la existencia de un mayor número de taxónomos presentes en Brasil y en consecuencia una gran cantidad de estudios parasitológicos de peces se ha centrado en las cuencas del Amazonas y del Paraná (Muriel-Hoyos y Santana-Piñeros 2015). De acuerdo a Luque y Poulin (2007), los países de Latino América con la mayor diversidad de parásitos de peces son Brasil, México y los países del Caribe. Es de esperar que con mayores estudios en países de la región Neotropical como México, Perú, Colombia y Bolivia, entre otros, la riqueza de ergasilidos aumente notablemente. Dentro de la región Neotropical el Orden Characiformes fue el más representativo ya que mostró la mayor cantidad de especies hospedadoras, seguido por los órdenes Mugiliformes, Perciformes y Siluriformes. Además el Orden Characiformes mostró la mayor riqueza de especies de *Ergasilus*. Esto concuerda con los resultados observados por Luque et al. (2013) en Brasil, donde el Orden de los Characiformes presentó el mayor número de crustáceos parásitos de agua dulce.

En la Argentina en particular, se han registrado 4 especies de *Ergasilus* y 3 nuevas especies sin publicar y descritas en este trabajo. En el presente trabajo se re-describió y renombró una especie que fue descrita originalmente en Europa y que resultó ser una especie nueva y nativa, y por otro lado se

estudió la morfología de 3 especies pertenecientes a 2 géneros (*Ergasilus* y *Tiddergasilus*) provenientes de peces de la región pampeana. Estas especies no han sido descritas previamente, aumentando así la riqueza de este género en la región Neotropical. Esto nos permite inferir que la diversidad de ergasílicos está subestimada en la Argentina.

Los copépodos descritos en el presente trabajo fueron identificados como miembros de la familia Ergasilidae, ya que todos presentaron las características morfológicas diagnósticas de la familia. Entre estas características las más relevantes son: antenas modificadas como estructuras de agarre, conformadas por 3 segmentos más una garra distal, mandíbula con 3 elementos en forma de espada, maxilipedios ausentes, y la pata IV con un exópodo de 1 o 2 segmentos (Boxshall y Halsey 2004).

La nueva especie descrita, en ambientes de agua dulce de Patagonia, *Ergasilus yandemontei*, comparte varias características con un grupo monofilético de la región Neotropical del género *Ergasilus* descrito para la cuenca del Río Amazonas (Engers et al. 2000) sugiriendo un origen en común con el mismo y un proceso posterior de dispersión y aislación (Muriel-Hoyos et al. 2015). A su vez estas características también se observaron para las especies *Ergasilus* n. sp.1 y *Tiddergasilus* n. sp. En todos los casos, los copépodos fueron encontrados parasitando las branquias de los hospedadores, el sitio de infección más común para todos los ergasílicos. La presencia de ejemplares grávidos de *E. yandemontei* en peces nativos pertenecientes a diferentes órdenes (Atheriniformes, Galaxiformes y Centrarchiformes) resalta además la baja especificidad del parásito en cuanto a hospedador. La presencia en peces introducidos podría llevar a procesos de spillback. La baja especificidad se ha observado también en otras especies del género (Jiménez-García y Suárez-Morales 2017; Varella et al. 2019).

La ocurrencia del copépodo de Eurasia *E. sieboldi* ha sido registrada en otras partes del continente Americano (Szidat 1956; Johnson y Rogers 1973). De acuerdo a Kabata (1979) esto no siempre ha podido ser confirmado debido a falta de evidencias. En particular en Argentina, *E. sieboldi* var. *patagonicus* descrito para el Lago Pellegrini debería ser considerado un sinónimo de la nueva especie descrita en este trabajo, ya que no se encontraron diferencias morfológicas entre los especímenes depositados por Szidat (1956) en la

colección del MACN-Pa y los ejemplares de *E. yandemontei*. Sin embargo se encontraron diferencias morfológicas con la descripción original de *E. sieboldi* en peces de agua dulce de Eurasia (von Nordman 1832). La nueva especie difiere de *E. sieboldi* por presentar sensilas más robustas en la región media del 1er y 2do segmento de la antena; presenta una única seta en el 1er segmento de la anténula y estetáscos en los segmentos 4 y 6 (a diferencia de *E. sieboldi* que presenta 3 setas en el 1er segmento de la anténula) y el 1er par de patas con endopodios de 2 segmentos, y setas pectinadas en los exópodos. Los registros de los ergasilidos parasitando peces de agua dulce de los ambientes de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut (ver Capítulo II) corresponden a la especie *E. yandemontei*, la cual posee un amplio rango de distribución en la Patagonia.

La especie *Ergasilus* n. sp.1. fue descrita por primera vez y se la encontró parasitando a la especie de Siluriforme *Parapimelodus valenciennis*. Otras especies de *Ergasilus* han sido citadas parasitando a peces de la familia Pimelodidae: *E. callophysus*, *E. tipurus*, *E. hypophthalmi* y *E. chelangulatus* en Sudamérica. Sin embargo, la especie *Ergasilus* n. sp. 1 se diferencia de la mayoría de las especies de *Ergasilus*. Comparte algunas características con la especie *E. callophysus*, por ejemplo en la morfología de la antena, aunque esta especie presenta una seta en la coxabase y una sensila en el 1er segmento. A partir de los ejemplares analizados se observa una seta en la coxabase, pero no se observa una sensila en el 1er segmento de la especie de *Ergasilus* n. sp.1. Con respecto a *E. chelangulatus*, esta es una especie registrada para el siluriforme *Pimelodus maculatus* en Brasil. Ambas especies *E. chelangulatus* y *Ergasilus* n. sp. 1, poseen un cuerpo elongado, una seta aserrada en el exópodo de la pata I y al igual que otras especies Neotropicales, la pata I tiene un endópodo con 2 segmentos. Una característica que distingue a *E. chelangulatus* como a *Ergasilus* n. sp.1 es la forma de la garra de la antena. En el caso de los *Ergasilus* descritos en el presente trabajo, la garra posee una estructura dentiforme relativamente grande en el margen interno. A partir de las observaciones de estos copépodos, se propone que se trata de una especie nueva.

La especie de *Ergasilus* n. sp. 2 fue registrada para *M. liza* y *J. lineata*. Los ejemplares presentan un cefalosoma inflado, a diferencia de las demás

especies de ergasílicos descritos en el presente trabajo; esta especie presentó una pata I con un endópodo y un exópodo con 3 segmentos cada uno. En estudios previos, realizado por Marcotegui (2012) en el río Salado y la Bahía de Samborombón, se registraron las especies *E. atafonensis* y *E. versicolor* parasitando al hospedador *M. liza*; y *E. sieboldi* parasitando *J. lineata* (Alarcos y Etchegoin 2010; Montes y Martorelli 2017). Es probable que esta última no sea *E. sieboldi*, sino alguna especie nativa. Harían falta más estudios morfológicos y moleculares para conocer su identidad específica. La especie *Ergasilus* n. sp. 2 se diferencia de *E. atafonensis* principalmente por la morfología de la antena, que no presenta una membrana globosa entre la coxabase y el 1er segmento y tampoco presenta una seta en el margen distal del 2do segmento. Con respecto a *E. versicolor*, la morfología general no es semejante, como tampoco la cantidad de segmentos del endópodo de la pata I. Con respecto a *E. sieboldi*, comparte varias características, sin embargo, los ejemplares descritos en el presente estudio presentan un cefalosoma que no posee una unión marcada al primer segmento y ambos están inflados dando como resultado una forma de “pera” con una constricción marcada entre el cefalosoma y el primer segmento. Este tipo de morfología se aprecia también en las especies *E. parabahiensis*, descrita por El-Rashidy y Boxshall (1999) parasitando a el mugiliforme *Agonostomus monticola* en Guyana; y *Ergasilus bahiensis* descrita para el mugiliforme *Mugil curema* en Brasil por Amado y Rocha (1995). Las 3 especies poseen en común: una anténula con 3 setas en el 1er segmento, una pata I con endopodio y exopodio formado por 3 segmentos, y la pata IV con un exopodio de 2 segmentos y un endopodio de 3 segmentos; a diferencia de muchas especies de la región Neotropical. A diferencia de *Ergasilus* n. sp. 2, *E. bahiensis* y *E. parabahiensis*, presentan el cefalosoma fusionado al primer somito pedígero y no poseen una forma piriforme.

De acuerdo a las observaciones del presente trabajo, se propone que los ejemplares revisados del hospedador *A. rutilus* corresponden al género *Tiddergasilus*, un género propuesto por Mendes Marques y Boeger (2018). Estos autores realizaron una re descripción de ejemplares de *E. iheringi* y por sus características propusieron un nuevo género, el cual actualmente forma parte de los 29 géneros válidos dentro de la familia Ergasilidae. En particular, la

característica que más lo distingue de las especies de *Ergasilus*, es la morfología de la antena. El género *Tiddergasilus* es un taxón hermano a las especies del género *Ergasilus* en la región Neotropical (Mendes Marques y Boeger 2018). De acuerdo a los autores, la combinación de las siguientes 5 características pueden considerarse diagnósticas del género *Tiddergasilus*: (1) pata I con un endópodo con 2 segmentos, (2) espinas presentes en el exópodo de la pata II, (3) anténula con 6 segmentos, (4) antena pequeña y robusta con el 2do segmento muy corto y una garra corta y curvada con una muesca en el margen interior y (5) endópodo de la pata IV con 2 segmentos. Todas las características mencionadas, fueron observadas en los ejemplares de *A. rutilus* analizados en el presente estudio. Actualmente existen 2 especies pertenecientes a este género, *T. inheringi* y *Tiddergasilus bipartitus* descrito este último, para la especie *Astyanax lacustris* (Bravin Narciso et al. 2022). A diferencia de *T. inheringi*, descrito con una antena con 2 segmentos, los ejemplares de este trabajo presentaron una antena con 2 segmentos y un 3er segmento muy pequeño, al igual que las especies del género *Ergasilus* y al igual que *T. bipartitus*. Las antenas de las 3 especies son pequeñas y robustas con una garra curvada. Al igual que *T. bipartitus* los ejemplares estudiados presentaron una garra curvada pero sin una muesca marcada en el margen interno como la presente en la antena de *T. inheringi*.

En la actualidad no existen estudios que involucren secuencias de ADN del género *Ergasilus* en Argentina, la secuencia de ADN obtenida para *Ergasilus yandemontei* es la única secuencia disponible en Gen Bank de este género y de la familia Ergasilidae en la Argentina. Pese a que los ergasíidos se encuentran ampliamente distribuidos en el mundo, son escasos los estudios que incluyen datos de ADN (Song et al. 2007; Míč et al. 2023). En la actualidad de los 30 géneros pertenecientes a la familia Ergasilidae, existen secuencias de ADN de 7 de ellos (Míč et al. 2023). Las secuencias con mayor porcentaje de similitud obtenidas al utilizar la herramienta Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) incluyeron diferentes géneros de la familia (*Ergasilus*, *Neoergasilus*, *Sinergasilus*, *Acusicola* y *Pseudoergasilus*). Algunos estudios sobre filogenia confirmaron que la región 18S brinda información para resolver relaciones entre copépodos a nivel de género y familia, sin embargo esta región no sería adecuada para determinar la riqueza específica ya que puede

fallar a la hora de resolver relaciones entre especies muy emparentadas y de esta forma subestimar la diversidad de especies. Para futuros estudios, sería necesaria la secuenciación de otras regiones como por ejemplo 28S, la cual mostró ser más eficiente para la determinación de especies en un estudio reciente sobre ergasílicos de África (Míč et al. 2023), y de la Sub unidad I de la Citocromo Oxidasa c (COI ADNmt) que ha sido utilizada en copépodos de vida libre (Mayor et al. 2017).

En los últimos años los estudios parasitológicos de peces se han incrementado notablemente en especial en los países como Brasil y México, mientras en otros países de la región Neotropical, ricos en especies de peces, faltan de recursos económicos, e interés en este grupo de parásitos, lo que resulta en pocos estudios taxonómicos sobre ergasílido (Luque y Poulin 2007; Mendes Marques 2014). La fauna de copépodos parásitos, en particular la de ergasílicos está muy sub estimada, y aún existe un gran potencial para descubrir nuevas especies y nuevos registros de crustáceos parásitos en la región (Suárez-Morales y Santana-Piñeros 2008; Luque et al. 2013). Futuros descubrimientos, descripciones y el uso de técnicas moleculares permitirán un mejor entendimiento de la evolución de este género en la región Neotropical (Mendes Marques 2014). *Ergasilus yandemontei* es la primera especie válida descrita en ambientes de agua dulce de la Patagonia.

CAPÍTULO 2

Distribución y especificidad de *Ergasilus yandemontei* en peces patagónicos nativos e introducidos

INTRODUCCIÓN

Distribución y factores ambientales

Entre los factores más importantes que afectan a la distribución de las especies y de sus comunidades de parásitos se pueden mencionar la disponibilidad de hospedadores, la especificidad de los parásitos, las características del hospedador y del hábitat, y la estacionalidad (Cañas et al. 2013; Fernández et al. 2015; Santoro et al. 2020). Las especies parásitas pueden estar presentes en gran parte del rango de distribución de su hospedador, mientras que otras pueden parasitar a su hospedador sólo en una pequeña área (Poulin et al. 2011). Algunos factores que determinan la distribución de parásitos pueden ser: las características físicas de los lagos (profundidad, área, conectividad) (Fernández et al. 2015), o la calidad del agua (conductividad, pH, concentración de nutrientes y oxígeno) (Maceda-Veiga et al. 2019). Las comunidades de ectoparásitos, como los crustáceos y los monogeneos son más sensibles que los endoparásitos a deterioros en el ecosistema y a cambios ambientales antropogénicos. Esto se debe a que están directamente expuestos al medio acuático y a los cambios producidos en el ambiente, los cuales pueden afectar las tasas reproductivas y en consecuencia su supervivencia (Boxshall et al. 1997). A lo largo de un rango geográfico, las especies parásitas están expuestas a comunidades de potenciales hospedadores que cambian su composición de una localidad a otra. No sólo la composición de las comunidades de parásitos puede cambiar a lo largo del rango de distribución del hospedador, sino también, los niveles de infección como la prevalencia y la abundancia (Mitro y Griffin 2018).

Especificidad y estatus de los hospedadores

La **especificidad** de una especie parásita respecto a su hospedador, es decir, la capacidad que posee un parásito de explotar diferentes especies hospedadoras, es el resultado de eventos de vicarianza o de una larga historia coevolutiva entre ambas partes (Poulin et al. 2011). La especificidad puede manifestarse en el uso de estos hospedadores a lo largo de un área que presenta distintos paisajes. De esta manera un parásito puede presentar una especificidad alta a una escala local mientras que puede ser generalista a nivel global o viceversa (Poulin et al. 2011). La especificidad por el hospedador puede variar ampliamente entre diferentes taxa de parásitos; en un extremo se sitúan los parásitos con una alta especificidad, los cuales infectan a un único hospedador o están limitados a unas pocas especies muy emparentadas entre sí, por ejemplo muchas especies de monogeneos (Šimková y Morand 2008), mientras que en el otro extremo, los parásitos generalistas, son capaces de establecer poblaciones en diferentes especies hospedadoras, las que pueden incluso, estar distanciadas filogenéticamente (Poulin et al. 2011; Mendlová y Šimková 2014). Aquellos parásitos con estadios larvales de vida libre que penetran o se aferran al tegumento del hospedador poseen un rango de hospedadores más estrecho que aquellos parásitos que ingresan al hospedador por la dieta (Mendlová y Šimková 2014). Por otro lado, aquellos parásitos que poseen 2 hospedadores intermediarios presentan menor especificidad por el hospedador definitivo que los parásitos que poseen sólo un hospedador intermediario (Mendlová y Šimková 2014).

Desde un punto de vista de las invasiones biológicas, la especificidad que posee un parásito respecto a su hospedador puede ser un elemento importante para predecir la capacidad de infectar a especies introducidas, o pasar de introducidas a nativas (Renwick y Lambin 2013). La introducción de nuevas especies en ambientes acuáticos, puede producir cambios en la disponibilidad de especies hospedadoras y en las dinámicas de transmisión de los parásitos. En algunos casos, los parásitos nativos de un ambiente son capaces de infectar a una especie hospedadora introducida. Cuando el hospedador introducido no es adecuado para el desarrollo completo del parásito, sus poblaciones pueden disminuir (“dilución”). Al contrario, sí el hospedador

CAPÍTULO 2 - Introducción

introducido resulta adecuado, favorecería el ciclo de vida del parásito y la infección podría verse potenciada en la fauna nativa (“spillback”) (Kelly et al. 2009). En el caso de parásitos poco específicos que pueden infectar a más de una especie hospedadora, se puede definir el estatus de los hospedadores según el rol de un hospedador en la mantención de la población de una especie parásita en el ambiente. El estatus de los hospedadores no puede establecerse por la sola presencia de una especie parásita, sino que es necesario considerar variables como: tamaño, intensidad, prevalencia, crecimiento y proporción de hembras grávidas del parásito. Existen varias formas de clasificación del estatus de los hospedadores para especies de parásitos generalistas. Amin (1987) se refiere a hospedador principal, accesorio y ocasional en base a los valores de infección y Holmes (1979) los clasifica según las condiciones que ofrece para la reproducción del parásito, en requerido, adecuado y no adecuado. Looftvoet et al (2013) clasifican a la especie hospedadora que alberga a la mayoría de los individuos grávidos de una población de parásitos como “hospedador principal”, mientras que las otras especies hospedadoras son llamadas “hospedadores alternativos”. En otros casos, se ha propuesto un continuo de hospedadores, desde aquellos en los cuales el parásito nunca se establece a aquellos en donde el parásito se desarrolla mejor (Holmes 1979). La madurez sexual, los valores de infección y el crecimiento de los parásitos son medidas que se han utilizado para evaluar el estatus de los hospedadores (Rauque et al. 2003). En algunos casos, los principales parámetros indicadores del estatus de los hospedadores como la prevalencia, la intensidad media y la madurez sexual, pueden ser similares entre especies hospedadoras, por lo que el análisis de las tasas de flujo entre las poblaciones de hospedadores y sus densidades relativas en el ensamble de hospedadores se vuelve importante (Rauque et al. 2003). Existen algunas hipótesis que ayudan a explicar los patrones de uso de los hospedadores alternativos por parte de parásitos con ciclos de vida directos. Los cambios en las densidades de algunas especies de macroparásitos podrían ser clave para explicar el uso de hospedadores alternativos (hipótesis de densidad parasitaria) (Combes 2001). Es decir, una alta densidad de parásitos en el hospedador principal generalmente incrementa el número de estadios infectivos en el ambiente y en consecuencia las probabilidades de encuentro con otro

hospedador. Por otro lado, una alta densidad de parásitos podría desencadenar mecanismos como la competencia por los recursos, lo cual favorecería el uso de otros hospedadores (Lootvoet et al. 2013). Respecto al hospedador, las especies más abundantes tienen más probabilidades de encuentro con el parásito y pueden mantener poblaciones viables de los mismos. Por lo tanto, cambios en la densidad de la especie hospedadora principal, podrían modificar el estatus de los hospedadores alternativos y, a su vez, la densidad de éstos es un factor determinante para su uso (hipótesis de disponibilidad de hospedador alternativo). Ante una disminución en la densidad del hospedador principal, los parásitos podrían colonizar otras especies, disminuyendo su dependencia por el hospedador y así evitar una coextinción (Kohn et al. 2004). Otra hipótesis establece que una especie parásita posee más probabilidad de infectar a un hospedador alternativo cercano ecológicamente a su hospedador principal, por ejemplo que compartan el mismo hábitat, o la misma dieta (hipótesis de similitud ecológica entre hospedadores); mientras que otra establece que el potencial de una especie parásita para infectar un rango de hospedadores está determinado por las características fisiológicas e inmunológicas de los mismos (hipótesis de similitud filogenética entre hospedadores). Debido a las bases genéticas de estas características, el uso de una especie hospedadora alternativa dependerá de la distancia filogenética entre ésta y el hospedador principal (Khokhlova et al. 2012). Dentro de una misma área o localidad, la aptitud de los parásitos (que puede estar medido por el tamaño, la madurez sexual y el número de vástagos producidos) puede variar entre las especies hospedadoras alternativas (Rauque et al. 2003; Lootvoet et al. 2013). Estas diferencias pueden estar afectadas por los requerimientos alimenticios del parásito, la dieta y la respuesta inmunológica que presenta la especie hospedadora (Poulin et al. 2011).

Los copépodos parásitos exhiben diferentes niveles de especificidad en cuanto a sus hospedadores. Dentro de un mismo género, como por ejemplo *Lernaopodina*, algunas especies pueden parasitar teleósteos, elasmobranquios, y holocéfalos; mientras que otras están restringidas a una única especie hospedadora (Boxshall et al. 1997). De acuerdo a un estudio sobre copépodos parásitos de Brasil, muchas especies prefieren hospedadores

CAPÍTULO 2 - Introducción

de determinados hábitats o con algún comportamiento en particular. Dentro de la familia Ergasilidae, los miembros de los géneros *Ergasilus*, *Acuisicola* y *Myracetyma* mostraron una marcada preferencia por las branquias de sus hospedadores (Tavares-Dias et al. 2015). Muchas especies parecen estar relacionadas a un ambiente específico, por ejemplo de agua dulce o salobre, y a un hospedador particular, el cual puede ser una especie única o varias dentro de una misma familia (Domingues y Mendes Marques 2010). En el caso particular de las especies de *Ergasilus*, se registraron 26 especies parasitando a peces de agua dulce y salobre de los órdenes Characiformes, Perciformes, Siluriformes y Tetraodontiformes. Por ejemplo, *Ergasilus trygonophallus*, está restringido a aguas salobres y parasita a peces pertenecientes a la familia Potamotrygonidae, mientras que la especie *Ergasilus coatiarus* posee una preferencia por peces de la familia Cichlidae (Domingues y Mendes Marques 2010; Mathews et al. 2018). Sin embargo, muchas especies del género están aún sin describir lo que dificulta comprender los patrones de especificidad de este grupo (Tavares-Dias et al. 2015).

En un escenario de cambios ambientales e incremento de las invasiones biológicas, la emergencia de nuevas enfermedades y la distribución geográfica de los parásitos han sido objeto de estudio de muchos trabajos en los últimos años. Respecto de *Ergasilus* sp. en Patagonia, hay reportes de su distribución en los lagos de la cuenca del río Limay (lagos Filo Hua Hum, Moreno, Morenito y Escondido) y en los embalses de la cuenca del río Neuquén (Embalse Mari Menuco y Lago Pellegrini), mientras que las especies de peces registradas previamente son *Galaxias maculatus*, *Odontesthes hatcheri*, *Odontesthes bonariensis* y *Percichthys trucha* (ver Capítulo I) (Szidat 1956; López et al. 1981; Modenutti y Balseiro 1989; Ortubay et al. 1994; Viozzi et al. 2009).

OBJETIVO GENERAL

Describir la distribución de *Ergasilus yandemontei*, evaluar su especificidad y el estatus de las distintas especies hospedadoras en Patagonia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Describir la distribución geográfica actual de *E. yandemontei* y listar las especies de peces que parasita.
- ❖ **B.** Evaluar los factores que determinan la ocurrencia de *E. yandemontei* en ambientes acuáticos de la Patagonia Argentina.
- ❖ **C.** Evaluar el estatus de las especies de peces hospedadoras de *E. yandemontei*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para describir la distribución geográfica de *E. yandemontei* y el rango de especies de peces hospedadoras en Patagonia, se tomaron muestras de peces en distintos ambientes, según se indica en la sección de Materiales y Métodos Generales (ver Tabla 1, Fig.1). Se realizaron preparados de ejemplares de *E. yandemontei* (ver Materiales y Métodos Generales) de cada sitio muestreado para confirmar la identidad del copépodo evaluando características como la morfología de la antena, número de setas de la anténula, morfología de las patas nadadoras, entre otras (ver Capítulo I).

Para evaluar los factores que determinan la ocurrencia de *E. yandemontei* se evaluaron sólo ambientes lénticos, ya que la presencia de esta especie en ríos es rara u ocasional. Para este objetivo y para seleccionar los ambientes que se utilizan en el análisis se usaron datos de muestreos propios y datos bibliográficos. Se utilizaron aquellos ambientes con datos disponibles de las siguientes variables analizadas: latitud y longitud del cuerpo de agua, la profundidad máxima, el área, la cuenca de pertenencia, la presencia de macrófitas en sus costas y la presencia de las especies *P. trucha*, *O. hatcheri*, *G. maculatus* y *O. mykiss*. La distribución de las variables fue primero analizada en forma individual mediante gráficos, comparando entre ambientes con y sin *E. yandemontei*. Posteriormente, con las variables seleccionadas se realizaron los Modelos Lineales Generalizados (GLZ) utilizando presencia/ausencia de *E. yandemontei* como variable de respuesta y las variables ambientales como predictores, ajustando la estructura del error a la distribución Binomial con la función link logit. Se incluyeron los términos de interacción entre los predictores que afecten significativamente la presencia de *E. yandemontei*. Siguiendo a Gomes et al. (2019) se utilizó el Criterio de Información de Akaike (CIA) para seleccionar los modelos más parsimoniosos. Éstos modelos se clasificaron en función de la diferencia entre el mejor modelo (modelo con el CIA más bajo) y todos los demás en el conjunto de modelos candidatos (Δ CIA). Los modelos con diferencias dentro de dos unidades del modelo más parsimonioso se consideraron modelos competitivos con respaldo empírico (Burnham y Anderson 2002). Se evaluó previamente la existencia de colinealidad entre las variables predictoras con regresiones simples usando el

CAPÍTULO 2 – Materiales y Métodos

método de Durbin-Watson. Los modelos fueron realizados con el paquete estadístico R (R Core Team, 2020).

Para evaluar el estatus de los diferentes hospedadores de *E. yandemontei*, se calcularon los niveles de infección (Prevalencia e Intensidad Media) y porcentaje de hembras con huevos, en distintos hospedadores, en ambientes de los cuales se cuenta con datos de la composición de los ensambles de peces y con muestreos en la misma época del año (finales de la primavera a principios de otoño; ver datos de muestreos en Materiales y Métodos Generales). Se agruparon los datos de los embalses Mari Menuco y Los Barreales, por ser dos ambientes conectados. Se agruparon los datos del Lago Musters y del río Senguer ya que la muestra en este último se tomó en su desembocadura en el lago. En el caso del Lago Musters los peces provienen de un único muestreo realizado a principios de otoño. En total se analizaron los valores de infección de 4 sitios de muestreo: 1) Los Barreales-Mari Menuco, 2) Lago Pellegrini, 3) Lago Morenito y 4) Río Senguer-Lago Musters. Para evaluar el estatus de los distintos hospedadores mediante el tamaño y la morfometría de los parásitos de distintos ambientes, se realizaron preparados de *E. yandemontei* de los 4 sitios de muestreo (Lago Musters, Lago Morenito, Lago Pellegrini y Embalse Mari Menuco) y se seleccionaron aquellos en los que se pudieron realizar todas las mediciones. Se usaron copépodos colectados de las siguientes especies de peces: *G. maculatus*, *O. hatcheri*, *P. trucha* y *O. mykiss*. De cada copépodo se midió, utilizando un ocular graduado, la longitud total (desde el borde anterior del cefalosoma hasta el margen del rami caudal, sin incluir las setas caudales), y la longitud de los segmentos I y II de la antena (Fig. 2.1). Las medidas se expresan en μm .

Se realizaron gráficos comparativos y la prueba ANOVA de una vía, para evaluar las diferencias entre las medidas corporales de los copépodos de distintos hospedadores de cada ambiente. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa StatSoft Statística 8.

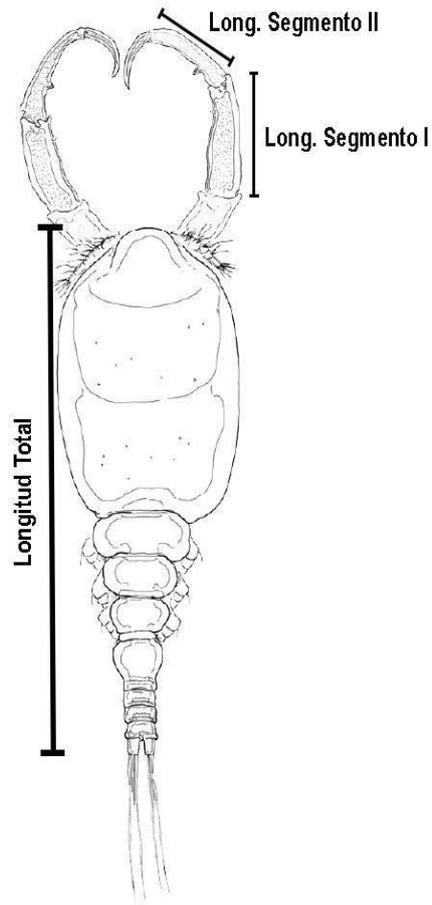


Figura 2.1: Esquema general de una hembra adulta del género *Ergasilus*, las barras muestran las medidas tomadas de cada ejemplar.

RESULTADOS

Distribución Geográfica

La infección por *Ergasilus* fue registrada en 13 ambientes de los 36 muestreados, abarcado un rango latitudinal, desde los 38°S hasta los 45°S. El copépodo parásito fue hallado principalmente en ambientes lénticos, correspondientes a las cuencas de los ríos Neuquén, Limay y Senguer (Fig. 2.2). En todos los ambientes, luego del análisis morfológico de los caracteres diagnósticos, el copépodo fue identificado como *Ergasilus yandemontei*.

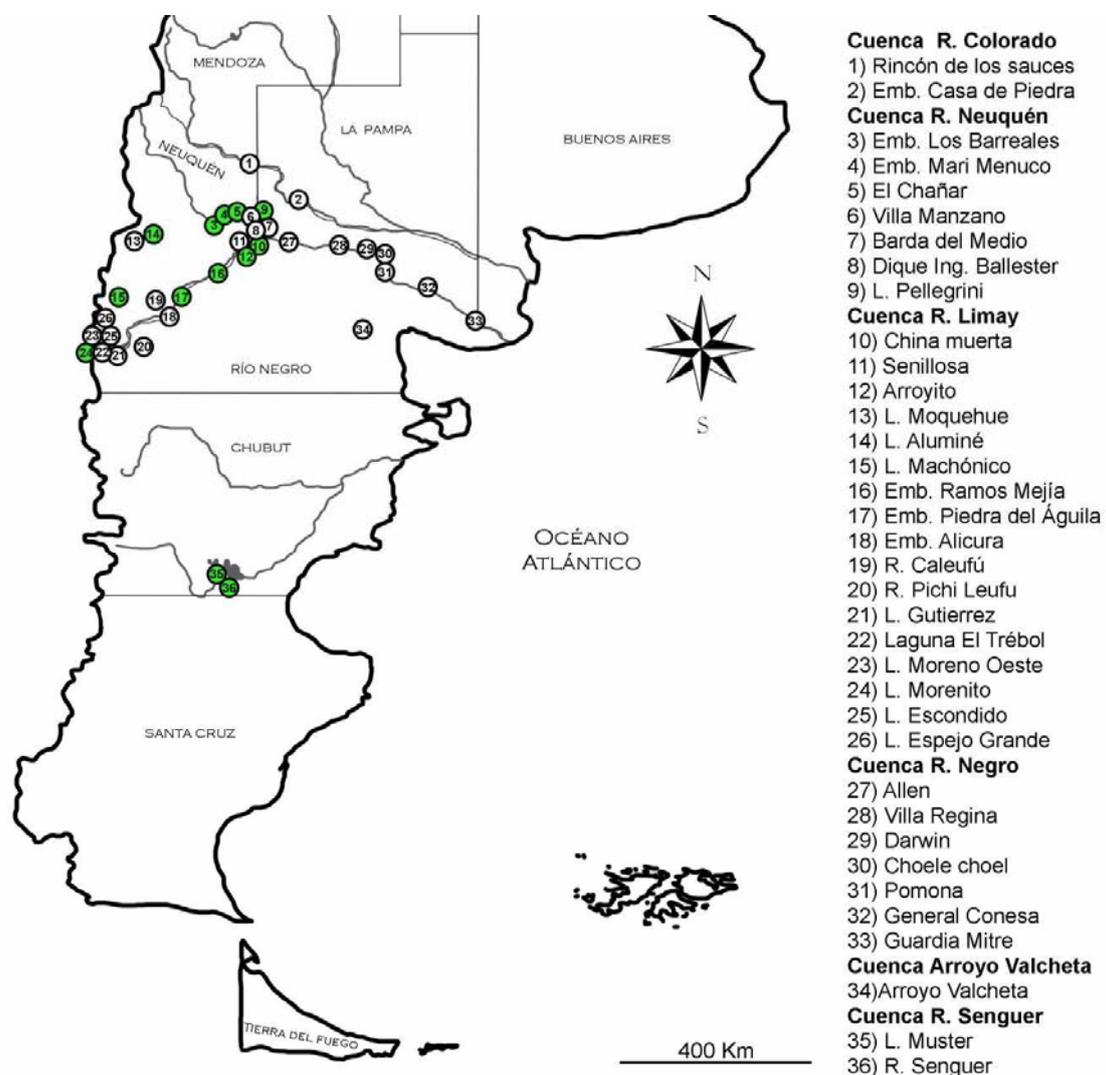


Figura 2.2: Mapa indicando los ambientes muestreados pertenecientes a las cuencas de los ríos Colorado, Neuquén, Limay, Negro, Senguer y al Arroyo Valcheta. En verde se indican los ambientes con presencia de *Ergasilus yandemontei*.

CAPÍTULO 2 – Resultados

Un total de 2036 peces correspondientes a 17 especies y 8 órdenes fueron revisados bajo lupa binocular. Seis especies de peces (*H. macraei*, *G. maculatus*, *O. mykiss*, *O. bonariensis*, *O. hatcheri* y *P. trucha*), pertenecientes a 5 órdenes, fueron registradas como hospedadoras para el copépodo (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Ambientes muestreados pertenecientes a las cuencas de los ríos Colorado, Neuquén, Limay, Negro, Senguer y al Arroyo Valcheta con presencia de *Ergasilus yandemontei*. Se detallan los ambientes muestreados y sus cuencas, las especies de peces, el Orden al cual pertenecen, el tamaño de la muestra (n) y la presencia o ausencia de *E. yandemontei* (P/A) En la columna sitio se indica el número de ambiente que se le asignó en la Figura 2.2. En negrita se indican las especies hospedadoras que presentaron infección.

Cuenca	Sitio	Hospedador	Orden	n	Ergasilus P/A
R. Neuquén	3) Emb. Los Barreales	<i>C. interruptus</i>	Characiformes	6	A
		<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	6	P
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	11	P
		<i>C. decemmaculatus</i>	Cyprinodontiformes	16	A
		<i>J. lineata</i>	Cyprinodontiformes	4	A
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	4	P
	4) Emb. Mari Menuco	<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	14	P
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	13	P
	5) El Chañar	<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	1	A
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	3	P
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	3	P
	9) L. Pellegrini	<i>C. carpio</i>	Cypriniformes	18	A
		<i>C. interruptus</i>	Characiformes	36	A
		<i>C. paleatus</i>	Siluriformes	6	A
		<i>O. bonariensis</i>	Atheriniformes	3	P
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	23	P
		<i>C. decemmaculatus</i>	Cyprinodontiformes	34	A
		<i>J. lineata</i>	Cyprinodontiformes	129	A
	<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	77	P	

CAPÍTULO 2 – Resultados

Cuenca	Sitio	Hospedador	Orden	n	Ergasilus P/A
R. Limay	10) China muerta	<i>C. carpio</i>	Cypriniformes	7	A
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	1	A
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	11	P
	12) Arroyito	<i>C. carpio</i>	Cypriniformes	4	A
		<i>G. maculatus</i>	Galaxiiformes	8	A
		<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	3	A
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	15	P
		<i>J. lineata</i>	Cyprinodontiformes	3	A
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	2	A
	14) L. Aluminé	<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	9	P
	15) L. Machónico	<i>G. maculatus</i>	Galaxiiformes	15	P
		<i>S. trutta</i>	Salmoniformes	4	A
		<i>S. fontinalis</i>	Salmoniformes	3	A
		<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	1	A
	16) Emb. Ramos Mejía	<i>S. salar</i>	Salmoniformes	5	A
		<i>S. trutta</i>	Salmoniformes	2	A
		<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	3	A
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	10	P
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	9	P
	17) Emb. Piedra del Águila	<i>S. trutta</i>	Salmoniformes	18	A
		<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	10	A
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	4	A
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	5	P
	24) L. Morenito	<i>G. maculatus</i>	Galaxiiformes	646	P
<i>P. trucha</i>		Centrarchiformes	21	P	
R. Senguer	35) L. Muster	<i>O. mykiss</i>	Salmoniformes	12	P
		<i>O. hatcheri</i>	Atheriniformes	10	P
		<i>P. trucha</i>	Centrarchiformes	22	P
	36) R. Senguer	<i>H. macraei</i>	Siluriformes	7	P

Ocurrencia de *Ergasilus yandemontei* en relación a factores ambientales

De un total de 37 ambientes de agua dulce de Patagonia seleccionados de muestreos propios y de la literatura, *E. yandemontei* estuvo presente en 11 lagos, pertenecientes a las cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Senguer. De

todos los ambientes, en 25 hay presencia de macrófitas; en 25 está presente la especie *P. trucha*, en 14 *O. hatcheri*, en 29 *G. maculatus* y en 34 *O. mykiss* (Tabla 2.2). Al analizar gráficamente las variables en relación a la presencia/ausencia del copépodo en el ambiente, se observaron diferencias entre lagos con y sin *E. yandemontei* para el área, la latitud, la longitud, y para la presencia de *P. trucha*, *O. hatcheri* y *G. maculatus*. Con respecto al área, se observó que *E. yandemontei* estuvo presente en ambientes con mayor área que aquellos donde no se registró su presencia, es decir que el 50% de los ambientes tuvo áreas mayores a 200 Km² aproximadamente (Figura 2.3 A). Respecto a las coordenadas, *E. yandemontei* estuvo presente con mayor frecuencia en ambientes al noreste del área de muestreo (Figura 2.3 B, C). Con respecto a la composición del ensamble de peces, se observó una relación positiva entre la presencia de *E. yandemontei* y la presencia de perca y pejerrey (Figura 2.3 D, E), y una relación negativa con la presencia de puyen chico (Figura 2.3 F).

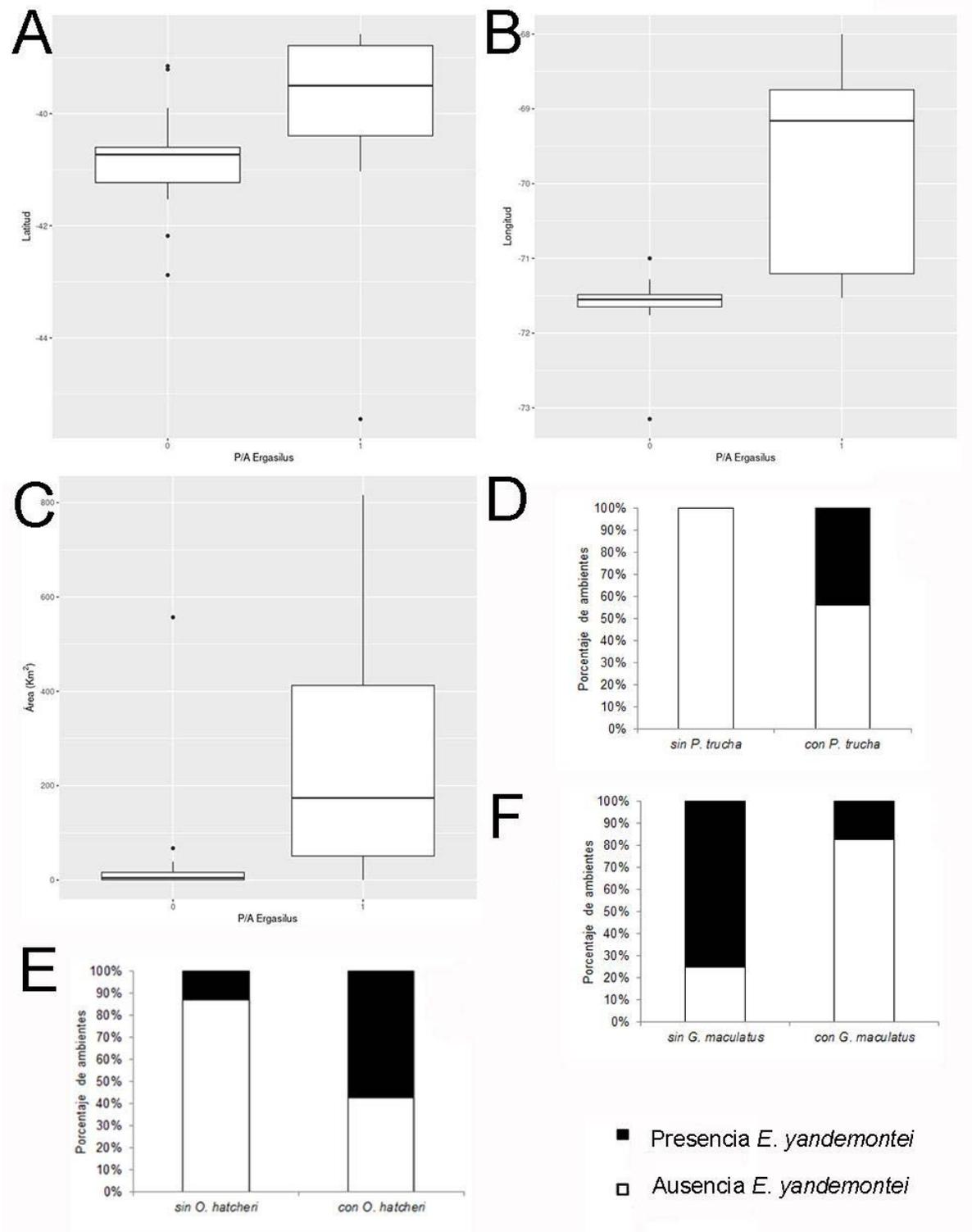


Figura 2.3: Presencia y ausencia de *E. yandemontei* en función de: A) latitud, B) longitud, C) área, D) presencia de *P. trucha*, E) presencia de *O. hatcheri* y F) presencia de *G. maculatus*.

Los análisis previos a los GLZ mostraron que ninguno de los pares de variables predictoras analizadas presentó colinealidad. Mediante el Criterio de

CAPÍTULO 2 – Resultados

Información de Akaike (CIA) se compararon 7 modelos, el primero incluyó todas las variables predictoras (CIA=28,0). En el segundo se excluyó la cuenca dado que la mayoría de los lagos pertenecen a la cuenca del Limay y se excluyó la presencia de *O. mykiss* dado que esta especie está presente en prácticamente todos los ambientes (CIA=18,0). En el tercer modelo se excluyeron, además, las variables continuas (latitud, longitud, y profundidad) (CIA=32,5). La latitud y la longitud fueron excluidas porque la mayoría de los lagos muestreados están sobre la cordillera y concentrados en los parques nacionales Lanín y Nahuel Huapi. En el cuarto, quinto, sexto y séptimo modelo, se incluyeron, por separado, las siguientes variables predictoras: presencia de *O. hatcheri* (CIA=9,9), presencia de *G. maculatus* (CIA=9,6), presencia de *P. trucha* (CIA=7,9) y área (CIA=74,0). El mejor modelo incluyó sólo la presencia de *P. trucha* y otros 2 modelos que tuvieron un Δ CIA menor a 2 unidades y fueron considerados competitivos: el que incluyó sólo la presencia de *G. maculatus* y el que incluyó sólo la presencia de *O. hatcheri*. De estos 3 modelos más parsimoniosos, las variables presencia de *O. hatcheri* con asociación directa y *G. maculatus* con asociación inversa fueron los factores que afectaron significativamente la ocurrencia de *E. yandemontei* (Tabla 2.3).

Tabla 2.2: Tabla de presencia/ausencia de *E. yandemonti* en los 37 ambientes lénticos, y sus características ambientales y ensamblajes de peces (Ortubay et al. 1994; Aigo et al. 2008; Viozzi et al. 2009;).

Sitio	Latitud	Longitud	Profundidad	Área	Cuenca	Macrófitas	<i>P. trucha</i>	<i>O. hatcheri</i>	<i>G. maculatus</i>	<i>O. mykiss</i>	<i>E. yandemonti</i>
Los Barreales	38°35'	68°50'	120	413,1	Neuquén	0	1	1	0	1	1
Mari Menuco	38°36'	68°37'	140	173,9	Neuquén	0	1	1	0	1	1
Pellegrini	38°40'	68°00'	18	112	Neuquén	1	1	1	0	1	1
Alicura	40° 40'	71° 00'	110	67,5	Limay	0	1	1	1	1	0
Aluminé	38°55'	71°10'	165	60,58	Limay	1	1	0	0	1	1
Arroyito	39°14'	68°40'	7.7	41,46	Limay	1	1	1	0	1	1
Bailey Willis	40°37'	71°39'	10	0,5	Limay	1	0	0	1	1	0
Ceferino	40°38'	71°42'	9	0,1	Limay	1	0	0	1	0	0
Correntoso	40°40'	71°40'	87.2	19,78	Limay	0	1	0	1	1	0
Currue Chico	39°54'	71°20'	20	0,51	Limay	1	1	0	0	1	0
El Trébol	41°04'	71°30'	12	0,3	Limay	1	0	0	1	1	0
Escondido	40°14'	71°33'	8.3	0,08	Limay	1	1	0	1	0	0
Espejo	40°38'	71°45'	245	38,83	Limay	1	1	0	1	1	0
Espejo Chico	40°36'	71°42'	100	0,45	Limay	1	1	0	1	1	0
Ezequiel Ramos Mexía	39°30'	69°00'	24.7	816	Limay	0	1	1	1	1	1
Falkner Villarino	40°27'	71°32'	120	15,98	Limay	1	1	0	1	1	0
Filo Hua hum	40°28'	71°15'	240	412	Limay	1	1	0	1	1	1
Gutiérrez	41°05'	71°25'	111	16,4	Limay	0	0	0	1	1	0
Larga	40°54'	71°33'	20	0,5	Limay	1	0	1	1	1	0
Machónico	40°20'	71°29'	20	1,45	Limay	1	1	0	1	1	1
Meliquina	40°23'	71°17'	90	13,93	Limay	0	0	0	1	1	0
Morenito	41°02'	71°32'	12	0,26	Limay	1	1	1	1	1	1

CAPÍTULO 2 – Resultados

Moreno	41°05'	71°32'	112	11,34	Limay	1	1	1	1	1	0
Nahuel Huapi	41°03'	71°25'	464	557	Limay	0	1	1	1	1	0
Ñorquinco	39°09'	71°17'	87.2	7,09	Limay	0	1	0	1	1	0
Patagua	40°46'	71°36'	3.6	1,1	Limay	1	0	1	1	1	0
Piedra del Águila	40°20'	70°10'	41	305	Limay	1	1	1	1	1	1
Piré	40°42'	71°39'	15	0,244	Limay	1	1	0	1	1	0
Redonda	40°53'	71°33'	20	0,009	Limay	1	0	0	1	0	0
Tromen	39°13'	73°09'	1.5	0,224	Limay	0	1	1	1	1	0
Guillermo	41°22'	71°29'	107.1	6,5	Manso	0	0	0	1	1	0
Los Moscos	41°21'	71°36'	50	2,3	Manso	1	0	0	1	1	0
Roca	41°22'	71°46'	80	3,82	Manso	1	0	0	1	1	0
Mascardi	41°17'	71°38'	218	39,2	Manso	1	0	0	1	1	0
Steffen	41°31'	71°33'	77	5,39	Manso	1	1	0	1	1	0
Epuyen	42°11'	71°30'	148	17,4	Puelo	0	1	0	0	1	0
Musters	45°27'	69°10'	15	414	Senguer	1	1	1	0	1	1

Tabla 2.3: Resultados del Modelo Lineal Generalizado, utilizando presencia/ausencia de *E. yandemontei* como variable de respuesta y las variables ambientales y los ensamblajes de peces como predictores. En rojo se indican las variables que explican significativamente la presencia de *E. yandemontei*.

Modelo	CIA	Coefficiente	Wald	p
<i>P. trucha</i>	7,67	22,33	0,00	0,99
<i>G. maculatus</i>	9,63	-2,67	7,83	0,005
<i>O. hatcheri</i>	9,96	2,18	7,07	0,008

Estatus de las especies hospedadoras

Niveles de infección y gravidez

En la cuenca del río Neuquén, en los Embalses Los Barreales y Mari Menuco y en el Lago Pellegrini, los valores más altos de infección fueron registrados para las especies nativas *O. hatcheri* y *P. trucha*. En ambos hospedadores cerca del 50 % de los copépodos presentaban sacos ovíferos. En el lago Morenito (cuenca del río Limay) los valores más altos de infección se observaron para *P. trucha*; en esta especie más del 50% de los copépodos presentaron huevos. Con respecto a la cuenca del río Senguer, la prevalencia más alta (mayor al 60%) fue registrada para la especie invasora *O. mykiss*, sin embargo no se registraron hembras grávidas en esta especie de pez. La intensidad media más alta fue observada para *O. hatcheri* (Tabla 2.4). Unos pocos copépodos aislados de *P. trucha* y *O. hatcheri* presentaron sacos ovíferos.

La especie hospedadora que mostró los niveles de infestación más altos fue *O. hatcheri*, alcanzando un máximo de 89,3 % en los Embalses Los Barreales y Mari Menuco y una intensidad media de 92 en la cuenca del río Senguer. La segunda especie que mostró valores altos de prevalencia (71%) e intensidad media (41) fue *P. trucha*, a su vez esta especie fue la que presentó el mayor porcentaje de copépodos grávidos (80,9 %).

CAPÍTULO 2 – Resultados

Tabla 2.4: Niveles de infección de diferentes especies de peces en 4 ambientes acuáticos de Patagonia. Se indica el tamaño de muestra (**N**), la prevalencia % (**P**), la intensidad media (**IM**), el total de copépodos aislados, el porcentaje de copépodos con sacos ovíferos y el porcentaje sin sacos ovíferos. (Los valores de infección más altos se encuentran subrayados).

Cuenca y ambientes	Especie Hospedadora	N	P (%)	IM	Total Copépodos	%Con Huevos	%Sin Huevos
R. Neuquén (Emb. Los Barreales, Emb. Mari Menuco)	<i>C. interruptus</i>	6	0	-	0	0	0
	<i>O. hatcheri</i>	28	<u>89,3</u>	7	176	32,5	<u>66,5</u>
	<i>C. decemmaculatus</i>	16	0	-	0	0	0
	<i>O. mykiss</i>	6	16,7	3	3	0	<u>100</u>
	<i>J. lineata</i>	4	0	-	0	0	0
	<i>P. trucha</i>	20	55	<u>41</u>	<u>450</u>	<u>80,9</u>	19,1
R. Neuquén (L. Pellegrini)	<i>C. carpio</i>	18	0	-	0	0	0
	<i>C. interruptus</i>	31	0	-	0	0	0
	<i>C. paleatus</i>	6	0	-	0	0	0
	<i>O. bonariensis</i>	3	1/3	1	1	0	1
	<i>O. hatcheri</i>	16	<u>81,3</u>	<u>17</u>	<u>227</u>	49,5	20,5
	<i>C. decemmaculatus</i>	33	0	-	0	0	0
	<i>J. lineata</i>	93	0	-	0	0	0
	<i>P. trucha</i>	17	52,9	6	53	<u>50,9</u>	<u>49,1</u>
R. Limay (L. Morenito)	<i>G. maculatus</i>	109	16,5	2	33	30,3	<u>69,7</u>
	<i>P. trucha</i>	14	<u>71,4</u>	<u>20</u>	<u>201</u>	<u>56,2</u>	43,8
R. Senguer (Lago Musters, Río Senguer)	<i>H. macraei</i>	7	14,3	1	1	0	<u>100</u>
	<i>O. hatcheri</i>	13	38,5	<u>92</u>	<u>459</u>	0,4	99,6
	<i>O. mykiss</i>	12	<u>66,7</u>	23	187	0	<u>100</u>
	<i>P. trucha</i>	22	36,4	50	398	<u>1</u>	99

Morfometría

Las longitudes totales de los copépodos de los hospedadores de los 4 ambientes presentaron diferencias significativas $F(7, 107)=13,01$, $p<0,001$. Cuando se comparan los copépodos de todos los peces y de todos los ambientes se puede observar que las percas del lago Musters tienen copépodos más pequeños que los de las percas de otros ambientes y que los de las otras especies de peces (Fig. 2.4; Tabla 2.5). Además, cuando se comparan los hospedadores dentro de cada ambiente, las percas son las que tienen los copépodos más pequeños (Fig. 2.4; Tabla 2.5). En el lago Musters, los copépodos de *O. hatcheri* y *O. mykiss* presentaron una longitud

significativamente mayor que los parásitos de *P. trucha* (Fig. 2.4; Tabla 2.5). En el lago Morenito, los copépodos de *G. maculatus* fueron significativamente más grandes que los de *P. trucha* (Fig. 2.4; Tabla 2.5). Los ejemplares de los ambientes del Río Neuquén (Lago Pellegrini y Embalse Mari Menuco) no mostraron diferencias significativas entre sí (Fig. 2.4; Tabla 2.5).

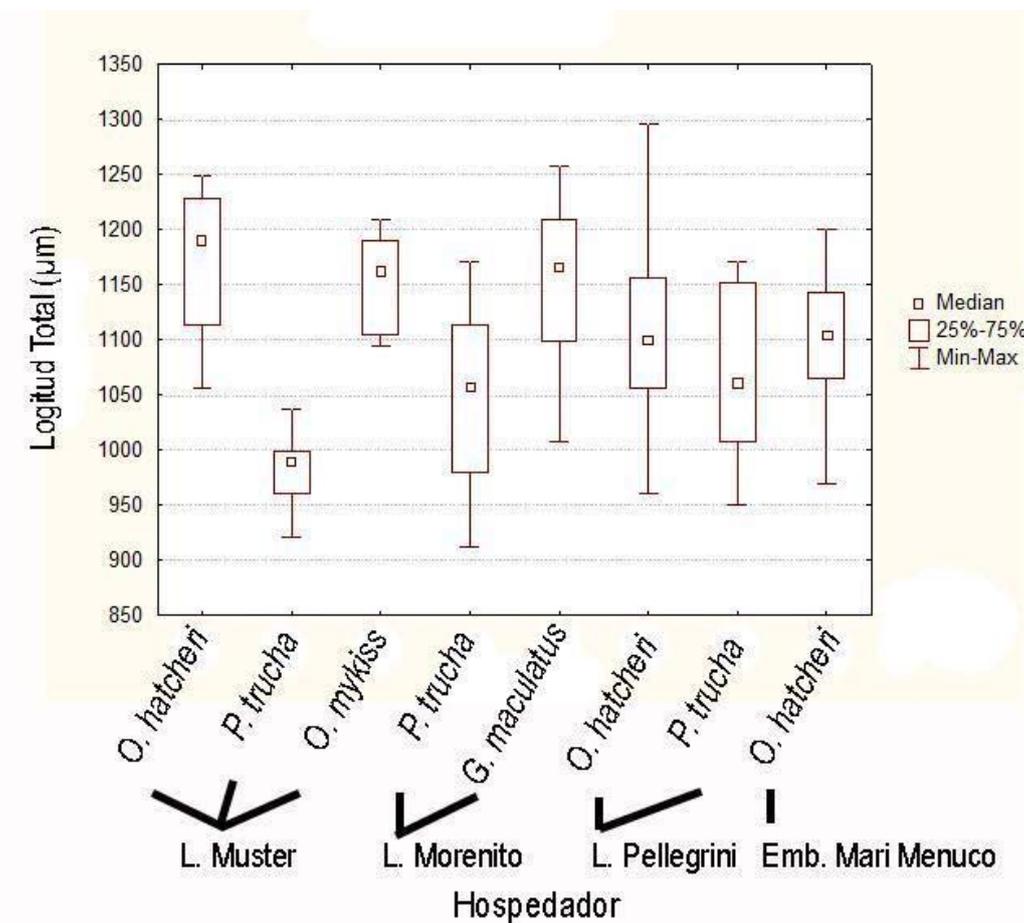


Figura 2.4: Longitud Total de copépodos provenientes de 4 ambientes acuáticos (Lagos Musters, Morenito, Pellegrini y Mari Menuco) parasitando las especies *G. maculatus*, *O. hatcheri*, *O. mykiss* y *P. trucha*.

CAPÍTULO 2 – Resultados

Tabla 2.5: Resultados de los test a posteriori entre las longitudes de *E. yandemontei* de hospedadores de 4 sitios (Lago Musters: **1.** *O. hatcheri* (O.h), **2.** *P. trucha* (P.t) y **3.** *O. mykiss* (O.m); Lago Morenito: **4.** *P. trucha* (P.t), **5.** *G. maculatus* (G.m); Lago Pellegrini: **6.** *O. hatcheri* (O.h) y **7.** *P. trucha* (P.t); Emb. Mari Menuco: **8.** *O. hatcheri* (O.h). En rojo se indican las diferencias significativas.

	O. h Musters	P. t Musters	O. m Musters	P. t Morenito	G. m Morenito	O. h Pellegrini	P. t Pellegrini	O. h Mari Menuco
1		0,00000	0,572727	0,000001	0,382244	0,015577	0,000101	0,011194
2			0,000000	0,016688	0,000000	0,000001	0,001210	0,000162
3				0,000129	0,879240	0,124667	0,003831	0,074234
4					0,000006	0,005251	0,301930	0,058742
5						0,084682	0,000805	0,052008
6							0,094076	0,623715
7								0,335652
8								

Las longitudes del segmento 1 de la antena mostraron diferencias significativas $F(7, 107) = 11,69$, $p < 0,001$ entre los copépodos de los distintos peces y ambientes. Comparando todos los peces y los sitios, los copépodos de las percas del lago Musters presentaron longitudes del segmento 1 de la antena, significativamente mayores que el resto (Figura 2.5; Tabla 2.6). En el lago Musters los copépodos de *P. trucha* presentaron el segmento 1 de la antena significativamente más grandes que los de *O. hatcheri* y *O. mykiss* (Figura 2.5; Tabla 2.6). En el lago Morenito los copépodos no presentaron diferencias significativas en el segmento 1 de la antena entre hospedadores (Figura 2.5; Tabla 2.6). En el lago Pellegrini y en el Embalse Mari Menuco los copépodos no presentaron diferencias significativas en el segmento 1 de la antena (Figura 2.5; Tabla 2.6).

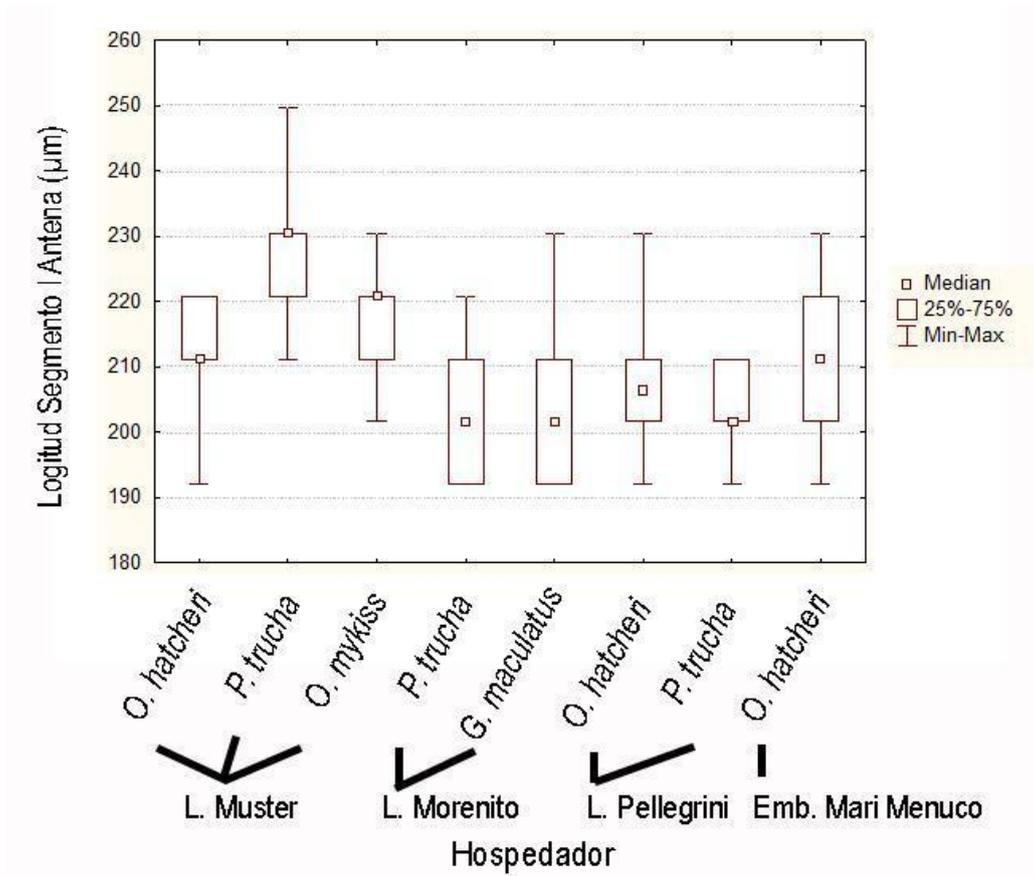


Figura 2.5: Longitud del segmento I de la antena de copépodos provenientes de 4 ambientes acuáticos parasitando a las especies *G. maculatus*, *O. hatcheri*, *O. mykiss* y *P. trucha*.

CAPÍTULO 2 – Resultados

Tabla 2.6: Resultados de los test a posteriori entre las longitudes del segmento I de la antena de *E. yandemontei* de hospedadores de 4 ambientes acuáticos (Lago Musters: **1.** *O. hatcheri* (O.h), **2.** *P. trucha* (P.t) y **3.** *O. mykiss* (O.m); Lago Morenito: **4.** *P. trucha* (P.t), **5.** *G. maculatus* (G.m); Lago Pellegrini: **6.** *O. hatcheri* (O.h) y **7.** *P. trucha* (P.t); Emb. Mari Menuco: **8.** *O. hatcheri* (O.h). En rojo se indican los valores significativos.

	O. h Musters	P. t Musters	O. m Musters	P. t Morenito	G. m Morenito	O. h Pellegrini	P. t Pellegrini	O. h Mari Menuco
1		0,000300	0,442590	0,000663	0,003913	0,038909	0,004075	0,306462
2			0,015243	0,000000	0,000000	0,000000	0,000000	0,000043
3				0,000239	0,001235	0,011134	0,001256	0,110689
4					0,477577	0,161536	0,675382	0,052247
5						0,447176	0,810951	0,155561
6							0,355715	0,446765
7								0,126695
8								

Las longitudes del segmento 2 de la antena mostraron diferencias significativas $F(7, 107) = 8,47$, $p < 0,001$, entre los copépodos de los distintos peces y ambientes. Comparando todos los peces y los sitios, los copépodos de las percas del lago Musters presentaron longitudes del segmento 2 de la antena, significativamente mayores que el resto (Figura 2.6; Tabla 2.7). En el lago Musters las percas presentaron el segundo segmento de la antena significativamente más largo que *O. hatcheri* y *O. mykiss* mientras que *O. hatcheri* presentó valores significativamente más grandes que *O. mykiss* (Figura 2.6; Tabla 2.7). En el lago Morenito los copépodos de las percas presentaron valores significativamente mayores que los de *G. maculatus* (Figura 2.6; Tabla 2.7). En los ambientes del río Neuquén no se detectaron diferencias entre los copépodos (Figura 2.6; Tabla 2.7).

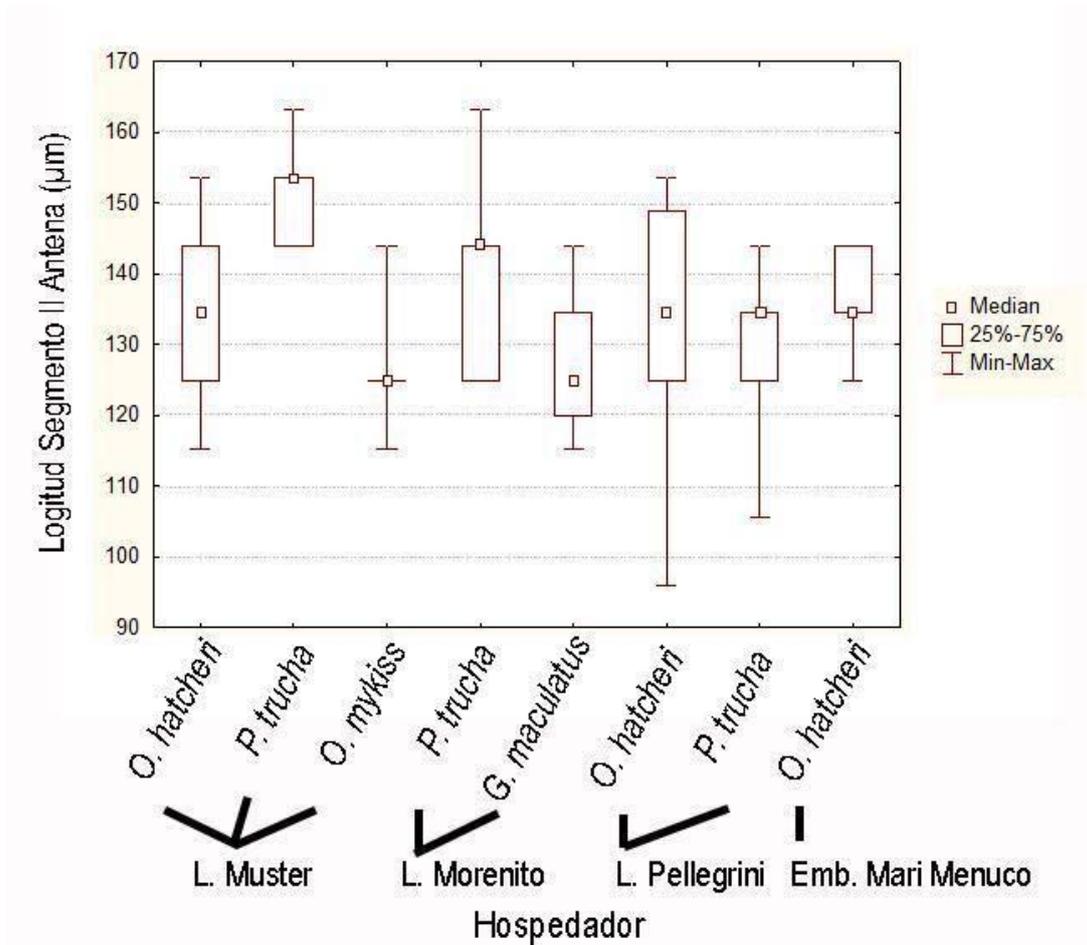


Figura 2.6: Longitud del segmento II de la antena de copépodos provenientes de 4 ambientes acuáticos parasitando a las especies *G. maculatus*, *O. hatcheri*, *O. mykiss* y *P. trucha*.

CAPÍTULO 2 – Resultados

Tabla 2.7: Resultados de los test a posteriori entre las longitudes del segmento II de la antena de *E. yandemontei* de hospedadores de 4 ambientes acuáticos (Lago Musters: **1.** *O. hatcheri* (O.h), **2.** *P. trucha* (P.t) y **3.** *O. mykiss* (O.m); Lago Morenito: **4.** *P. trucha* (P.t), **5.** *G. maculatus* (G.m); Lago Pellegrini: **6.** *O. hatcheri* (O.h) y **7.** *P. trucha* (P.t); Emb. Mari Menuco: **8.** *O. hatcheri* (O.h).

	O. h Musters	P. t Musters	O. m Musters	P. t Morenito	G. m Morenito	O. h Pellegrini	P. t Pellegrini	O. h Mari Menuco
1		0,000059	0,034825	0,585795	0,012577	0,862371	0,411333	0,852891
2			0,000000	0,000270	0,000000	0,000023	0,000003	0,000834
3				0,009114	0,932083	0,046602	0,166758	0,040084
4					0,001724	0,463823	0,168703	0,780333
5						0,018183	0,110670	0,020331
6							0,506302	0,736036
7								0,369709
8								

DISCUSIÓN

De los 36 cuerpos de agua dulce muestreados, *E. yandemontei* estuvo presente en 13 ambientes de diferentes cuencas de vertiente Atlántica de la Patagonia (Ríos Limay, Neuquén y Senguer), abarcando un amplio rango latitudinal desde los 38°S hasta los 45°S. El copépodo fue registrado principalmente en ambientes lénticos, con características ambientales variadas, incluyendo lagos profundos y oligotróficos de origen glaciar y lagos someros de estepa, mostrando gran tolerancia a distintas condiciones ambientales. La preferencia por ambientes lénticos, sin corrientes, puede explicarse porque las condiciones ambientales que ofrecen los lagos para los estadios de vida libre del copépodo son mejores que las de los ríos. En el caso de *E. yandemontei*, la especie estuvo ausente en todo el río Negro y en los tramos fuera de los embalses del río Neuquén y del Limay. El flujo unidireccional del río y la deriva en los sistemas lóticos influyen en la dinámica y la distribución de algunos parásitos, como se ha probado para los trematodes que tienen estadios de vida libre (Blasco-Costa et al. 2013). Sin embargo, Cardón et al. (2011) encontraron que la carga de copépodos ectoparásitos en tramos de distinto orden de río no fue afectado por los factores ambientales sino por factores relacionados con el hospedador.

Ergasilus yandemontei fue registrado en 6 especies de peces pertenecientes a 5 órdenes, los nativos *H. macraei*, *O. hatcheri*, *P. trucha* y *G. maculatus* y los introducidos *O. mykiss* y *O. bonariensis*, los cuales ocupan diferentes posiciones en la cadena trófica y son distantes filogenéticamente mostrando que *E. yandemontei* es un parásito generalista en cuanto a su hospedador y no se ajusta con las hipótesis de la afinidad filogenética ni de la similitud ecológica de los hospedadores. Esto concuerda con el tipo de especificidad observada en muchos ergasilidos, que son poco específicos respecto a su hospedador y además tolerantes a un amplio rango de condiciones ambientales (Piasecki et al. 2004; Eaves et al. 2014). Algunas especies, sin embargo, pueden presentar una preferencia por peces de una determinada familia, o por hospedadores con comportamientos o hábitats similares. Por ejemplo *E. coatiarus*, posee una preferencia por peces de la familia Cichlidae (Mathews et al. 2018). En cambio los hospedadores de *E.*

yandemontei pertenecen a distintos órdenes y tienen diferentes comportamientos y hábitats, por ejemplo *P. trucha* es un depredador tope que frecuenta el fondo de los lagos para alimentarse, tanto en zonas litorales como profundas (Crichigno et al. 2014), *O. hatcheri* es un pez pelágico, que se distribuye en embalses, lagos y ríos de vertiente Atlántica y Pacífica (Cussac et al. 2008). Su dieta es omnívora e incluye algas, invertebrados del zooplacton, caracoles e insectos (Miquelarena et al. 1997). *Galaxias maculatus* es el pez presa más común en las comunidades de peces que habitan los lagos andinos (Pascual et al. 2007), encontrándose generalmente en zonas litorales, con migraciones ontogenéticas en lagos profundos sin macrófitas que ofrezcan refugio (Barriga et al. 2002). Aunque *E. yandemontei* es un parásito generalista, existen preferencias por algunos hospedadores. Los mayores valores de infección y el porcentaje de hembras grávidas se observan en el pejerrey patagónico y la perca, los que sustentarían las poblaciones del parásito, pudiendo considerarse que su estatus es el de hospedadores principales. Aunque si se consideran las abundancias relativas de los peces, es posible que el puyen chico, la especie más abundante en los lagos andino patagónicos, tenga un rol importante en el ciclo de vida de *E. yandemontei* es decir, aunque presentan valores de infección muy bajos, la abundancia del hospedador compensaría estos valores, pudiendo producir, a nivel poblacional una cantidad de embriones comparable a la que producen el pejerrey y la perca. Esto ha sido probado en un análisis de la población componente del acantocéfalo *Acanthocephalus tumescens* en todos los peces del ensamble del Lago Moreno (Rauque et al. 2003).

La infección en las otras especies (*O. bonariensis*, *H. macraei* y *O. mykiss*) o bien presentan bajos valores de infección (*H. macraei*), y/o no presentan hembras grávidas (*H. macraei* y *O. mykiss*) o bien tienen una distribución acotada (*O. bonariensis*) por lo que no serían hospedadores que puedan sustentar a las poblaciones del parásito. Si bien *O. mykiss* está presente en prácticamente todos los ambientes de la Patagonia, el copépodo se registró parasitando a este salmónido introducido sólo en 3 ambientes (Los Barreales, Lago Aluminé y Musters) y sin hembras grávidas. Esta especie tampoco podría sustentar a las poblaciones del parásito y es posible que la infección en estos lagos se deba a la alta abundancia de los hospedadores

principales que alcanzan porcentajes relativos en el ensamble de peces de entre 60 y 90% para percas y de entre 23 y 30% para pejerreyes (Aigo et al. 2008). El lago Musters, es un lago somero que no supera los 15 metros de profundidad, en donde se observaron altos valores de infección en truchas arco iris. Es posible que en este ambiente la baja profundidad promueva la infección de estas truchas, dado que tendrían mayores probabilidades de encontrarse con los estadios infectivos de vida libre de *E. yandemontei*. Más muestreos serían necesarios para determinar fehacientemente el rol de *O. mykiss*, *H. macraei* y *O. bonariensis* como hospedadores de *E. yandemontei*. La posibilidad de *E. yandemontei* de infectar a truchas tiene implicancias económicas y sanitarias en la producción piscícola. La trucha Arco iris, es la única especie que se cultiva a gran escala en ambientes de agua dulce de la Patagonia y la mayor producción se da en establecimientos ubicados en la cuenca del río Limay. Si bien nunca ha habido reportes de pérdidas económicas por este copépodo parásito en Patagonia, existen registros en otras partes del mundo de brotes de ergasilidos parásitos que ocasionaron mortandades en criaderos de salmónidos (Johnson et al. 2004) y en consecuencia son considerados una potencial amenaza tanto para peces silvestres como para peces de criadero (Eaves et al. 2014). Ampliar el conocimiento acerca de las infecciones de los copépodos parásitos en peces silvestres y de cultivo, podría permitir entender el desarrollo de posibles epizootias y de esta manera poder desarrollar estrategias que reduzcan los impactos negativos.

La presencia de *O. hatcheri* y *G. maculatus* fueron los factores que afectaron significativamente la presencia de *E. yandemontei* en los cuerpos de agua de Patagonia, dado que la ocurrencia del parásito se asoció positivamente a la presencia de *O. hatcheri* y negativamente a la presencia de *G. maculatus*. Esta asociación con la presencia del pejerrey estaría relacionada con que esta especie de pez es uno de hospedadores principales (con altos valores de infección y porcentajes de hembras grávidas), por lo tanto su presencia en el ambiente favorece el establecimiento y la permanencia de las poblaciones componentes del copépodo. Se puede observar que hay una distribución similar entre la presencia del copépodo y la de *O. hatcheri*, observándose que el hospedador y el parásito se distribuyen preferentemente

en ambientes de estepa. En la mayoría de los lagos andinos de la cabecera del río Limay, los ensambles de peces o no incluyen a *O. hatcheri* o bien su abundancia relativa es muy baja (Aigo et al. 2008; Datos propios). Los pejerreyes, que están ampliamente distribuidos en lagos naturales y artificiales de la estepa patagónica, serían los responsables de la distribución de *E. yandemontei*. La distribución actual del pejerrey ha sido moldeada por eventos geológicos como las glaciaciones del cuaternario que generaron interconexiones entre los ambientes y la homogeneidad genética de las poblaciones (Rueda et al. 2017). Sería necesario explorar nuevos ambientes en las provincias de Santa Cruz, la región de Cuyo, y regiones de Chile que están incluidas en el rango de distribución de *O. hatcheri* y que no han sido aún relevados en prospecciones parasitológicas.

A lo largo de su distribución *E. yandemontei* mostró diferencias morfológicas, en el largo del cuerpo y en el largo de los segmentos de la antena entre las diferentes poblaciones de los distintos hospedadores. En general, los copépodos que infectaron a *P. trucha* fueron más pequeños y con antenas más largas. Por otro lado en algunos ambientes los copépodos de *O. hatcheri* fueron los más grandes, lo que sugiere que este hospedador estaría brindando las condiciones para que el parásito alcance mayores tamaños y por lo tanto produzca mayor cantidad de huevos. Estas variaciones no serían producto de diferencias genéticas sino de variaciones dadas por las condiciones que ofrecen las distintas especies hospedadoras, ya que, a excepción de la hembra adulta, todos los estadios del copépodo son de vida libre y se mezclan en el ambiente, por lo que las diferencias pueden ser producto de plasticidad fenotípica, como ha sido observado para otros parásitos (Wolinska y King 2009; Viney y Dias 2012).

Los copépodos del lago Musters, en especial los de las percas, fueron particularmente distintos a los de los otros ambientes. Estas diferencias podrían explicarse por el aislamiento que presenta este ambiente con respecto al resto, considerando que es un ambiente endorreico y está en el límite sur de la distribución encontrada en este estudio para *E. yandemontei*. Las percas de este lago pertenecen al morfotipo “laevis” o perca de “boca intermedia”, antiguamente considerado como *P. laevis*, mientras que las del resto de los ambientes pertenecen en general al morfotipo “de boca chica” y en menor

medida al “de perca bocona” (Ruzzante et al. 2003; 2011; López-Arbarello 2004; Vega y Viozzi 2016). Si bien los copépodos de peces del lago Musters no difieren en la morfología de las características diagnósticas de los ejemplares de los demás ambientes (Ver Capítulo 1), y fueron determinados como *E. yandemontei*, hacen falta estudios moleculares de filogeografía que ayuden a evaluar estas diferencias en las medidas de estos parásitos para analizar la posibilidad de que se trate de un proceso de especiación alopátrica.

La distribución de *E. yandemontei* y las mejores condiciones para sustentar las poblaciones del parásito parecen estar determinadas por el tipo de ambiente acuático, con preferencia de ambientes lénticos de estepa. Además, la presencia y abundancia relativa de hospedadores principales como el pejerrey y la perca parecen garantizar el mantenimiento de poblaciones abundantes de este copépodo parásito. En conjunto, esta información adquiere relevancia a la hora de elegir lugares de cultivo de truchas ya que el copépodo puede parasitar a *O. mykiss* y podría provocar patologías o mortalidades en cultivos intensivos en balsas-jaula en embalses del río Limay.

CAPÍTULO 3

Ciclo de vida y variación estacional de *Ergasilus yandemontei* en ambientes patagónicos.**INTRODUCCIÓN**

El ciclo de vida de los ergasílicos se caracteriza por presentar una serie de estadios de nauplius, copepoditos y adultos separados por mudas (Kearn 2004) (Figura 3.1). El número de estadios puede diferir según la especie, por ejemplo las especies *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832 y *Ergasilus briani* Markevich, 1933, presentan 6 nauplius, 5 copepoditos y las hembras y machos adultos (Abdelhalim et al. 1991; Alston et al. 1993). Sin embargo, para algunos casos el número de nauplius puede ser menor (Kabata 1979). Los estadios de nauplius son típicamente planctívoros y no sufren muchos cambios durante el desarrollo. En el primer estadio copepodito aparecen las piezas bucales incluyendo las maxílulas y maxilas. Luego de la última muda del quinto estadio copepodito que resulta en los estadios adultos, ocurre la cópula, posteriormente los machos mueren y las hembras fecundadas se vuelven infectivas y se establecen en un hospedador, utilizando a éstos para alimentarse, producir huevos y en muchos casos pasar el invierno (Abdelhalim et al. 1991). El ciclo de vida de los ergasílicos, está acompañado por cambios morfológicos relativamente pequeños en comparación a otros copépodos parásitos como por ejemplo *Lernaea cyprinacea*. La mayoría de las especies de copépodos parásitos con ciclos de vida similares, han sido estudiadas de manera parcial, focalizándose principalmente en las hembras parásitas. Por otro lado, los estudios existentes sobre los ciclos de vida de algunas especies de ergasílicos, a menudo se encuentran fragmentados y existen discrepancias en el número de estadios de nauplius descritos. Es posible que algunas de estas diferencias se deban a condiciones variables de laboratorio bajo las cuales se llevan a cabo los experimentos, o bien a una confusión en la descripción de estadios (Abdelhalim et al. 1991; Alston et al. 1993).

Desde una visión ecológica, poco se sabe acerca de dónde viven estas especies en la columna de agua o qué nichos ecológicos ocupan durante sus

estadios de vida libre. Sin embargo, forman parte del zooplancton, jugando un papel muy importante en las cadenas tróficas de los ecosistemas acuáticos, al ser depredados por peces, siendo un factor que influye en la dinámica del ciclo de vida del parásito (Jelínková et al. 2018).

A lo largo del año, en los ambientes acuáticos, ocurren cambios en la composición del zooplancton, con dinámicas estacionales afectadas principalmente por cambios en los factores abióticos y bióticos, como por ejemplo cambios en el pH, en la temperatura, la presión por parte de peces predadores, etc. (Barker y Cone 2000). En el caso de *E. sieboldi* se ha demostrado que su desarrollo dura entre 10 a 70 días dependiendo de la temperatura del agua. En el centro de Europa, la primera generación alcanza la madurez a mediados de junio y luego a mediados de agosto y mediados de septiembre aparece una segunda generación (Lester y Roubal 1995). Las abundancias de este parásito cambian principalmente por el desarrollo del zooplancton y también por la temperatura del agua, que influye en el desarrollo de los huevos. En general, a una mayor temperatura aumenta el desarrollo de los huevos. En el caso de *Ergasilus celestis* Mueller, 1937 se observó que su abundancia y prevalencia están correlacionadas positivamente con la temperatura y el pH del agua; y además, se registró una correlación negativa con la velocidad de la corriente de agua (Barker y Cone 2000).

En Patagonia, en un estudio de plancton en el lago Escondido, se registraron estadios larvales de vida libre de *E. sieboldi* (actualmente re-descripto como *Ergasilus yandemontei* n. sp., Ver capítulo I), con una mayor abundancia durante las estaciones de primavera, verano y otoño, mostrando una fuerte relación con la estacionalidad del lago (Modenutti y Balseiro 1989). Resultados semejantes fueron registrados en el mismo cuerpo de agua años más tarde por de Monte (1997), quien estudió la parasitosis por ergasílicos en 2 hospedadores (*Galaxias maculatus* y *Percichthys trucha*), observando que el desarrollo del ciclo del parásito a lo largo del año es independiente del hospedador y dependiente de la temperatura del agua.

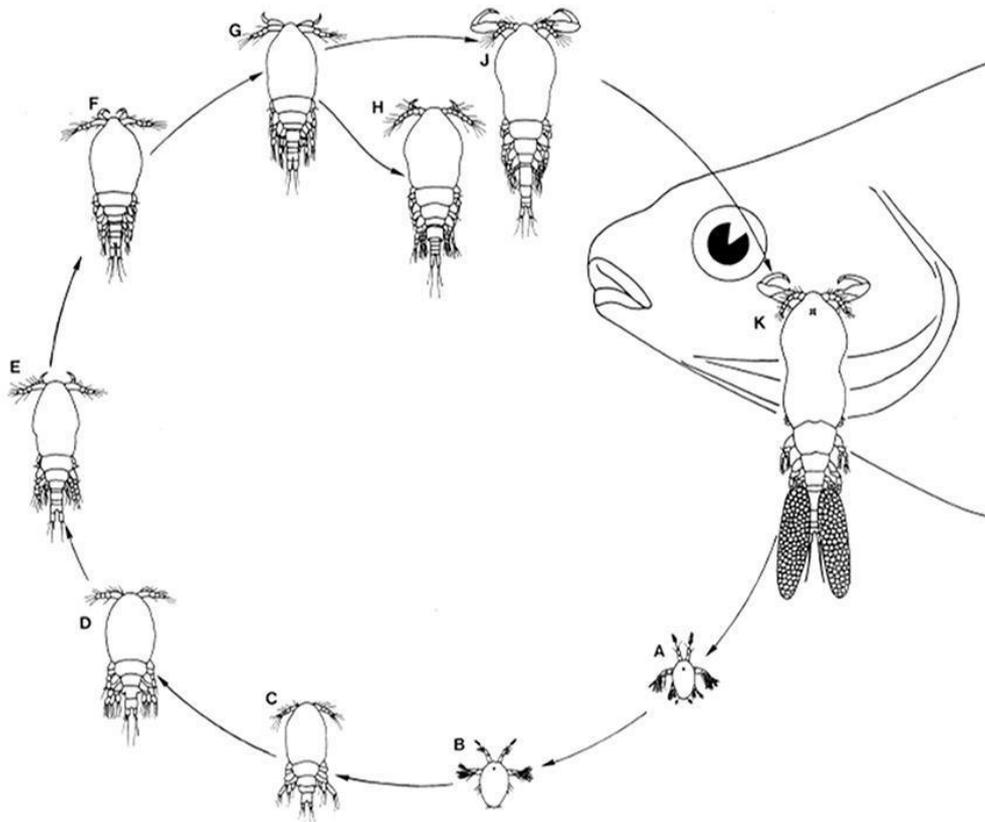


Figura 3.1: Ciclo de vida de *Ergasilus briani*. **A-B:** Nauplius (Sólo se muestran 2 de los 6 estadios); **C-G:** Primer a quinto copepodito; **H.:** Macho adulto; **J.:** Hembra adulta; **K.:** Hembra adulta parásita. (Tomado de Kearns 2004).

OBJETIVO GENERAL

Estudiar el ciclo de vida y los cambios en las cargas parasitarias a lo largo de las estaciones del copépodo *Ergasilus yandemonte* en ambientes de la Patagonia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Describir los estadios tempranos que conforman el ciclo de vida del copépodo mediante el cultivo de huevos en el laboratorio.
- ❖ **B.** Analizar las variaciones de la infección por hembras del copépodo en peces de ambientes andinos y comparar valores de infestación con un lago de estepa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Toma de muestras

Se realizaron muestreos mensuales de la especie *G. maculatus* durante 2017 y 2018 en el lago Morenito y un muestreo de *P. trucha* en el mes de enero del 2019. Por otro lado, en el lago Escondido se tomaron muestras de *G. maculatus* en los meses de abril y octubre de 2016, marzo y septiembre de 2017 y noviembre de 2018 y de *P. trucha* en abril de 2016. Los lagos Escondido y Morenito se encuentran cercanos a la ciudad de Bariloche y poseen registros de *Ergasilus yandemontei* (citado como *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* o *Ergasilus* sp.) (Modenutti y Balseiro 1989; Ortubay et al. 1994; de Monte 1997; Semenas 1999; Viozzi et al. 2009). Se utilizaron redes medio mundo en el caso del Lago Escondido (Fig. 3.2) y trampas con cebo en el lago Morenito para la captura de *G. maculatus*. Las trampas fueron colocadas cerca de la costa y entre los juncos, y colectadas al día siguiente (Fig. 3.3). Además se tomaron muestras de *P. trucha* utilizando redes agalleras, las cuales fueron dejadas por la tarde y retiradas al día siguiente.

Por otro lado se compraron, a pescadores comerciales, ejemplares de *O. hatcheri* y *P. trucha* entre los años 2016 y 2017 del Lago Pellegrini en otoño, primavera y verano. No se obtuvieron peces en invierno debido a la existencia de una veda de pesca comercial impuesta por la Provincia de Río Negro.

Todos los peces fueron llevados al laboratorio en recipientes refrigerados. Se revisaron las branquias, aleta y cavidad opercular, utilizando lupa binocular (Ver Materiales y Métodos Generales). Se registró el número de copépodos por hospedador así como también la presencia/ausencia de sacos ovígeros. Se calcularon valores de infección (Prevalencia, Intensidad Media y Abundancia Media). Se utilizaron tablas de contingencia para evaluar las variaciones estacionales en la prevalencia y el análisis no paramétrico de Kruskal Wallis para evaluar las variaciones estacionales de la abundancia.



Figura 3.2: Lago Escondido, Bariloche, Río Negro. Toma de muestras utilizando red medio mundo.

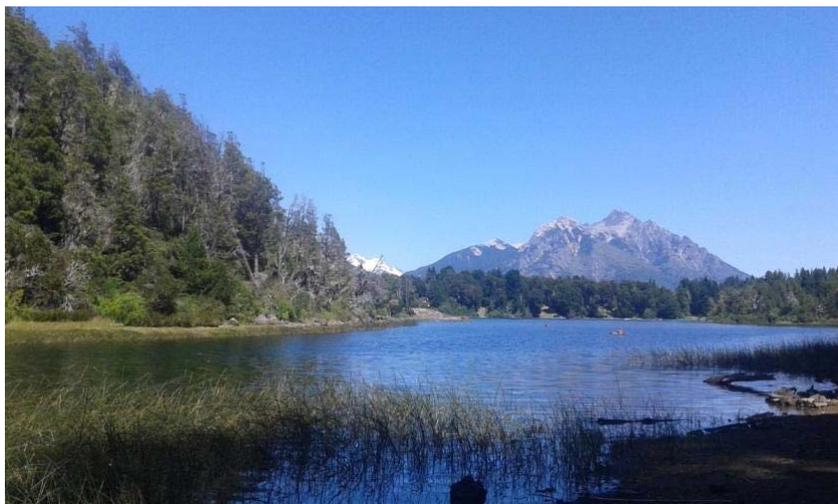


Figura 3.3: Lago Morenito, Bariloche, Río Negro. Zona costera con juncos.

Incubación de Huevos

A partir de hembras grávidas de *E. yandemontei* obtenidas de *G. maculatus* del lago Morenito en el mes de noviembre del año 2018, se aislaron los sacos ovígeros, utilizando agujas de disección. En total se aislaron los sacos de 7 hembras, los cuales fueron colocados suavemente en pequeñas cajas de Petri (2 sacos por caja de Petri) y llevados a una incubadora con agua del lugar de captura, a temperatura y fotoperíodo controlado. Se los mantuvo a

CAPÍTULO 3 – Materiales y Métodos

una temperatura similar a la medida en el lago Morenito en la estación de verano (16°C) y un fotoperíodo de 16 hs luz y 8 hs de oscuridad. Todos los días se realizaron observaciones de los huevos bajo lupa binocular y cambio de agua utilizando una pipeta. Los estadios eclosionados fueron aislados y se realizaron preparados utilizando el medio de Hoyer, además se realizaron dibujos y se tomaron fotografías. Se repitió el mismo procedimiento 2 veces, incubando un total de 14 sacos ovígeros.

RESULTADOS

Morfología estadio Nauplius I

A partir de los sacos ovígeros aislados de las hembras de *E. yandemontei*, sólo se lograron obtener estadios nauplius I (Fig. 3.4). Se continuó con la incubación de los nauplius I, pero no se pudieron obtener los siguientes estadios, dado que a pesar de los intentos por alimentarlos con plancton del lugar de muestreo, los nauplius no continuaron su desarrollo y murieron.

Nauplius I

Cuerpo ovalado (Fig. 3.4 y 3.5), largo promedio $131,6 \pm 4,6 \mu\text{m}$ (rango $127,3\text{--}142,6 \mu\text{m}$; $n=10$); ancho promedio $85,7 \pm 8,4 \mu\text{m}$ (rango $71,25\text{--}97,31 \mu\text{m}$; $n=10$). El extremo anterior forma un rostro corto y redondeado entre las anténulas. En el extremo posterior está presente el órgano caudal (Fig. 3.5). El ano se encuentra en la región ventral cerca del margen posterior. El rami caudal está formado por un par de setas pequeñas y plumosas.

La anténula (Fig. 3.4) es uniramada, con 2 segmentos, el 1er segmento ornamentado con 1 seta; el 2do segmento con 2 setas una larga plumosa y otra corta desnuda.

La antena (Fig. 3.4) es birramosa, el protopodito posee 2 segmentos, la coxa presenta una espina. El exopodito formado por 5 segmentos, los segmentos del 1 al 4 con 1 seta plumosa, el 5to segmento es pequeño y presenta 2 setas plumosas. El endopodito no está segmentado y posee 2 setas distales.

La mandíbula (Fig. 3.4) es birramosa con el protopodito sin segmentar. El exopodito presenta 2 segmentos, el 1er segmento con 1 seta plumosa, el 2do segmento con 2 setas plumosas. El endopodito presenta 2 segmentos, el 1er segmento sin una separación distinguida del protopodito y con 2 setas. El 2do segmento es pequeño y está armado con un elemento en forma de espátula, y 3 setas desnudas.

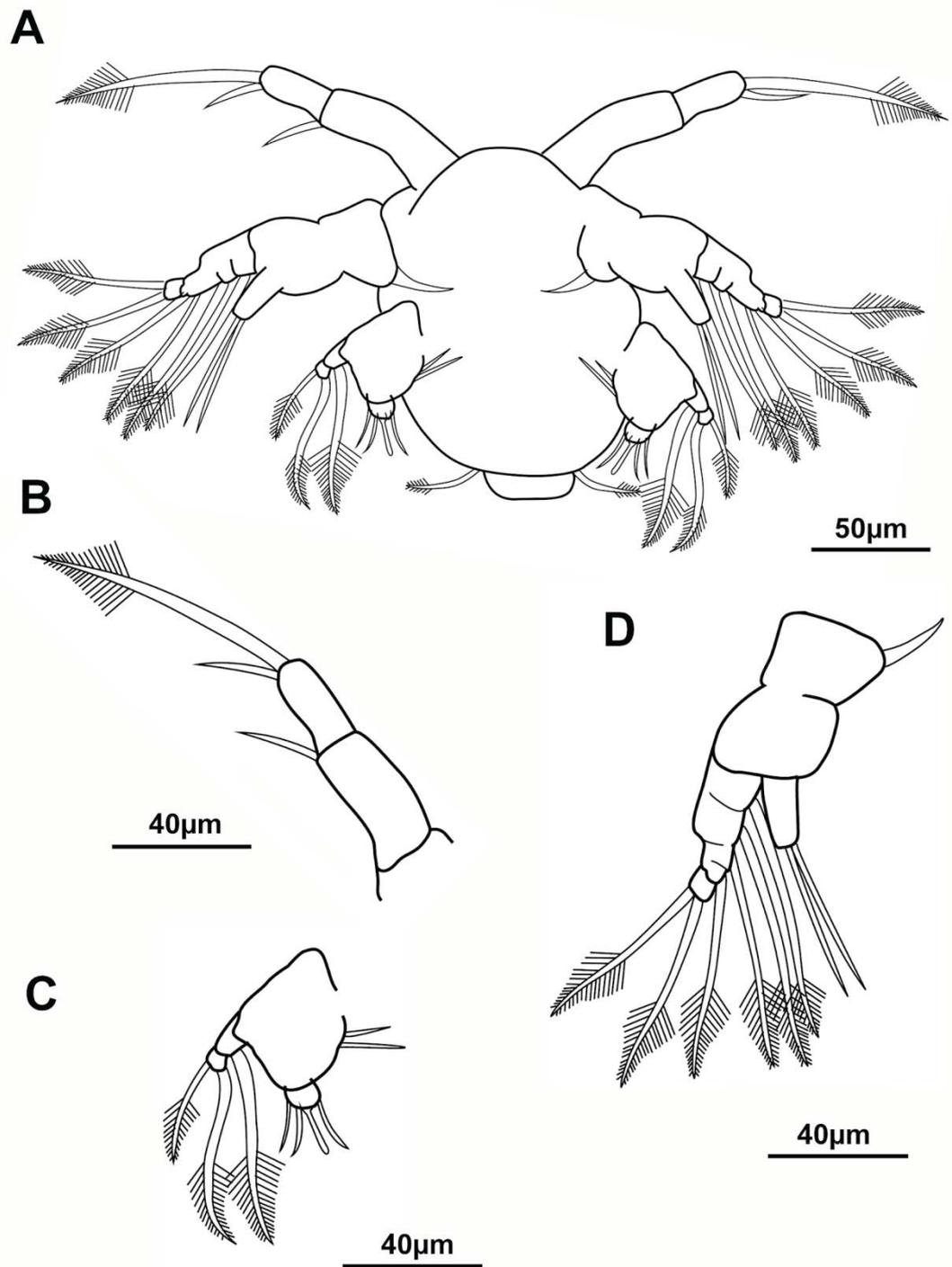


Fig. 3.4: *Ergasilus yandemonteii*; **A.** Nauplius I aspecto general; **B.** Antena; **C.** Mandíbula y **D.** Anténula.

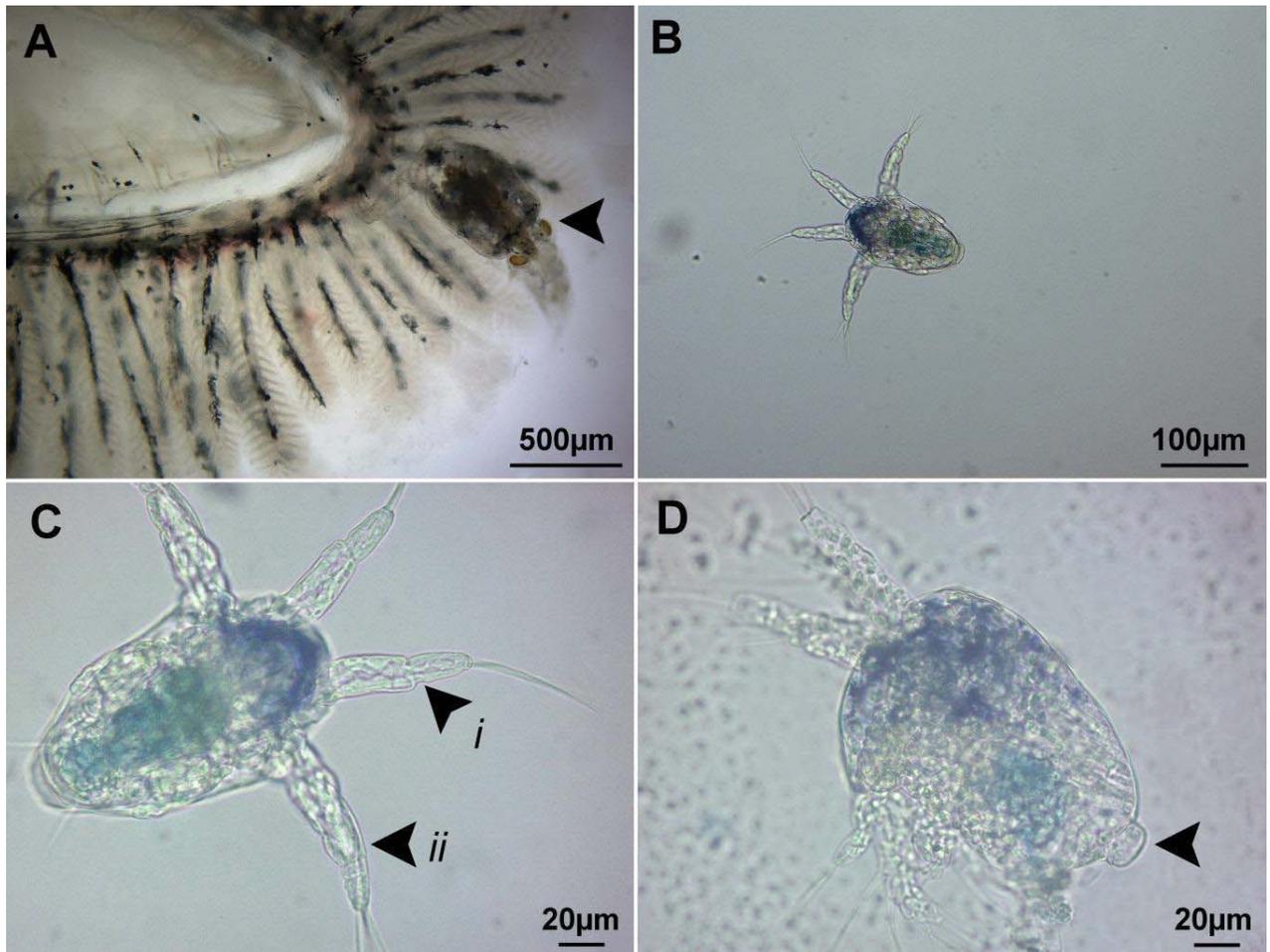


Fig. 3.5: *Ergasilus yandemonteii*; **A.:** Hembra agarrada a filamentos branquiales de *Galaxias maculatus*; **B.** Nauplius I vista general; **C.** Nauplius I, las flechas señalan **i:** la anténula y **ii:** antena; **D.** Nauplius vista lateral, la flecha indica el órgano caudal.

Variación Estacional

En el lago Morenito se capturaron 644 ejemplares de *G. maculatus* y 9 de *P. trucha*. Los valores de Prevalencia, Intensidad media, Abundancia media, total de copépodos y detalle de gravidez de los mismos se detallan en la Tabla 3.1. La variación en los niveles de prevalencia, la abundancia media y en el número de hembras grávidas y no grávidas se detalla en las Figuras 3.6 a 3.8. Los valores de prevalencia para *G. maculatus* variaron entre 7,1 y 40% (Fig. 3.6), y la abundancia media entre 0,1 y 0,9 (Fig. 3.7). La prevalencia mostró diferencias significativas entre las estaciones ($\chi^2(4, 644)=12,5, P=0,014$). Los valores máximos de prevalencia se encuentran en los meses de otoño (2017=19,6% y 2018=40%), bajando en invierno (2017=7,1% y 2018=10,7%) a

niveles mínimos y volviendo a subir en primavera bajando nuevamente en verano. La abundancia media sigue exactamente el mismo patrón de variación estacional que la prevalencia. La abundancia muestra diferencias significativas entre las estaciones ($H(3, 644)=12,47, P=0,006$). Las hembras ovígeras se registraron en primavera, verano y otoño de 2018, siendo la primavera la estación donde se encontraron más hembras grávidas. Las percas del verano 2019 estuvieron todas infectadas con una abundancia media de 21,9. Del total de hembras colectadas más de la mitad tenían huevos (Tabla 3.1).

En el lago Pellegrini se examinaron 34 ejemplares de *O. hatcheri* y 31 ejemplares de *P. trucha*. Los valores de prevalencia de *O. hatcheri* variaron entre el 78% y el 100% (Tabla 3.2). El mayor valor prevalencia se detectó en otoño (Fig. 3.9). La abundancia media varió entre 5 y 14 (Tabla 3.2), detectándose el mayor valor en verano (Fig. 3.10). Para *O. hatcheri* las hembras ovígeras se registraron en primavera, verano y otoño registrándose los mayores valores en verano (Fig. 3.11). Para *P. trucha* los valores de prevalencia variaron entre 50% y 89% (Tabla 3.2), registrándose el mayor valor en primavera (Fig. 3.11) y la abundancia media varió entre 3 y 48, registrándose el mayor valor en primavera (Fig. 3.12; Tabla 3.2). Las hembras grávidas se registraron en verano y primavera, registrándose los mayores valores en primavera (369 grávidos de 429 totales) y las 53 hembras colectadas de verano fueron grávidas (Fig. 3.13; Tabla 3.2).

CAPÍTULO 3 – Resultados

Tabla 3.1: Variación estacional del copépodo *Ergasilus yandemontei* en *Galaxias maculatus* y *Percichthys trucha* de los lagos Morenito y Escondido. (**N**: número de peces muestreados; **Prev. %**: Prevalencia; **IM**: Intensidad Media; **AM**: Abundancia Media).

	Estación	N	Prev. % (P)	IM	AM	Total de Copéodos	Copéodos con huevos (%)	Copéodos sin huevos (%)
<i>Galaxias maculatus</i>	Verano (2017)	109	16,5	1,8	0,3	33	30,0	70,0
	Otoño (2017)	194	19,6	1,9	0,4	74	0,0	100,0
	Invierno (2017)	85	7,1	1,5	0,1	9	0,0	100,0
	Primavera (2017)	90	12,2	1,6	0,2	18	77,8	22,2
	Verano (2018)	14	7,1	2,0	0,1	2	100,0	0,0
	Otoño (2018)	20	40,0	2,3	0,9	18	16,7	83,3
	Invierno (2018)	84	10,7	2,6	0,3	23	0,0	100,0
	Primavera (2018)	48	20,8	2,8	0,6	28	53,6	46,4
Lago Moreni to	Enero (2019)	9	100, 0	21,9	21,9	197	57,4	42,6
<i>Galaxias maculatus</i>	Abril (2016)	52	-	-	-	-	-	-
	Octubre (2016)	38	-	-	-	-	-	-
	Marzo (2017)	45	-	-	-	-	-	-
	Septiembre (2017)	8	-	-	-	-	-	-
	Noviembre (2018)	19	-	-	-	-	-	-
Lago Escon dido	Abril (2016)	20	-	-	-	-	-	-

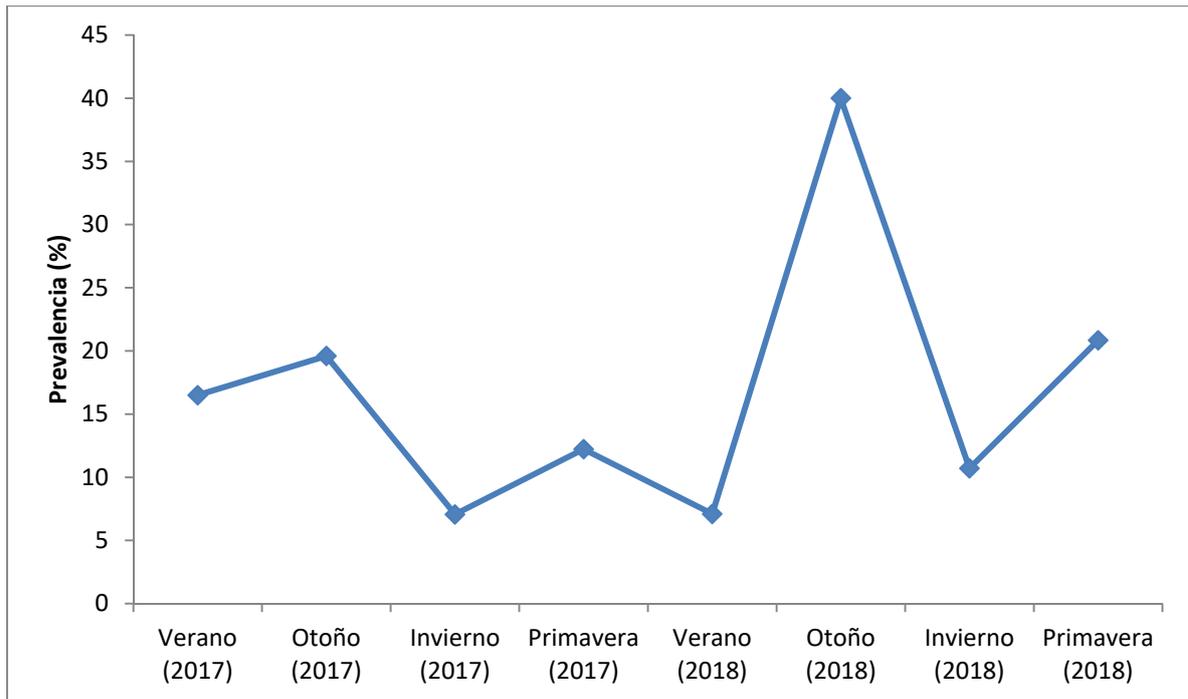


Fig. 3.6: Prevalencia estacional del copépodo *Ergasilus yandemontei* en *Galaxias maculatus* del lago Morenito, Bariloche, Argentina.

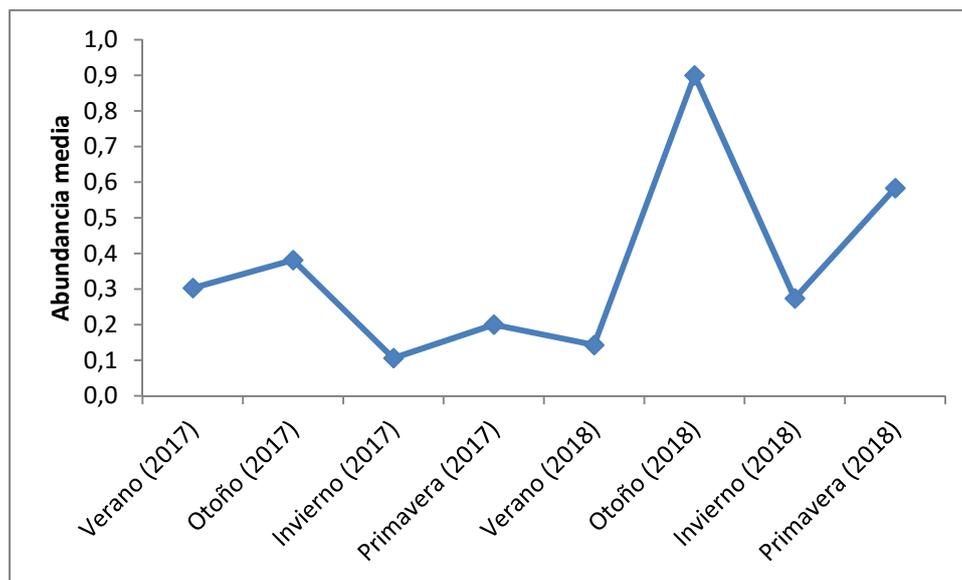


Fig. 3.7: Abundancia media (AM) del copépodo *Ergasilus yandemontei* en *Galaxias maculatus* del lago Morenito, Bariloche, Argentina.

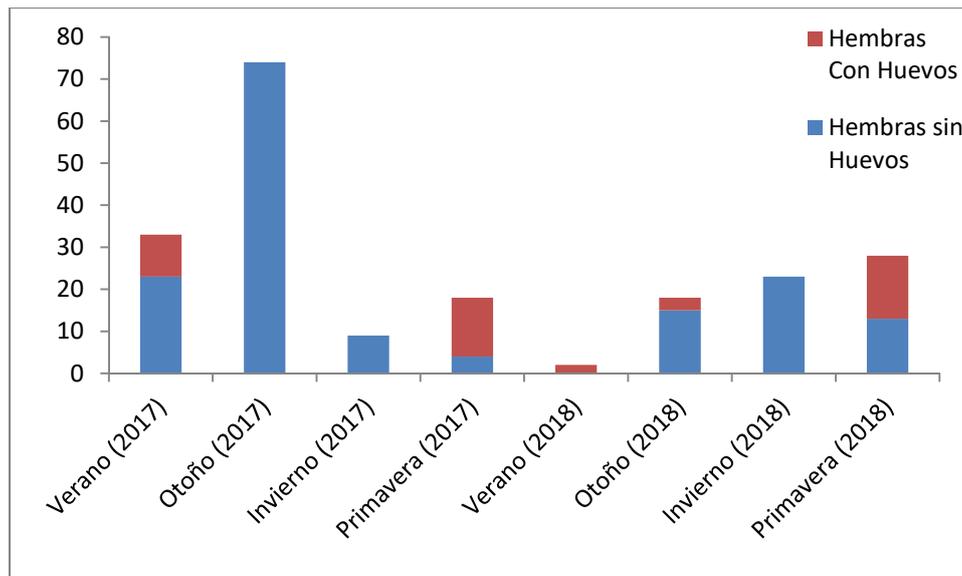


Figura 3.8: Total de hembras con y sin huevos de *Ergasilus yandemontei* en *Galaxias maculatus* del lago Morenito.

Tabla 3.2: Variación estacional del copépodo *Ergasilus yandemontei* parasitando *Odontesthes hatcheri* y *Percichthys trucha* en el Lago Pellegrini. (**N:** número de peces muestreados; **Prev. %:** Prevalencia; **IM:** Intensidad Media; **AM:** Abundancia Media).

Estación	Especie Hospedadora	N	Prev. %	IM	AM	Total de Copéodos	Copéodos sin huevos (%)	Copéodos con huevos (%)
VERANO (2016)	<i>O. hatcheri</i>	16	81,25	17,5	14,2	227	10,5	89,5
OTOÑO (2016)	<i>O. hatcheri</i>	9	100	11,8	11,8	106	92,4	7,6
PRIMAVERA (2017)	<i>O. hatcheri</i>	9	77,8	7	5,4	49	22,4	77,6
VERANO (2016)	<i>P. trucha</i>	16	56,25	6	3,3	53	0	100
OTOÑO (2016)	<i>P. trucha</i>	6	50	7	3,5	21	100	0
PRIMAVERA (2017)	<i>P. trucha</i>	9	88,89	54	47,7	429	15,6	84,4

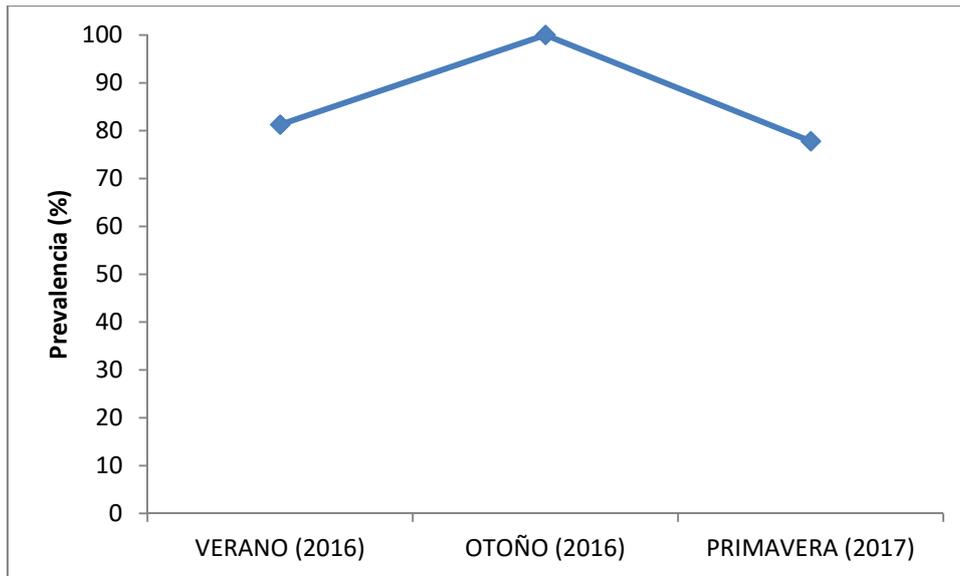


Fig. 3.9: Prevalencia (%) del copépodo *Ergasilus yandemontei* en *Odontesthes hatcheri* del lago Pellegrini, Río Negro, Argentina.

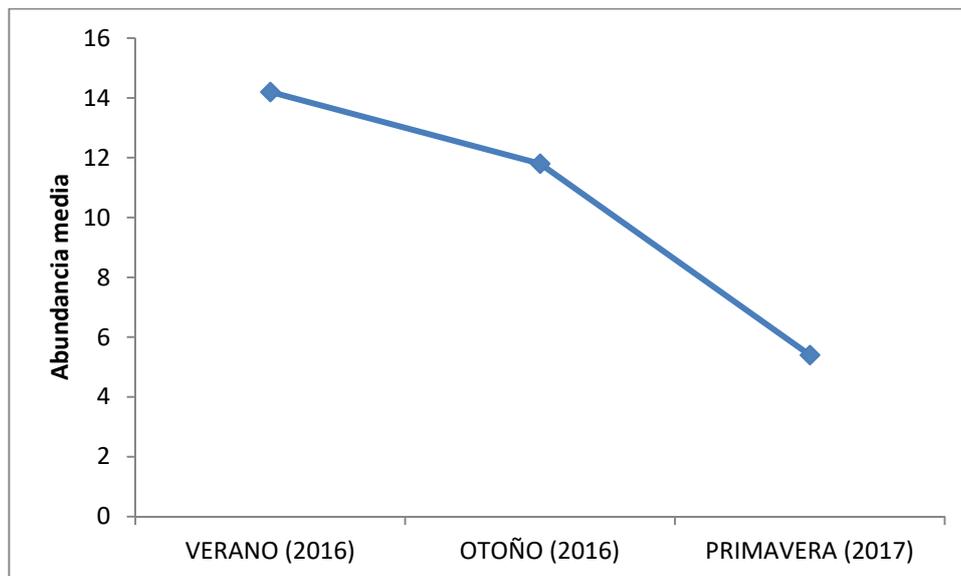


Fig. 3.10: Abundancia media del copépodo *Ergasilus yandemontei* en *Odontesthes hatcheri* del lago Pellegrini, Río Negro, Argentina.

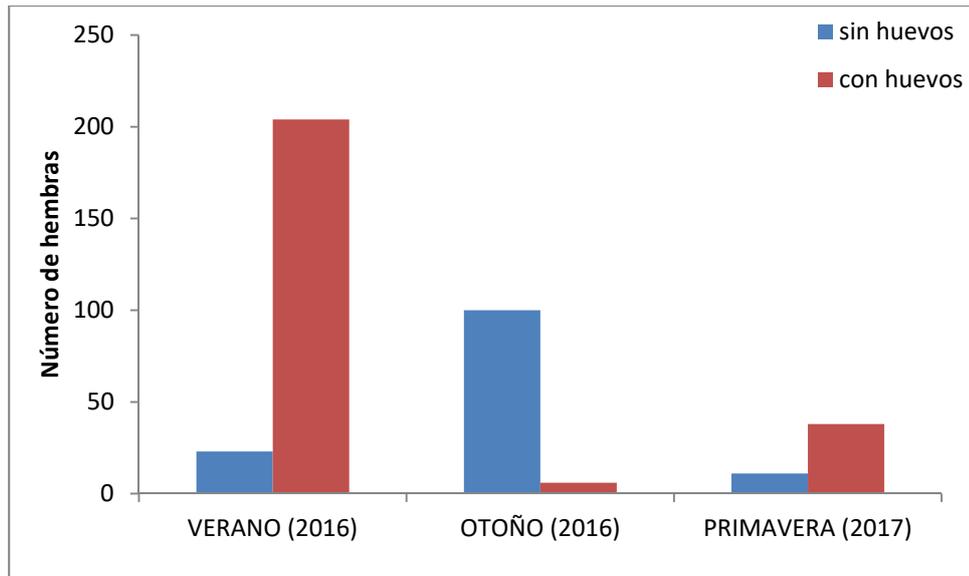


Figura 3.11: Total de hembras con y sin huevos de *Ergasilus yandemontei* en *Odontesthes hatcheri* del lago Pellegrini, Río Negro, Argentina.

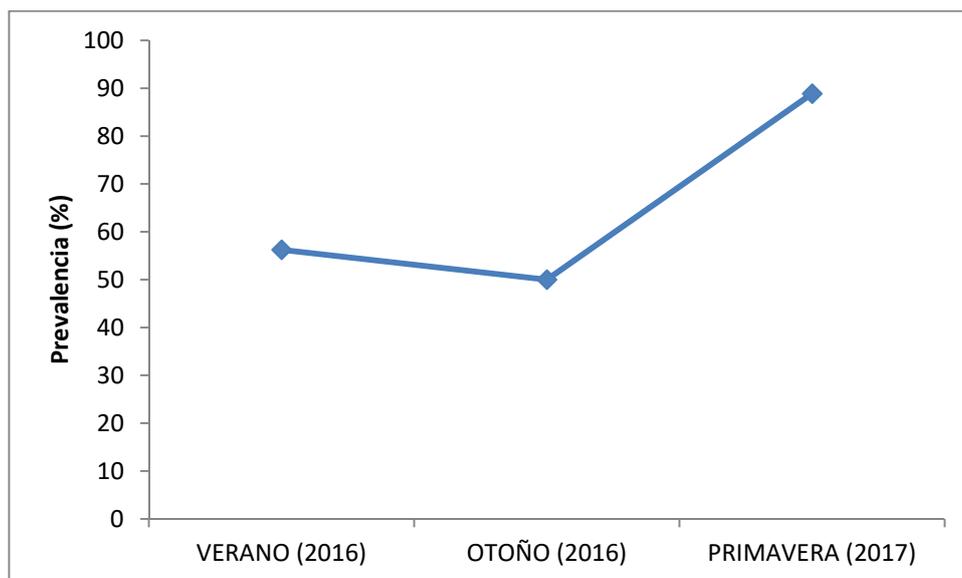


Fig. 3.11: Prevalencia (%) del copépodo *Ergasilus yandemontei* en *Percichthys trucha* del lago Pellegrini, Río Negro, Argentina.

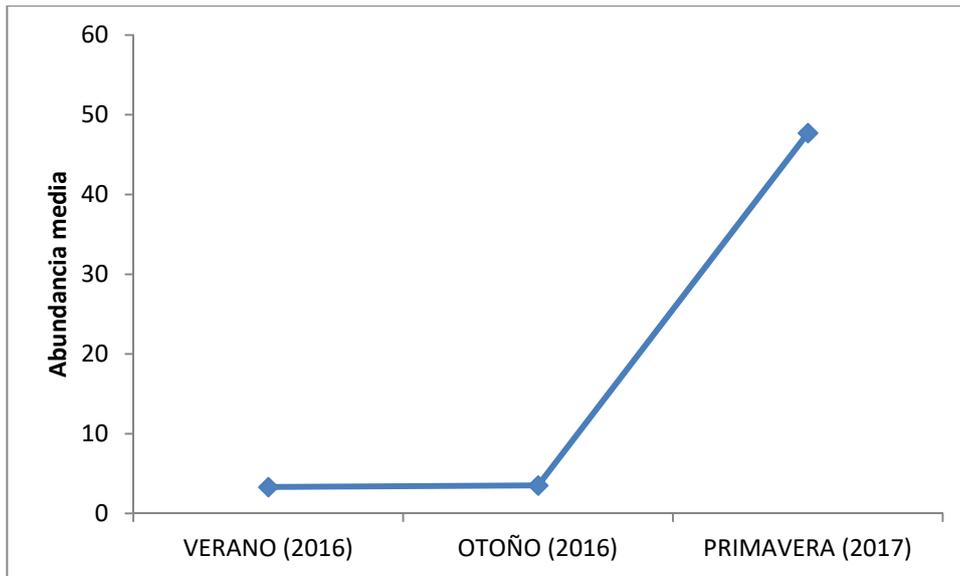


Fig. 3.12: Abundancia Media del copépodo *Ergasilus yandemontei* en *Percichthys trucha* del lago Pellegrini, Río Negro, Argentina.

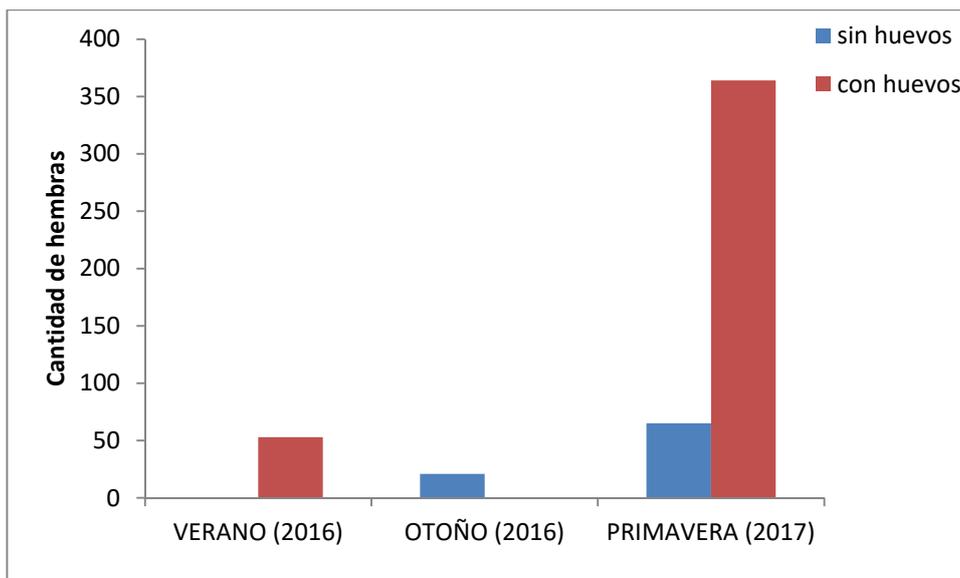


Figura 3.13: Total de copépodos de *Ergasilus yandemontei* aislados de las branquias de *Percichthys trucha* del lago Pellegrini, Río Negro, Argentina.

En los muestreos del Lago Escondido se examinaron 168 ejemplares de *G. maculatus* y 20 ejemplares de *P. trucha* que no presentaron infección por *E. yandemontei* (Tabla 3.1).

DISCUSIÓN

Morfología del estadio Nauplius I

Los ciclos de vida de la mayoría de los copépodos, incluyen 6 estadios de nauplii, 5 de copepoditos y los adultos. Esto ocurre también para los ergasílicos, los cuales no presentan una reducción en el número de nauplius como se observa en otros copépodos parásitos (Alston 1993; Kearn 2004). Solo la hembra de los ergasílicos es parásita, todos los demás estadios del ciclo son de vida libre. Estas características indicarían que los ergasílicos han adoptado la vida parasitaria en tiempos más recientes, en comparación a la mayoría de sus parientes parásitos (Kearn 2004).

De acuerdo a Abdelhalim (1991) quien describió el desarrollo de *E. sieboldi*, los estadios que conforman el ciclo de vida de esta especie están conformados por 6 nauplius, 5 copepoditos y los adultos. Esta misma conformación fue observada por Alston (1993) para la especie *E. briani*, quien describió 3 estadios de nauplius que no habían sido descritos previamente. En algunos estudios sobre ergasílicos, el número de estadios de nauplius es menor y deberían ser re examinados (Abdelhalim et al. 1991).

El estadio nauplius I de la especie *E. yandemontei*, presenta una anténula con 2 segmentos al igual que *E. briani*, y *E. sieboldi*. Se diferencia de *E. lizae* y *E. bryconis* los cuales se describieron con una anténula con 3 segmentos. La antena de *E. yandemontei* es birramosa con un protopodito formado por 2 segmentos, un endopodito de 1 segmento y un exopodito de 5 segmentos. Este patrón es el típico presentado por miembros de la familia Ergasilidae (Alston 1993). Al igual que otras especies, la coxa está armada con una seta. La mandíbula es birramosa, el endopodito presenta 2 setas en el margen interno del primer segmento y el 2do segmento está armado con 3 setas y un elemento en forma de espátula. Este patrón también ha sido registrado en otras especies de *Ergasilus*.

El órgano caudal está presente y se ubica en el extremo posterior del cuerpo al igual que otros estadios de nauplius I de otras especies de *Ergasilus*, es de esperar que a lo largo de las siguientes mudas este órgano migre a la

región anterior sobre la superficie dorsal como fue documentado por Abdelhalim (1991) y Alston (1993) en otras especies del género.

Al igual que en otros nauplius, el aparato alimenticio es típicamente planctívoro, siendo la seta situada en la coxa de la antena, una de las estructuras primarias para la manipulación de partículas. Esta es la primera descripción de un estadio larval de *E. yandemontei*.

Variación Estacional

En el caso de *G. maculatus* del lago Morenito, en base a los valores de infección y de hembras grávidas e ingrávidas se puede inferir un ciclo de vida estacional con una o dos generaciones en las cuales las hembras se reclutan en el otoño, lo que se refleja en altos valores de infección y ausencia de hembras grávidas. Estas hembras pasan el invierno en el hospedador. En concordancia con este patrón, Modenutti y Balseiro (1989) registraron ausencia, en el invierno, de estadios de vida libre en el plancton del lago Escondido, sugiriendo que en esta estación la población del copépodos consiste exclusivamente de hembras fecundadas parasitando a los peces. Los copépodos en *G. maculatus* del lago Morenito desarrollan huevos en las estaciones cálidas (primavera y verano), aunque la cantidad de hembras grávidas decrece hacia el verano, lo que indicaría que las hembras van liberando sus huevos para después morir. Hacen falta estudios del plancton y experimentos de incubación y eclosión de huevos para confirmar este patrón estacional, ya que en las estaciones cálidas podría haber más de una generación. Este resultado concuerda con varios estudios en las regiones templado-frías, donde la temperatura y el fotoperíodo son factores importantes en el ciclo de vida de los copépodos (Lester y Roubal 1995). En estudios sobre otras especies de ergasilidos marinos se observó que pueden presentar una estacionalidad menos notoria, con leves disminuciones de hembras grávida en el invierno (Paperna y Zwerner 1976) o bien variaciones de los valores de infección que no siguen un patrón anual consistente (Roubal 1990). Dichos patrones pueden estar relacionados con la mayor estabilidad de los ambientes marinos. En especies de agua dulce, en cambio, se registra en general, un patrón similar al de *E. yandemontei*, aunque pueden tener más de una

generación anual y el tiempo de desarrollo depende de la temperatura, pudiendo durar de 5 a 6 meses en las estaciones frías ó 2 a 3 meses en las estaciones cálidas (Tuuha et al. 1992). El ciclo de *E. yandemontei* coincide con el de *E. sieboldi* en peces de Rusia que presenta una generación por año (Lester y Roubal 1995). Por otro lado, la cantidad de generaciones por año depende de las condiciones ambientales y varían entre distintos ambientes para una misma especie de copépodo parásito (Jelínková et al. 2018). Un patrón similar fue registrado en un estudio en el lago Escondido para 2 especies hospedadoras (*G. maculatus* y *P. trucha*) en donde se observó que el desarrollo del ciclo del parásito a lo largo del año es independiente del hospedador y dependiente de la temperatura (de Monte 1997). Los picos de prevalencia se registraron en otoño y en primavera en ambas especies hospedadoras. A su vez, en el mismo ambiente se registraron estadios de nauplius, copepoditos y adultos en muestras de plancton del lago Escondido durante otoño y primavera (Modenutti y Balseiro 1989).

Si bien en el Lago Pellegrini no se pudieron obtener peces en el invierno debido a la veda de pesca comercial, se observó en general, un patrón con características similares al registrado en *G. maculatus* del lago Morenito, dado que tanto en *O. hatcheri* como en *P. trucha* se observa un posible reclutamiento en otoño dado el alto número de hembras ingravidas, las que maduran en primavera y verano. Es probable que las hembras ingravidas pasen el invierno en los peces.

Al comparar el lago Morenito con el lago Pellegrini puede observarse que en este último hay una estacionalidad menos marcada, al encontrarse hembras con huevos en todas las estaciones, lo que se puede atribuir a temperaturas mínimas más elevadas en invierno en el lago Pellegrini, que presentan una fluctuación histórica entre 7°C y 10°C (Amalfi 2009) mientras en el lago Morenito las mínimas históricas fluctúan entre 0°C y 3°C (Modenutti et al. 2000). Para comprender mejor el ciclo estacional del desarrollo de *E. yandemontei* del lago Pellegrini es necesario coleccionar muestras de peces en invierno.

En el lago Escondido, en estudios previos de la dinámica estacional de la infección de parásitos del puyen chico y la perca se registró la presencia de *E. yandemontei* en todas las estaciones (de Monte 1997, Semenas 1999).

Además sus estadios de vida libre han sido registrados como componentes del plancton del lago (Modenutti y Balseiro 1989). A partir de los muestreos de *G. maculatus* y *P. trucha*, realizados en este estudio en el lago Escondido, se puede inferir una extinción local de la población de *E. yandemontei* en este ambiente. Esta extinción local podría estar relacionada a un evento volcánico ocurrido en el año 2011. En junio de ese año el Complejo volcánico Puyehue-cordón Caulle (40°30'S, 72°07'O, Chile) entró en actividad. El evento volcánico expulsó a la atmósfera piedra pómez y ceniza volcánica por un período largo de tiempo. Esto tuvo efectos directos en las comunidades del zooplancton reduciendo la supervivencia y la fecundidad de algunos organismos (Balseiro et al. 2014). Es probable que la extinción local se haya dado en este lago y no en el lago Morenito porque el lago Escondido es un ambiente cerrado, sin afluentes ni efluentes, características que no habrían permitido la recolonización del ambiente mediante el ingreso de peces infectados ni de estadios de vida libre del parásito. Además *E. yandemontei* presenta un ciclo de vida autogénico (que desarrolla su ciclo de vida completo dentro del cuerpo de agua), por lo que las probabilidades de recolonización son menores que para una especie alogénica, que presentan algún hospedador ave o mamífero fuera del lago, con posibilidades de migrar desde otros ambientes. Es la primera vez que se reporta una extinción local de un parásito para la Argentina.

CAPÍTULO 4

Distribución de *Lernaea* spp. (Linnaeus, 1758) en la región Neotropical e identificación específica en Patagonia**INTRODUCCIÓN**

La familia Lernaeidae Cobbold, 1879 comprende cerca de 20 géneros y más de 114 especies (Boxshall y Halsey 2004; Boxshall y Defaye 2008). Los lernéidos son comúnmente llamados “gusanos ancla” por la forma vermiforme que adquieren las hembras adultas luego de sujetarse al hospedador y sufrir una metamorfosis (Avenant-Oldewage 2012). Varias de estas características se asemejan a la morfología de los penélidos, y el parecido es mayor cuando la cabeza del parásito es removida del tejido del hospedador, ya que como ocurre con *Lernaeocera*, la cabeza presenta una estructura de anclaje o ancla a veces con ramas que se bifurcan. A pesar de estas semejanzas, los lernéidos y los penélidos son grupos de copépodos remotamente emparentados que han adoptado modos de vida parecidos como parásitos de peces y poseen características semejantes como resultado de convergencias evolutivas y fuerzas selectivas similares (Kearn 2004). Estos parecidos en la morfología generaron muchas confusiones en su sistemática (Kabata 1979; Kearn 2004). La forma de vida parasita lleva a grandes cambios morfológicos en estos grupos de crustáceos, generando incertidumbre en el campo de la filogenia, sin embargo, estos cambios ocurren, en general, tarde en el ciclo de vida, quedando registros morfológicos de sus ancestros en los estadios tempranos (Kearn 2004).

La mayoría de los lernéidos parasita a peces de agua dulce y salobre en ambientes naturales y de cultivo. Sin embargo, han sido reportados parasitando ranas, renacuajos, axolotes e insectos (Carnevia y Speranza 2003; Avenant-Oldewage 2012; Salinas et al. 2016). Los estadios de copepodito ocurren en las branquias de los peces, mientras que en general las hembras adultas se encuentran en la piel o embebidas en tejidos más profundos del hospedador, causando lesiones en el tegumento, en la musculatura, en la superficie de los ojos, y en algunos casos también puede afectar a los órganos internos

(Avenant-Oldewage 2012). En los peces de pequeño tamaño, unos pocos parásitos pueden provocar la muerte del hospedador (Hemaprasanth et al. 2008). Se ha comprobado, mediante experimentos, que la infección por estos copépodos parásitos puede provocar una pérdida de peso del hospedador, afectar la tasa de crecimiento, el nivel de grasa del hígado, entre otras afecciones (Avenant-Oldewage 2012). Además, las heridas causadas por el modo de anclaje al hospedador, permiten infecciones microbianas secundarias (Avenant-Oldewage 2012; Guagliardo y Tanzola 2016).

Los miembros de esta familia pueden clasificarse en dos linajes monofiléticos, las subfamilias Lernaestinae y Lamproglenninae (Boxshall y Defaye 2008). Todos los representantes de la sub familia Lamproglenninae son ectoparásitos, y en general se sujetan a las branquias de su hospedador. Esta subfamilia está distribuida en las regiones Paleártica, Oriental y Afrotropical. Los miembros de la subfamilia Lernaestinae son mesoparásitos, presentando su estructura de anclaje embebida en los tejidos del hospedador. Los géneros de esta subfamilia están ampliamente distribuidos, encontrándose en todas las regiones, excepto en la Antártica (Fig. 4.1) (Boxshall y Defaye 2008). Yin et al. (1963) reconocieron 3 subfamilias: Lernaestinae, Lamproglenninae y Afrolernaestinae. Las mismas fueron elevadas a nivel de familia junto con Pillainidae (comprendiendo los géneros *Pillainus* e *Indopeniculus*) y Scleropedidae (comprendiendo *Scleropedus* e *Indolernaea*). Sin embargo, ante la falta de un análisis filogenético, las 2 familias nuevas son consideradas sinónimos de Lernaestinae (Boxshall y Halsey 2004). Por otro lado, de acuerdo a Kuang (1993), Ho (1998) y Boxshall y Halsey (2004), Afrolerninae se incluye dentro de Lamproglenninae, reconociendo así 2 subfamilias.

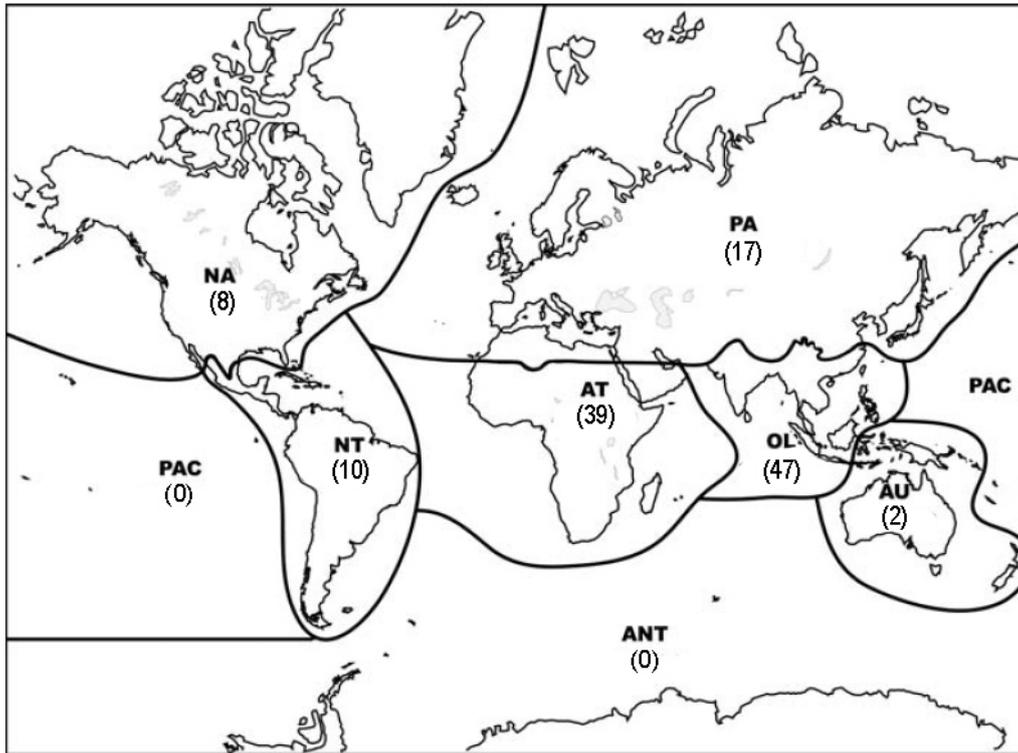


Figura 4.1. Distribución geográfica de especies de agua dulce de la familia Lernaecidae de acuerdo a cada región zoogeográfica. (PA) Paleártica; (NA) Neártica; (NT) Neotropical; (AT) Afrotropical; (OL) Oriental; (AU) Australasia; (PAC) Islas del Océano Pacífico; (ANT) Antártica. El número de especies se indica entre paréntesis para cada región. (Tomado de Boxshall y Defaye 2008).

Las hembras adultas de la familia Lernaecidae presentan una diversidad de morfologías que incluyen cuerpos hinchados, o cilíndricos con algún remanente de segmentación externa; o formas alargadas sin segmentación visible, con cuello y cabeza en forma de ancla embebidos en el tejido del hospedador (Fig. 4.2) (Kabata 1979; Boxshall y Halsey 2004). El límite entre el prosoma y el urosoma no es visible en las hembras, y en general, el quinto somito pedígero está fusionado al somito genital doble, formando así un complejo genital, al que le siguen 3 somitos abdominales libres. El aparato genital comprende un único poro copulador en la superficie ventral y un par de gonoporos en las superficies laterales o dorsolaterales (Boxshall y Halsey 2004).

Los machos ciclopoideos presentan un prosoma que comprende un cefalotórax que incorpora el primer somito pedígero y 3 somitos pedígeros libres. El urosoma posee 6 segmentos en los machos y comprende el 5to somito pedígero, el genital y 4 somitos abdominales libres. Las aberturas

genitales son pares, y se encuentran en la superficie ventral del somito genital (Kabata 1979).

El rami caudal puede presentar hasta 6 setas, en general reducidas. Las anténulas poseen de 2 a 5 segmentos casi indiferenciables en las hembras adultas; y hasta 7 segmentos en los machos. La antena es unirramada, con coxa y base formando una coxabase, segmentos endopodiales fusionados, formando un único segmento que puede presentar hasta 3 setas y una garra distal a lo largo del margen interno (derivado del 2do segmento endopodial) y 6 o 7 setas un poco desplazadas en la punta (representando elementos del 3er segmento endopodial). La antena puede estar reducida o raramente ausente. La mandíbula está reducida, con forma de estilete, o ausente. Las maxílulas son vestigiales, lobadas o ausentes. La maxila está formada por 2 segmentos, comprendiendo un segmento proximal robusto (sincoxa) y una garra distal que puede tener elementos en forma de espinas (base). Los maxilipedios poseen de 2 a 3 segmentos, comprenden un segmento proximal robusto que tiene un proceso en forma de espina y 1 o 2 segmentos endopodiales distales, armados con 3 espinas en forma de garra en el 1er segmento y 2 espinas en forma de garra y una pequeña seta en el 2do segmento. En general los segmentos del endopodio están fusionados y la armadura reducida, en algunos casos los maxilipedios pueden estar reducidos o ausentes. Las patas nadadoras I a IV son birramadas, con 3 segmentos en ambos sexos, en algunos casos con 2 segmentos. Las patas pueden estar unidas por un esclerito intercoxal, o estar ausentes y las partes del protopodio incorporadas al cuerpo como en el género *Indopeniculus*. Las patas suelen estar reducidas o modificadas en las hembras adultas. La pata I puede presentar una espina interior en la base y en algunos casos la misma está ausente secundariamente. Las patas I a IV poseen en la coxa una seta interna que puede estar secundariamente ausente. Las setas en general están reducidas. En el caso del género *Indolernaea* la pata IV está ausente. Las patas II a IV a veces están ausentes como en el caso de *Taurocheros* y *Afrolernaea*. La pata V posee típicamente una parte del protopodio incorporado al somito, marcado por una seta basal; el segmento del exopodio es libre con hasta 4 setas en las hembras y hasta 6 en machos; a veces la pata V puede estar reducida a un simple lóbulo o ausente. La pata VI representada por un opérculo genital sin armadura en las hembras y por un

opérculo genital con una seta en los machos. Los sacos ovíferos son pares, típicamente multiseriados aunque algunos casos presentan sacos uniseriados como *Lamproglena* (Kabata 1979; Boxshall y Halsey 2004).

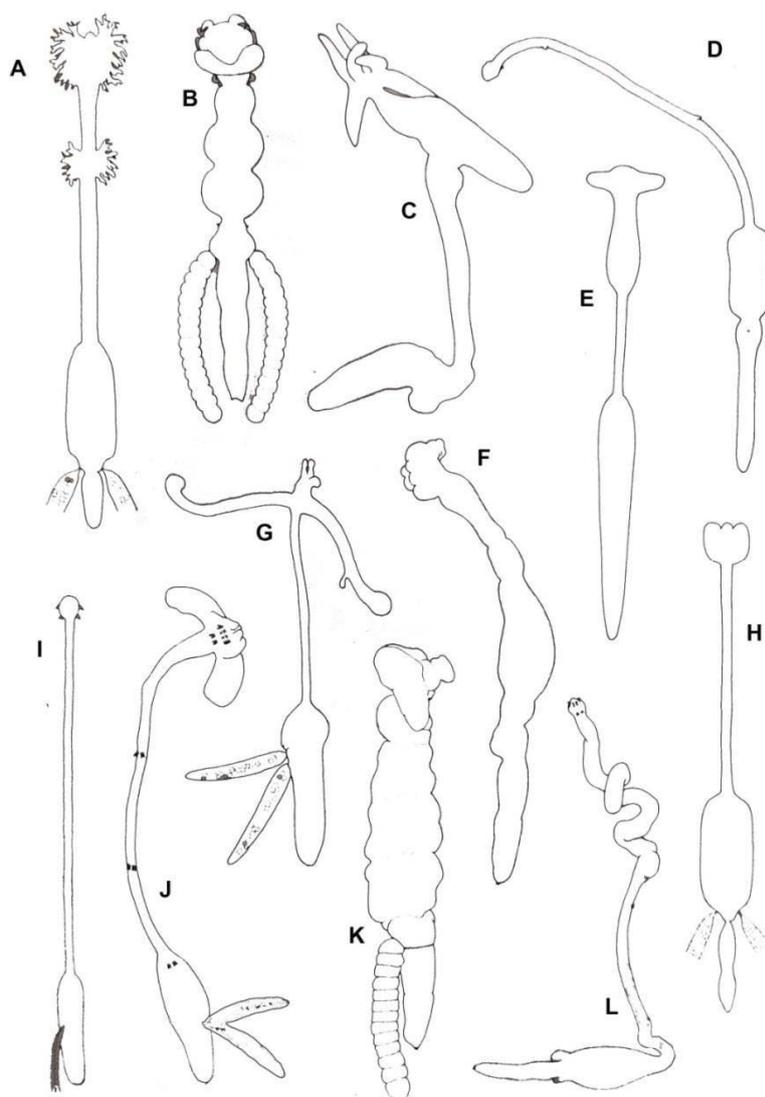


Figura 4.2: Tipos de morfologías de hembras adultas pertenecientes a la familia Lernaedidae. **A.** *Dysphorus*, **B.** *Lamproglena*, **C.** *Opistholernaea*, **D.** *Indolernaea*, **E.** *Areotrachelus*, **F.** *Lamproglenoides*, **G.** *Taurocheros*, **H.** *Lernaegiraffa*, **I.** *Afrolernaea*, **J.** *Perulernaea*, **K.** *Pseudolamproglena*, **L.** *Pillainus*. (Tomado de Boxshall y Halsey 2004).

Dentro de la Familia Lernaedidae, los géneros con mayor número de especies son *Lernaea*, con alrededor de 45 especies, y *Lamproglena* con aproximadamente 37 especies. Copépodos del género *Lernaea* están presentes en casi todos los continentes, la mayoría en África, pudiendo infectar a una gran variedad de peces provocando lerneosis, una enfermedad que puede causar graves patologías a los hospedadores y en los casos de peces

de cultivo, puede implicar enormes pérdidas económicas (Piasecki et al. 2004; Mancini et al. 2008).

Luego de la cópula, la hembra ciclopoidea pre metamórfica, sufre una gran transformación en la forma del cuerpo, en especial en la región cefálica que constituye la estructura de anclaje (Fig. 4.3).

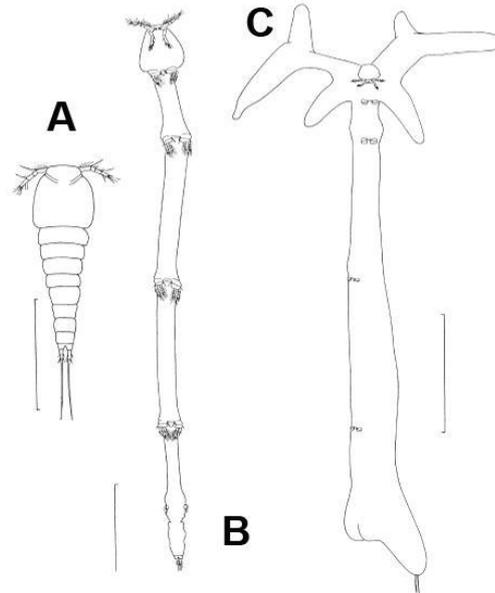


Figura 4.3: Morfologías de hembras adultas de *Lernaea devastatrix*. **A.** Pre metamorfosis, en vista dorsal, **B.** En proceso de metamorfosis, en vista ventral, **C.** Post metamorfosis en vista ventral. Escalas: A=0,5mm; B=1mm, C=2mm. (Tomado de Boxshall et al. 1997).

La hembra **pre metamórfica**, presenta un cefalotórax aplanado dorso ventralmente y separado del resto del cuerpo, que incorpora al primer segmento que lleva el primer par de patas (somito pedígero). Los siguientes segmentos torácicos (somitos torácicos) que llevan del 2do al 5to par de patas están claramente delimitados, y van disminuyendo de tamaño progresivamente hacia la parte posterior del cuerpo. El segmento genital es más estrecho y largo que el segmento que le precede. El abdomen está formado por 4 segmentos que van disminuyendo en tamaño hacia la parte posterior (somitos abdominales) (Fig. 4.4). El último segmento presenta una hendidura anal. Los urópodos están bien desarrollados. La 1er antena (anténula) es uni ramada, variando en el número de segmentos, con setas a lo largo del margen anterior y en el ápice (Fig. 4.5). La 2da antena es uni ramada, generalmente con 3

segmentos con el último segmento armado, esta armadura comprende una garra (Fig. 4.6). La mandíbula está reducida y comprende un segmento con o sin una garra apical. La maxílula es muy pequeña en forma de cuña o ausente. La maxila con garra simple o bífida. Los maxilipedios indistintamente segmentados con 5 garras apicales y una seta en el margen medio (Fig. 4.7). Están presentes 6 pares de patas, las primeras 4 bi ramadas (Fig. 4.8), rami con 3 segmentos, el 5to par está reducido y puede presentar una seta sobre un pequeño proceso y el 6to par está reducido a una única seta (Kabata 1979). La hembra **adulta** que está atravesando la metamorfosis, presenta un cuerpo alargado, por el estiramiento del 2do al 5to somito pedigerio, el cefalotorax aún no posee los procesos laterales. Todos los apéndices permanecen igual que como en la hembra adulta pre metamórfica (Boxshall et al. 1997).

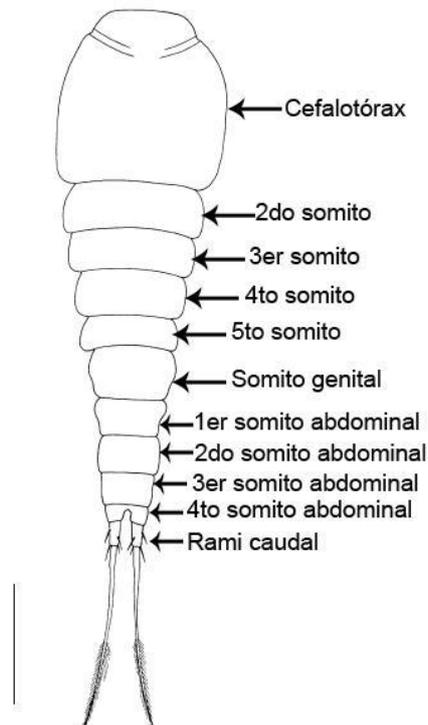


Figura 4.4: Morfología de hembra adulta pre metamórfica de *Lernaea devastatrix*, en vista dorsal. Escala=200 μ m. (Tomado de Boxshall et al. 1997).

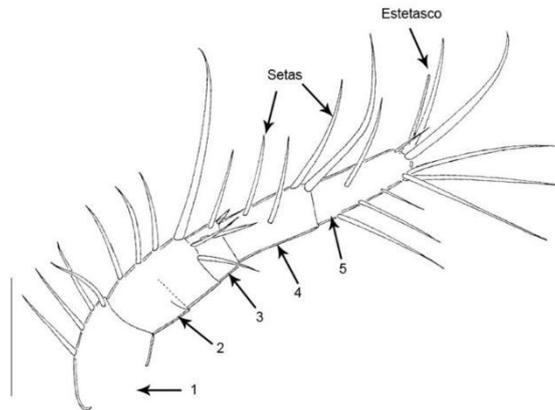


Figura 4.5: Morfología de la anténula de una hembra adulta pre metamórfica de *Lernaea devastatrix*, en vista ventral. Las flechas del 1 al 5 indican los segmentos de la anténula. Escala=50 μ m. (Tomado de Boxshall et al. 1997).

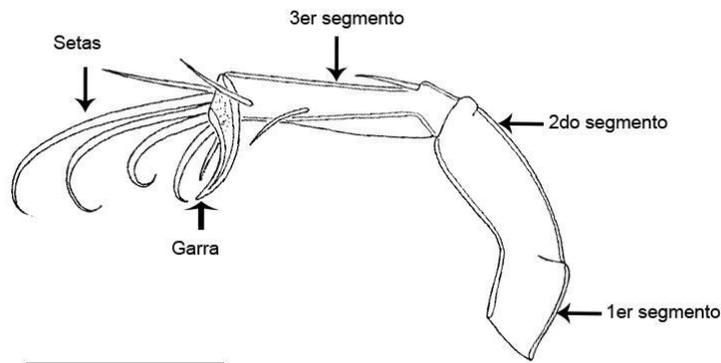


Figura 4.6: Morfología de la antena de una hembra adulta pre metamórfica de *Lernaea devastatrix*, en vista ventral. Escala=50 μ m. (Tomado de Boxshall et al. 1997).

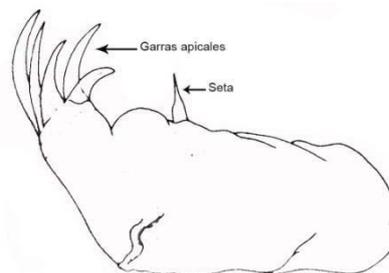


Figura 4.7: Morfología del maxilipodio de una hembra adulta de *Lernaea cyprinacea*, en vista lateral. (Tomado de Boxshall y Halsey 2004).

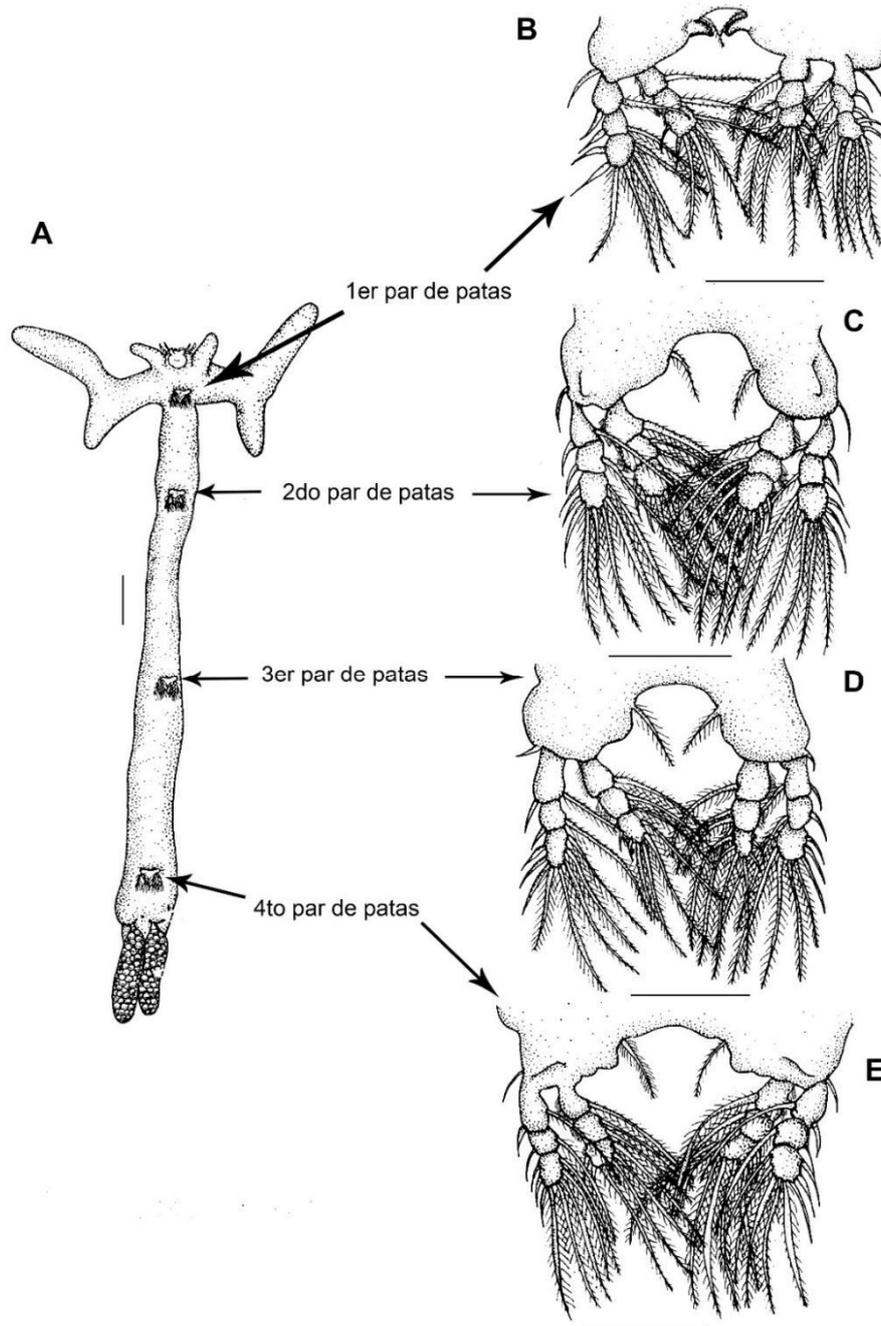


Figura 4.8: Morfología de las patas de una hembra adulta de *Lernaea cyprinacea* post metamorfosis. **A.** Vista ventral hembra adulta, **B-E.** 1er al 4to par de patas. Escalas: A=1mm; B-E=0,1mm. (Tomado de Robinson y Avenant-Oldewage 1996).

La **hembra adulta post metamórfica** presenta un cuerpo muy transformado, en general es recto o puede presentar una leve curvatura en la región del cuello y no presenta una segmentación externa visible. Comprende un cefalotórax pequeño que posee las antenas y las piezas bucales, seguido por una estructura de anclaje bien desarrollada. Los brazos laterales que forman el “ancla” son aproximadamente simétricos, pueden ser simples o estar

subdivididos en ramas o procesos; estos procesos son sub cilíndricos y pueden presentar distintos largos (Fig. 4.9) (Boxshall y Halsey 2004; Hua et al. 2019). A continuación, un tronco post cefálico cilíndrico con un cuello que generalmente es liso (en el caso de *Lernaea tuberosa* presenta procesos en la región anterior) y se expande hacia el extremo posterior. La división entre la región posterior y el segmento genital no es visible. El primer par de patas se encuentra en el límite entre la cabeza y el tronco, las patas 2 a 4 se localizan a lo largo del tronco (Fig. 4.8). El abdomen es corto y cónico. Los sacos ovíferos son multiseriados, saculares con huevos esféricos. Los apéndices son como los de la hembra pre metamórfica (Robinson y Avenant-Oldewage 1996).

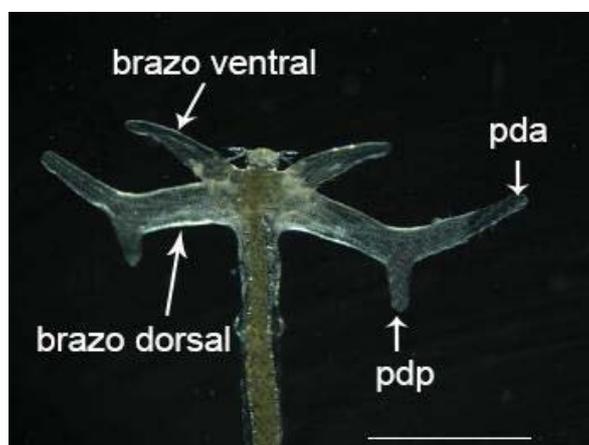


Figura 4.9: Región anterior de una hembra post metamorfosis de *Lernaea cyprinacea*; pdp=proceso dorsal posterior, pda=proceso dorsal anterior. Escala=1mm. (Tomado de Hua et al. 2019).

La mayoría de los géneros y de las especies de la familia Lernaeidae son de Eurasia y África. En la región Neotropical los géneros *Amazolernaea*, *Areotrachelus*, *Bedsylernaea*, *Perulernaea* y *Taurocheros* son endémicos (Boxshall y Halsey 2004). Existen muchas similitudes entre sus especies, lo que sugiere que podrían pertenecer a un mismo linaje Neotropical. Sin embargo, falta información sobre la morfología de los apéndices de algunas especies, que es necesaria para un análisis filogenético (Boxshall y Halsey 2004)

En la Argentina hasta el presente se han descrito dos especies del género *Lernaea*, la introducida, *L. cyprinacea* y una especie nativa, *Lernaea argentinensis* descrita para dos especies de Siluriformes en un tributario del

río Paraná (Paggi 1972). Esta última especie no se ha vuelto a registrar desde su descripción original (Chemes y Takemoto 2011; Luque y Tavares 2007; Boxshall y Halsey 2004), y se han generado dudas acerca de su validez como especie del género *Lernaea* (Thatcher 2000).

OBJETIVO GENERAL

Relevar la ocurrencia de las especies del género *Lernaea* en la región Neotropical e identificar las especies descritas en la Argentina, con énfasis en los ejemplares de Patagonia.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Recopilar los reportes de infecciones por copépodos del género *Lernaea* en peces dulceacuícolas de la región Neotropical.
- ❖ **B.** Determinar, mediante estudios morfológicos y/o moleculares, las especies del género *Lernaea* presentes en peces dulceacuícolas de Argentina con énfasis en los ejemplares de Patagonia.

MATERIALES Y MÉTODOS

El género Lernaea en la Región Neotropical

Con el objetivo de compilar y actualizar la lista de hospedadores y distribución geográfica de las especies del género *Lernaea* en la región Neotropical, se realizó una revisión bibliográfica de las publicaciones en revistas científicas. La búsqueda fue realizada en las siguientes bases de datos: Google Scholar, Scopus, Research Gate, Pubmed y la base de datos de Walter y Boxshall 2021. Los términos utilizados en la búsqueda incluyeron en Castellano, en Inglés y en Portugués las siguientes palabras: *Lernaea*, Pez, Peces, combinadas con México, Guatemala, El Salvador, Honduras, Nicaragua, Cuba, Haití, República Dominicana, Jamaica, Bahamas, Puerto Rico, Costa Rica, Panamá, Belice, Venezuela, Colombia, Surinam, Guyana, Ecuador, Perú, Brasil, Bolivia, Paraguay, Uruguay, Argentina y Chile. Todas las fuentes de metadatos fueron consultadas hasta julio 2021 y se extrajeron datos de artículos científicos. En el caso de Argentina se revisaron además reportes o informes técnicos, tesis y resúmenes de congresos. Los registros de "*Lernaea* sp." no fueron incluidos, excepto en aquellos casos en los que el autor haya sugerido una especie.

Caracterización morfológica

Los copépodos fueron extraídos de ejemplares de: *Cyprinus carpio*, *Cheirodon interruptus*, *Oncorhynchus mykiss*, *Odontesthes bonariensis*; *O. hatcheri*; *Jenynsia lineata* y *P. trucha* provenientes de las cuencas de los ríos Colorado, Neuquén, Limay y Negro. Para identificar morfológicamente, a nivel de especie los ejemplares del género *Lernaea* presentes en peces de Patagonia (Fig. 4.10), los copépodos fueron removidos del tejido del hospedador utilizando bisturíes, pinzas y agujas, bajo lupa, para evitar el daño de la región anterior del parásito (estructura de sujeción al hospedador). Se realizaron preparados permanentes de los copépodos utilizando el medio de Hoyer (preparado según Humason 1979) para transparentar los especímenes y confeccionar preparados permanentes. A partir de ejemplares aislados de *P. trucha* se realizaron dibujos de diferentes estructuras corporales utilizando el microscopio óptico con cámara clara y una cámara digital para tomar

fotografías. Algunos individuos fueron deshidratados en una serie de alcoholes de concentración creciente, secándose posteriormente mediante la técnica de punto crítico, luego se realizó el baño en oro y a continuación fueron fotografiados utilizando un Microscopio electrónico de Barrido JEOL JSM 100 del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina. Otros individuos fueron deshidratados en una serie de alcoholes, bañados en oro con un equipo Q150V Plus para recubrimientos ultrafinos en aplicaciones de alto vacío y fotografiados con Microscopio electrónico de Barrido Phillips 515 10kv del Centro Atómico Bariloche, Argentina. Un espécimen de referencia fue depositado en la colección de Parásitos del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN-Pa). Adicionalmente, se examinó el ejemplar No 16381 de MACN-Pa, que fue depositado erróneamente por Brian (1924) como *Taurocheros salminisii* y posteriormente examinado por (Paggi) 1972 e identificado como *L. argentinensis*.

Caracterización molecular

La identificación fue realizada mediante la extracción de ADN de 8 hembras adultas de 2 especies hospedadoras (*P. trucha* y *O. hatcheri*) de los ríos Neuquén, Limay y Negro. Se utilizó el Kit E.Z.N.A.R Insect DNA Kit – Omega Bio-Tek y siguiendo las recomendaciones de los fabricantes se amplificó un fragmento de la región 18S con los siguientes primers: 18SF (AAGGTGTGMCCTATCAACT) y 18SR (TACTTCCTCTAAACGCTC) (Song et al. 2008). La reacción de PCR fue preparado con un volumen final de 25 µl, conteniendo 1x buffer, 1.5 mM MgCl₂, 0.4 µM del mix de dNTPs y 1.25 U de Taq ADN Polimerasa (ThermoFisher) con los siguientes ciclos térmicos: 94°C por 15 minutos, seguidos por 30 ciclos a 94°C por 30 segundos, 54°C por 30 segundos y 72°C por 1 minuto y una extensión final a 72°C por 5 minutos (Song et al. 2008). Los productos de la PCR fueron usados para una corrida electroforética en geles de agarosa de 2%, y purificados utilizando el Exo-SAP chemistry y enviados a Macrogen (Korea) para obtener las secuencias.

De las 8 secuencias obtenidas, 6 pudieron ser leídas, y fueron alineadas utilizando ClustalX incorporado en el Mega 7. Todas las secuencias fueron revisadas y corregidas a ojo antes y después de ser alineadas. La divergencia

evolutiva entre las secuencias se estimó como el número de diferencias de bases por sitio entre secuencias. El análisis incluyó 6 individuos; ninguna de las secuencias poseía gaps o valores faltantes, alcanzando un total de 795 posiciones en el set de datos final. Las nuevas secuencias generadas fueron comparadas con otras secuencias similares disponibles en la base de datos de GenBank, utilizando la herramienta de búsqueda “Basic Local Alignment Search Tool (BLAST) para confirmar la identidad de los copépodos de Patagonia. Las primeras 6 secuencias de la base de datos de GenBank se agregaron al análisis (números de acceso: KP235363.1, KM281816.1, DQ107554.1, DQ107555.1, DQ107556.1 y DQ107557.1).

Adicionalmente, con autorización del Dr. Alejandro Tablado, curador de MACN-Pa se aisló un saco ovígero para la extracción de ADN del ejemplar No 16381 de *L. argentinensis* depositado por Brian (1924). Esta muestra se utilizará en futuros análisis moleculares.

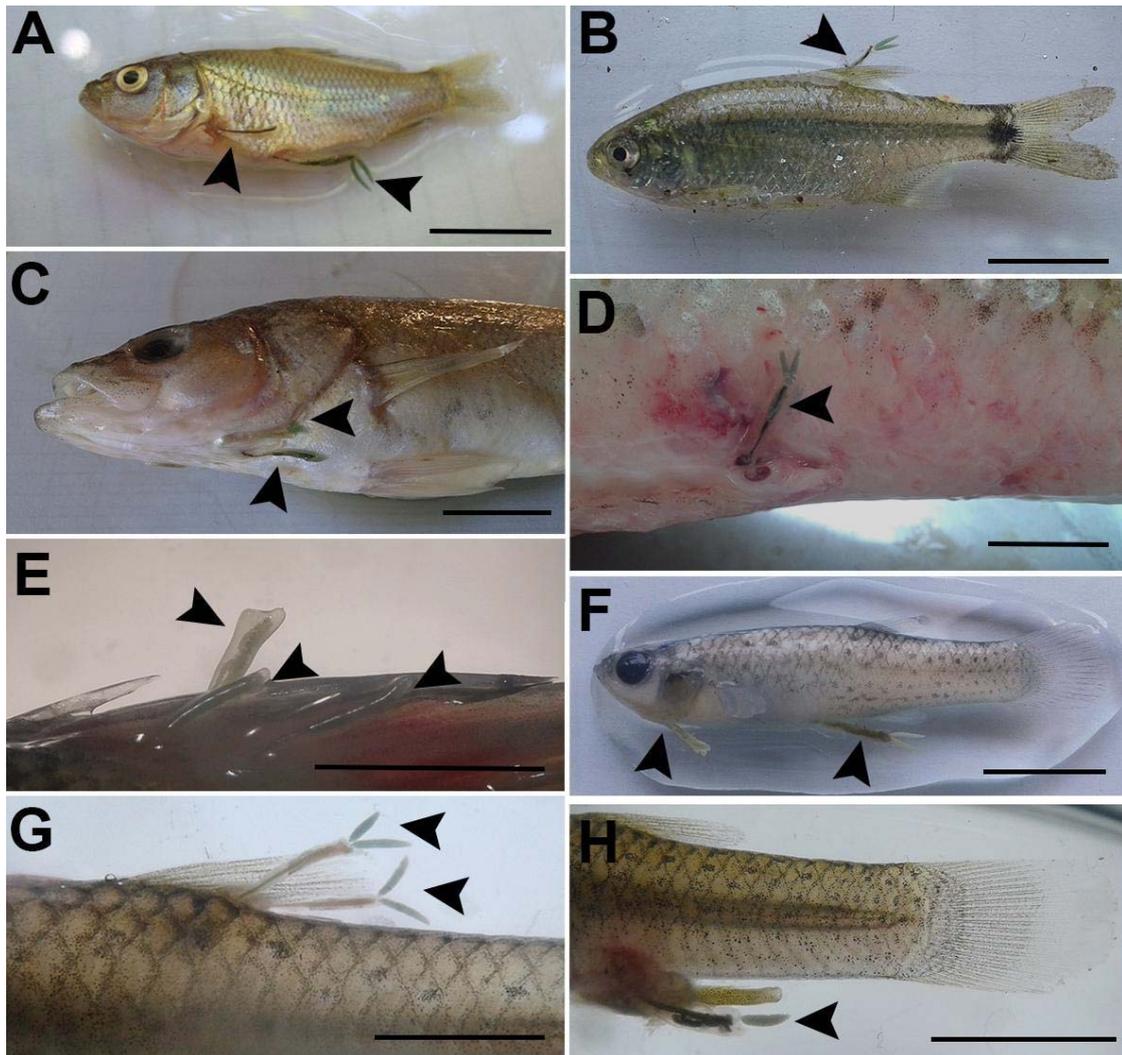


Figura 4.10. Ejemplos de peces patagónicos parasitados por *Lerna cyprinacea*. **A.** Juvenil de *Cyprinus carpio* con 2 copépodos en la base de la aleta pectoral y en la zona ventral; **B.** *Cheirodon interruptus* con 1 copépodo en la base de la aleta dorsal; **C.** Juvenil de *Percichthys trucha* con 2 copépodos en el opérculo; **D.** *P. trucha* con un copépodo en la base de la aleta anal; **E.** Detalle de la base de la aleta dorsal de *P. trucha* parasitada con copépodos; **F.** *Jenynsia lineata* con 2 copépodos en la región ventral; **G.** Detalle de la base de la aleta dorsal de *J. lineata* con 2 copépodos; **H.** Macho de *J. lineata* con 1 copépodo en la región del gonopodio. Las flechas señalan los ejemplares de *L. cyprinacea*. Las barras equivalen a 1 cm.

RESULTADOS

Hasta el presente, en la región Neotropical, existen registros de *L. argentinensis*, *L. cyprinacea*, *L. devastatrix*, *L. gamitanae* (syn. *Perulernaea gamitanae* Thatcher y Paredes, 1985), *Lernaea pirapitingae* (syn. *Perulernaea pirapitingae* Thatcher, 2000) y *Lernaea lagenula* parasitando peces nativos e introducidos en México, Cuba, Puerto Rico, Colombia, Uruguay, Brasil, Perú, Chile y Argentina (Tabla 4.1). *Lernaea argentinensis* se registró en Argentina para dos especies de Siluriformes. *Lernaea devastatrix* fue registrada en Brasil parasitando a 4 especies de peces correspondientes a 3 Órdenes. *Lernaea gamitanae* se registró en Perú y en Brasil parasitando a la especie *Colossoma macropomum* del Orden Characiformes; mientras que *L. pirapitingae* se registró en Colombia parasitando a *Piaractus brachypomus* del Orden Characiformes. *Lernaea lagenula* fue descrita en Brasil, sin embargo se desconoce el hospedador (ver Tabla 4.1). Por otro lado, *L. cyprinacea* es la especie más distribuida y con mayor número de hospedadores, registrándose en 3 anfibios y más de 40 especies de peces, correspondientes a 8 Órdenes (Tabla 4.1). El Orden Characiformes fue el que presentó más especies parasitadas (33 especies), seguido por los Órdenes Siluriformes (14), Cyprinodontiformes (10), Perciformes (6), Cypriniformes (4), Atheriniformes (2), Salmoniformes (1) y Centrarchiformes (1). El país en donde se registró el mayor número de especies infectadas fue Brasil con 43 especies, 24 de ellas pertenecientes al Orden Characiformes; seguido por Argentina con 25 especies; de las cuales 10 corresponden al Orden Characiformes. El copépodo invasor, *L. cyprinacea*, fue registrado mayormente en especies nativas, y en los ciprínidos introducidos: *Carassius auratus*, *Ctenopharyngodon idella* y *C. carpio* (Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Registros de especies del género *Lernaea* en los países de la región Neotropical. Se detallan las especies hospedadoras y si las mismas son nativas o introducidas.

País	Especie parásita	Hospedador	Nativo/Introducido	Cita Bibliográfica
México	<i>L. cyprinacea</i>	Cypriniformes		
		<i>Algansea lacustris</i> Steindachner 1895	n	Gabriel-Luciano y Uribe-Cortez 2015
		<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	i	Morales-Serna et al. 2012
		Atheriniformes		
		<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	n	Vega-Villasante et al. 2011
		Siluriformes		
		<i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	n	Morales-Serna et al. 2012
		Cyprinodontiformes		
		<i>Girardinichthys viviparus</i> (Bustamante, 1837)	n	Navarrete-Salgado et al. 2004
Cuba	<i>L. cyprinacea</i>	Perciformes		
		<i>Oreochromis aureus</i> (Steindachner, 1864)	i	Varelo y Lalana 2015
		Cypriniformes		
		<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	i	Varelo y Lalana 2015
Puerto Rico	<i>L. cyprinacea</i>	Cypriniformes		
		<i>Carassius auratus</i> Linnaeus, 1758	i	Bunkley-Williams y Williams 1994
Colombia	<i>L. cyprinacea</i>	Cypriniformes		
		<i>Carassius auratus</i> Linnaeus, 1758	i	Rodríguez 1981 citado por Alvarez León 2007
		<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	i	Rodríguez 1981 citado por Alvarez León 2007
		Characiformes		
		<i>Prochilodus magdalenae</i> Steindachner 1879		Gaviria y Aranguren-Riaño 2019
		Perciformes		
		<i>Trichogaster microlepis</i> Günther, 1861	n	Álvarez León 2007
Uruguay	<i>L. cyprinacea</i>	Characiformes		
		<i>Piaractus brachipomus</i>	n	Thatcher 2000; Gaviria y Aranguren-Riaño 2019
Perú	<i>L. cyprinacea</i>	Cypriniformes		
		<i>Carassius auratus</i> Linnaeus, 1758	i	Carnevia y Speranza 2003
		Characiformes		
		<i>Cheirodon interruptus</i> Jenyns, 1842	n	Carnevia y Letamendía 2018
		<i>Cyanocharax unguayensis</i> Messner, 1962	n	Carnevia y Letamendía 2018
		Cyprinodontiformes		
		<i>Cnesterodon decemmaculatus</i> (Jenyns 1842)	n	Carnevia y Letamendía 2018
		Caudata		
<i>Ambystoma mexicanum</i> Shaw y Nodder, 1798	n	Carnevia y Speranza 2003		
Chile	<i>L. cyprinacea</i>	Desconocido		Soares et al. 2018
		Characiformes		
		<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1816)	n	Delgado et al. 2011; Luque et al. 2017
		Perciformes		Jara y Díaz-Limay 1995; Luque et al. 2017
Chile	<i>L. cyprinacea</i>	Characiformes		
		<i>Cheirodon galusdae</i> Eigenmann, 1928	n	Habit et al. 2015
		Centrarchiformes		
<i>Percichthys trucha</i> Valenciennes, 1833	n	Habit et al. 2015		

CAPÍTULO 4 - Resultados

País	Especie parásita	Hospedador	Nativo/Introducido	Cita Bibliográfica
Brasil	<i>L. cypriinaea</i>	Cypriniformes		
		<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	i	Assis et al. 2014
		<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)		Luque y Tavares 2007
		<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	i	Gabrielli y Orsi 2000
		Characiformes		
		<i>Astyanax bimaculatus</i> Linnaeus, 1758	n	Gabrielli y Orsi 2000; Luque y Tavares 2007
		<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	n	Düpont y Lobo 2011
		<i>Astyanax lacustris</i> (Lütken, 1875)	n	Corrêa et al. 2016
		<i>Brycon cephalus</i> Günther, 1869	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Brycon hilarii</i> (Valenciennes, 1850)	n	Schalch et al. 2006
		<i>Brycon insignis</i> Steindachner, 1877	n	Fernandes et al. 2006
		<i>Brycon nattereri</i> Günther, 1864	n	Toro et al. 2003
		<i>Colossoma macropomum</i> Cuvier, 1816	n	Luque y Tavares 2007; Eiras et al. 2010; Luque et al. 2013
		<i>Cyphocharax spilatus</i> (Vari, 1987)	n	Querol et al. 2005
		<i>Cyphocharax voaja</i> (Hensel, 1870)	n	Querol et al. 2005
		<i>Hoplias malabaricus</i> Bloch, 1794	n	Luque et al. 2013; Bernardino et al. 2016
		<i>Leporinus fidenici</i> Bloch, 1794	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Leporinus piáu</i> Fowler, 1941	n	Toro et al. 2003
		<i>Megaloporus elongatus</i> (Valenciennes, 1850)	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Megaloporus macrocephalus</i> (Garavello y Britski, 1986)	n	Tavares Dias et al. 1999; Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Piabarchus stramineus</i> Holmberg, 1887	n	Bravin Narciso et al. 2019
		<i>Piaractus mesopotamicus</i> Holmberg, 1887	n	Gabrielli y Orsi 2000; Tavares-Dias y Mariano 2015
		<i>Prochilodus brevis</i> Steindachner, 1875	n	Luque y Tavares 2007; Luque et al. 2013
		<i>Prochilodus lineatus</i> Valenciennes, 1837	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Schizodon intermedium</i> Garavello y Britski, 1990	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1858	n	Gabrielli y Orsi 2000; Tavares-Dias y Mariano 2015
		<i>Steindachneina biornata</i> (Braga y Azpelicueta, 1987)	n	Querol et al. 2005
		<i>Steindachneina insculpta</i> Fernández-Yépez, 1948	n	Acosta et al. 2013
		Siluriformes		
		<i>Carias acanthopterus</i> Burchell, 1822	i	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Franciscodoras marmoratus</i> Lütken, 1874	n	Luque et al. 2013
		<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock, 1828)	n	Oliveira et al. 2012; Bravin Narciso et al. 2019
		<i>Hypostomus</i> sp.	n	Assis et al. 2014; Bravin Narciso et al. 2019
		<i>Iheringichthys labrosus</i> Lütken, 1874	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Pimelodus blochii</i> Valenciennes, 1840	n	Luque et al. 2013
		<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> Spix y Agassiz, 1829	n	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Rhamdia quelen</i> Quoy y Gaimard, 1824	n	Boxshall et al. 1997; Luque et al. 2013
		Cyprinodontiformes		
		<i>Poecilia latipinna</i> (Lesueur, 1821)		Assis et al. 2014
		<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859		Assis et al. 2014
		<i>Poecilia sphenops</i> Valenciennes, 1846	n	Piazza et al. 2006
		<i>Xiphophorus hellerii</i> Heckel, 1848	n	Assis et al. 2014
		<i>Xiphophorus maculatus</i> Günther, 1866	i	Piazza et al. 2006
		Perciformes		
		<i>Ochla piquiti</i> Kullander y Ferreira, 2006		Yamada y Takemoto 2013
		<i>Oreochromis niloticus</i> Linnaeus, 1758	i	Gabrielli y Orsi 2000
		<i>Pachyrurus squamipennis</i> Agassiz, 1831	n	Luque et al. 2013
		<i>L. devastatrix</i>		
		Cypriniformes		
		<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	i	Boxshall et al. 1997; Luque et al. 2013
		Characiformes		
		<i>Astyanax</i> sp.	n	Boxshall et al. 1997; Luque et al. 2013
		<i>Hoplias malabaricus</i> Bloch, 1794	n	Boxshall et al. 1997; Luque et al. 2013
Siluriformes				
<i>Rhamdia</i> sp.	n	Boxshall et al. 1997; Luque et al. 2013		
<i>L. qamitanae</i>				
Characiformes				
<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1816)	n	Thatcher y Paredes 1985; Benetton y Malta 1999		
<i>L. laenula</i>	Desconocido	Desconocido	Thatcher 2000	

CAPÍTULO 4 - Resultados

País	Especie parásita	Hospedador	Nativo/Introducido	Cita Bibliográfica	
Argentina	<i>L. cyprinacea</i>	Cypriniformes			
		<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	i	Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010; Biolé et al. 2012; Presente estudio	
		<i>Carassius auratus</i> Linnaeus, 1758	i	Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010	
		Characiformes			
		<i>Astyanax bimaculatus</i> Linnaeus, 1758			Plaul et al. 2010
		<i>Astyanax eigenmanniorum</i> Cope, 1894	n		Mancini et al. 2008; Biolé et al. 2012
		<i>Astyanax hermosus</i> Miquelarena, Protogino y López, 200	n		Ramallo y Terán 2014
		<i>Astyanax</i> sp.			Mancini et al. 2008
		<i>Bryconamencus iheringii</i> Boulenger, 1887	n		Mancini et al. 2008; Biolé et al. 2012
		<i>Cheirodon interruptus</i> Jenyns, 1842	n		Plaul et al. 2010; Biolé et al. 2012; Presente estudio
		<i>Cyphocharax voga</i> Hensel, 1870	n		Mancini et al. 2008
		<i>Hoplias malabaricus</i> Bloch, 1794	n		Biolé et al. 2012
		<i>Oligosarcus jenynsii</i> Günther, 1864	n		Mancini et al. 2008; Garibotti y Guagliardo 2004; Biolé et al. 2012
		<i>Prochilodus lineatus</i> Valenciennes, 1837	n		Roux et al. 2000
		Siluriformes			
		<i>Rhamdia quelen</i> Quoy y Gaimard, 1824	n		Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010; Biolé et al. 2012; Gervasoni et al. 2018
		<i>Corydoras paleatus</i> Jenyns, 1842	n		Plaul et al. 2010
		<i>Hypostomus plecostomus</i> Linnaeus, 1758	i		Plaul et al. 2010
		<i>Rhamdia quelen</i> Quoy y Gaimard, 1824	n		Vanotti y Tanzola 2004
		<i>Parapimelodus valenciennis</i> Lütken, 1874	n		Biolé et al. 2012
		<i>Trichomycterus corduvensis</i> Weyenbergh, 1877	n		Fernandez et al. 2019
		Salmoniformes			
		<i>Oncorhynchus mykiss</i> Walbaum, 1792	i		Gilbert et al. 1993; Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010 Presente estudio
		Atheriniformes			
		<i>Odontesthes bonariensis</i> Valenciennes, 1835	n		Mancini y Grosman 1998; Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010; Biolé et al. 2012; Mancini et al. 2021; Presente estudio
		<i>Odontesthes hatcheri</i> Eigenmann, 1909	n		Colavincenzo 1996; Presente estudio
		Cyprinodontiformes			
		<i>Jenynsia lineata</i> Jenyns, 1842	n		Montes 2012; Presente estudio
		<i>Jenynsia</i> sp.	n		Mancini et al. 2008
		<i>Poecilia</i> sp.	n		Mancini et al. 2008
Centrarchiformes					
<i>Percichthys trucha</i> Valenciennes, 1833	n		Gilbert et al. 1993; Ortubay et al. 1994; Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010; Presente estudio		
Anura					
<i>Hypsiboas cordobae</i> Barrio, 1965	n		Alcade y Batistoni 2005		
<i>Lithobates catesbeianus</i> Shaw, 1802	i		Salinas et al. 2016		
<i>L. argentinensis</i>	Siluriformes				
	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> Spix y Agassiz, 1829	n		Paggi 1972	
	<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i> (Linnaeus, 1766)	n		Paggi 1972	

Caracterización morfológica de L. cyprinacea

Los ejemplares del género *Lernaea* parasitando a ejemplares de *C. carpio*, *C. interruptus*, *O. mykiss*, *O. bonariensis*, *O. hatcheri*, *J. lineata* y *P. trucha* de las cuencas de los ríos Colorado, Neuquén, Limay y Negro, fueron identificados como *L. cyprinacea* en base a su morfología. Los especímenes presentaron las siguientes características: un cefalosoma pequeño, semiesférico, situado en el centro de la estructura de anclaje conocido como “ancla” (Fig. 4.11; 4.12). Esta estructura puede variar en tamaño y forma, consiste en 2 pares de brazos o ramas; el par dorsal más largo que el ventral, subdividido en dos ramas a cierta distancia de la base. El par de brazos ventrales, en general, es simple (Fig. 4.12). Las anténulas están conformadas por 5 segmentos con las divisiones poco diferenciadas (Fig. 4.11; 4.12), el 1er segmento con 4 setas, el 2do con 6 setas, el 3ro con 2 setas y una espina, el 4to con 4 setas y el 5to con 11 (no se diferenció el estetásco). La antena es uniramada, con una coxa y una base que forman una coxabase, los segmentos endopodiales están fusionados, el tercer segmento presenta 3 setas en el margen posterior, 6 setas y una espina en forma de garra curvada en la región apical (Fig. 4.11, 4.12). La mandíbula es pequeña, unisegmentada. La 1er maxila es muy pequeña, unisegmentada, en forma de cuña. La 2da maxila formada por 2 o 3 segmentos (no se observa segmentación) con garras terminales (Fig. 4.11). El maxilipedio está formado por 2 segmentos (no se observa segmentación), un segmento basal robusto con una espina y un segmento terminal con 5 garras apicales (Fig. 4.11, 4.12). Las patas nadadoras 1-4 son birramadas, rami con tres segmentos (Fig. 4.11). La pata 5 es vestigial, con un único segmento, 1 seta en el lateral de la base y 4 setas en el margen distal. La pata 6 se encuentra reducida a 1 seta.

A continuación se detalla la fórmula de espinas y setas de las patas 1 a 4:

Tabla 4.2: Fórmula de la armadura de las patas nadadoras 1 a 4 de *Lernaea cyprinacea* de *Percichthys trucha*, (los números romanos representan el número de espinas y los números arábigos el número de setas por cada segmento).

	Coxa	Base	Exópodo	Endópodo
Pata 1	0-0/1	1-0/I	I-1; I-1; II,5	0-1; 0-1; II,4
Pata 2	0-0/1	1-0	I-1; I-1; III,5	0-1; 0-2; III,3
Pata 3	0-0/1	1-0	I-1; I-1; III,5	0-1; 0-2; III,3
Pata 4	0-0/1	1-0	I-1; I-1; III,5	0-1; 0-2; II,3

El cuello es cilíndrico aumentando el diámetro hacia el extremo posterior; consiste del 2do al 4to segmento con patas. A continuación, se encuentra el segmento genital sin división de segmentos visible dorsalmente, y una prominencia genital bilobada en la superficie ventral (Fig. 4.12). El abdomen es cónico desplazado levemente hacia el lado dorsal del eje del cuerpo, el urópodo está presente, posee una seta lateral, una en el medio, dos en el extremo posterior y seta terminal muy larga en el centro del margen posterior (Fig. 4.11). Los sacos de huevos son pares y multiseriados (Fig. 4.12). El largo total puede ir desde 10 a 20 mm. Se depositó un espécimen Voucher (MACN-Pa 623) en la Colección Nacional de Parasitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (MACN-Pa).

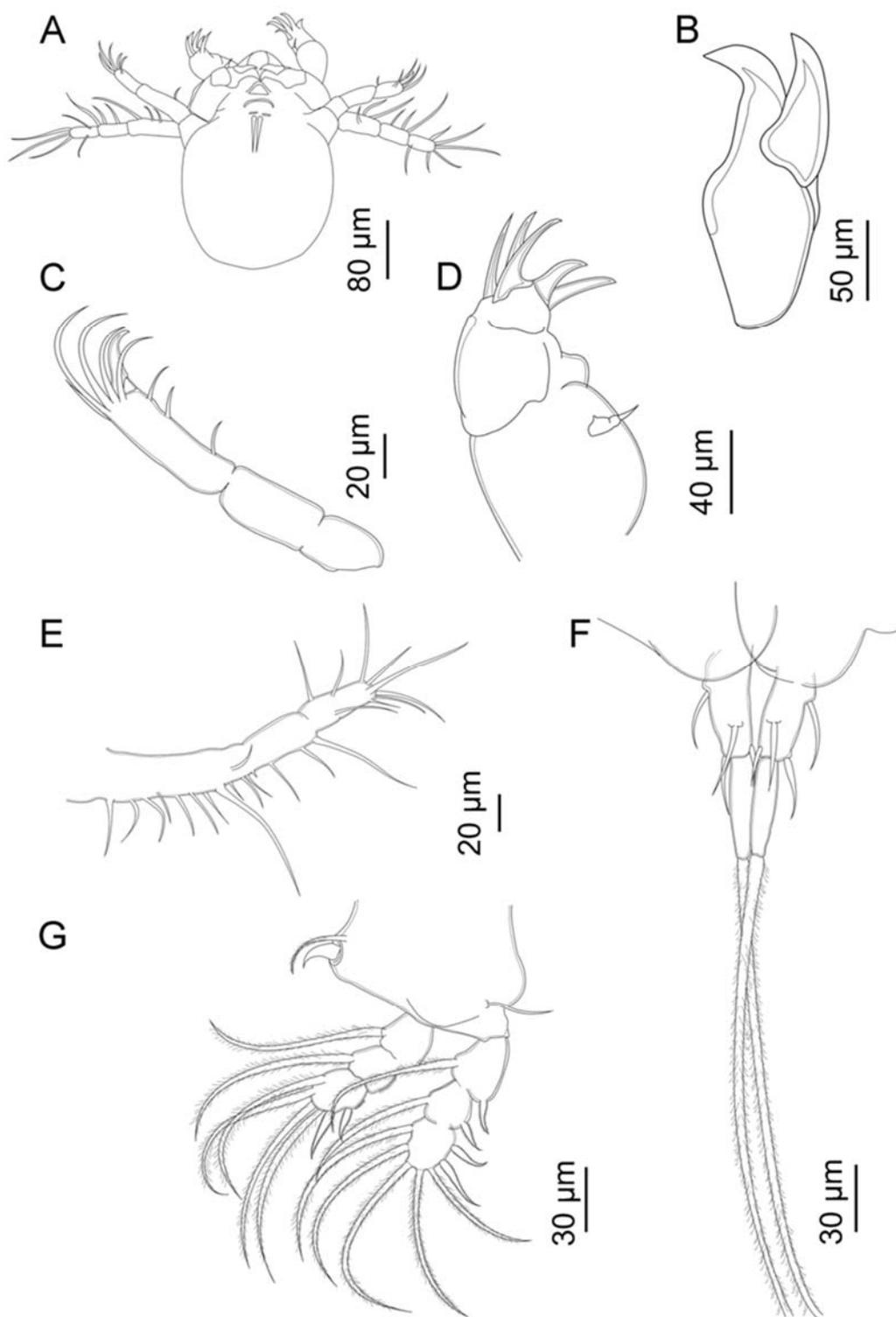


Figura 4. 11: *Lernaea cyprinacea* (Composición) de *Percichthys trucha*. **A.** Cefalotorax en vista ventral. **B.** 2da Maxila, **C.** Antena, **D.** Maxilipedio, **E.** Anténula, **F.** Urópodo, **G.** Pata I.

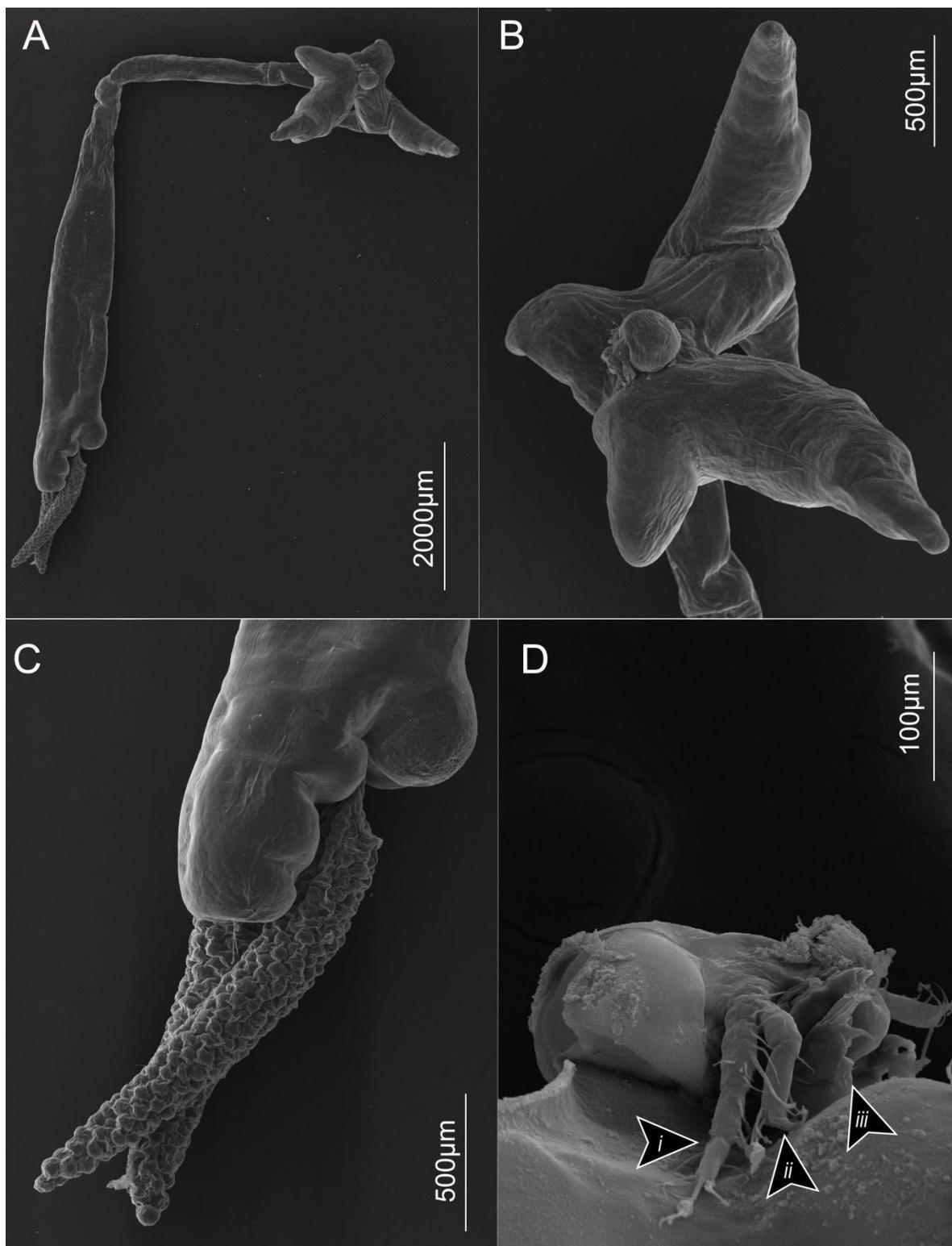


Figura 4. 12: Fotografías tomadas en Microscopio Electrónico de Barrido de *Lernaecyprinacea* de *Percichthys trucha*. **A.** Vista general de hembra adulta post metamorfosis. **B.** Detalle de la región anterior con cefalotórax y procesos laterales, **C.** región posterior en vista lateral con sacos ovígeros, **D.** Cefalotorax, vista lateral, las flechas indican, *i.* anténula, *ii.* antena y *iii.* maxilipedio.

Caracterización morfológica de L. argentinensis

El ejemplar N° 16381 de MACN-Pa examinado por Paggi (1972) e identificado como *L. argentinensis*, presenta una marcada diferenciación entre el cuello y el tronco (Fig. 4.13). El cuello es cilíndrico, largo y delgado y presenta un grosor levemente mayor en la unión con el tronco. El tronco es cilíndrico y con un diámetro aproximadamente tres veces más grande que el del cuello, y entre el primer tercio y el segundo se observan las prominencias pregenitales y los gonoporos de los cuales están sujetos los sacos de huevos, los cuales son pares y multiseriados. En la parte media del cuello se sitúa el tercer par de patas y en la cercanía de la unión entre el cuello y el tronco se ubica el cuarto par de patas. El quinto par de patas se ubica entre las prominencias pregenitales y los gonoporos. La región anterior con la estructura de anclaje, no se observó ya que no pudo ser aislada del tejido del hospedador. Estas características morfológicas observadas difieren de *L. cyprinacea*.

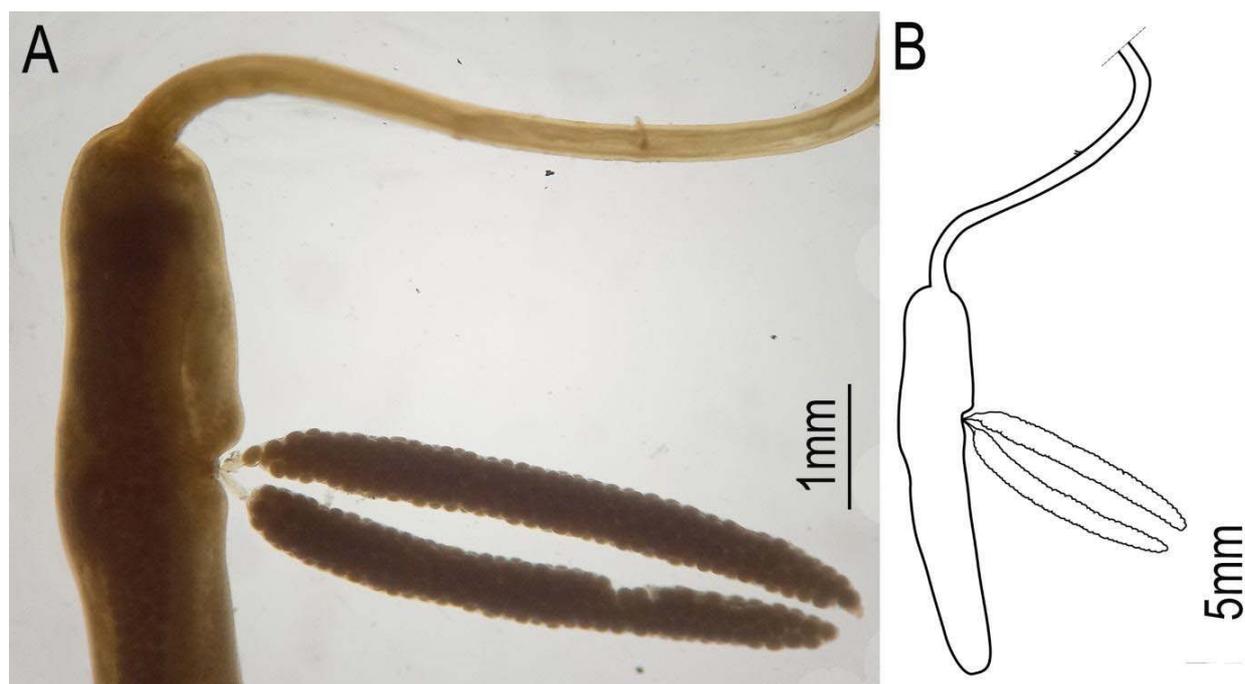


Figura 4. 13: Ejemplar N° 16381 de MACN-Pa examinado por Paggi (1972) e identificado como *L. argentinensis*. **A.** Detalle de la región posterior con los sacos ovígeros y prominencias pregenitales en vista lateral. **B.** Dibujo del cuello y tronco en vista lateral.

Análisis de ADN de ejemplares de Lernaea sp. en Patagonia

En total se obtuvieron 6 secuencias de la región 18S y se utilizaron además otras 6 secuencias de la misma región, depositadas en GenBank (Tabla 4.3), para el análisis (ADNr). Luego de alinear las secuencias, se obtuvo una secuencia de 18S ADNr de 795 pares de bases de largo, ya que algunas secuencias debieron ser cortadas para permitir la comparación. Las secuencias de la región 18S del ADNr permitieron corroborar la identidad de *L. cyprinacea* en peces de Patagonia. Las mismas fueron depositadas en GenBank, números de acceso: MH198049-MH198054 (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/) (Tabla 4.3).

La divergencia (el número de diferencias de bases por sitio) entre los dos grupos (las secuencias de NCBI provenientes de Japón, Irán y China y los especímenes de Patagonia) fue del 0,32%. Cada grupo mostró una divergencia evolutiva entre secuencias del 0,04% para las de NCBI y 0,15% para las secuencias del presente trabajo. La distancia media general para todas las secuencias como un único grupo fue de 0,22%. El contenido de G+C fue de 50,7% para las secuencias de Patagonia y las que estaban depositadas en GenBank. Las secuencias analizadas como un grupo mostraron 5 sitios variables de sustitución no sinónimos.

Tabla 4.3: Detalle de las secuencias de *Lernaea cyprinacea* provenientes de NCBI y de las secuencias obtenidas de los ejemplares de Patagonia.

N°de	Acceso	Especie	Hospedador	País	Localidad	Autor	Referencia
	KM28181	<i>L.</i>				Tabaripour y	
6.1		<i>cyprinacea</i>	Ciprínido	Irán	No indicado	Youssefi	Sin Publicar
	DQ10755	<i>L.</i>	<i>Cultrichthys</i>			Song et al.	
5.1		<i>cyprinacea</i>	<i>erythropterus</i>	China	Lago Dongxi	2008	Song et al. 2008
	DQ10755	<i>L.</i>				Song et al.	
6.1		<i>cyprinacea</i>	<i>Cyprinus carpio</i>	China	Lago Dongxi	2008	Song et al. 2008
	DQ10755	<i>L.</i>	<i>Hemiculter</i>			Song et al.	
4.1		<i>cyprinacea</i>	<i>leucisculus</i>	China	Dangjiangkou	2008	Song et al. 2008
	DQ10755	<i>L.</i>				Song et al.	
7.1		<i>cyprinacea</i>	<i>Opsariichthys bidens</i>	China	Dangjiangkou	2008	Song et al. 2008
	KP235363	<i>L.</i>				Yoshime et al.	
.1		<i>cyprinacea</i>	<i>Plecoglossus altivelis</i>	Japón	Río Shonai	2015	Yoshimine et al. 2015
	MH19804	<i>L.</i>				Waicheim et al.	
9		<i>cyprinacea</i>	<i>Percichthys trucha</i>	Argentina	Río Negro	2019	Waicheim et al. 2019
	MH19805	<i>L.</i>				Waicheim et al.	
0		<i>cyprinacea</i>	<i>Percichthys trucha</i>	Argentina	Río Negro	2019	Waicheim et al. 2019
	MH19805	<i>L.</i>				Waicheim et al.	
1		<i>cyprinacea</i>	<i>Odontesthes hatcheri</i>	Argentina	Río Negro	2019	Waicheim et al. 2019
	MH19805	<i>L.</i>				Waicheim et al.	
2		<i>cyprinacea</i>	<i>Percichthys trucha</i>	Argentina	Río Negro	2019	Waicheim et al. 2019
	MH19805	<i>L.</i>				Waicheim et al.	
3		<i>cyprinacea</i>	<i>Percichthys trucha</i>	Argentina	Río Negro	2019	Waicheim et al. 2019
	MH19805	<i>L.</i>				Waicheim et al.	
4		<i>cyprinacea</i>	<i>Odontesthes hatcheri</i>	Argentina	Río Negro	2019	Waicheim et al. 2019

DISCUSIÓN

Dentro de la región Neotropical, la familia Lernaeidae presenta cerca de 10 especies, pocos representantes en comparación a otras regiones como la Afrotropical y la Oriental, que poseen cerca de 40 especies cada una (Boxshall y Defaye 2008). Los géneros *Amazolernaea*, *Areotrachelus*, *Bedsylernaea*, *Perulernaea* y *Taurocheros* presentan varias similitudes entre sí, pudiendo corresponder a un linaje Neotropical; sin embargo la falta de descripciones de los apéndices de especies de varios géneros, no permite realizar un análisis filogenético completo (Boxshall y Halsey 2004). Esto también ocurre para otros géneros de la familia, como por ejemplo para el género *Catlaphilla*, que generó confusiones y la existencia de varias sinonimias (Boxshall y Halsey 2004). De acuerdo a Boxshall y Halsey (2004) la descripción del género *Areotrachelus* es inadecuada, sin embargo actualmente este género es aceptado (Walter y Boxshall 2021). El género *Perulernaea*, fue descrito por Thatcher y Paredes (1985), y posteriormente, Ho (1998) lo consideró un sinónimo del género *Lernaea*. Por otro lado, Boxshall y Halsey (2004), no descartan el género pero consideran necesario una completa descripción y un análisis filogenético entre todos los géneros neotropicales. Actualmente, en la base de copépodos del mundo “Walter y Boxshall 2021” el género es considerado sinónimo de *Lernaea* (Walter y Boxshall 2021).

El género *Lernaea* en la región Neotropical, presenta pocas especies, las cuales parasitan en su mayoría a peces de agua dulce. Hay registros del género en al menos 9 países de esta región, sin embargo, hay que considerar que son pocos los trabajos publicados sobre lernéidos. En particular, para ciertos países como por ejemplo Bolivia, Ecuador, Paraguay, Venezuela, entre otros, los estudios sobre parásitos de peces son extremadamente escasos. De las especies registradas, *L. pirapitingae* y *L. gamitanae*, anteriormente pertenecientes al género *Perulernaea*, podrían formar parte de un linaje Neotropical. Ambas especies fueron registradas parasitando a peces nativos del Orden Characiformes y existen registros de *L. pirapitingae* en Colombia y de *L. gamitanae* en Perú y Brasil. Sin embargo, el número de hospedadores para estos lernéidos probablemente se incremente con más estudios parasitológicos, ya que existen cientos de especies de peces de agua dulce

que aún no han sido examinados en busca de parásitos (Thatcher 2000; Boxhall y Defaye 2008). En el caso de *L. devastatrix*, la misma fue descrita en pisciculturas de Brasil, parasitando a 4 especies de peces nativos e introducidos de 3 Órdenes diferentes; no obstante, no existen otros registros de la especie luego de su descripción (Bravin Narciso et al. 2019). Esto llama la atención ya que al parecer sería una especie generalista respecto al hospedador y el hecho de que no existan más registros podría deberse a que la especie haya disminuido su población, o bien a que por su gran parecido a *L. cyprinacea* haya sido registrada como tal. Lo mismo ocurre con las especies *L. lagenula*, antes considerada como *Lernaeocera lagenula* Heller, 1865 y *L. argentinensis*. De acuerdo a Kabata (1979), la descripción realizada por Paggi (1972), fue el 1er registro auténtico de este género para América del Sur, ya que pone en duda la existencia de la especie *L. lagenula*, que según Kabata (1979), pertenecería al género *Opistholernaea*. De acuerdo a Thatcher y Williams (1998) a partir de la descripción hecha por Paggi (1972), *L. argentinensis* no correspondería a este género sino que se trataría de un nuevo género. Asimismo, Thatcher (2000), considera que las especies *L. argentinensis* y *L. lagenula* podrían tratarse de nuevos géneros. Cabe destacar que tanto *L. argentinensis* como *L. lagenula* no han sido registradas en otros estudios de parásitos de peces de Argentina ni de Brasil luego de su descripción (ver Chemes y Takemoto 2011; Luque y Tavares 2007; Boxshall y Halsey 2004).

A partir de la observación del material depositado por Paggi (1972), se pudo observar que el ejemplar de *L. argentinensis* difiere de *L. cyprinacea*, principalmente por la división marcada entre el cuello y el tronco, en la disposición de las patas y en las prominencias pre genitales ubicadas entre el primer y el segundo tercio del tronco y mucho más pequeñas en comparación a las de *L. cyprinacea*. Al comparar con otras especies del género, el cuello delgado y largo de *L. argentinensis* y la ubicación de los gonoporos y sacos ovígeros se asemeja más a las especies *L. pirapitingae* y *L. gamitanae*, sin embargo no se observaron glándulas prominentes en el cuello características de estas dos especies (Thatcher y Paredes 1985; Thatcher 2000). Al comparar las descripciones originales de estas especies, la disposición del 1er y 2do par de patas de *L. argentinensis* es diferente, estando más cerca el uno del otro, a

la altura de la unión entre el cefalotórax y el cuello. A pesar de que la región anterior es muy variable, *L. argentinensis* se caracteriza por poseer procesos cefálicos laterales no ramificados y un proceso dorsal impar simple (Paggi 1972). *Lernaea gamitanae* y *L. pirapitingae* en cambio, poseen dos procesos cefálicos laterales largos y dos ventrales más pequeños (Thatcher y Paredes 1985). Dada la ubicación de las patas y la estructura de anclaje, *L. argentinensis* podría pertenecer a otro género, tal como lo indicaron Thatcher y Williams (1998). Sin embargo para apoyar esta idea, sería necesario un estudio detallado de los apéndices, ya que en la descripción original se indica la dificultad para su observación, acompañado de un análisis molecular que incluya otros géneros de la familia Lernaeidae. Sería interesante, además, revisar peces de esa región, ya que no existen otros registros luego de su descripción.

La especie *L. cyprinacea*, es la más distribuida en la región, estando presente en la mayoría de los países y parasitando a un amplio rango de hospedadores, algunos introducidos y un gran número de especies nativas de diferentes órdenes. Esto muestra el gran potencial que tiene la especie para establecerse en nuevos ambientes y ha sido documentado en otras partes del mundo como África del Sur y Australia (Smit et al. 2017; Bravin Narciso et al. 2019). El país con mayor número de especies de peces parasitadas fue Brasil, seguido por Argentina. En ambos casos el mayor número de especies con Lerneosis perteneció al Orden Characiformes. Esto difiere de otros lugares, como por ejemplo, África del Sur, en donde *L. cyprinacea* mostró una preferencia por especies de las familias Cyprinidae (Cypriniformes) y Cichlidae (Cichliformes) (Robinson y Avenant-Oldewage 1996; Smit et al. 2017). En la mayoría de los países existen registros de al menos uno de estos cyprínidos parasitados por el copépodo: *C. auratus*, *C. idella* y *C. carpio*. La translocación de estas especies, ha generado la co introducción y co invasión de *L. cyprinacea* en diferentes partes del mundo (Piasecki et al. 2004; Hassan et al. 2008). En América del Sur, *L. cyprinacea* fue co introducida a principios del siglo 20 junto con la importación de *C. carpio* en Brasil, dispersándose rápidamente y parasitando especies de cultivo y especies nativas (Gabielli y Orsi 2000; Piasecki et al. 2004).

En Argentina, *L. cyprinacea* se encuentra ampliamente distribuida, registrándose en varias provincias desde el año 1993, aunque habría ingresado junto con la capra a principios del siglo 20 (Gilbert et al. 1993; Mancini et al. 2008, 2021; Plaul et al. 2010; Biolé et al. 2012; Soares et al. 2018). La gran mayoría de los estudios realizaron la identificación específica a través de estudios morfológicos, e incluso sin estudiar en detalle la morfología de los especímenes. El copépodo invasor, fue registrado en 22 especies de peces y en 2 especies de anuros. Los peces parasitados son en su mayoría especies nativas y unas pocas introducidas. Se registraron especies de valor comercial como *O. bonariensis* y *O. mykiss* parasitadas por el copépodo (Mancini et al. 2008, 2021; Plaul et al. 2010; presente estudio).

La clasificación de las especies del género *Lernaea* presentó dificultades y ha generado muchas controversias (Moreno et al. 1986; Hua et al. 2019). En parte porque los estudios se basan en general en la morfología de las hembras adultas, a pesar de que se ha demostrado que existe una gran plasticidad fenotípica intra específica, y que en particular la morfología del “ancla”, puede variar enormemente dependiendo de algunos factores como el sitio de infección, la especie hospedadora, etc. (Moreno et al. 1986; Boxshall et al. 1997; Hua et al. 2019). Además, existen niveles de similitudes inter específicos muy altos. Esto llevó a muchas confusiones y en consecuencia la taxonomía del género está aún sin resolver y se piensa que varios nombres específicos del género se tratan de sinonimias (Boxshall y Halsey 2004; Hua et al. 2019). Moreno et al. (1986) observaron que los ejemplares de *L. cyprinacea* en las branquias de *Chondrostoma polylepis polylepis* (boga de río) de España presentaban un mayor número de formas corporales mientras que los copépodos ubicados en aletas y superficies del cuerpo presentaron una forma dominante. Por otro lado, en la mayoría de los casos, los apéndices están poco descritos, de acuerdo a Kabata (1979), la morfología de los apéndices es muy similar entre los miembros de la familia y en consecuencia no tienen gran valor taxonómico. Sin embargo, otros autores, indican que puede haber diferencias considerables entre los apéndices, que permitan diferenciar una especie de otra. Por ejemplo, *L. devastatrix*, registrada parasitando peces en Río Grande, Brasil, se encuentra muy relacionada a *L. cyprinacea*, y entre los caracteres más importantes que la diferencian de ésta, podemos mencionar la

segmentación, el número de setas de la anténula, la armadura de la antena y el maxilipedio (Boxshall et al. 1997). El mejor carácter para diferenciar entre las dos especies es la garra de la antena (levemente curvada en *L. cyprinacea* y reflejada lateralmente en *L. devastatrix*), sin embargo, en la mayoría de las descripciones, los apéndices están muy poco detallados o no son considerados, lo cual no permite comparar estas características entre todas las especies (Boxshall et al. 1997).

Comparando los datos moleculares de la región 18S ADNr obtenidas en este estudio con aquellos disponibles en GenBank, se observó que las diferencias genéticas indican variaciones intra específicas de la especie *L. cyprinacea*, lo cual concuerda con la identificación morfológica de los ejemplares de Patagonia. Dado el alto grado de variabilidad intra específica y las similitudes inter específicas, la identificación de las especies del género *Lernaea*, requiere combinar diferentes herramientas, para un estudio detallado de la morfología que incluya la región anterior o ancla y los apéndices y un análisis molecular (Hua et al. 2019). A pesar de que se han utilizado datos moleculares para identificar especies del género *Lernaea*, los estudios se han focalizado puntualmente en *L. cyprinacea*, siendo la única especie de la cual existen datos moleculares disponibles. Si bien estos datos incluyen un transcriptoma y el genoma mitocondrial completo, la identificación en base a datos moleculares de esta especie se ha enfocado principalmente en las secuencias nucleares de 2 genes de ARNr (18S y 28S). Estos marcadores aún son cuestionables en parte por el número limitado de estudios y de la cantidad de datos moleculares disponibles (Hua et al. 2019). El primer estudio de América del Sur, que incluyó una caracterización molecular fue publicado en el año 2018. El mismo se realizó a partir de copépodos aislados de *O. bonariensis* de Argentina e incluyó la secuencia de la región 28S ARNr (Soares et al. 2018).

El presente trabajo es el primer estudio que incluye un análisis morfológico y molecular sobre el copépodo invasor *L. cyprinacea* en Patagonia, y el segundo en América del Sur. Se agregaron a la base de datos de GenBank secuencias de la región 18S ARNr de *L. cyprinacea* de los hospedadores *O. hatcheri* y *P. trucha*.

Para dilucidar las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Lernaea* y entre los géneros de la familia Lernaeidae, aún faltan estudios

morfológicos que incluyan detalles sobre los apéndices, más estudios parasitológicos de peces y análisis moleculares que aumenten el número de secuencias disponibles (Soares et al. 2018; Hua et al. 2019). Muchos estudios en la región Neotropical se han focalizado en la parasitofauna de helmintos y sin duda el número de especies de copépodos parásitos aumentará con futuros estudios (Morales-Serna et al. 2012). Por otro lado, la mayoría de los copépodos parásitos de esta región, han sido registrados en el Amazonas y la región noreste de Brasil (Luque et al. 2013). En los últimos 27 años, los estudios sobre crustáceos parásitos de peces en Brasil alcanzó la descripción de 57 especies nuevas, mientras que en Colombia en los últimos 14 años se han descrito 13 especies nuevas de copépodos (Gaviria y Aranguren-Riaño 2019). Esto refleja un progreso marcado en los estudios taxonómicos en las últimas décadas. La ictiofauna que alberga la región Neotropical, es una de las más diversas del mundo y con gran importancia comercial y se estima que existe un gran potencial para el descubrimiento de nuevas especies y nuevos registros de parásitos en peces. Para poder estimar la diversidad de especies son necesarios más estudios que combinen enfoques moleculares y morfológicos con datos ecológicos como por ejemplo la especificidad, la distribución geográfica y los ciclos de vida (Luque et al. 2017).

En el caso particular de la Patagonia Argentina, la fauna de peces se caracteriza por poseer una baja riqueza específica (Cussac et al. 2009). La única especie del género *Lernaea* corresponde a *L. cyprinacea*, que ha sido co introducida y actualmente ha co invadido varios ambientes de las cuencas de los ríos Colorado, Negro, Limay y Neuquén (ver Cap. V). Más relevamientos, que incluyan aguas arriba de los ríos Neuquén y Limay y otros ambientes que no han sido muestreados, serían necesarios para dilucidar la distribución de la especie ya que es muy posible que continúe colonizando nuevos ambientes.

CAPÍTULO 5

Invasión de *Lernaea cyprinacea* en Patagonia

INTRODUCCIÓN

La tasa de introducción de especies se ha incrementado notablemente en los años recientes, esto se relaciona con el crecimiento de la población humana, los avances en el transporte y el aumento del comercio internacional (Bax et al. 2003). La mayoría de las especies introducidas no logran establecerse con éxito en los nuevos ambientes, sin embargo, aquellas que persisten pueden generar grandes impactos económicos, consecuencias para la salud del hombre, y riesgos para la biodiversidad y para el funcionamiento de los ecosistemas (Simberloff et al. 2012; Conn 2014). Esto también puede verse reflejado en una lista realizada por la IUCN (Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza) sobre las 100 peores especies invasoras del mundo, en la cual un cuarto de esas especies producen enfermedades y tienen un impacto económico y ecológico (Lowe et al. 2010).

Los parásitos pueden jugar un rol importante, actuando como especies invasoras o como mediadores de interacciones entre otros miembros de la comunidad. La evidencia de que los parásitos pueden llevar a cambios en la abundancia de las poblaciones e influir en la estabilidad de las cadenas tróficas se ha incrementado, resaltando el potencial que poseen las interacciones parásito-hospedador a nivel poblacional y de comunidad (Lafferty et al. 2008; Goedknecht et al. 2016; Timi et al. 2020).

La introducción de hospedadores y parásitos puede llevar a cambios en la estructura de las comunidades y provocar pérdida de biodiversidad nativa. Entender los factores que influyen sobre los procesos de invasión y que median los impactos en las comunidades nativas, se vuelve cada vez más importante, ya que la tasa de introducciones aumenta cada día (Goedknecht et al. 2016). En muchos casos, el esfuerzo para estimar el impacto de las especies invasoras se vuelve difícil ya que el estatus de varias especies se desconoce o se trata de especies crípticas. La identificación del rango de distribución de estas especies puede ser alcanzada gracias a los registros fósiles y los registros históricos; además de estudios moleculares y de filogeografía. Sin embargo, en

el caso de los parásitos, es más problemático ya que muchas taxonomías están aún poco resueltas (Gaither et al. 2013; Lymbery et al. 2014).

Cuando se introducen especies en un nuevo ecosistema, en general éstas tienen múltiples impactos sobre las especies nativas (Simberloff et al. 2012). Entre los impactos directos comúnmente identificados se encuentra la competencia por los recursos y la depredación de especies nativas. Sin embargo, las especies invasoras también pueden tener efectos indirectos, por ejemplo alterando el hábitat o cambiando las dinámicas de las enfermedades (Lymbery et al. 2014; Goedknecht et al. 2016; 2018). Luego de una introducción, puede ocurrir una transmisión de parásitos desde hospedadores nativos hacia hospedadores introducidos. O los hospedadores no nativos pueden co introducir parásitos y estos ser transmitidos a especies nativas. En algunos casos pueden ser los mismos parásitos que ingresan en un nuevo ambiente, sin la necesidad de un hospedador. Es muy común en los ecosistemas marinos, la introducción de estadios infectivos de vida libre de micro parásitos, junto con el agua de lastre y en las superficies de los barcos (Drake y Lodge 2004).

Aquellos parásitos que ingresan en un ambiente nuevo, fuera de sus área de distribución nativa junto con su hospedador, son denominados parásitos “co introducidos” (Lymbery et al. 2014) (Figura 5.1). Si un parásito co introducido, logra establecerse, reproducirse y dispersarse y es capaz de cambiar de hospedador, logrando parasitar especies nativas, entonces se denomina parásito “co invasor”(Fig. 5.1). Este cambio de hospedador (“switch host”) hacia hospedadores nativos es conocido como “spillover”, dando como resultado la emergencia de una nueva enfermedad que puede traer graves consecuencias para el ecosistema invadido (Kelly et al. 2009; Telfer y Bown 2012). Por ejemplo, se ha observado que en los sistemas marinos este proceso es muy común. Se registraron más del 70% de los casos de parásitos co introducidos, parasitando especies nativas y en casi la mitad de los casos estas parasitosis produjeron mortandades masivas de especies nativas (Goedknecht et al. 2016).

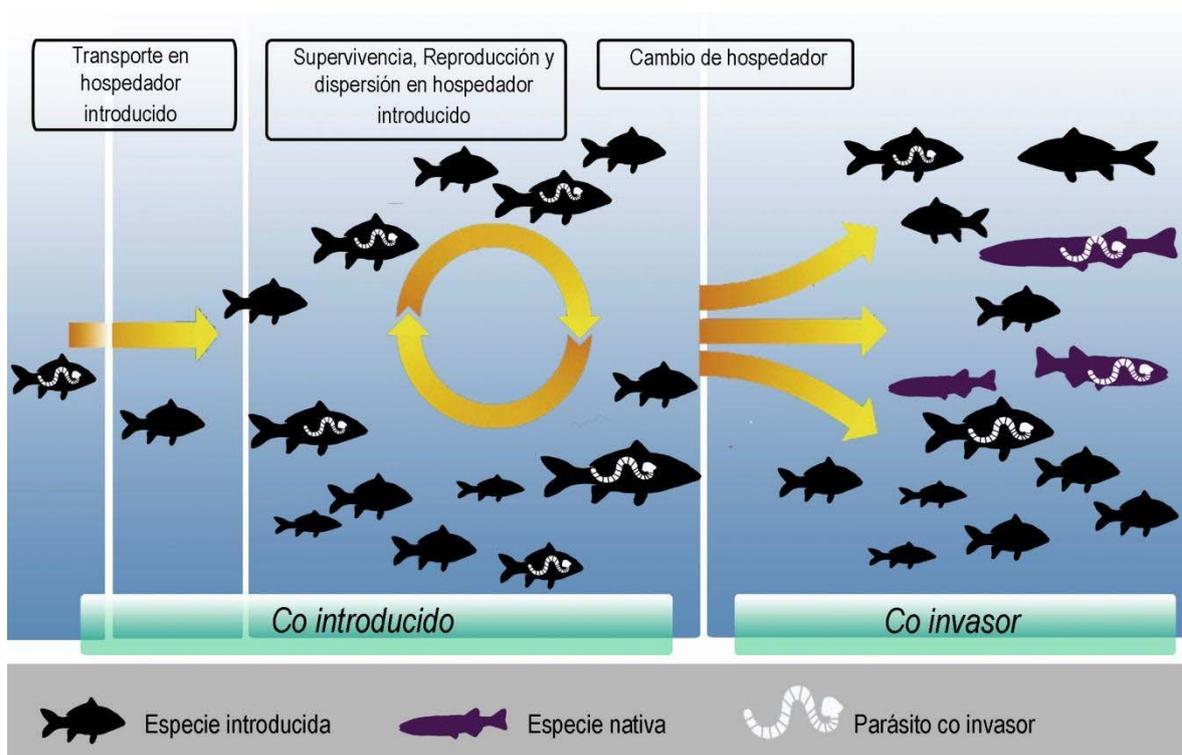


Figura 5.1: Diagrama esquemático de la introducción de una especie junto con una especie parásita en un nuevo ambiente más allá del área natural de su distribución. Las flechas indican el movimiento de la especie introducida a través de las fases de introducción, establecimiento e invasión del hábitat superando las barreras de transporte, supervivencia, reproducción y dispersión en su hospedador y cambio de hospedador hacia una especie nativa. (Modificado de Lymbery et al. 2014).

En una revisión bibliográfica se identificaron 98 ejemplos de co introducciones de parásitos de distintos taxones, resultando los helmintos, los parásitos más comunes (49%), seguido por artrópodos (17%) y protozoos (14%) (Lymbery et al. 2014). Las co introducciones sin cambios de hospedador fueron registradas por ejemplo en monogeneos parásitos del pez *Lepomis gibbosus* en la cuenca del río Danubio (Ondračková et al. 2011).

En general, aquellas especies parásitas que presentan ciclos de vida directos, son consideradas más probables de establecerse en un nuevo ambiente, ya que no requieren la presencia de un hospedador intermediario. Sin embargo, hay registros de co introducciones de parásitos (incluyendo: protozoos, myxozoos, trematodes, cestodes, nematodes, acantocéfalos y pentastómidos) con ciclos de vida indirectos que se han establecido en nuevos ambientes con éxito y han logrado parasitar a hospedadores nativos (Lymbery et al. 2014). En varios casos en los que los parásitos cambian de hospedador y parasitan a especies nativas, se ha observado que son más virulentos en especies nativas que en su hospedador original. Se ha propuesto que los

efectos patológicos podrían ser mayores en estos nuevos hospedadores, con los que no existe una historia co evolutiva parásito-hospedador y por lo tanto los hospedadores nativos no han desarrollado una resistencia y son más vulnerables a la infección pudiendo sufrir mayores patologías (Fassbinder-Orth et al. 2013).

La especie *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758, conocida vulgarmente con el nombre de “gusano ancla”, es considerada una de las especies más invasoras de peces de agua dulce (Avenant-Oldewage 2012). Ha sido co introducida en casi todos los continentes junto con los ciprínidos, siendo su distribución actual cosmopolita (Avenant-Oldewage 2012). *Lernaea cyprinacea*, es un parásito generalista en cuanto a su hospedador, y ha sido registrada parasitando a más de 100 especies de peces de agua dulce y algunas especies de anfibios (Piasecki et al. 2004; Poulin y Morand 2004; Avenant-Oldewage 2012; Sayyadzadeh et al. 2016).

Las hembras adultas, penetran el tejido del hospedador a través de la epidermis hacia la dermis, ocasionando hemorragias a través del camino de entrada, por debajo y entre las escamas y en la musculatura; esto produce una respuesta inflamatoria por parte del hospedador, alrededor del sitio de anclaje del parásito. En la región anterior del copépodo, se produce una necrosis de la musculatura del hospedador. Alrededor del ancla del copépodo, las células de la epidermis forman un cúmulo irregular, en un intento de sanar la lesión (Berry et al. 1991). En peces de pequeño porte, es común que la estructura de fijación, alcance los órganos internos pudiendo provocar la muerte del pez. Por otro lado, las heridas ocasionadas por los copépodos pueden provocar infecciones secundarias por hongos y bacterias y en algunos casos producir la muerte del hospedador (Khan 2003; Avenant-Oldewage 2012). Por otro lado, los estadios copepoditos se alojan en las branquias de los peces, y si bien no están anclados a los filamentos branquiales, pueden causar disrupciones, necrosis, hemorragias, hiperplasia epitelial e incluso en altas intensidades la muerte del hospedador (Avenant-Oldewage 2012). En varios estudios se observó que los peces infectados e incluso aquellos que sobrevivieron a la infección, presentaron un factor de condición menor y un menor crecimiento que peces nunca parasitados. En criaderos de peces alrededor del mundo, existen muchos registros de problemas de salud y mortandades de peces

asociados a *L. cyprinacea* (Khan 2003; Hossain et al. 2018). Considerando la capacidad de colonización de la especie y los efectos negativos que puede provocar su infección; la presencia de *L. cyprinacea* puede afectar negativamente las dinámicas de los hospedadores a nivel de individuo, de población y de comunidad (Avenant-Oldewage 2012; Welicky et al. 2017).

Actualmente existen registros de *L. cyprinacea* en el norte y sur de América, Europa, Asia, Sureste de África y Australia (Avenant-Oldewage 2012). En América del Sur, *L. cyprinacea* ha sido introducida a principios del siglo 20 junto con la translocación de ciprínidos (Piasecki et al. 2004). Existen registros de este copépodo parasitando peces nativos e introducidos en 5 países sudamericanos (Gabrielli y Orsi 2000; Carnevia y Speranza 2003; Piazza et al. 2006; Alvarez-León 2007; Habit et al. 2015). En Argentina, *L. cyprinacea* está ampliamente distribuida, con registros en varias provincias desde 1993 (Gilbert et al. 1993; Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010; Biolé et al. 2012). La especie invasora ha sido registrada parasitando a peces nativos como los siluriformes *Rhamdia quelen* (bagre negro) y *Corydoras paleatus* (tachuela), los caraciformes *Oligosarcus jenynsii* (dientudo), *Astyanax bimaculatus* (mojarra), *Cheirodon interruptus* (mojarrita) y *Prochilodus lineatus* (sábalo), el ciprinodontiforme *Jenynsia* sp. (madrecita), el perciforme *Percichthys trucha* y los ateriniformes *Odontesthes bonariensis* y *Odontesthes hatcheri* (Gilbert et al. 1993; Colavincenzo 1996; Mancini y Grosman 1998; Mancini et al. 2006; 2008; Plaul et al. 2010). Además, hay registros del género *Lernaea* parasitando a peces introducidos de acuario como el siluriforme *Hypostomus plecostomus* (chupa algas) y el cipriniforme *Carassius auratus* ("goldfish") y a peces introducidos en ambientes naturales como el cipriniforme *C. carpio* (carpa común) y el salmoniforme *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris) (Gilbert et al. 1993; Colavincenzo 1996; Mancini y Grosman 1998; Mancini et al. 2006; 2008; Plaul et al. 2010). Geográficamente, su distribución es amplia, registrándose en las provincias de Buenos Aires, Mendoza, Córdoba, la Rioja, la Pampa, Neuquén y Río Negro, siendo, la cuenca del río Negro su límite más austral (Plaul et al. 2010; datos propios). En la Patagonia, se ha citado la presencia de *Lernaea* sp. parasitando a *O. mykiss* y *P. trucha* del río Colorado, en el Embalse Casa de Piedra y a *O. hatcheri* y *P. trucha* del río Negro (Ortubay et al. 1994; Colavincenzo 1996). Además, hay registros de *L. cyprinacea* en *C.*

interruptus del río Negro a la altura de la localidad de Choele Choel y de *C. carpio* en los ríos Limay y Negro (Plaul et al. 2010; datos propios).

OBJETIVO GENERAL

Evaluar el proceso de invasión de *L. cyprinacea* en la Patagonia Argentina y actualizar la distribución de la especie, comparando la infección en distintos hospedadores.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ❖ **A.** Actualizar la distribución del copépodo *L. cyprinacea* en Patagonia y comparar el estatus de los distintos hospedadores.
- ❖ **B.** Evaluar el proceso de invasión de *L. cyprinacea*, mediante entrevistas a distintos actores relacionados con el manejo de la fauna de peces de las cuencas del Río Negro y Colorado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para describir la distribución geográfica de *L. cyprinacea* y el rango de especies de peces hospedadoras en Patagonia; se tomaron muestras de peces entre los años 2015 y 2020 según se indica en la sección de Materiales y Métodos Generales (Tabla 1). El tegumento, los ojos, las branquias, cavidades bucal y opercular, fueron examinados en búsqueda de infecciones por el copépodo, utilizando un microscopio estereoscópico. Los copépodos fueron contados, y removidos del tejido del hospedador utilizando agujas y bisturí, se registró la presencia de sacos ovígeros y luego fueron preservados en alcohol 96%. Para evaluar los diferentes hospedadores de *L. cyprinacea*, se calcularon los niveles de infección de hembras adultas y de copepoditos (Prevalencia e Intensidad Media) y porcentaje de hembras con huevos. En el caso de los ríos Neuquén y Limay se agruparon los ambientes con presencia de *L. cyprinacea* en dos grupos: curso medio y curso inferior del río; y en el caso del río Negro: en curso superior y medio. En el río Colorado, se tuvieron en cuenta únicamente los muestreos del Embalse Casa de Piedra. Por otro lado, para cada grupo, se distinguió entre las muestras que fueron tomadas en las estaciones de Primavera-Verano de las de Otoño-Invierno. Se realizó el test de Kruskal-Wallis y una Comparación Múltiple a posteriori para comparar: 1) La abundancia de *L. cyprinacea* entre hospedadores de los ríos Colorado, Neuquén, Limay y Negro, y 2) La abundancia de *L. cyprinacea* en las especies *O. hatcheri* y *P. trucha* en los ríos Neuquén, Limay y Negro.

Además, con el fin de recabar información no publicada sobre la invasión de *L. cyprinacea* se realizó una entrevista oral (Lic. Raul Roa) y cuestionarios escritos a profesionales relacionados al manejo de la fauna de peces de las cuencas de los ríos Negro y Colorado. Las personas consultadas se listan a continuación:

a) **Lic. Raúl Roa**, es Licenciado en Gestión de Empresas Agropecuarias, Docente e investigador en el Centro Universitario Regional Zona Atlántica en Viedma, coordinador entre el Ministerio de Educación y Derechos Humanos, y el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca; en éste último integra el área técnica del Laboratorio de Ictiopatología.

- b) **Lic. Guillermo A. Blasetti**, es Licenciado en Ecología. Forma parte del equipo de trabajo de la Secretaria de Gestión Ambiental de la Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro (AIC).
- c) **Téc. Pedro Cordero**, es Técnico en Acuicultura. Forma parte del equipo de trabajo de la Secretaria de Gestión Ambiental de la Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro (AIC).
- d) **Ing. Álvaro Berguño**, es Ingeniero en Recursos Naturales y Medio Ambiente, Profesor de la Universidad Nacional de La Pampa. Miembro de la Dirección de Recursos Naturales, de la Provincia de La Pampa.
- e) **Dr. Omar del Ponti**, es Doctor en Ciencias Biológicas, Profesor e investigador del Departamento de Recursos Naturales de la Universidad Nacional de La Pampa.

RESULTADOS

Hospedadores y localidades en el norte de la Patagonia

Se analizaron muestras de 36 ambientes de Patagonia, y en 12 se registró al parásito *L. cyprinacea* (Fig. 5.2). El copépodo fue registrado en el Embalse Casa de Piedra situado sobre el río Colorado; y en los embalses Los Barreales, Mari Menuco y el Chañar, en el lago Pellegrini y en el Dique Ing. Ballester, sobre el río Neuquén. También estuvo presente en las cercanías de las localidades de Arroyito (aguas abajo de la presa) y en China Muerta sobre el curso inferior del río Limay y próximo a localidades de Allen, Villa Regina, Darwin y Gral. Conesa sobre el curso superior y medio del río Negro. En las cuencas del arroyo Valcheta y del río Senguer no se registró la presencia del copépodo.

Un total de 1986 peces, correspondientes a 18 especies fueron analizados bajo lupa binocular. Seis especies de peces, correspondientes a 6 Órdenes, presentaron la parasitosis: *C. carpio* (Cypriniformes), *C. interruptus* (Characiformes), *O. mykiss* (Salmoniformes), *O. hatcheri* (Atheriniformes), *J. lineata* (Cyprinodontiformes) y *P. trucha* (Centrarchiformes). En primavera-verano, en el río Colorado los mayores valores de prevalencia fueron registrados para *C. carpio* (14,3 %), en los ríos Neuquén y Limay fue *P. trucha* (42,9 % y 87,5%, respectivamente) y en el río Negro la mayor prevalencia para esta estación se registró en *O. hatcheri* (50 %). En otoño-invierno los mayores valores de prevalencia en los ríos Neuquén y Limay se registraron para *P. trucha* (100 % y 2/2, respectivamente) y en el río Negro el mayor valor de prevalencia para esta estación se registró para *P. trucha* (83,3 %) (Tabla 5.1; Fig. 5.3). En todas las especies, con la excepción de *C. carpio*, se registraron hembras grávidas de *L. cyprinacea* (Tabla 5.1).

En cuanto a los estadios copepoditos, los mismos fueron hallados en las branquias de *C. carpio*, *C. interruptus*, *O. hatcheri*, *J. lineata* y *P. trucha*. Las prevalencias más altas de estos estadios fueron registradas para *C. carpio* correspondientes a la estación primavera-verano en los cursos inferiores de los ríos Neuquén y Limay (Tabla 5.1).

La abundancia de *L. cyprinacea* no mostró diferencias significativas entre *C. carpio* y *J. lineata* del río Colorado $H_{1,44} = 1,6$; $p = 0,1974$) (Fig. 5.4A). La abundancia de *P. trucha* mostró valores significativamente mayores respecto a *J. lineata* en los ríos Neuquén ($H_{3,364} = 29,9$; $p < 0,001$) y Negro ($H_{2,92} = 29,9$; $p < 0,001$) (Fig. 5.4B, D), y respecto a *O. hatcheri* en el río Limay ($H_{1,26} = 11,8$; $p < 0,001$) (Fig. 5.4C). En general, los mayores valores de abundancia se registraron para *P. trucha* seguido por *O. hatcheri* (Tabla 5.1). Las abundancias de *L. cyprinacea* en *O. hatcheri* no mostraron diferencias significativas entre las cuencas de los ríos Neuquén, Limay y Negro ($H_{2,106} = 0,02$; $p = 0,987$) (Fig. 5.5a). Las abundancias en *P. trucha* fueron significativamente mayores en el río Limay con respecto al río Neuquén $2,118 = 22,0$; $p < 0,0001$) ($H_{2,118} = 22,0$; $p < 0,0001$) (Fig. 5.5b).

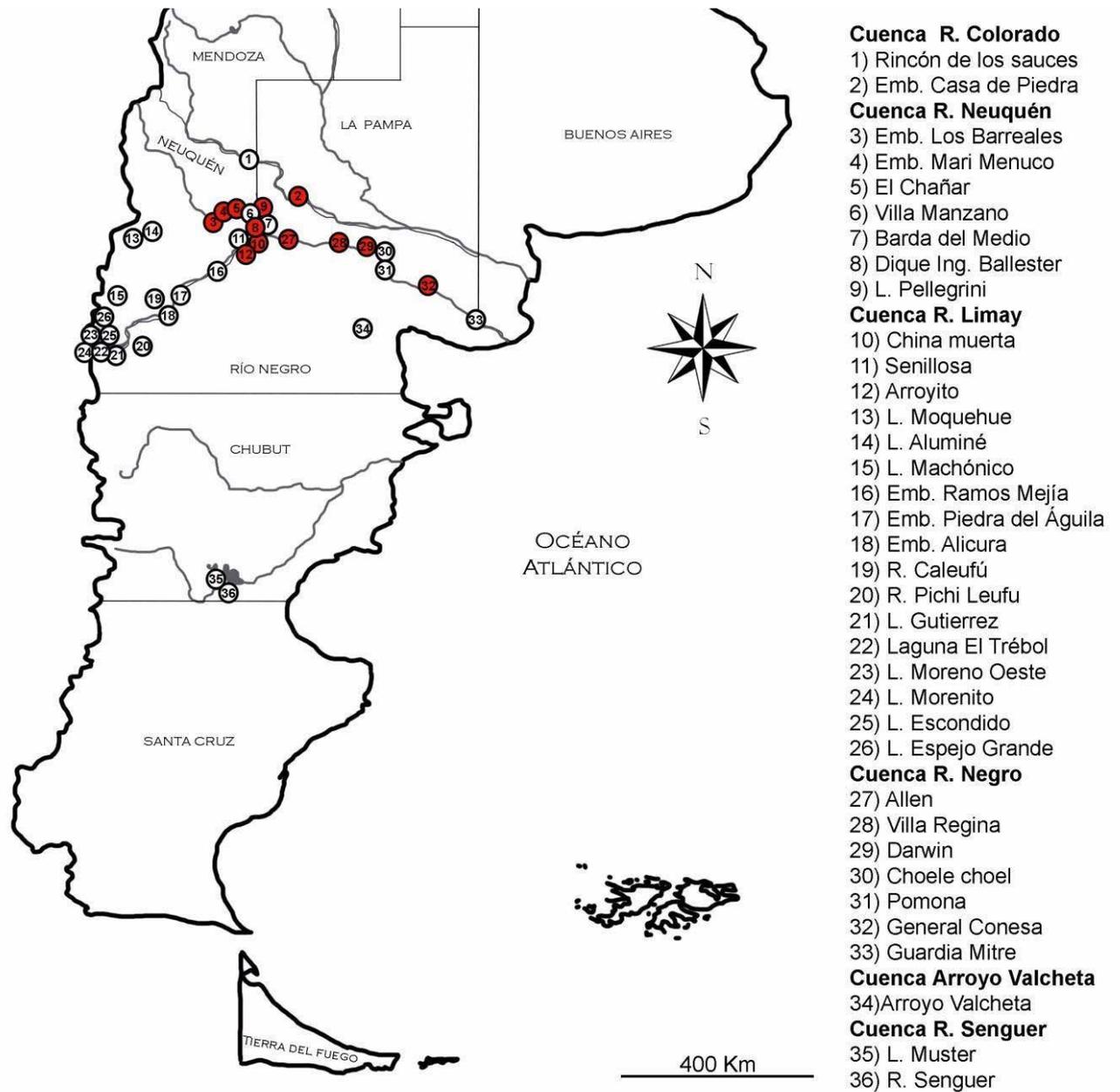


Figura 5.2: Mapa indicando los ambientes muestreados pertenecientes a las cuencas de los ríos Colorado, Neuquén, Limay, Negro, Senguer y el Arroyo Valcheta. En rojo se indican los ambientes con presencia de *Lernaea cyprinacea*.

Tabla 5.1: Lista de ambientes muestreados en cada cuenca en los que se registra la presencia de *L. cyprinacea*, especies hospedadoras, estación del año, tamaño de muestra (n), Prevalencia de hembras adultas (Prev. %), Intensidad Media (IM), Prevalencia de estadios copepoditos (Copepoditos Prev. %), Intensidad Media de estadios Copepoditos (Copepoditos IM) y Porcentaje de hembras grávidas (Hembras Grávidas %). Se subrayan los valores máximos en cada cuenca y curso.

Cuenca	Sitio	Hospedador	Estación	n	Prev. (%)	IM	Copepoditos Prev (%)	Copepoditos IM	Hembras Grávidas (%)
R. Colorado	Curso Medio (Embalse Casa de Piedra)	<i>C. carpio</i>	Prim Ver	7	<u>14.3</u>	1.0	<u>14.3</u>	<u>2.0</u>	0.0
		<i>O. mykiss</i>	Prim Ver	2	1./2	1.0	0.0		0.0
		<i>O. bonariensis</i>	Prim Ver	15	0.0		0.0		0.0
		<i>O. hatcheri</i>	Prim Ver	3	0.0		0.0		0.0
		<i>J. lineata</i>	Prim Ver	37	2.7	<u>2.0</u>	0.0		0.0
R. Neuquén	Curso Medio	<i>C. interruptus</i>	Prim Ver	6	0.0		0.0		0.0
		<i>O. mykiss</i>	Oto Inv	5	0.0		0.0		0.0
			Prim Ver	2	0.0		0.0		0.0
		<i>O. hatcheri</i>	Oto Inv	9	11.1	1.0	<u>11.1</u>	<u>1.0</u>	0.0
			Prim Ver	19	0.0		0.0		0.0
		<i>C. decemmaculatus</i>	Prim Ver	16	0.0		0.0		0.0
		<i>J. lineata</i>	Prim Ver	4	0.0		0.0		0.0
		<i>P. trucha</i>	Oto Inv	6	16.7	2.0	0.0		0.0
		Prim Ver	14	<u>42.9</u>	<u>2.7</u>	0.0		<u>18.8</u>	
	Curso Inferior	<i>C. carpio</i>	Prim Ver	18	0.0		<u>77.8</u>	<u>49.1</u>	0.0
			Oto Inv	9	11.1	2.0	11.1	1.0	0.0
		<i>C. interruptus</i>	Prim Ver	31	9.7	1.0	3.2	1.0	<u>66.7</u>
			Oto Inv	5	0.0		0.0		0.0
		<i>C. paleatus</i>	Prim Ver	6	0.0		0.0		0.0
<i>O. bonariensis</i>		Oto Inv	3	0.0		0.0		0.0	
<i>O. hatcheri</i>		Prim Ver	18	38.9	1.7	5.6	1.0	33.3	
		Oto Inv	17	52.9	2.4	0.0		4.5	
<i>C. decemmaculatus</i>		Prim Ver	33	0.0		0.0		0.0	
		Oto Inv	1	0.0		0.0		0.0	
	<i>J. lineata</i>	Prim Ver	93	12.9	1.3	10.8	4.6	56.3	
		Oto Inv	36	0.0		0.0		0.0	
	<i>P. trucha</i>	Prim Ver	71	18.3	4.0	11.3	13.3	28.8	
		Oto Inv	9	<u>100.0</u>	<u>11.5</u>	0.0		5.4	
R. Limay	Curso Inferior	<i>C. carpio</i>	Prim Ver	7	0.0		<u>100.0</u>	<u>49.7</u>	0.0
			Oto Inv	4	0.0		0.0		0.0
		<i>G. maculatus</i>	Oto Inv	8	0.0		0.0		0.0
		<i>O. mykiss</i>	Oto Inv	3	33.3	8.0	0.0		<u>12.5</u>
		<i>O. hatcheri</i>	Prim Ver	6	16.7	2.0	0.0		0.0
			Oto Inv	10	30.0	6.0	0.0		11.1
		<i>J. lineata</i>	Oto Inv	3	0.0		0.0		0.0
		<i>P. trucha</i>	Prim Ver	11	<u>87.5</u>	<u>18.7</u>	37.5	1.7	6.9
	Oto Inv	2	2./2	3.0	0.0		0.0		
R. Negro	Curso Superior	<i>C. carpio</i>	Prim Ver	2	0.0		0.0		0.0
			Oto Inv	8	0.0		<u>12.5</u>	<u>4.0</u>	0.0
		<i>O. bonariensis</i>	Prim Ver	3	0.0		0.0		0.0
		<i>O. hatcheri</i>	Prim Ver	4	50.0	1.0	0.0		0.0
			Oto Inv	19	31.6	1.2	0.0		<u>14.3</u>
		<i>P. trucha</i>	Prim Ver	3	33.3	1.0	0.0		0.0
			Oto Inv	6	<u>83.3</u>	<u>3.6</u>	0.0		0.0
		<i>O. mykiss</i>	Oto Inv	2	0.0		0.0		0.0
	<i>J. lineata</i>	Prim Ver	36	2.8	1.0	0.0		0.0	
	Curso Inferior (General Conesa)	<i>C. carpio</i>	Prim Ver	6	0.0		16.7	2.0	0.0
			Oto Inv	4	0.0		<u>25.0</u>	<u>5.0</u>	0.0
		<i>O. hatcheri</i>	Oto Inv	4	0.0		0.0		0.0
		<i>C. decemmaculatus</i>	Prim Ver	1	0.0		0.0		0.0
		<i>J. lineata</i>	Prim Ver	20	0.0		0.0		0.0

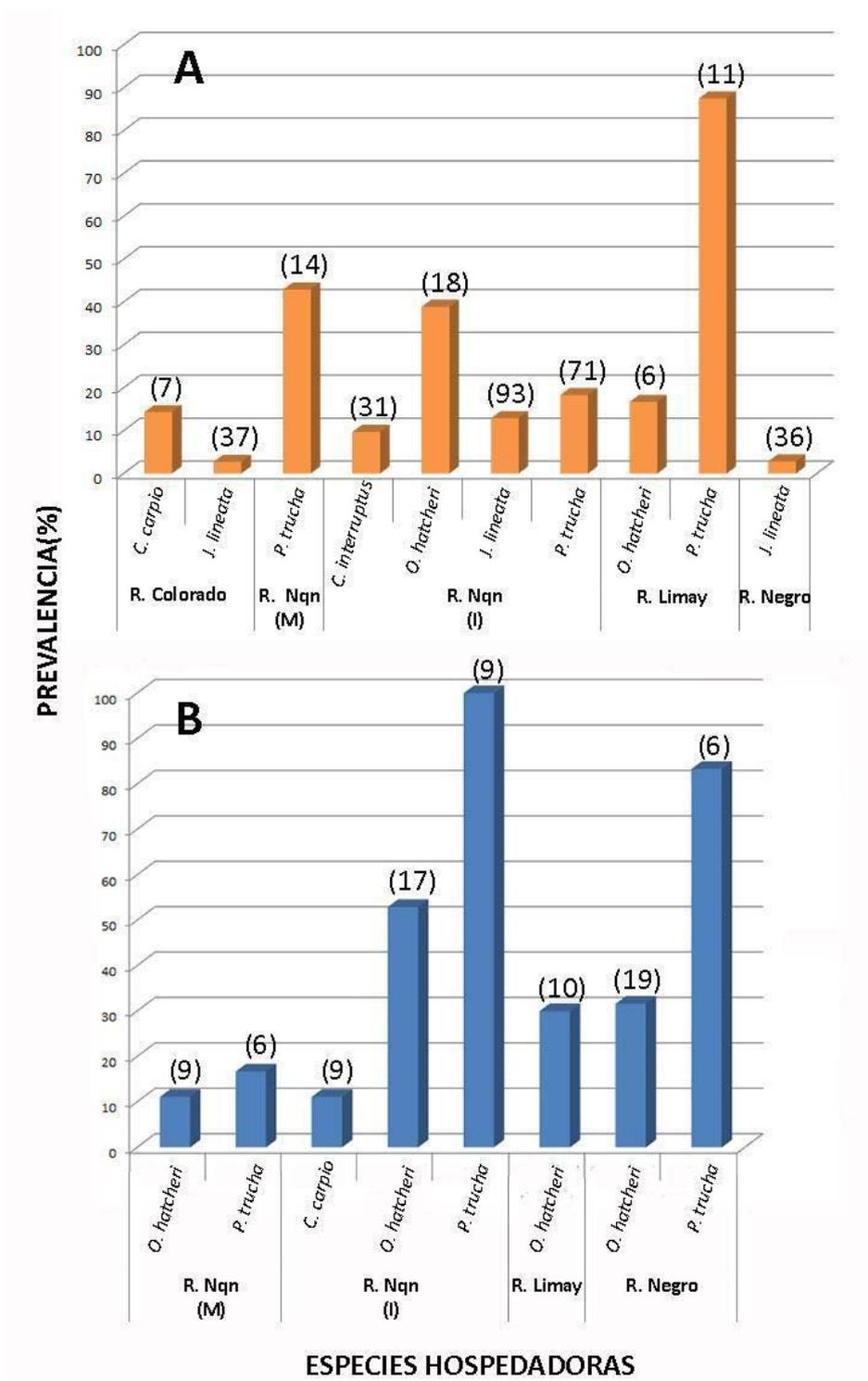


Figura 5.3: Prevalencia (%) del parásito *Lernaea cyprinacea* parasitando diferentes especies de peces en las cuencas de los ríos Colorado, Neuquén (**Nqn (M)**: curso medio; **Nqn (I)**: curso inferior), Limay y Negro. (**A**: Primavera Verano **B**: Otoño Invierno). Los números situados arriba de cada barra entre paréntesis representan el tamaño de muestra.

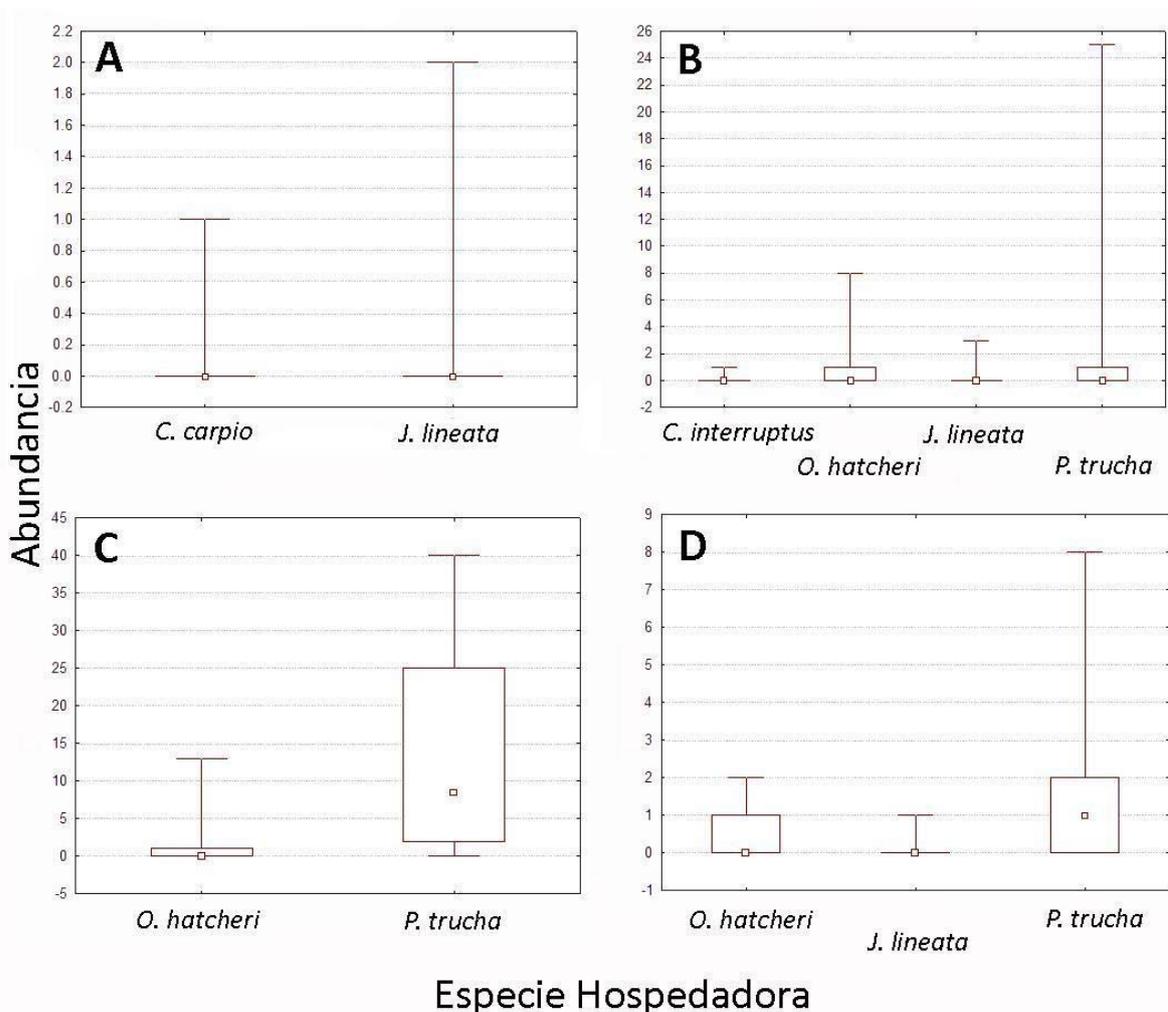


Figura 5.4: Abundancias del parásito *Lernaea cyprinacea* infectando diferentes especies de peces en 4 cuencas de la Patagonia, (**A:** río Colorado; **B:** río Neuquén; **C:** río Limay y **D:** río Negro). Los cuadrados dentro de las cajas representan los valores de las medianas, los límites (superior e inferior) de las cajas representan el 25 y 75% de los datos y las líneas indican los valores mínimos y máximos.

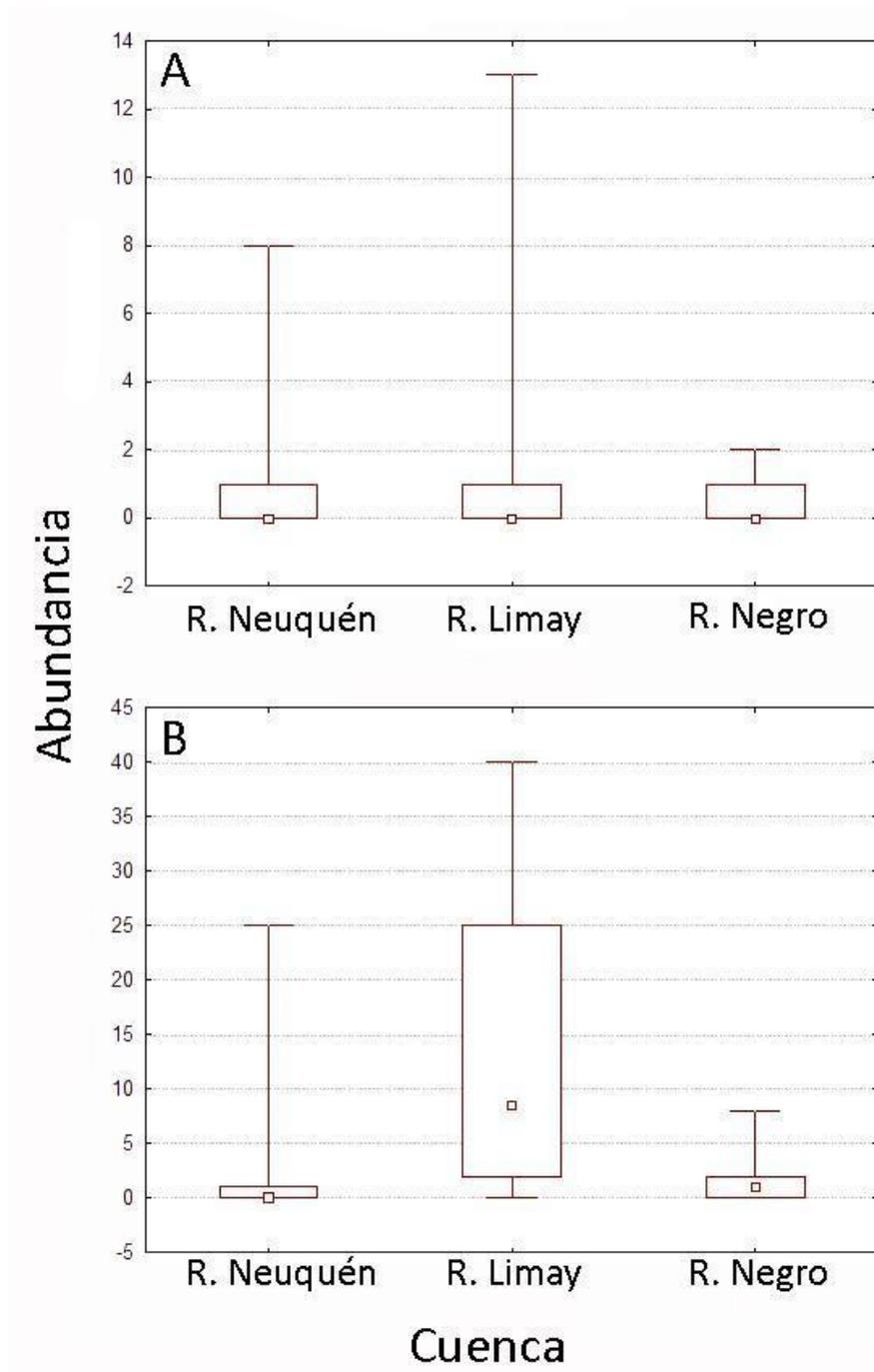


Figura 5.5: Abundancias del parásito *Lernaea cyprinacea* parasitando 2 especies nativas de peces en 3 cuencas de la Patagonia: (**A:** *Odontesthes hatcheri*; **B:** *Percichthys trucha*). Los cuadrados dentro de las cajas representan los valores de las medianas, los límites (superior e inferior) de las cajas representan el 25 y 75% de los datos y las líneas indican los valores mínimos y máximos.

Entrevistas

A continuación se presentan las entrevistas realizadas:

Entrevista al Ing. Raúl Roa (noviembre 2018):

Agustina Waicheim (AW): Contanos cómo era el río Negro cuando aún no se había producido la introducción de las carpas comunes, este pez invasor que ahora se encuentra prácticamente en todo el mundo.

Raúl Roa (RR): En la época en la que no había carpas, salían en el Valle Medio -por ejemplo- bagres aterciopelados de hasta dos kilogramos, y también podías encontrar bagrecitos de los torrentes. Te estoy hablando de unos 40 años atrás. Por otro lado, había bastantes pejerreyes patagónicos y percas; luego disminuyó la abundancia del pejerrey patagónico y empezó a verse el pejerrey bonaerense, que fue introducido en la zona de Viedma, y tuvo mucho éxito en el tramo medio e inferior del río. En el caso de las percas, luego de la introducción de las carpas, cuando yo ya vivía en Viedma, aumentó mucho la infección con el copépodo parásito llamado lerneas, y se les llenaba el cuerpo de heridas en boca, branquias, aletas, etc. Se la llamaba la enfermedad de los granitos y este aumento se empezó a ver hace unos 14 años, justo cuando comencé a trabajar en la Dirección de Pesca. Habían empezado a llovernos las denuncias, no sólo de esta zona sino del Alto Valle también. Todos teníamos la esperanza de que las percas pudieran recuperarse, pero la infección fue muy grande, y ahora es muy raro encontrar percas en esta zona (Valle Inferior). Prácticamente han desaparecido las poblaciones, aunque parece que hay una buena recuperación en el Alto Valle, y seguramente comenzaremos a verlas en los tramos inferiores del río.

(AW): Entonces, esa infección masiva por lerneas fue hace 14 años aproximadamente, pero ¿desde cuándo están las carpas en el río Negro?

(RR): Calculamos que están desde hace unos 16 años o más.

(AW): Entonces ¿las carpas trajeron las lerneas?

(RR): No; ya había lerneas en el río. Cuando yo era chico íbamos a pescar, y donde había lagunas solían salir algunas percas con estos parásitos que nosotros llamábamos “percas con granitos”. Pero eran una o dos lerneas cuando encontrabas una perca con infección.

(AW): En un estudio reciente comprobamos, mediante técnicas moleculares, que las lerneas que aparecen ahora en los peces de la cuenca del río Negro son *L. cyprinacea*, es decir son las lerneas propias de las carpas, originarias de Eurasia.

(RR): Sí, hay una coincidencia de la epizootia de lerneas unos años después de la introducción de las carpas en el río. Hay varias posibilidades: o las lerneas de las percas son propias de las mismas; o las trajeron las carpas; o bien fueron introducidas junto con otros peces antes de la introducción de las carpas.

(AW): Es decir que la carpa vino alrededor del año 2000. ¿Se sabe cómo ingresó a la cuenca?

(RR): Nosotros comenzamos a hacer averiguaciones sobre cómo pudo haber llegado la carpa al río. Una de las versiones era que la introdujo gente de la Universidad del Comahue, compañeros míos, pero esta versión es errónea. Lo que trajo la gente de la Universidad fue el amur blanco o carpa herbívora, no la carpa común. Otra versión decía que la carpa común fue traída por gente del Departamento Provincial de Aguas (DPA) de Luis Beltrán, pero yo hablé con ellos y me dijeron que ellos nunca hicieron eso. Personas del Club de Pesca de Beltrán nos dijeron que quienes trajeron las carpas fueron los habitantes de una colonia rusa que tienen la costumbre de pescar con trasmallo. Había un guardapesca en esa época, que se llamaba Francisco Sepek, quien realizó un secuestro bastante importante de redes, por lo que los colonos rusos se fueron a pescar al río Colorado, que queda cerca de Beltrán, y trajeron las carpas del este río a la laguna Pejerrey que hay en Beltrán. Las carpas estuvieron ahí bastantes años, y después comenzaron a colonizar hacia arriba y hacia abajo del río, es decir que en el primer lugar en el que tuvimos carpas fue en el Valle Medio.

(AW): Nosotros habíamos escuchado las versiones que decían que se habían liberado carpas comunes en los canales del Instituto de Desarrollo del Valle Inferior (IDEVI). Entonces, ¿lo que vos decís es que lo que se liberó en esa zona fue carpa herbívora?

(RR): No, tampoco fueron liberadas o sembradas; se las mantuvo en cautiverio. Esa versión la difundió un pescador de Viedma, que en su momento fue a la universidad a decir que habíamos liberado carpas. Le dijimos que no, que lo que tuvimos en cautiverio fue el amur blanco o carpa herbívora, pero él siguió insistiendo, y era muy escuchado por los medios, de modo que se instaló esa versión. Y revertir eso, una vez que está instalado, es muy difícil. Después hubo gente que se asesoró bien y explicó en los medios, pero la versión errónea continúa circulando. Las introducciones siguen ocurriendo. Por ejemplo, hace unos días sacaron una vieja del agua, bagre típico del norte del país; un pescador local la sacó en el IDEVI y me envió la foto. Este hallazgo me llamó mucho la atención y me preocupa bastante.

(AW): Es decir que ¿con las prácticas de acuarismo se siguen introduciendo nuevas especies?

(RR): Sí; la práctica de acuarismo introdujo peces, especialmente aquéllos que pueden resistir condiciones de baja temperaturas. Las plateaditas o mojarritas fueron introducidas, principalmente porque se usan como carnada. Al finalizar la pesca, los ejemplares que sobran se liberan al río. Este tipo de introducción comenzó en Conesa por gente que venía de la provincia de Buenos Aires a pescar a la zona; eso fue hace unos 22 o 23 años.

(AW): Leímos que, actualmente, durante la primavera ingresa una especie de bagre desde el mar al río Negro. ¿Esto es así?

(RR): Sí; entran los bagres de mar. Aparentemente comenzaron a ingresar al río por las almejas asiáticas invasoras conocidas como corbículas, porque parece que los bagres se alimentan de esas almejas. La introducción de la corbícula coincide también con la desaparición de la lamprea. Algo que mucha gente no sabe es que estos peces primitivos y sin mandíbulas, que viven como adultos parasitando a peces marinos, remontan ríos patagónicos para desovar. Hace unos 15 años, sacábamos las larvas de la lamprea para carnada y ahora no hay más. Creo que la corbícula habita en el mismo tipo de fondo en el que se encontraban las larvas de la lamprea, que hace túneles en el barro. Es probable que la introducción de la carpa que se alimenta succionando el sedimento del fondo, también haya impactado sobre las poblaciones de lampreas, aunque aparecen algunos adultos de lampreas que remontan el río más o menos en septiembre. Cuando suben, van buscando los sectores con corriente más lenta y que ofrecen menos resistencia. De acuerdo con lo que he leído, se dice que las lampreas mueren una vez que desovan, pero no encontramos ejemplares muertos, por lo que es probable que esta especie vuelva al mar. En la zona de Pomona hay una usina llamada Césped que está alimentada por un canal grande. Es una turbina que abastece a dos o tres pueblos, y cuando volvían las lampreas se quedaban en los piletones. Ahora no se han visto en ese sitio. Otra especie que se ve poco, y en algunos lugares ya no se encuentra, es la almeja de río nativa, probablemente por competencia con las corbículas.

(AW): Es decir que, respecto de los peces, podemos decir que en los tramos medio e inferior del río han desaparecido -o al menos han disminuido considerablemente en número- percas, pejerreyes patagónicos, lampreas, bagres aterciopelados y bagres de los torrentes.

(RR): Cuando vine a Viedma, hace treinta años, salía a pescar y sacábamos muchísimos pejerreyes y percas; ahora prácticamente lo único que podés pescar es

carpa. Hace unos días sacaron un ejemplar de unos 11 kg. La buena noticia es que hay indicios de que el pejerrey se está recuperando.

(AW): ¿Están haciendo repoblamiento con peces?

(RR): Sí, se está haciendo repoblamiento con percas, pejerreyes y truchas arco iris y marrones. Los pejerreyes que se siembran se sacan del lago Pellegrini, donde está el pejerrey patagónico y el bonaerense, y aparentemente también hay híbridos, que parece que se pueden reproducir.

(AW): Podemos decir que: ¿el ambiente en su conjunto ha cambiado mucho?

(RR): Sí. Algo que también ha perjudicado mucho a la fauna ictícola son las represas hidroeléctricas. Hay peces que desovan en aguas bajas, y en ocasiones, debido al manejo del caudal de los embalses, sube mucho el caudal y arrastra las puestas de huevos, y viceversa, cuando baja repentinamente el caudal los huevos puestos en zonas bajas mueren. Hemos hecho algunos reclamos al respecto, pero parece que es un problema que no se puede resolver, porque las directivas de trabajo vienen desde Buenos Aires según las necesidades de consumo de electricidad. Habrá que seguir sembrando y ver qué pasa. Lo que estamos viendo es una buena recuperación de los pejerreyes. No creo que sea por la siembra; es probable que esta especie se esté adaptando a los cambios que se están produciendo en el ambiente.

(AW): ¿Cómo fue la introducción de las madrecitas de agua?

(RR): No te puedo hablar de esa introducción; es más, creía que eran autóctonas. Las madrecitas estaban desde que yo era chico y estaban en todo el río. Seguramente ingresaron en un proceso de invasión más antiguo. Las madrecitas son muy resistentes a todo tipo de ambientes. Hace unos años, buscando ostras en San Blas, encontré gran cantidad de madrecitas en agua salada, es decir, que tienen una tolerancia muy grande. Si bien parece algo extraño, es evidente que puede adaptarse a vivir en aguas saladas. Como si todo esto no fuera suficiente, hace poco sacaron en la cuenca del río Negro salmones Chinook que son originarios del Pacífico norte. Sacaron uno en el dique Ballester y otro en Arroyito.

(AW): Es decir, estos salmones no sólo invadieron nuestros ríos de vertiente pacífica como el Futaleufú, sino que ya colonizaron ríos de vertiente atlántica.

(RR): Sí, los cambios están ocurriendo tan rápido que no se alcanza a procesarlos. Muchas veces se mencionan capturas de las que no quedan registro. Por ejemplo, se decía que algunos pescadores de por acá pescaban el “picudo” nunca pudimos saber qué pez es el picudo. Otra especie que desapareció es la rana criolla que teníamos en

el río. Eso ocurrió probablemente por los fosforados que se vierten al río, producto de las fumigaciones. El sapo también había declinado, pero cuando prohibieron los fosforados, el sapo se recuperó, pero la rana criolla no volvió a encontrarse. También se introdujo de manera accidental la rana del zarzal, que es una ranita chiquita que vino del norte en los cajones de fruta y ahora está lleno. Empezó a dispersarse en Gral. Conesa, y ahora hay en los Valles Medio e Inferior.

(AW): Parece que mientras estamos hablando están ocurriendo otras invasiones. Muy interesante y preocupante el panorama que nos pintaste. Te pedimos que cierres esta entrevista con lo que quieras decir.

(RR): Lamentablemente, estamos siendo testigos de grandes cambios en nuestros ríos. Por causa u omisión, el ser humano está modificando de manera drástica e irresponsable las áreas naturales. En mi opinión, todavía estamos a tiempo de hacer algo para que no siga sucediendo, y en algunos casos revertir lo que ya sucedió.

(AW): Muchas gracias por compartir con nosotros tu experiencia.

Entrevista al Lic. Guillermo Blasetti (Mayo 2019):

(AW): ¿En qué ambientes acuáticos patagónicos estuviste haciendo campañas de colecta de peces?

Guillermo Blasetti (GB): En ríos, lagos y embalses de la cuenca de los ríos Limay, Neuquén y Negro. También en el Lago Pellegrini. No efectué su colecta pero si observé parte de su fauna íctica.

(AW): ¿En cuáles de ellos viste peces introducidos? ¿Qué especies?

(GB): En todos ellos observé la existencia de peces introducidos, las especies presentes en todos corresponden a truchas arcoíris, marrones y fontinalis. Otra especie como la carpa, se encuentra presente en ciertos tramos del Limay y Neuquén. En ambos ríos su distribución llega hasta las represas. En el Limay hasta la represa de Arroyito y en el caso del río Neuquén hasta el dique Compensador El Chañar. También observé la presencia de Coridoras en el río Neuquén y Limay. En lago Pellegrini existe una variedad de pejerreyes que fueron sembrados y aparentemente posee especies pertenecientes a la cuenca del Plata. Obviamente existe el ingreso de mojarra plateada, Cola negra y madrecitas de agua, todas ellas de la cuenca Paranoplatense.

(AW): ¿Cómo piensas, o que dato posee sobre cómo y cuándo fue introducida la carpa en ríos patagónicos (Colorado y Negro)?

(GB): Primer dato año 2000, por un pescador en el río Negro. Se dice que las trajeron para comer en los canales pero no conozco dato cierto de cómo y cuándo fue introducida. Tiempo después me encuentro con el pescador de esa carpa y me confirma el año 2000 de su captura y que en fue en zona de Guardia Mitre.

(AW): ¿Cuándo fue la primera vez que viste *Lernaea* en la Patagonia?

(GB): En el año 1994 en percas del río Negro.

(AW): ¿Qué peces viste infectados con *Lernaea*?

(GB): Percas y pejerreyes. No recuerdo en carpas y truchas.

(AW): ¿Cómo pensás que fue introducido este copépodo en los ríos Negro y Colorado?

(GB): Desconozco.

(AW): ¿Sabes en qué lugares de estos ríos hay carpas? Y *Lernaea*?

(GB): Carpas y lerneas en los mismos ríos ya citados. En el Pellegrini también.

(AW): ¿Pensás que el parásito se está dispersando?

(GB): No estoy seguro.

(AW): ¿Has visto mortandad de peces en alguna ocasión, (¿Dónde y cuándo?).

(GB): Si, en los embalses Mari Menuco y los Barreales. En el caso de los ríos, he visto en el Collón Cura una mortandad de percas muy grande hace muchos años.

(AW): ¿Sabes de algún otro parásito de peces introducido en Patagonia?

(GB): Desconozco.

(AW): Muchas gracias por compartir con nosotros tu experiencia.

Entrevista al Téc. Pedro Cordero (Mayo 2019):

(AW): ¿En qué ambientes acuáticos patagónicos estuviste haciendo campañas de colecta de peces?

Pedro Cordero (PC): En el Lago Nahuel Huapi, río Limay (todo), en los Embalses: Alicura, Piedra del Águila, Picún Leufú, El Chocón, Arroyito, Mari Menuco, los Barreales y el Chañar. En el Lago Traful y en todos sus arroyos tributarios, en los ríos Traful y Minero, en el arroyo Verde. En los ríos Collón Cura, Caleufu, Neuquén y Negro.

(AW): ¿En cuáles de ellos viste peces introducidos? ¿Qué especies?

(PC): En todos observé Trucha Marrón y Trucha Arco iris. En los ríos Neuquén, Limay y Negro observé Trucha Marrón, Arco iris y carpas.

(AW): ¿Cómo pensás, o que dato posee sobre cómo y cuándo fue introducida la carpa en ríos patagónicos (Colorado y Negro)?

(PC): Solo creo, sin dato, que fue introducida la carpa herbívora y omnívora para la limpieza de canales y a partir de ahí se dispersó.

(AW): ¿Cuándo fue la primera vez que viste *Lernaea* en la Patagonia?

(PC): No lo recuerdo.

(AW): ¿Qué peces viste infectados con *Lernaea*?

(PC): Percas y pejerrey es muy frecuente.

(AW): ¿Cómo pensás que fue introducido este copépodo en los ríos Negro y Colorado?

(PC): Con la misma carpa o tal vez con organismos acuáticos vinculados a los acuarios.

(AW): ¿Sabes en qué lugares de estos ríos hay carpas? Y *Lernaea*?

(PC): En los ríos Negro, Neuquén (hasta el Chañar), y Limay (hasta Arroyito).

(AW): ¿Pansas que el parásito se está dispersando?

(PC): No creo, no lo he visto en la cuenca alta

(AW): Has visto mortandad de peces en alguna ocasión (¿dónde y cuándo?).

(PC): No he visto.

(AW): ¿Sabes de algún otro parásito de peces introducido en Patagonia?

(PC): Desconozco.

(AW): Muchas gracias por compartir con nosotros tu experiencia.

Entrevista al Ing. Alvaro Berguño (Mayo 2019)

(AW): ¿Qué peces introducidos sabes que hay en el río Colorado?

Alvaro Berguño (AB): *Cyprinus carpio* (Carpa), *Onchorynchus mykiss* (Trucha Arco Iris) y *Salmo Trutta* (Trucha Marrón). Carpas tanto en el Embalse como en el río Aguas Abajo de la presa. Truchas Arco Iris en el río y en el Embalse puede haber producto de

las fugas del criadero, aunque es más difícil su supervivencia. Con respecto a la trucha marrón, se hizo una siembra en el año 2011, si mal no recuerdo, aguas abajo de la presa. Pero se desconoce el éxito de la siembra. Hubo trucha marrón cuando se empezó a llenar el embalse, pero las condiciones ambientales y de hábitat cambiaron significativamente para la especie. Sobre todo en el embalse.

Podríamos incluir también al pejerrey bonaerense que si bien ya estaba en el embalse antes (desconozco el origen aunque creo que también fue sembrado); en el año 2008 (si mal no recuerdo) se hizo una siembra tanto en el río como en el embalse. Al dientudo (*Olygosarcus jenynsii*) en el río, y a las mojarra del género *Astyanax* sp. y *Cheirodon* sp. Pero no tengo evidencia concreta de ello, son suposiciones.

(AW): ¿Cómo pensás, o que dato posee sobre cómo y cuándo fue introducida la carpa en el río Colorado?

(AB): Dato concreto ninguno. Tengo en mente que la carpa pudo haber llegado al río Colorado cuando tenía conexión con el río Atuel. Debido a que, hasta donde sé, la presencia de la carpa en las provincias cuyanas es previa a la construcción de la presa.

(AW): ¿Cuándo fue la primera vez que viste *Lernaea* en el río?

(AB): En el año 2007 a 2015 en el embalse. Y en el río, en los años 2010, 2011 y 2019.

(AW): ¿Qué peces viste infectados con *Lernaea*?

(AB): Truchas arco iris de criadero, el pejerrey bonaerense, perca y *Astyanax* sp. En carpas no vi el parásito.

(AW): ¿Cómo pensás que fue introducido este copépodo en el río Colorado?

(AB): Lo desconozco, es un parásito de amplia distribución. Quizás no fue introducido, y siempre estuvo en el río.

(AW): ¿Sabes si hay carpas y *Lernaeas* en todo el curso del río Colorado?

(AB): No sé si en todo el río Colorado, aunque estimo que gran parte del río cuenta con las dos especies. Personalmente pude constatar la presencia de las 2 especies desde la localidad de 25 de Mayo hasta 30 km aguas abajo de la Presa Casa de Piedra.

(AW): ¿Pensás que el parásito se está dispersando?

(AB): Realmente no lo puedo confirmar. Para eso hay que hacer estudios de distribución y dinámica del parásito.

(AW): ¿Los peces cultivados se infectaban con *Lernaea* en el río Colorado?, si es así, ¿hubo mortalidades de estos peces?

(AB): Puedo aportar que en peces de criadero en el embalse (Truchas Arco Iris), el parásito aparece a mediados de diciembre (en peces de engorde) y la presencia se prolonga hasta los meses de Abril-Mayo (en juveniles de 20 g aproximadamente). Los juveniles son ingresados a las jaulas que están en el embalse y provienen de un criadero que se abastece de agua de manantial, en ausencia del parásito. En el resto del año al parásito no se lo ve en peces de criadero. Estimo que con los peces silvestres ocurre algo similar, pero no lo podría asegurar. No he visto mortandades causadas por este parásito.

En cuanto a la mortalidad, he visto juveniles de trucha arco iris de 5 a 10g, infectados con hasta 8 parásitos adultos, fundamentalmente en branquias. Y en menor medida en ojos y en la base de las aletas pectorales y anal. Esto es un caso extremo. Estos casos seguramente provocan mortalidad, pero no lo puedo asegurar. En general, para juveniles de 5 a 10g, el caso más frecuente es la presencia de 1 a 2 parásitos adultos por pez. Y la cantidad de peces infectados no pasaba del 10 % del lote. Para peces más grandes de más de 100 gramos, los casos son más aislados. Y se encontraban de 1 a 2 parásitos adultos por pez. En aletas y en músculo cerca de las aletas dorsales. Los valores que menciono en esta pregunta corresponden a lo que recuerdo. No tengo un registro puntual de esta parasitosis.

(AW): ¿Has visto mortandad de peces silvestres en alguna ocasión (¿dónde y cuándo?).

(AB): Si, en reiteradas oportunidades. Pero nunca en el río Colorado.

(AW): ¿Sabes de algún otro parásito de peces introducido en Patagonia?

(AB): Sí, *Myxobolus cerebralis*, la enfermedad del Torneo.

(AW): Muchas gracias por compartir con nosotros tu experiencia.

Entrevista al Dr. Omar del Ponti (Mayo 2019)

(AW): ¿Qué peces introducidos sabes que hay en el río Colorado?

Omar del Ponti (OdP): La carpa común, la trucha arco iris y la trucha marrón.

(AW): ¿Cómo pensás, o qué dato posee sobre cómo y cuándo fue introducida la carpa en el río Colorado?

(OdP): No tengo conocimiento preciso del tema pero estimo que bien puede haber llegado por siembra en alguna parte poblada que atraviesa el río o a través de sus tributarios, incluso el Curacó, ya que en la década del 80 y por espacio de unos años se conectó al Colorado.

(AW): ¿Cuándo fue la primera vez que viste *Lernaea* en el río?

(OdP): En la década de los 90.

(AW): ¿Qué peces viste infectados con *Lernaea*?

(OdP): El pejerrey, la trucha arco iris y la carpa

(AW): ¿Cómo pensás que fue introducido este copépodo en el río Colorado?

(OdP): Quizás con la misma carpa.

(AW): ¿Sabés si hay carpas y *Lernaeas* en todo el curso del río Colorado?

(OdP): En los tramos del río Colorado que visité siempre registré carpas, pero no siempre lerneas.

(AW): ¿Pensás que el parásito se está dispersando?

(OdP): Si

(AW): ¿Los peces cultivados se infectaban con *Lernaea* en el río Colorado? Si es así, ¿hubo mortalidades de estos peces?

(OdP): Si, y no recuerdo mortandades que sean atribuidas exclusivamente a este parásito.

(AW): ¿Has visto mortandad de peces silvestres en alguna ocasión (¿dónde y cuándo?).

(OdP): Si, en numerosas ocasiones, principalmente en la gran llanura pampeana

(AW): ¿Sabes de algún otro parásito de peces introducido en Patagonia?

(OdP): No.

(AW): Muchas gracias por compartir con nosotros tu experiencia.

DISCUSIÓN

El copépodo *L. cyprinacea* ha sido dispersado en todo el mundo asociado a la translocación de peces, especialmente ciprínidos, tales como *C. auratus* y *C. carpio* (Hassan et al. 2008; Avenant-Oldewage 2012; Smit et al. 2017). En el caso de la región Neotropical, se piensa que el copépodo estaba ausente hasta principios del siglo 20, cuando fue co introducido accidentalmente junto con ciprínidos (Piasecki et al. 2004). En base a los resultados de este trabajo, donde prácticamente no se registraron infecciones de carpas con el estadio adulto del parásito y que se registraron altos valores de infección por copepoditos de *L. cyprinacea* en las branquias de las carpas, se puede inferir que la co introducción de este parásito habría sido a través de los estadios de copepoditos. Actualmente se encuentra ampliamente distribuido en muchos países (Ver Cap IV). Los estudios parasitológicos en la región Neotropical son escasos y en varios ambientes inexistentes, por lo cual se cree que la distribución de *L. cyprinacea* es mucho mayor a la reconocida hasta el momento (Luque et al. 2013). En nuestro país, *L. cyprinacea*, ha sido registrada parasitando a 22 especies de peces nativos e introducidos, correspondientes a 7 órdenes, y además ha sido registrado en 2 anfibios (Ver Cap. IV). A pesar de que en América del Sur y África los primeros registros de la introducción de *L. cyprinacea* datan de los años 1980, en África sólo 10 especies fueron registradas como hospedadoras (Smit et al. 2017). Esta diferencia podría indicar que el gusano ancla fue introducido en América del Sur antes que en África del sur. Además, en Argentina hay registros de la presencia de *C. carpio* desde principios del siglo 20, y de *C. auratus* desde mitad del siglo 20 (Liotta 2005).

En Patagonia, el primer registro de este parásito (citado como *Lernaea* sp.) fue hecho en los años 90, en la especie introducida *O. mykiss* y en 2 especies nativas *P. trucha* y *O. hatcheri* de los ríos Colorado y Negro (Gilbert et al. 1993; Ortubay et al. 1994, Colavincenzo 1996). Hasta el año 2010 no había sido reportada formalmente a nivel específico registrándose la presencia de *L. cyprinacea* parasitando a ejemplares de *C. interruptus*, una especie de la región Paranoplatense, en el río Negro (Plaul et al. 2010). De un total de 18 especies examinadas en este trabajo, se encontraron 6 especies de peces

parasitadas por el copépodo co invasor. Las especies *O. hatcheri* y *P. trucha* (nativas de origen austral), 2 madrecitas: *J. lineata* y *C. interruptus* (de origen Paranoplatense) y 2 especies invasoras: *O. mykiss* y *C. carpio* (del Hemisferio Norte). Estos resultados muestran la gran capacidad del copépodo de infectar a nuevos hospedadores de diferentes Órdenes en los ambientes que coloniza y coincide con otros estudios en otras partes del mundo (Avenant-Oldewage 2012; Smit et al. 2017). Aunque no es del todo claro cómo y cuándo *L. cyprinacea* fue introducida en Patagonia, parece posible que este parásito haya sido co introducido junto con especies diferentes a ciprínidos, a diferencia de los que se reporta para otras partes del mundo (Piasecki et al. 2004). Las especies involucradas en el ingreso del parásito a la cuenca del río Negro podrían ser especies Paranoplatenses, como las mojarritas (*C. interruptus*), madrecitas (*J. lineata* y *C. decemmaculatus*) y coridoras (*C. paleatus*) que han invadido la Patagonia Norte al ser utilizadas como carnada y como peces ornamentales (Pérez y López Cazorla 2009). La carpa común, luego de su primera introducción, fue restringida al centro de Argentina, pero desde 1970 ha mostrado una expansión exponencial en su rango de distribución (Maiztegui et al. 2016). Esta expansión podría estar asociada no sólo a la alta capacidad de dispersión de estos peces sino también a la facilitación de dispersión debido a la construcción de reservorios o estanques y otras actividades antrópicas (Zambrano et al. 2006; Maiztegui et al. 2016). Se piensa que este hospedador podría haber llegado al río Colorado en el año 1983, debido a un desborde e inundación del río Salado o bien a través del río Atuel que estaba conectado al río Colorado (López Cazorla y Sidorkewicj 2002). Posteriormente las carpas del río Colorado habrían sido llevadas al río Negro, donde en el año 2003 fueron registradas por Alvear et al. (2007) en Guardia Mitre (curso inferior del río Negro) y aguas arriba hasta la localidad de Choele choel (curso medio del río). De acuerdo a la información provista por personal de la AIC, en el año 2000 la carpa estaba presente en el río Negro. Con respecto a *L. cyprinacea* de acuerdo a las personas entrevistadas parecería que en el río Negro su aparición fue previo a la traslocación de las carpas. *Lernaea cyprinacea* fue registrada en casi todos los ambientes con la excepción del río Limay, aguas arriba de la represa Arroyito, el Arroyo Valcheta y el río Senguer. Estos resultados coinciden con la distribución alcanzada por *C. carpio* en los últimos

años en estas cuencas (Crichigno et al. 2016). En Patagonia, la represa de Arroyito sobre el río Limay parece estar actuando como barrera para la dispersión de la carpa y del copépodo (Rauque et al. 2017). En el río Neuquén la situación es algo diferente ya que la carpa ha superado algunas barreras como el dique Ballester, ingresando al lago Pellegrini y aguas abajo del dique El Chañar. Sin embargo, en los últimos años, peces de la sub región Brasileña han logrado sortear estos obstáculos (datos propios sin publicar; Aigo et al. 2008) y habrían co introducido el parásito en nuevos ambientes como en los embalses Mari Menuco y Los Barreales. La ausencia de *L. cyprinacea* aguas arriba de la represa Arroyito en el río Limay podría relacionarse a la ausencia de *C. carpio* y de peces Paranoplatenses, aunque se puede esperar que el parásito avance río arriba, independientemente del avance de la carpa, como ha ocurrido en otras cuencas. El arroyo Valcheta, donde *L. cyprinacea* está ausente, forma parte de una cuenca endorreica, y no está conectada a la cuenca del río Negro, este hecho podría estar actuando como barrera para la invasión de especies no nativas. Sin embargo, dos especies de salmónidos *O. mykiss* y *S. fontinalis* y 3 especies brasileñas (*J. lineata*, *C. decemmaculatus* y *C. interruptus*) fueron introducidas a esta cuenca (Pérez et al. 2015). Estos ingresos podrían representar un riesgo para la fauna del ambiente, ya que esta cuenca alberga 2 especies de vertebrados endémicas y emblemáticas: el characiforme *G. bergii* (mojarra desnuda), siendo el carácido más austral de América del Sur; y el leptodactílido *Pleurodema somuncurensis* (*ranita del Valcheta*). Es necesario un control periódico del estado parasitario en esta cuenca en particular.

Se observaron diferencias con respecto a los niveles de infestación entre diferentes especies hospedadoras. Los valores más altos fueron registrados para la especie nativa *P. trucha*, con niveles similares en las cuencas de los ríos Neuquén, Limay y Negro a pesar de que el parásito haya colonizado primero la región media del río Negro y a continuación los ríos Neuquén y Limay (Plaul et al. 2010). En el presente trabajo se registró el avance de *L. cyprinacea* río arriba, desde el último registro publicado (Plaul et al. 2010), en la cuenca del río Negro (ver artículo de respaldo Waicheim et al. 2017). La especie nativa *O. hatcheri* también presentó niveles altos de infección. Por otro lado, niveles bajos de infección fueron registrados para su hospedador original

C. carpio. Este hallazgo también fue registrado en otros estudios de Australia y África, en donde las especies nativas mostraron niveles de infección más altos que los hospedadores ciprínidos originales (Hassan et al 2008; Smit et al. 2017). En el Sur de África, ninguno de los ciprínidos invasores, probables responsables de la co introducción y subsecuente co invasión del parásito, presentó la infección por el copépodo adulto (Smit et al. 2017).

Las intensidades medias mayores a dos parásitos por hospedador sólo fueron registradas para peces de gran tamaño (*P. trucha*, *O. hatcheri*, y *O. mykiss*) alcanzando un máximo de 18 en *P. trucha*. Estas diferencias entre las intensidades podrían estar relacionadas a las mortalidades inducidas por el parásito en los peces de tallas pequeñas, ya que el modo de anclaje de las hembras adultas puede dañar los órganos internos provocando la muerte del pez o haciéndolos más susceptibles a infecciones secundarias y más vulnerables ante depredadores del sistema (Avenant-Oldewage 2012; Bravin Narciso et al. 2019). Por otro lado, pese al gran tamaño que alcanzan las carpas, las intensidades medias fueron de 1 a 2 copépodos por hospedador. Se registraron hembras grávidas para todas las especies hospedadoras con excepción de *C. carpio*. Los porcentajes más altos de hembras grávidas correspondieron a las estaciones de primavera-verano, que son los meses que presentan las temperaturas más altas, esto ha sido registrado en otros ambientes del centro del país y también de otros países como India y Pakistan (Khan et al. 2003; Mancini et al. 2008). Los hospedadores que presentaron los porcentajes de hembras grávidas más altos fueron *C. interruptus* y *J. lineata* seguidos por *P. trucha*.

En cuanto a la infestación por copepoditos de *L. cyprinacea*, los mismos fueron hallados en las branquias de 5 especies de peces: *C. carpio*, *O. hatcheri*, *C. interruptus*, *J. lineata* y *P. trucha*. Hay que resaltar que los niveles más altos de prevalencia e intensidad media de copepoditos se registraron para la especie *C. carpio* en los 4 ríos alcanzando valores de 100% de prevalencia y hasta 50 de intensidad media. A pesar de que los niveles de infestación por parte de las hembras adultas del parásito fueron muy bajos o no se observó infestación alguna, este hospedador parece tener un rol importante en el ciclo de vida del copépodo, y podría estar dispersando a los estadios juveniles de la especie parásita. Por otro lado, hay que resaltar la presencia de

copepoditos en peces de pequeño porte como *C. interruptus* y *J. lineata*, especies que además presentaron los porcentajes más altos de hembras grávidas. Estos peces podrían estar cumpliendo un rol importante en la dispersión del parásito en nuevos ambientes ya que son utilizados como carnada por pescadores y en los últimos años se han registrado en ambientes donde antes no estaban presentes (Baigún et al. 2002; Mancini et al. 2008). Es importante destacar, que muchos de los estudios parasitológicos de *L. cyprinacea* se enfocan principalmente en las hembras adultas y no se tienen en cuenta los estadios larvales, los cuales también pueden ser co introducidos en nuevos ambientes junto con su hospedador.

Con respecto a las abundancias de *L. cyprinacea* en los distintos hospedadores, en algunos casos se observaron diferencias significativas entre *P. trucha* y *J. lineata* y entre *P. trucha* y *O. hatcheri*. En general no se observaron diferencias entre los hospedadores, sin embargo, hay que resaltar que los valores máximos de abundancia fueron para *P. trucha* seguido por *O. hatcheri* en los ríos Neuquén, Limay y Negro. Cuando se compararon las abundancias de ambos hospedadores entre los ríos mencionados, se observaron diferencias significativas entre las percas de los ríos Neuquén y Limay. Hay que resaltar que los valores máximos tanto para *P. trucha* como para *O. hatcheri* se registraron en la cuenca del río Limay, seguido por el río Neuquén y por último el río Negro, que mostró los menores valores de abundancia. Estos resultados podrían estar indicando que en el río Limay inferior, el parásito encuentra condiciones más favorables para su desarrollo, al igual que en el curso inferior del río Neuquén. Si bien, todos los ambientes pertenecen a la misma cuenca, algunos ambientes en especial aquellos situados sobre el curso superior y medio del río Negro muestran un nivel mayor de contaminación debido a la actividad agrícola y ganadera y a las numerosas ciudades a lo largo del río (Miglioranza et al. 2013).

Las variaciones en la calidad del agua de las distintas cuencas podrían explicar en parte las variaciones de la abundancia de *L. cyprinacea*. En la península Ibérica, Maceda Veiga et al. (2019) estudiaron la relación entre las abundancias de *L. cyprinacea* en peces de ambientes con distintos valores de concentración de nutrientes debido a contaminación antrópica. Estos autores encontraron que la infección por este parásito puede estar potenciada por

mayores valores de conductividad y concentración de nutrientes en el agua. El río Negro está contaminado por distintos tipos de vertidos, cloacales y agrícolas (pesticidas y fertilizantes) (Miglioranza et al. 2013) por lo que la relación entre la calidad del agua y la abundancia del parásito sería más compleja que la que se estudió en ríos de España. Esta relación debe ser estudiada en profundidad, con muestreos y mediciones de la calidad del agua a lo largo de la cuenca. Otro factor que podría explicar los menores valores de infección de *L. cyprinacea* en el río Negro, es la disminución del tamaño de las poblaciones de percas en el río, que son los hospedadores que presentan los mayores valores de infección, por lo que la ausencia de este pez hace que el parásito esté menos representado en las muestras de peces de las comunidades. La disminución o desaparición local de las percas que fue relatada por los profesionales consultados, puede atribuirse a la invasión de la carpa común, a las altas cargas de ictiomirosis que fueron observadas históricamente (Waicheim y Viozzi 2019) y a los contaminantes tóxicos vertidos en el río.

La trucha arco iris es la segunda especie destinada a consumo, de mayor volumen de producción intensiva en nuestro país y es la especie de salmónido más importante para la pesca deportiva (Ortubay et al. 1994; Vigliano y Alonso 2007). Las truchas de cultivo pueden infectarse con *L. cyprinacea*, como fue indicado por el Ing. Alvaro Berguño, para cultivos de truchas en el río Colorado, quien observó al parásito afectando a peces juveniles. Dado que las empresas que cultivan truchas se concentran en embalses del río Limay y que el parásito está avanzando por este río, es de esperar que en el futuro el copépodo parásito llegue a estos embalses poniendo en riesgo la actividad piscícola. Aunque es posible que el parásito se vea limitado en su avance hacia el sur y hacia ambientes más cerca de la cordillera ya que la temperatura es un factor determinante en el ciclo de vida de *L. cyprinacea*, siendo su rango óptimo para completar su ciclo de vida 26–28°C. Si la temperatura desciende a menos de 20°C los juveniles no pueden completar su desarrollo y a menos de 14°C las hembras no pueden reproducirse. Sin embargo, las hembras pueden pasar el invierno en el hospedador y producir huevos en primavera o verano cuando las temperaturas del agua son más altas (Hossain et al. 2018). Los monitoreos en las aguas del

río Limay son necesarios, para prever posibles mortandades de peces en los criaderos debidos a la lerneosis.

Todas las localidades estudiadas del río Limay y aguas arriba de la ciudad de Choele choel en el río Negro, y los sitios ubicados en el río Neuquén representan nuevas localidades para el parásito. *Cyprinus carpio* y *J. lineata* son nuevos hospedadores para el copépodo en Patagonia. Debido a la reciente colonización por el copépodo co invasor en Patagonia, es de esperar que el parásito logre infectar a otras especies de peces y aumente su rango de distribución. El avance más probable parece ser aguas arriba del río Neuquén, en donde las temperaturas del agua son más altas. Si bien la construcción de represas dificulta el desplazamiento de muchas especies de peces, y en consecuencia limitaría la co introducción del parásito, hay que tener en cuenta que la creación de ambientes lénticos en los ríos favorece la reproducción de *L. cyprinacea* (Hossain et al. 2018).

Análisis de las entrevistas

En todas las entrevistas se nombraron a los salmónidos y la carpa común como peces que han sido introducidos en los ambientes y también fueron nombradas como introducidas algunas especies de la región Parano Platense como el pejerrey bonaerense, la tachuela, las mojarra y las madrecitas. La carpa parece haber sido introducida primero en el río Colorado, quizás en los años 80, posiblemente debido a las conexiones de este río con otros ríos como el Atuel y el Curacó (río Desaguadero). Posteriormente habrían llegado al río Negro y de acuerdo al reportaje con el Ing. Roa, podrían haber sido trasladadas desde el Colorado hacia la localidad de Beltrán por inmigrantes Rusos que habitaban la zona (Waicheim y Viozzi 2019). La primera captura de carpa común en el río Negro habría sido en el año 2000 por un pescador en la localidad de Guardia Mitre. Con respecto al parásito *L. cyprinacea* podría haber sido introducido en los años 90 o incluso antes, tanto en el río Colorado como en el Negro; en este último previo a la introducción de las carpa. El parásito podría haber sido introducido por otras especies de peces de la región Parano Platense. Con respecto al origen del parásito, en estos ríos existen dudas entre los entrevistados. Se menciona la posible introducción del

parásito junto con las carpas u otros organismos asociados al acuarismo. Todos los entrevistados mencionan a las percas y a los pejerreyes como las especies más afectadas. Además se mencionan como hospedadores a las truchas arco iris de criadero, al pejerrey bonaerense y a *Astyanax* sp. sin embargo, la infección en la carpa común fue mencionada sólo por uno de los entrevistados. De acuerdo a todos los entrevistados, *C. carpio* y *L. cyprinacea* están muy distribuidas en estas cuencas, siendo las represas de los ríos Neuquén y Limay sus límites aguas arriba. Existen dudas acerca de si este parásito está colonizando nuevos ambientes. Todos han sido testigos de mortandades de peces, en distintos lugares, por ejemplo en la llanura pampeana, en los embalses Mari Menuco y los Barreales, en el río Collón Cura, desconociéndose en todos los casos las causas. Se menciona también posibles mortandades de juveniles infectados con varios especímenes de *L. cyprinacea*. En general se desconocen otras parasitosis que puedan afectar a los peces aunque se menciona al mixozoo *Myxobolus cerebralis* que produce la enfermedad del Torneo en el Hemisferio Norte y que no se ha registrado hasta el presente en Patagonia.

La introducción e invasión de especies en Patagonia constituyen un largo proceso que continúa en la actualidad (Macchi y Vigliano 2014). Existen registros de varias especies parásitas que han sido co introducidas en Patagonia (Rauque et al. 2018), entre ellas hay que resaltar la presencia del cestode invasor *Schyzocotyle acheilognathi*, que junto con *L. cyprinaecea* son consideradas una amenaza para la fauna nativa de ambientes silvestres, así como también para especies de criadero ya que pueden cambiar de hospedador en nuevos ambientes y provocar graves patologías en los peces (Avenant-Oldewage 2012; Kuchta et al. 2018). Es importante respetar las cuarentenas y los análisis de los peces que se importan para evitar la co introducción de especies parásitas (Hossain et al. 2018). Además, en los últimos años, existen otros registros de invasiones en las cuencas del norte de Patagonia, por ejemplo la invasión de la almeja asiática *Corbicula fluminea*, el alga *Didymosphenia geminata* como también el salmónido *Oncorhynchus tshawytscha* que ha avanzado desde los ambientes de vertiente Pacífica, ríos de vertiente Atlántica (Segura 2011; Macchi y Vigliano 2014; Ciancio et al. 2019).

La introducción y dispersión de especies junto con sus parásitos puede tener efectos catastróficos en poblaciones de hospedadores nativos (Limbery et al. 2014). Además, los asentamientos urbanos, la construcción de represas, la eliminación de aguas sin tratar y contaminantes provenientes de las fumigaciones y actividades de cultivo, han cambiado los ecosistemas a lo largo de los ríos en el norte de la Patagonia y amenazan a la biodiversidad nativa. Monitorear y estudiar las especies, las comunidades y los ecosistemas resulta clave para poder desarrollar e implementar medidas de control y manejo para la conservación de los ambientes de agua dulce en Patagonia.

Conclusiones Generales

En el presente trabajo se compilaron 41 especies de *Ergasilus* en la región Neotropical. Gran parte de las especies de ergasílicos que se conocen actualmente han sido registradas en Brasil; en cambio en otros países neotropicales, como en Argentina, los registros de estos copépodos son relativamente escasos. Se describió morfológica y molecularmente una nueva especie nativa de *Ergasilus*, que había sido descrita previamente como la variedad de una especie del Hemisferio norte y reportada en algunos ambientes como *Ergasilus* sp. (ver artículo de respaldo Waicheim et al., 2021). Del examen de copépodos de la región Pampeana, se propone la existencia de 2 nuevas especies de los géneros *Ergasilus* y una nueva de *Tiddergasilus*.

La especie de copépodo *Ergasilus yandemontei* n. sp., posee una amplia distribución en la Patagonia Argentina, y en el presente trabajo se amplía el conocimiento de su distribución, reportándose en numerosos ambientes acuáticos de las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. A su vez presentó una baja especificidad respecto a su hospedador, ya que parasita a varias especies de distintos órdenes. Sin embargo, la especie *P. trucha* y *O. hatcheri* son sus hospedadores principales, *G. maculatus* a pesar de presentar menores valores de infección podría sustentar las poblaciones del parásito en lagos andinos, debido a su gran abundancia. En cambio otros hospedadores como *H. macraei*, *O. bonariensis* y *O. mykiss*, no serían hospedadores capaces de sustentar las poblaciones de estos copépodos, o bien porque son escasos o porque las hembras del parásito no desarrollan huevos. Los factores que pudieron explicar la ocurrencia de *E. yandemontei* en los ambientes acuáticos fueron la presencia de *O. hatcheri* y *G. maculatus*. La presencia del parásito se asocia directamente con la presencia del pejerrey, mientras que en el caso del puyen chico, en la mayoría de los ambientes en los que este pez está presente, no se registra al parásito. En el presente trabajo se observó la desaparición de *E. yandemontei* en peces del Lago Escondido (Río Negro), probablemente asociada a una erupción volcánica. Este es el primer reporte de una extinción local de un parásito en Argentina.

La incubación de sacos ovígeros de *E. yandemontei* permitió caracterizar el estadio nauplius I. Este copépodo se caracterizó por tener un ciclo de vida con una marcada estacionalidad en los ambientes andinos, donde la temperatura es un factor importante en el desarrollo de los parásitos. En el Lago Morenito, de acuerdo a los picos de los valores de infección y porcentaje de hembras grávidas de hembras grávidas, habría entre 1 o 2 generaciones por año, en las cuales las hembras se reclutan desde el plancton en otoño pasando el invierno en el hospedador sin producir huevos. En el Lago Pellegrini se observó un patrón similar en el cual *O. hatcheri* y *P. trucha* reclutan en otoño y las hembras ingrávidas pasan probablemente el invierno en los hospedadores. Al comparar el lago Morenito de la región Andina con el lago Pellegrini de la estepa patagónica, puede observarse que en este último hay una estacionalidad menos marcada, lo que puede atribuirse a diferencias en los rangos de temperatura del agua.

En la región Neotropical la familia Lernaevidae presenta 10 especies y el género *Lernaea* presenta 6 especies. La más distribuida en la región es la especie cosmopolita e invasora *L. cyprinacea*, estando presente en la mayoría de los países de la región y parasitando un amplio rango de hospedadores de distintos órdenes. El país con mayor número de especies de peces infectados con *Lernaea* spp. es Brasil seguido por Argentina, en ambos casos el mayor número de especies de peces perteneció al Orden Characiformes. En el presente trabajo se confirmó la identidad de *L. cyprinacea* en peces de Patagonia, mediante estudios morfológicos y moleculares. El copépodo parásito está muy distribuido en Argentina, registrándose en 22 especies de peces, en su mayoría nativas; y en 2 especies de anuros. En Patagonia se registró en 12 ambientes, comprobándose el avance del parásito río arriba en la cuenca del río Negro, sobre todo en uno de sus tributarios, el río Neuquén (ver artículos de respaldo Waicheim et al. 2014; 2017). *Lernaea argentinensis*, la otra especie de *Lernaea*, registrada en peces de Argentina difiere morfológicamente de *L. cyprinacea* y parece pertenecer a un género distinto.

En el presente trabajo se examinaron 18 especies de peces, y al igual que en otras partes del mundo, *L. cyprinacea* presentó una baja especificidad respecto al hospedador, registrándose en 6 especies de peces, nativos e

introducidos. *Cyprinus carpio* y *J. lineata* son nuevos hospedadores registrados para el parásito en Patagonia. Los valores de infección más altos fueron registrados para las especies nativas *P. trucha* y *O. hatcheri* mientras que el ciprínido *C. carpio* mostró valores muy bajos. Sin embargo, enormes cantidades de copepoditos del parásito fueron registrados en las branquias de *C. carpio*. *Cyprinus carpio* puede llevar el parásito, o potenciar su ciclo en el ambiente, a través del estadio de copepodito. Los pequeños peces Parano Platenses podrían estar cumpliendo un rol importante en la dispersión del parásito en nuevos ambientes dado que se utilizan como carnada. Los peces Parano Platenses pueden ser agentes de la invasión del parásito en ambientes aún no colonizados por la carpa, su hospedador original *L. cyprinacea* ingresa en general a nuevos ambientes antes de la llegada de la carpa como se observó en el río Neuquén y en otras partes del mundo. De acuerdo a entrevistas a agentes relacionados al manejo del recurso pesquero de la cuenca del río Negro y Colorado, la aparición de *L. cyprinacea* en el río Negro fue previa a la invasión de las carpas. Todos los entrevistados mencionan a las percas y a los pejerreyes como las especies más infectadas. La presencia de las represas sobre el río Limay estaría actuando como una barrera para la dispersión del copépodo y de la carpa en los ambientes aguas arriba de este río. Dado que las empresas que cultivan truchas se concentran en embalses del río Limay y que el parásito está avanzando por este río, es de esperar que en el futuro el copépodo parásito llegue a estos embalses, poniendo en riesgo la actividad piscícola.

Referencias

- Abdelhalim AI, Lewis JW, Boxshall GA (1991) The life-cycle of *Ergasilus sieboldi* Nordmann (Copepoda: Poecilostomatoida), parasitic on British freshwater fish. *Journal of Natural History* 25: 559-582.
- Acosta AA, Carvalho ED, Silva RJ (2013) First record of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda) in a native fish species from a Brazilian river. *Neotropical Helminthology* 7: 7-12.
- Aigo J, Cussac V, Peris S, Ortubay S, Gómez S, López H, Gross M, Barriga J, Battini M (2008) Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18: 387-408.
- Amado MAP, Ho JS, Rocha CE (1995) Phylogeny and biogeography of the Ergasilidae (Copepoda, Poecilostomatoida), with reconsideration of the taxonomic status of the Vaigamidae. *Contributions to Zoology* 65: 233-243.
- Amalfi M (2009) Lago Pellegrini. Características limnológicas. Monografía FCNyM UNLP, Argentina, 58 pp.
- Amorim PF (2018) *Jenynsia lineata* species complex, revisión and new species description (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Journal of Fish Biology* 92: 1312-1332.
- Alarcos AJ, Etchegoin JA (2010) Parasite assemblages of estuarine-dependent marine fishes from Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires Province, Argentina). *Parasitology Research* 107: 1083-1091.
- Alcalde L, Batistoni P (2005) *Hyla pulchella cordobae* (Cordoba treefrog). *Herpetological Review* 36: 302.
- Almirón A, Azpelicueta M, Casciotta J, Lopez Cazorla A (1997) Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* 73: 23-30.
- Alston S, Boxshall GA, Lewis JW (1993) A redescription of adult females of *Ergasilus briani* Markewitsch, 1933 (Copepoda: Poecilostomatoida). *Systematic Parasitology* 24: 217-227.
- Álvarez-León R (2007) Asociaciones y Patologías en los peces dulceacuícolas, estuarinos y marinos de Colombia: aguas libres y controladas. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* 11: 81-129.
- Alvear PA, Rechencq M, Macchi PJ, Alonso MF, Lippolt GE, Denegri MA, Navone G, Zattara EE, García Asorey MI, Vigliano PH (2007) Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del río Negro, Patagonia Argentina. *Ecología Austral* 17: 231-246.
- Amorim PF (2018) *Jenynsia lineata* species complex, revisión and new species description (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Journal of Fish Biology* 92: 1312-1332.
- Araújo CSO, Barros MC, Gomes ALS, Varella AMB, Viana GM, Silva NP, Fraga FC, Andrade SM (2009) Parasitas de populações naturais e artificiais de tucunaré (*Cichla* spp.). *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 18: 34-38.
- Arratia G, Peñafort MB, Menú-Marque S (1983) Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta* 7: 48-107.
- Arratia G (1997) Brazilian and Austral freshwater fish faunas of South America. A contrast. En: Ulrich H (ed), Tropical biodiversity and systematics. Bonn, Museum Alexander Koenig, pp 179-187.
- Assis DAS, Cavalcante SS, Brito MFG (2014) Aquarium trade as a potential disseminator of non-native invertebrates in Northeastern Brazil. *Neotropical Biology and Conservation* 9: 115-119.
- Avenant-Oldewage A (2012) *Lernaea cyprinacea* and related species. En: Woo PTK, Buchmann K (eds), Fish parasites pathobiology and protection. CAB International Press, Inglaterra, pp 337-349.
- Baigún C, López G, Domanico A, Ferriz R, Sverlij S, Schenke RD (2002) Presencia de *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842), una nueva especie brasilica en el norte de la Patagonia (Río Limay) y consideraciones ecológicas relacionadas con su distribución. *Ecología Austral* 12: 41-48.
- Balseiro E, Souza M, Serra Olabuenaga I, Wolinski L, Navarro M, Laspoumaderes C, Modenutti B (2014) Effect of the Puyehue-Cordon Caulle volcanic complex eruption on crustacean zooplankton of Andean Lakes. *Ecología Austral* 24: 75-82.
- Barker DE, Cone DK (2000) Occurrence of *Ergasilus celestis* (Copepoda) and *Pseudodactylogyrus anguillae* (Monogenea) among wild eels (*Anguilla rostrata*) in relation to stream flow, pH and temperature and recommendations for controlling their transmission among captive eels. *Aquaculture* 187: 261-274.

- Barriga JP, Battini MA, Macchi PJ, Milano D, Cussac VE (2002) Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36: 345-359.
- Bax N, Williamson A, Agüero M, Gonzalez E, Geeves W (2003) Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity. *Marine Policy* 27: 313-323.
- Benetton MLF, Malta JCO (1999) Morfologia dos estágios de náuplios e copepodito I de *Perulernaea gamitanae* Thatcher & Paredes, 1985 (Crustacea: Cyclopoida: Lernaevidae), parasita do tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818), (Osteichthyes: Characidae), cultivado em laboratório. *Acta Amazonica* 29: 97-121.
- Berry CR, Babey GJ, Shrader T (1991) Effect of *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) on stocked rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Journal of Wildlife Diseases* 27: 206-213.
- Biolé F, Mancini M, Salinas V, Morra G, Guagliardo S, Tanzola D (2012) Aportes sobre la presencia de *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaevidae) en ambientes dulceacuicolas de la región central de Argentina. *Revista Argentina de Parasitología* 1: 280.
- Blackburn TM, Pysek P, Bacher S, Carlton JT, Duncan RP, Jarosik V, Wilson JR, Richardson DM (2011) A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 333-339.
- Blasco-Costa I, Koehler AV, Martin A, Poulin R (2013) Upstream-downstream gradient in infection levels by fish parasites: a common river pattern? *Parasitology* 140:266-274.
- Boxshall GA, Jaume D (2000) Making waves: The repeated colonization of fresh water by copepod crustaceans. *Advances in Ecological Research* 31: 61-79.
- Boxshall GA, Araujo HMP, Montú M (2002) A New Species of *Ergasilus* Nordmann, 1832 (Copepoda, Ergasilidae) from Brazil. *Crustaceana* 75: 269-276.
- Boxshall GA, Halsey O (2004) An introduction to Copepod Diversity 2. The Ray Society, Inglaterra, 966 pp.
- Boxshall GA, Defaye D (2008) Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 195-207.
- Boxshall GA, Montú MA, Schwarzbald A (1997) A new species of *Lernaea* L. (Copepoda: Cyclopoida) from Brazil, with notes on its ontogeny. *Systematic Parasitology* 37: 195-205.
- Bravin Narciso R, Brandão H, Perbiche-Neves G, da Silva RJ (2019) A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from the gills of *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819) (Actinopterygii: Characidae). *Acta Parasitologica* 64: 850-865.
- Bravin Narciso R, Acosta A, Nobile A, Pontieri de Lima F, Freitas-Souza D, Da Silva R (2019) *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaevidae) in *Piabarchus stramineus* (Characiformes: Characidae) from the Taquari River, São Paulo State, Brazil. *Biologia* 74: 1-9.
- Bravin Narciso R, Mirandola Dias Vieira DH, da Silva RJ (2022) A new species of *Tiddergasilus* Marques & Boeger, 2018 (Copepoda: Ergasilidae) from the gills of *Astyanax lacustris* (Lütken) (Osteichthyes: Characidae) in Brazil. *Systematic Parasitology* 99: 671-681.
- Brian A (1924) Descrizione di un nuovo e curioso Copepode Lerneideo parassita di *Salminis brevidens* raccolto dal Prof. Fil. Silvestri nell'America del Sud. *Bollettino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria del R* 18: 32-36.
- Bunkley Williams L, Williams EHJ (1994). Parasitos de peces de valor recreativo en agua dulce de Puerto Rico. Departamento de Recursos Naturales y Ambientales de Puerto Rico y el Departamento de Ciencias Marinas, Universidad de Puerto Rico, Puerto Rico, 190 pp.
- Burnham KP, Anderson DR (2002) Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. 2nd Edition, Springer-Verlag, Estados Unidos. <http://dx.doi.org/10.1007/b97636>
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- Bush AO, Fernández JC, Esch GW, Seed JR (2001) Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites. Cambridge University Press, Inglaterra, 566 pp.
- Cañás L, Sampedro-Pastor P, Fariña-Pérez C, Landa J (2013) Spatial, temporal and bathymetric distribution patterns of the parasite *Chondracanthus lophii* of anglerfish, *Lophius piscatorius*, in the NE Atlantic. *Marine Biology Research* 9: 145-156.
- Cardon M, Loot G, Grenouillet G, Blanchet S (2011) Host characteristics and environmental factors differentially drive the burden and pathogenicity of an ectoparasite: a multilevel causal analysis. *Journal of Animal Ecology* 80: 657-667.

- Carnevia D, Letamendía M (2018) Descripción preliminar de la comunidad de epibiontes sobre el copépodo parásito *Lernaea cyprinacea* L. 1758 (Crustacea, Copepoda, Lernaeidae), fijados en peces de un tajar en Montevideo, Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 27: 46-56.
- Carnevia D, Speranza G (2003) First report of *Lernaea cyprinacea* L., 1758 in Uruguay, introduced by goldfish *Carassius auratus* (L., 1758) and affecting axolotl *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798). *Bulletin European Association of Fish Pathologists* 23: 255-256.
- Cervellini PM, Battini MA, Cussac VE (1993) Ontogenetic shifts in the diet of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes micropodotus* (Atherinidae). *Environmental Biology of Fishes* 36: 283-290.
- Chalkowski K, Lepczyk CA, Zohdy S (2018) Parasite ecology if invasive species: Conceptual framework and new hypotheses. *Trends in Parasitology* 34: 655-663.
- Chemes SB, Takemoto R (2011) Diversity of parasites from Middle Paraná system freshwater fishes, Argentina. *International Journal of Biodiversity and conservation* 3: 249-266.
- Chemes SB, Takemoto RM (2014) Nuevos registros de ectoparásitos en peces pimelódidos (Siluriformes) del Paraná Medio (Argentina). *Revista Argentina de Parasitología* 2: 24-30.
- Ciancio JE, Aigo J, Clarke RR, Flikke R (2019) El polémico salmón invasor. *Desde la Patagonia, Difundiendo Saberes* 16: 10-19.
- Colautti DC, Lenicov MR (2001) Alimentación de la carpa (*Cyprinus carpio* Linnaeus 1758) en la laguna de Lobos, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología Austral* 11: 69-78.
- Colavincenzo AO (1996) Presencia de *Lernaea* sp. en peces del Río Negro. II Jornadas Patagónicas del Medio Ambiente. Esquel, Argentina, 65 pp.
- Combes C (2001) Parasitism: The Ecology and Evolution of Intimate Interactions, University of Chicago Press, Estados Unidos, 728 pp.
- Conn DB (2014) Aquatic invasive species and emerging infectious disease threats: a one health perspective. *Aquatic Invasions* 9: 383-390.
- Correa LL, Tavares-Dias M, Ceccarelli PS, Edson AA (2016) Hematological alterations in *Astyanax altiparanae* (Characidae) caused by *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae). *Diseases of Aquatic Organisms* 120: 77-81.
- Cressey R, Collette BB (1970) Copepods and needlefishes: a study in host-parasite relationship. *Fishery Bulletin of the National Oceanic and Atmospheric Administration, United States* 63: 347-432.
- Crichigno S, Battini M, Cussac V (2014) Diet induces phenotypic plasticity of *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833) (Perciformes, Percichthyidae) in Patagonia. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology* 253: 192-202.
- Crichigno S, Cordero P, Blasetti G, Cussac V (2016) Dispersion of the invasive common carp *Cyprinus carpio* in southern South America: changes and expectations, westward and southward. *Journal of Fish Biology* 89: 403-416.
- Cussac VE, Fernández DA, Gómez SE, López HL (2008) Fishes of southern South America: a story driven by temperature. *Fish Physiology and Biochemistry* 35: 29-42.
- Delgado PM, Mathews Delgado JP, Vega Arenas J, Ismino Orbe R (2011) Massive infestation by *Perulernaea gamitanae* (Crustacea: Cyclopoida: Lernaeidae) in juvenile gamitana, cultured in the Peruvian Amazon. *Veterinaria México* 42: 59-64.
- De Monte Y (1997) Estacionalidad, prevalencia e intensidad del parasitismo de *Ergasilus sieboldi* (von Nordmann 1832) (Ergasilidae, Crustacea) en *Galaxias maculatus* (Jenyns 1842) y *Percichthys trucha* (Cuvier & Valenciennes 1840) (Osteichthyes, Pisces) del lago Escondido. Trabajo de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, Argentina 71 pp.
- Domingues MV, Mendes Marques T (2010) *Ergasilus trygonophilus* sp. nov. (Copepoda: Ergasilidae) a branchial parasite of freshwater stingrays (Potamotrygonidae) from state of Pará, Brazil. *Zoologia* 5: 829-833.
- Dove ADM, Ernst I (1998) Concurrent invaders four exotic species of Monogenea now established on exotic freshwater fishes in Australia. *International Journal for Parasitology* 28: 1755-1764.
- Drake JM, Lodge DM (2004) Global spots of biological invasions: evaluating options for ballast-water management. *Proceedings of the Royal Society of London* 271: 575-58.
- Drummond AJ, Ashton BSB, Buxton S, Cheung M, Cooper A, Duran C, Field M, Heled J, Kearse M, Markowitz S, Moir R, Stones-Havas S, Sturrock S, Thierer TWA, Wilson A (2011) Geneious v5.4. Acceso: <http://www.geneious.com>

- Düpont A, LOBO EA (2011) First record of the occurrence of *Lernaea cyprinacea* (Linnaeus, 1758) on *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819), Pardinho River, RS, Brazil. *Caderno de Pesquisa Série Biológica* 23: 20-25.
- Eaves AA, Ang KP, Murray HM (2014) Occurrence of the parasitic copepod *Ergasilus labracis* on Threespine Sticklebacks from the south coast of Newfoundland. *Journal of Aquatic Animal Health* 26: 233-242.
- El-Rashidy H, Boxshall GA (1999) Ergasilid copepods (Poecilostomatoida) from the gills of primitive Mugilidae (grey mullets). *Systematic Parasitology* 42: 161-186.
- El-Rashidy HH, Boxshall GA (2002) New species and new records of *Ergasilus* Nordmann (Copepoda: Ergasilidae) from the gills of grey mullet (Mugilidae). *Systematic Parasitology* 51: 37-58.
- Eiras JC, Takemoto RM, Pavanelli GC (2010) Diversidade dos parasitas de peixes de água doce do Brasil. Cliche Tec, Brasil, 333 pp.
- Engers KB, Boeger WA, Brandao DA (2000) *Ergasilus thatcheri* n. sp. (Copepoda, Poecilostomatoida, Ergasilidae) from the gills of *Rhamdia quelen* (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) from Southern Brazil. *Journal of Parasitology* 86: 945-947.
- Fassbinder-Orth CA, Barak VA, Brown CR (2013) Immune responses of a native and an invasive bird to Buggy Creek Virus (Togaviridae: Alphavirus) and its arthropod vector, the swallow bug (*Oeciacus vicarius*). *PLoS One* 8: e58045.
- Fernandes GQ, Costa Pereira MAV, Mattos Júnior DG, Souza G (2006) Levantamento de parasitos em infrapopulação de *Brycon insignis* Steindachner, 1876 (Pisces, Characidae), criada na região norte fluminense, Rio de Janeiro, Brasil. *Ciência Animal Brasileira* 7: 309-313.
- Fernández Bargiela J (1987) Los parásitos de la lisa *Mugil cephalus* L., en Chile: sistemática y aspectos poblacionales (Perciformes: Mugilidae). *Gayana Zoologist* 51: 3-58.
- Fernandez L, Sanabria E, Quiroga L (2019) Infestation of the Torrent Catfish (Siluriformes, Trichomycteridae) by an Exotic Crustacean (Copepoda, Lernaeidae) in Andean Mountains of Argentina. *European Journal of Biology* 78: 58-62.
- Fernández MV, Brugni NL, Viozzi GP, Semenas L (2010) The relationship between fish assemblages and the herminth communities of a prey fish, in a group of small shallow lakes. *Journal of Parasitology* 96: 1066-1071.
- Fernández V, Garibotti G, Semenas L, Viozzi G (2015) Influence of biotic and abiotic factors on the metazoan parasite communities of a native prey fish: study in 28 Andean Patagonian lakes. *Ecologia Austral* 25: 221-230.
- Ferrari FD, Dahms HU (2007) Post embryonic development of the Copepoda. Brill, Estados Unidos, 229 pp.
- Ferriz RA (1994) Alimentación de *Olivaichthys viedmensis* (MacDONagh, 1931) y *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Teleostei, Siluriformes) en el río Limay, Argentina. Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, 2:83-88.
- Ferriz RA (2012) Dieta de *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae) en el río Chubut, Argentina. *Latin American journal of aquatic research* 40: 248-252.
- Ferriz R (2014) Alimentación de *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) en siete ambientes lénticos de la provincia de Chubut, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 5: 79-85.
- Gabriel-Luciano MV, Uribe-Cortez J (2015) Caracterización helmintológica del ciprínido *Algansea lacustris* en tres diferentes áreas del lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Tecnología y Ciencias del Agua* 6:75-87.
- Gabrielli MA, Orsi ML (2000) Dispersão de *Lernaea cyprinacea* (Linnaeus) (Crustacea, Copepoda) na região norte do estado do Paraná, Brasil. *Revista brasileira de Zoologia* 17: 395-399.
- Gaither MR, Aeby G, Vignon M, Meguro Y, Rigby M, Runyon C, Toonen RJ, Wood CL, Bowen BW (2013) An invasive fish and the time-lagged spread of its parasite across the Hawaiian archipelago. *PLoS One* 8: e56940.
- Gaviria S, Aranguren-Riaño N (2019) Continental copepods (Crustacea: Hexanauplia) of Colombia: revision and additions to the inventory. *Biota Colombiana* 20: 50-74.
- Gilbert VM, Del Ponti OD, Doma IL, Wrede MA (1993) Dinámica de poblaciones de peces del embalse Casa de Piedra. Informe Final, Universidad Nacional de la Pampa, Argentina, 89 pp.

- Goedknecht MA, Feis ME, Wegner KM, Luttikhuisen PC, Buschbaum C, Camphuysen K, van der Meer J, Thielges DW (2016) Parasites and marine invasions: Ecological and evolutionary perspectives. *Journal of Sea Research* 113: 11-27.
- Goedknecht MA, Shoosmith D, Jung AS, Luttikhuisen PC, van der Meer J, Philippart CJM, van der Veer HW, Thielges DW (2018) Trophic relationship between the invasive parasitic copepod *Mytilicola orientalis* and its native blue mussel (*Mytilus edulis*) host. *Parasitology* 145: 814-821.
- Gomes APN, Maldonado A, Bianchi RC, Souza JGR, D'andrea PS, Gompper ME, Olifiers N (2019). Variation in the prevalence and abundance of acanthocephalans in brown-nosed coatis *Nasua nasua* and crab-eating foxes *Cerdocyon thous* in the Brazilian Pantanal. *Brazilian Journal of Biology* 79: 533-542.
- Guagliardo S, Tanzola D (2016) Lernaeosis in *Cnesterodon decemmaculatus* (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) and observations on the lethal effect in small sized species of hosts. *Neotropical Helminthology* 10: 275-280.
- Habit E, González J, Ortiz-Sandoval J, Elgueta A, Sobenes C (2015) Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile. *Ecosistemas Revista Científica de Ecología y Medio Ambiente* 24: 43-51.
- Hassan M, Beatty SJ, Morgan DL, Doupé RG, Lymbery AJ (2008) An introduced parasite, *Lernaea cyprinacea* L., found on native freshwater fishes in the south west of Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 91: 149-153.
- Hemaprasanth KP, Raghavendra A, Sridhar N, Raghunath MR (2008) Efficacy of doramectin against natural and experimental infections of *Lernaea cyprinacea* in carps. *Veterinary parasitology* 156: 261-269.
- Ho J (1998) Cladistics of the Lernaeidae (Cyclopoida), a major family of freshwater fish parasites. *Journal of marine systems* 15: 177-183.
- Holmes, JC (1979) Parasite populations and host community structure. En: Nichols BB (ed), Host-Parasite Interface. Academic Press, Estados Unidos, pp 27-46.
- Hossain MM, Ferdoushi J, Rupom AH (2018) Biology of anchor worms (*Lernaea cyprinacea*). *Journal of entomology and zoology studies* 6: 910-917.
- Hua CJ, Zhang D, Zou H, Li M, Jakovlic I, Wu SG, Wang GT, Li WX (2019) Morphology is not a reliable taxonomic tool for the genus *Lernaea*: molecular data and experimental infection reveal that *L. cyprinacea* and *L. cruciata* are conspecific. *Parasites & Vectors* 12: 579-591.
- Humason GL (1979) Animal Tissue Techniques. WH Freeman and Company, San Francisco, Estados Unidos, 661pp.
- Jelínková E, Krechler I, Jurajda P, Papežíková I, Navrátil S, Marková Z, Palíková M (2018) Relationship between seasonal dynamics in zooplankton density and *Ergasilus* infection in two reservoirs. *Acta Veterinaria Brno* 87: 91-98.
- Jiménez-García MI, Suárez-Morales E (2017) Complementary description of *Ergasilus arthrosis* Roberts, 1969 (Copepoda: Poecilostomatoida: Ergasilidae), a new parasite of cichlid teleosts in southeast Mexico. *Systematic Parasitology* 94: 81-90.
- Johnson SK, Rogers WA (1973) Distribution of the Genus *Ergasilus* in Several Gulf of Mexico drainage basins. *Bulletin Agricultural Experiment Station Auburn University* 445: 1-74.
- Johnson SC, Treasurer JW, Bravo S, Nagasawa K, Kabata Z (2004) A Review of the Impact of Parasitic Copepods on Marine Aquaculture. *Zoological Studies* 43: 229-243.
- Juncos R, Milano D, Macchi PJ, Vigliano PH (2015) Niche segregation facilitates coexistence between native and introduced fishes in a deep Patagonian lake. *Hydrobiologia* 747: 53-67.
- Kabata Z (1979) Parasitic Copepoda of British Fishes. The Ray Society, Inglaterra, 468 pp.
- Kearn GC (2004) Leeches, lice and lampreys. A natural history of skin and gill parasites of fishes. Springer, Países Bajos, 432 pp.
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2009) Has the introduction of brown trout altered disease patterns in native New Zealand fish? *Freshwater Biology* 54: 1805-1818.
- Khan MN, Aziz F, Afzal M, Rab A, Sahar L, Ali R, Naqvi SM (2003) Parasitic infestation in different fresh water fishes of mini dams of Potohar Region, Pakistan. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 6: 1092-1095.
- Khodami S, McArthur JV, Blanco-Bercial L, Martínez Arbizu P (2017) Molecular Phylogeny and Revision of Copepod Orders (Crustacea: Copepoda). *Scientific Reports* 7: 9164.
- Khokhlova IS, Fielden LJ, Degen AA, Krasnov BR (2012) Ectoparasite fitness in auxiliary hosts: phylogenetic distance from a principal host matters. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 2005-2013.

- Kohn A, Baptista-Farias MFD, Santos AL, Gibson DI (2004) A new species of *Nasicola* Yamaguti, 1968 (Monogenea: Capsalidae) from the nasal cavities of *Thunnus obesus* and a redescription of *N. klawei* (Stunkard, 1962) from *T. albacares* off Brazil. *Systematic Parasitology*, 57: 51-58.
- Kuang P (1993) Phylogeny of the family Lernaeidae (Parasitic Copepoda). *Zoological Research* 14: 299-306.
- Kuchta R, Choudhury A, Scholz T (2018) Asian Fish Tapeworm: The Most Successful Invasive Parasite in Freshwaters. *Trends in Parasitology* 34: 511-523.
- Lafferty KD, Allesina S, Arim M, Briggs CJ, De Leo G, Dobson AP, Dunne JA, Johnson PT, Kuris AM, Marcogliese DJ, Martinez ND, Memmott J, Marquet PA, McLaughlin JP, Mordecai EA, Pascual M, Poulin R, Thielges DW (2008) Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecology Letters* 11: 533-546.
- Lagroe C, Kaldonski N, Perrot Minnot MJ, Motreuil S, Bollache L (2007) Modification of hosts behavior by a parasite: field evidence for adaptive manipulation, *Ecology* 88: 2839-2847.
- Lagroe C (2017) Impacts of crustacean invasion on parasite dynamics in aquatic ecosystems: A plea for parasite focused studies. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 364-374.
- Lester RJG, Roubal FR (1995) Phylum Arthropoda. En: Woo PTK (ed), Fish diseases and disorders vol. 1: protozoan and metazoan infections. CAB International Press, Inglaterra, pp 475-598.
- Liotta J (2005) Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. ProBiota, FCNyM, UNLP, La Plata, Argentina, 701 pp.
- Lootvoet A, Blanchet S, Gevrey M, Buisson L, Tudesque L, Loot G (2013) Patterns and processes of alternative host use in a generalist parasite: Insights from a natural host-parasite interaction. *Functional Ecology* 27: 1403-1414.
- Lopes Taborda N, Paschoal F, Luque JL (2016) A new species of *Ergasilus* (Copepoda: Ergasilidae) from *Geophagus altifrons* and *G. argyrostictus* (Perciformes: Cichlidae) in the Brazilian Amazon. *Acta Parasitologica* 61: 549-555.
- López-Arbarello A (2004) Taxonomy of the genus *Percichthys* (Perciformes: Percichthyidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 15: 331-350.
- López Cazorla AC, Sidorkewicz NS (2002) Fish fauna from the irrigation system of the lower valley of the Colorado River, Argentina. *Ecology, Environment and Conservation* 8: 1-8.
- López Cazorla A, Selzer C, Yunes F, Bork S (2011) Programa de Monitoreo de Ictiofauna en el Embalse Casa de Piedra y Río Colorado. CICLO 2010 – 2011. Informe Final. Convenio: Comité Interjurisdiccional del Río Colorado -DBByF, Universidad Nacional del Sur, pp
- López, HL, Miquelarena AM (2005) Biogeografía de los peces continentales de la Argentina. En: Llorente Bousquets J, Morrone JJ (eds). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Red Iberoamericana de Biogeografía y entomología sistemática, Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 509-550.
- López H L, Morgan CC, Montenegro MJ (2002) Ichthyological ecoregions of Argentina. ProBiota Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina, 68 pp.
- López RB, Torno A, Guerrero C, López GR, Ferriz RA (1981) Necton, peces. En: Plan de Estudios Ecológicos de la Cuenca del Río Negro. Informe Final. Segunda Etapa, Tomo III. Convenio Hidronor, Argentina, pp 274-378.
- Lowe SJ, Browne M, Boudjelas S, De Poorter M (2000) 100 of the world's Worst Invasive Alien Species: A Selection from the Global Invasive Species Database. Gland: IUCN. Acceso: http://www.issg.org/pdf/publications/worst_100/english_100_worst.pdf.
- Luque JL, Poulin R (2007) Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. *Parasitology* 134:865-878.
- Luque JL, Tavares LER (2007) Checklist of Copepoda associated with fishes from Brazil. *Zootaxa* 1579: 1-39.
- Luque JL, Vieira FM, Takemoto RM, Pavanelli GC, Eiras JC (2013) Checklist of Crustacea parasitizing fishes from Brazil. *Check List* 9: 1449-1470.
- Luque JL, Pereira FB, Alves PV, Oliva ME, Timi JT (2017) Helminth parasites of South American fishes: current status and characterization as a model for studies of biodiversity. *Journal of Helminthology* 91: 150-164.
- Lymbery AJ, Morine M, Gholipour Kanani H, Beatty SJ, Morgan DL (2014) Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3: 171-177.

Macchi PJ (2004) Respuestas poblacionales de *Galaxias maculatus* a la depredación por parte de *Percichthys trucha* y los salmónidos introducidos en la Patagonia. Tesis Doctoral, Centro Regional Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Argentina, 175 pp.

Macchi PJ, Cussac VE, Alonso MF, Denegri MA (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 PJ, Vigliano PH (2014) Salmonid introduction in Patagonia: the ghost of past, present and future management. *Ecología Austral* 24: 162-172.

Maceda-Veiga A, Mac Nally R, Green AJ, Poulin R, de Sostoa A (2019) Major determinants of the occurrence of a globally invasive parasite in riverine fish over large-scale environmental gradients. *International Journal for Parasitology* 49: 625-634.

Maiztegui T, Baigún C, Garcia de Souza J, Minotti P, Colautti DC (2016) Invasion status of the common carp *Cyprinus carpio* in inland waters of Argentina. *Journal of Fish Biology* 89: 417-430.

Mancini M, Grosman F (1998) Aspectos poblacionales del pejerrey *Odontesthes bonariensis* en el embalse Río Tercero, (Córdoba), Argentina. *Natura Neotropicalis* 29: 137-143.

Mancini M, Rodríguez C, Prospero C, Salinas V, Bucco C (2006) Main diseases of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) in central Argentina. *Pesquisa Veterinaria Brasileira* 26: 205-210.

Mancini M, Rodríguez C, Ortiz M, Salinas V, Tanzola R (2008) Leptospirosis en peces silvestres y cultivados del centro de Argentina. *Biología Acuática* 24: 33-41.

Mancini M, Guagliardo S, del Ponti O, Salinas V, Regis L, Marzuoli J, Tanzola D (2021) Ecology and implications of parasitism by *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) on Argentinian silverside *Odontesthes bonariensis* (Teleostei: Atherinopsidae). *Pan-American Journal of aquatic sciences* 16: 30-36.

Marcotegui PS (2011) Estudios taxonómicos y ecológicos de monogenea y otros parásitos branquiales en peces de un ambiente estuarial. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de la Plata, Argentina, 247 pp.

Marques T, Clebsh L, Cordova L, Boeger W (2017) *Ergasilus turkayi* n. sp. (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae): a gill parasite of *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003 (Characiformes, Serrasalminidae) from the Paragua River, Bolivia. *Nauplius* 25: 1-6.

Mathews PD, Patta ACMF, Gama GS, Mertins O (2018) Infestation by *Ergasilus coatiarus* (Copepoda: Ergasilidae) in two Amazonian cichlids with new host record from Peru: An ectoparasites natural control approach. *Comptes Rendus Biologies* 341: 16-19.

Mayor TY, Galimova YA, Sheveleva NG, Sukhanova LV, Kirilchik SV (2017) Molecular phylogenetic analysis of Diacyclops and Acanthocyclops (Copepoda: Cyclopoida) from Lake Baikal based on COI gene. *Russian Journal of Genetics* 53: 252-258.

Mendes Marques T (2014) Taxonomic revision and morphological phylogenetic analysis of known species of *Ergasilus* (Crustacea: Poecilostomatoida, Ergasilidae) parasites of freshwater Neotropical fishes. Tesis de Maestría, Universidad Federal Do Paraná, Brasil, 104 pp.

Mendes Marques T, Boeger WA, de Carvalho Brasil-Sato M (2015) Two new species of *Ergasilus* Nordmann, 1832 (Copepoda: Ergasilidae) and a redescription of *Ergasilus salmini* Thatcher y Brazil-Sato, 2008 from *Salminus brasiliensis* Cuvier and *S. franciscanus* Lima y Britsky (Teleostei: Characidae) in Brazil. *Systematic Parasitology* 90: 81-89.

Mendes Marques T, Boeger WA (2018) Proposal of *Tiddergasilus* gen. nov. (Ergasilidae: Cyclopoida) for *T. iheringi* comb. nov. from the gills of *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae: Characiformes) from Brazil. *Zoologia* 35: 1-6.

Mendlová M, Šimková A (2014) Evolution of host specificity in monogeneans parasitizing African cichlid fish. *Parasites & Vectors* 7: 1-14.

Mič R, Řehulková E, Seifertová M (2023) Species of *Ergasilus* von Nordmann, 1832 (Copepoda: Ergasilidae) from cichlid fishes in Lake Tanganyika. *Parasitology* 1-20. doi:10.1017/S0031182023000239

Miglioranza KS, Gonzalez M, Ondarza PM, Shimabukuro VM, Isla FI, Fillmann G, Aizpún JE, Moreno VJ (2013) Assessment of Argentinean Patagonia pollution: PBDEs, OCPs and PCBs in different matrices from the Río Negro basin. *The Science of the total environment* 452: 275-285.

Miquelarena A, López HL, Protogino LC (1997) Los peces del Neuquén. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, Argentina, 50 pp.

- Miquelarena A, Nadalin DO, López HL (2011) *Gymnocharacinus bergii*. *Ciencia & Naturaleza* 27: 40-42.
- Mitro MG, Griffin JD (2018) Distribution, Prevalence, and Maximum Intensity of the Ectoparasitic Copepod *Salmincola* cf. *Edwardsii* in brook trout in Wisconsin Streams. *Journal of Parasitology* 104: 628-638.
- Modenutti BE, Balseiro EG (1989) Presencia de *Ergasilus sieboldi* en el plancton de un lago Andino Argentino. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 20: 29-30.
- Modenutti BE, Balseiro EG, Queimalinos CP (2000) Ciliate community structure in two South Andean lakes: the effect of lake water on *Ophrydium naumanni* distribution. *Aquatic Microbial Ecology* 21: 299-307.
- Montes MM (2012) Estudio comparado de las comunidades parasitarias de peces de humedales costeros: una herramienta para el monitoreo de la biodiversidad y la salud ambiental. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, Argentina, 362 pp.
- Montes MM, Martorelli SR (2015) An ecological and comparative analysis of parasites in juvenile *Mugil liza* (Pisces, Mugilidae) from two sites in Samborombón bay, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia* 105: 403-410.
- Montes MM, Martorelli SR (2017) A Bayesian analysis of the parasitic ecology in *Jenynsia multidentata* (Pisces: Anablepidae). *Iheringia, Série Zoologia* 107: 1-10.
- Morales-Serna FN, Gómez S, Pérez-Ponce de León G (2012) Parasitic copepods reported from México. *Zootaxa* 3234: 43-68.
- Moreno O, Granado C, García Novo F (1986) Variabilidad morfológica de *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) en el embalse de Arroyo Campo (Cuenca del Tajo: Cáceres). *Limnética* 2: 265-270.
- Motta Amado MAP, Rocha CEF (1995) Três novas espécies de copépodes parasitas do genero *Ergasilus* (Poecilostomatoida, Ergasilidae) coletadas em filamentos branquiais de peixes mugilídeos do Brasil. *Nauplius* 3: 33-48.
- Muriel-Hoyos F, Santana-Piñeros AM, Cruz-Quintana Y, Suárez-Morales E (2015) A new species of *Ergasilus* Nordmann, 1832 (Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae) from *Bryconops giacopinii* Fernández-Yépez (Characidae) in the Vichada River Basin, Colombia. *Systematic Parasitology* 92: 241-249.
- Murrieta Morey GA, Da Costa Moreira A, Morais AM, Paes Barreto Atroch FM, Paredio Santana H, Rocha Brandão N, Dumbo JC, Vital JF, De Oliveira Malta JC (2016) Copepods (Crustacea, Ergasilidae) Fish parasites of floodplain lakes of Central Amazon, Brazil. *Neotropical Helminthology* 10: 281-294.
- Navarrete-Salgado NA, Contreras-Rivero G, Elías-Fernández G (2003) Abundancia y estado sanitario del Mexclapique (*Girardinichthys viviparus* Bustamante) en cuerpos de agua del centro de México. *Revista Chapingo, Serie ciencias forestales y del ambiente* 9: 143-146.
- Oliveira JMD, Cezar AD, Luz V (2012) Novo registro de hospedeiro de *Lernaea devastatrix* Boxshall, Montú & Schwarzbald, 1997 (Crustacea: Lernaeidae) no Rio da Guarda, Estado do Rio De Janeiro, Brasil. *Revista Eletrônica Novo Enfoque* 15: 96-100.
- Ondračková M, Dávidová M, Příkladová I, Pečínková M (2011) Monogenean parasites of introduced pumpkinseed *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae) in the Danube River Basin. *Journal of Helminthology* 85: 435-441.
- Ortubay SG, Semenas LG, Úbeda CA, Quaggiotto AE, Viozzi GP (1994) Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia argentina y sus parásitos metazoos. Dirección de Pesca, Subsecretaría de Recursos Naturales, Provincia de Río Negro, Argentina, 110 pp.
- Ortubay SG, Gómez SE, Cussac VE (1997) Lethal temperatures of a Neotropical fish relic in Patagonia, the scale-less characinid *Gymnocharacinus bergi* Steindachner 1903. *Environmental Biology of fishes* 49: 341-350.
- Ortubay SG, Cussac V (2000) Threatened fishes of the world: *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903 (Characidae). *Environmental Biology of Fishes*, 58: 144-144.
- Othaz Brida M (2020) Dinámica de fósforo en cinco embalses en cadena en la cuenca del río Limay, Norpatagonia Argentina. Tesis presentada para optar por el título de Magister en Intervención Ambiental con orientación en Ingeniería Ambiental- MAESTRÍA EN INTERVENCIÓN AMBIENTAL, ORIENTACIÓN INGENIERÍA AMBIENTAL, FACULTAD DE INGENIERÍA. Universidad Nacional del Comahue, Argentina, 121 pp.
- Paggi JC (1972) Contribución al conocimiento de los Lernaeidae (Crustacea, Copepoda) de Argentina. *Lernaea argentinensis* sp. nov. y *Taurocheros salminisii* Brian 1924, Parásitos de peces del Río Paraná Medio. *Acta Zoologica Lilloana* 29: 35-46.
- Paperna I, Zwerner DE (1976) Studies on *Ergasilus labracis* Krøyer (Cyclopidea: Ergasilidae) parasitic on striped bass, *Morone saxatilis*, from the lower Chesapeake Bay. I. Distribution, life cycle, and seasonal abundance. *Canadian Journal of Zoology* 54: 449-462.

- Pascual MA, Cussac V, Dyer B, Soto D, Vigliano P, Ortubay S, Macchi P (2007) Freshwater fishes of Patagonia in 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10: 212-227.
- Pérez C, Lopez Cazorla A (2009) Nuevos aportes al conocimiento de la ictiofauna del río Negro, provincia de Río Negro, Argentina. *Natura Neotropicalis* 39: 83-87.
- Pérez CHF, Kacoliris FP, López HL, Povedano E, Petracci PF, Gosztanyi A (2015) La mojarrita *Cheirodon interruptus* en el arroyo Valcheta, Río Negro, Argentina. ¿Otra posible amenaza para la mojarra desnuda (*Gymnocharacinus bergii*)? *Nótulas Faunísticas* 177: 1-5.
- Piasecki W, Goodwin AE, Eiras JC, Nowak BF (2004) Importance of Copepoda in freshwater aquaculture. *Zoological Studies* 43: 193-205.
- Piazza RS, Martins ML, Guiraldelli L, Yamashita MM (2006) Parasitic diseases of freshwater ornamental fishes commercialized in Florianópolis, Santa Catarina, Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca* 32: 51-57.
- Plaul SE, García Romero N, Barbeito CG (2010) Distribution of the exotic parasite, *Lernaea cyprinacea* (Copepoda, Lernaeidae) in Argentina. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 30: 65-73.
- Poulin R (2014) Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *International Journal for Parasitology* 44: 581-589.
- Poulin R, Morand S (2004) Parasite Biodiversity. Smithsonian books, Washington, Estados Unidos, 216 pp.
- Poulin R, Paterson RA, Townsend CR, Tompkins DM, Kelly DW (2011) Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 56: 676-688.
- Querol MV, Querol E, Pessano EF, Azevedo CLDO (2005) Ocorrência da carpa húngara, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) e disseminação parasitária, no Arroio Felizardo, bacia do médio Rio Uruguai, Uruguai, RS, Brasil. *Biodiversidade Pampeana* 3: 21-23.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>
- Ramallo, G, Terán G (2014) Nuevo hospedador de *Lernaea cf. cyprinacea* (L.) (Copepoda: Lernaeidae) en Argentina. *Acta zoológica Lilloana* 58: 157-160.
- Rauque CA, Viozzi GP, Semenas LG (2003) Component population study of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno, Argentina. *Folia Parasitologica* 50: 72-78.
- Rauque C, Waicheim A, Cordero P, Blasetti G (2017) La invasión de la carpa común en Patagonia ¿Qué se esconde tras la introducción de una especie? *Desde la Patagonia Difundiendo Saberes* 23: 36-41.
- Rauque C, Viozzi G, Flores V, Vega R, Waicheim A, Salgado-Maldonado G (2018) Helminth parasites of alien freshwater fishes in Patagonia (Argentina). *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 7: 369-379.
- Renwick AR, Lambin X (2013) Host-parasite interactions in a fragmented landscape. *International Journal for parasitology* 43: 27-35.
- Ringuelet RA, Aramburu RH, Alonso de Aramburu A (1967) Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigación científica de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, Argentina, 602 pp.
- Ringuelet RA (1975) Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2: 1-122.
- Roberts LS, Janovy J (2005) Foundations of Parasitology. McGraw-Hill Press, Estados Unidos, 702 pp.
- Robinson J, Avenant-Oldewage A (1996) Aspects of the morphology of the parasitic copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758 and notes on its distribution in Africa. *Crustaceana* 69: 610-626.
- Rosso JJ (2007) Peces pampeanos, guía y ecología. Literature of Latin American Press, Buenos Aires, Argentina, 223 pp.
- Roubal FR (1990) Seasonal changes in Ectoparasite infection of juvenile Yellowfin Bream, *Acanthopagrus australis*, (Gunther) (Pisces: Sparidae) from a small estuary in Northern NSW. *Marine and Freshwater Research* 41: 411-427.
- Roux J, Tocalino P, González A, Sánchez S, Bechara J (2000) Parásitos externos de peces de importancia comercial y/o deportiva del río Paraná Superior (tramo Ituzangó – Itá Ibaté, Corrientes, Argentina). Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes. Acceso: www.revistacyt.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2000/4_veterinarias/v_pdf/v_051.pdf

- Rueda EC, Mullaney KA, Conte-Grand C, Habit EM, Cussac V, Ortí G (2017) Displacement of native Patagonian freshwater silverside populations (*Odontesthes hatcheri*, Atherinopsidae) by introgressive hybridization with introduced *O. bonariensis*. *Biological Invasions* 19: 971-988.
- Ruiz AE (2007) *Biología del Pejerrey Patagónico en el embalse Florentino Ameghino*, Chubut, Argentina. Editorial Científica Universitaria Universitas, Argentina, 167 pp.
- Ruzzante DE, Walde AJ, Cussac VE, Macchi PJ, Alonso MF, Battini M (2003) Resource polymorphism in a Patagonian fish *Percichthys trucha* (Percichthyidae): phenotypic evidence for interlake pattern variation. *Biological Journal of the Linnean Society* 78: 497-515.
- Ruzzante DE, Rabassa J (2011) Palaeogeography and palaeoclimatology of Patagonia: effects on biodiversity. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 221-228.
- Ruzzante DE, Simons AP, McCracken GR, Habit E, Walde SJ (2020) Multiple drainage reversal episodes and glacial refugia in a Patagonian fish revealed by sequenced microsatellites. *Proceedings, Biological Sciences* 287: 1-10.
- Salgado-Maldonado G, Pineda-López RF (2003) The Asian fish tapeworm *Bothriocephalus acheilognathi*: a potential threat to native freshwater fish species in Mexico. *Biological Invasions* 5: 261-268.
- Salinas ZA, Biolé FG, Grenat PR, Pollo FE, Salas NE, Martino AL (2016) First report of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in tadpoles and newly-metamorphosed frogs in wild populations of *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in Argentina. *Phyllomedusa* 15: 43-50.
- Santoro M, Iaccarino D, Bellisario B (2020) Host biological factors and geographic locality influence predictors of parasite communities in sympatric sparid fishes off the southern Italian coast. *Scientific Reports* 10: 13283.
- Sayyadzadeh G, Esmaeili HR, Ghasemian S, Mirghiyasi S, Parsi B, Zamanpoore M, Akhlaghi M (2016). Co-invasion of anchor worms *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in some freshwater fishes of the Kor River Basin, Southwest of Iran with some remarks on the ecological aspects of lernaeosis in the country. *Iranian Journal of Fisheries Sciences* 15: 369-389.
- Schalch SHC, Moraes JRE, Moraes FR (2006) Fauna parasitária de peixes oriundos de “pesque-pague” do município de Guariba, São Paulo, Brasil. *Acta Scientiarum* 28: 291-297.
- Scholz T, Kuchta R, Williams C (2012) *Bothriocephalus acheilognathi*. En: Woo, PTK, Buchmann K (eds). *Fish Parasites: Pathobiology and Protection*. CAB International Press, Inglaterra, pp 282-297.
- Scordo F, Carbone ME, Piccolo MC, Perillo GME (2017) Influencia de Eventos de Humedad y Sequía en Lagos de la Patagonia Argentina: el Caso de los Lagos Musters y Colhué Huapí. *Anuario do Instituto de Geociencias* 40: 170-180.
- Segura P (2011) A slimy invader blooms in the rivers of Patagonia. *Science* 331: 18.
- Semenas L (2006) *Diphyllobothrium* spp. En: Basualdo JA, Coto CE, de Torres RA (eds.), *Microbiología Biomédica*. Editorial Atlante, Buenos Aires, Argentina, pp 1269-1274.
- Simberloff D, Souza L, Nuñez MA, Barrios-García N, Bunn W (2012) The natives are restless, but not often and mostly when disturbed. *Ecology* 93: 598-607.
- Semenas LG (1999) Estructura comunitaria de parásitos en *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) y *Percichthys trucha* (Pisces, Percichthyidae). Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina, 263 pp.
- Šimková A, Morand S (2008) Co-evolutionary patterns in congeneric monogeneans: a review of *Dactylogyrus* species and their cyprinid hosts. *Journal of fish biology* 73: 2210-2227.
- Smit NJ, Malherbe W, Hadfield KA (2017) Alien freshwater fish parasites from South Africa: Diversity, distribution, status and the way forward. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 386-401.
- Soares IA, Salinas V, del Ponti O, Mancini MA, Luque JL (2018) First molecular data for *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Cyclopoida) infesting *Odontesthes bonariensis*, a commercially important freshwater fish in Argentina. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 27: 105-108.
- Song Y, Wang GT, Yao WJ, Gao Q, Nie P (2008) Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) based on 18S and 28S rDNA sequences. *Parasitology Research* 102: 299-306.
- Suárez-Morales E, Santana-Piñeros AM (2008) A new species of *Ergasilus* (Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae) from coastal fishes of the Mexican Pacific. *Folia Parasitologica* 55: 224-230.

- Szidat L (1956) Über die parasitenfauna von *Percichthys trucha* (Cuv. & Val.) girard der patagonischengewässer und die beziehungen des wirtsfisches und seiner parasitenzurpaläarktischen region. *Archivfür Hydrobie* 51: 542-577.
- Takemoto RM, Pavanelli GC, Lizama MAP, Lacerda ACF, Yamada FH, Moreira LHA, Ceschini TL, Bellay S (2009) Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 691-705.
- Tavares-Dias M, Dias-Júnior MB, Florentino AC, Silva LM, da Cunha AC (2015) Distribution pattern of crustacean ectoparasites of freshwater fish from Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinaria* 24:136-47.
- Telfer S, Bown K (2012) The effects of invasion on parasite dynamics and communities. *Functional Ecology* 26: 1288-1299.
- Thatcher VE, Paredes V (1985) A parasitic copepod, *Perulernaea gamitanae* gen. et sp. nov. (Cyclopoida: Lernaeidae), from the nasal fossae of a Peruvian Amazon food fish. *Amazoniana* 9: 169-175.
- Thatcher VE, Williams EH (1998) Comparative morphology of three native Lernaeids (Copepoda: Cyclopoida) from Amazonian fishes and descriptions of two new genera. *Journal of Aquatic animal health* 10: 300-308.
- Thatcher VE, Brasil-Sato MA (2008) *Ergasilus salmini* sp. nov. (Copepoda, Ergasilidae), a branchial parasite of "dourado", *Salminus franciscanus*, from the Upper São Francisco River, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 25: 555-557.
- Thatcher VE (2000) *Perulernaea pirapitingae* n. sp. (Copepoda: Lernaeidae) a parasite of the serrasalmid fish, *Piaractus brachypomus* from the Meta River, Colombia. *Amazoniana* 16: 249-257.
- Thatcher VE (2006) Amazon fish parasites. Pensoft Publishers, Bulgaria, 508 pp.
- Thomsen R (1949) Copépodos parásitos de los peces marinos del Uruguay. *Comunicaciones Zoológicas Del Museo De Historia Natural De Montevideo* 3: 1-41.
- Timi JT, Poulin R (2020) Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake. *International Journal for Parasitology* 50: 755-761.
- Tompkins DM, White AR, Boots M (2003) Ecological replacement of native red squirrels by invasive greys driven by disease. *Ecology Letters* 6: 189-196.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie, VJ, Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.
- Tóro RM, Gessner AAF, Furtado NAJC, Ceccarelli PS, Albuquerque S, Bastos JK (2003) Activity of the *Pinus elliotii* resin compounds against *Lernaea cyprinacea* in vitro. *Veterinary Parasitology* 118: 143-149.
- Tuuha H, Valtonen ET, Taskinen J (1992) Ergasilid copepods as parasites of perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* in Central Finland: seasonality, maturity and environmental influence. *Journal of Zoology* 228: 405-422.
- Valles-Ríos ME, Ruiz-Campos G, Galavíz-Silva L (2000) Prevalencia e intensidad parasitaria en *Mugil cephalus* (Pisces: Mugilidae), del Río Colorado, Baja California, México. *Revista de Biología Tropical* 48: 495-501.
- Vanotti MD, Tanzola RD (2005) Relación entre la carga parasitaria total y algunos parámetros hematológicos de *Rhamdia sapo* val. (Pisces) en condiciones naturales. *Biología Acuática* 22: 249-258.
- Varela C, Lalana R (2015) Copépodos (Crustacea: Maxillopoda; Copepoda) parásitos del archipiélago cubano. *Solenodon* 12: 9-20.
- Varella AMB, Murrieta More GA, de Oliveira Malta JC (2019) *Ergasilus tipurus* n. sp. (Copepoda: Ergasilidae), A Parasite of Brazilian Amazon Fish Species. *Acta Parasitologica* 64: 187-194.
- Vega RM, Viozzi GP (2016) The cephalic lateral line system of temperate perches (Perciformes: Percichthyidae) from Argentinean Patagonia. *Zoologia* 36: 1-8.
- Vega-Villasante K, Rodríguez-Olivares P, Zuñiga-Medina LM, Rojas-Sahagún CC, Espinosa-Chaurand LD, Rodríguez-Aguila JL (2011) Infestación por el "piojo ancla" *Lernaea cyprinacea* (Crustacea: Copepoda) en el gupi *Poecilia reticulata* (Atheriniformes: Poeciliidae): mortalidad y efectos sobre la pigmentación. *Avances sobre investigaciones Marinas y Acuícolas del Pacífico Tropical Mexicano* 2: 1-13.
- Vigliano PH, Alonso MF, Aquaculture M (2007) Salmonid introductions in Patagonia: a mixed blessing. En: Bert TM (ed), Ecological and genetic implications of aquaculture activities. Springer, Alemania, pp 315-331.

- Viney M, Diaz A (2012) Phenotypic plasticity in nematodes: Evolutionary and ecological significance. *Worm* 1: 98-106.
- Viozzi G, Semenas L, Brugni N, Flores V (2009) Metazoan parasites of *Galaxias maculatus* (Osmeriformes: Galaxiidae) from Argentinean Patagonia. *Comparative Parasitology* 76: 229-239.
- Von Nordmann A (1832) Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der Wirbellosen Thiere. Heft 2, G Reimer, Alemania, 150 pp.
- Walter TC, Boxshall G (2021) World of Copepods database. *Areotrachelus* Wilson CB, 1924. Acceso: <http://www.marinespecies.org/copepoda/aphia.php?p=taxdetails&id=346781>
- Waicheim A, Blasetti G, Cordero P, Rauque C, Viozzi G (2014) Macroparasites of the Invasive Fish, *Cyprinus carpio*, in Patagonia, Argentina. *Comparative Parasitology* 81: 270-275.
- Waicheim MA, Blasetti G, Cordero P, Rauque CA, Viozzi GP (2017) The invasive copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758 (Copepoda, Cyclopoida, Lernaeidae): first record for Neuquén river, Patagonia, Argentina. *Check List* 13: 997-1001.
- Waicheim A, Viozzi G (2019) Cuando el río suena...Reportaje a Raúl Roa. Relato sobre las invasiones biológicas en el río Negro. *Desde la Patagonia Difundiendo Saberes* 16: 46-49.
- Waicheim MA, Arbetman M, Rauque C, Viozzi G (2019) The invasive parasitic copepod *Lernaea cyprinacea*: updated host-list and distribution, molecular identification and infection rates in Patagonia. *Aquatic Invasions* 14: 350-364.
- Waicheim MA, Mendes Marques T, Rauque CA, Viozzi G (2021) New species of *Ergasilus* von Nordmann, 1832 (Copepoda: Ergasilidae) from the gills of freshwater fishes in Patagonia, Argentina. *Systematic Parasitology* 98: 131-139.
- Wegrzyn D, Ortubay S (2009) Salmónidos en Patagonia. Volumen I. Gráfica Altamirano, Mar del Plata, Argentina, 164 pp.
- Welicky RL, De Swardt J, Gerber R, Netherlands EC, Smit NJ (2017) Drought-associated absence of alien invasive anchorworm, *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae), is related to changes in fish health. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 430-438.
- Wolinska J, King KC (2009) Environment can alter selection in host-parasite interactions. *Trends in Parasitology* 25: 236-244.
- Yamada FH, Takemoto RM (2013) Metazoan parasite fauna of two peacock-bass cichlid fish in Brazil. *Check List* 9: 1371-1377.
- Yin WY, Ling ME, Hsu GA, Chen IS, Kuang PR, Chu SL (1963) Studies on the lernaeosis (*Lernaea*, Copepoda parasitica) of freshwater fishes of China. *Acta hydrobiologica* 1963:48-117.
- Yoshimine Y, Isshiki T, Aino S, Lwin K, Yoshinaga T (2015) Occurrence of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda) in Wild Ayu *Plecoglossus altivelis* and Several Other Fishes in the Shonai River, Japan. *Fish Pathology* 50: 81-84.
- Zambrano L, Martínez-Meyer E, Menezes N, Townsend Peterson A (2006) Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 1903-1910.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer en primer lugar a mis directores Carlos y Gustavo, por su infinita paciencia y por brindarme tanta ayuda, a pesar de todo. A pesar de la pandemia y de las distancias, siempre me empujaron para que siga adelante. A todos los que fueron y son parte del Laboratorio de Parasitología: Liliana, Normis, Vero, Rocío, Aylén, Laura, Luciano, Anto, Nuria, Valeria, Karim, muchas gracias por las enseñanzas y por tantas horas compartidas en el laboratorio y en las salidas de campo.

A mis padres y a mi hermana gracias por brindarme tanto cariño y acompañarme en todo momento.

A mis amigos de toda la vida en especial a Win, San, Pachu, Lula, Celes, Ga, Wen; a los que me regaló la Universidad, en especial a Facu, Gaby, mis amigas Ani, Glo, Maylen, Lau, Xime, Fer; a mis amigos que encontré escalando en especial a: Ally, Maru, Nachi, Mariannet, Aru, Annuch, Ivan, Frani, Foca, Charsi, Veci, Luiggi, Migue, Emi, Juanci, Pela, Mauri, a todos gracias por bancarme siempre!

A los jurados por sus correcciones y comentarios, que mejoraron notablemente el manuscrito de mi Tesis.

Además quiero agradecer al departamento de Doctorado del Centro Regional Bariloche de la Universidad Nacional del Comahue, al personal de apoyo técnico en tareas de campo del INIBIOMA, a la Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro, en especial al Lic. Guillermo Blasetti y al Téc. Pedro Cordero; al Centro Atómico Bariloche, al Dr. Walter Boeger y la Dra. Taísa Mendez Marques, al Dr. Martín Montes, al Dr. Gustavo Pedroso, a la Dra. Marina Abertman, al Lic. Raúl Roa, al Ing. Álvaro Berguño, al Dr. Omar del Ponti, a docentes y alumnos de la Universidad Nacional de La Pampa.

Research Article

The invasive parasitic copepod *Lernaea cyprinacea*: updated host-list and distribution, molecular identification and infection rates in Patagonia

María Agustina Waicheim^{1,*}, Marina Arbetman^{2,3}, Carlos Rauque¹ and Gustavo Viozzi¹

¹Laboratorio de Parasitología, INIBIOMA (CONICET–Universidad Nacional del Comahue), San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

²Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET–Universidad Nacional del Comahue), San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

³Universidad Nacional de Río Negro, Sede Andina, IRNAD, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

Author e-mails: agustinaw@gmail.com (MAW), marbetman@gmail.com (MA), carlosalejandroraque@gmail.com (CR), gviozzi@gmail.com (GV)

*Corresponding author

Citation: Waicheim MA, Arbetman M, Rauque C, Viozzi G (2019) The invasive parasitic copepod *Lernaea cyprinacea*: updated host-list and distribution, molecular identification and infection rates in Patagonia. *Aquatic Invasions* 14(2): 350–364, <https://doi.org/10.3391/ai.2019.14.2.12>

Received: 24 June 2018

Accepted: 8 January 2019

Published: 23 March 2019

Handling editor: Markéta Ondračková

Thematic editor: Ian Duggan

Copyright: © Waicheim et al.

This is an open access article distributed under terms of the Creative Commons Attribution License ([Attribution 4.0 International - CC BY 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)).

OPEN ACCESS

Abstract

Although competition and predation are mechanisms more studied in biological invasions, ecologists and conservation managers have become aware of the threat imposed by the co-introduction of parasites. Parasites can be co-introduced into new areas with a non-native host, and become co-invaders when they spill over to native hosts. The copepod *Lernaea cyprinacea* was presumably co-introduced to Patagonia along with the common carp, *Cyprinus carpio*. Our aims were to compose an updated list of the hosts of *L. cyprinacea* and its distribution in South America, to confirm the specific identity of Patagonian specimens using molecular tools, and to enlarge the list of hosts and localities in Patagonia, by comparing infection rates between non-native and native fishes to evaluate spillover processes. Between the years 2011 and 2017, native and non-native fish species were collected in freshwater environments from Northern Patagonia in basins where common carp and non-native fishes belonging to the Brazilian biogeographic sub-region, like Characiforms, Siluriforms, and Cyprinodontiforms, have been introduced. The sampled fishes were examined under a stereoscopic microscope to search for *L. cyprinacea*. At present, in South America, records of *L. cyprinacea* parasitizing native and non-native hosts exist for Colombia, Uruguay, Brazil, Chile and Argentina, with a total of 43 host fish species. Complete sequence data from the 18S region corroborate the identity of the Patagonian parasite based on morphological characteristics. A total of 754 fish belonging to 13 species were collected and 388 copepods were recovered. *Lernaea cyprinacea* was registered in almost every surveyed freshwater system in Patagonia, even in places where the original host, *C. carpio*, was absent. The copepod was found parasitizing two native and four non-native fish species, and in general, native fishes showed higher infection values. The present study enlarges the list of localities in Patagonia. It also provides molecular confirmation of the specific identity. In summary, our results show how an alien parasite may switch host and disperse beyond the actual distribution range of the original host. This study provides an overview of the process of colonization of *L. cyprinacea* in Patagonia, which represents a threat to native species due to its pathogenicity.

Key words: invasive parasites, host-switching, spillover, freshwater fishes, *Cyprinus carpio*

Introduction

The introduction of non-native species is considered to be a major cause of biodiversity loss, mainly driven by competition and predation. However, ecologists and conservation managers have become increasingly aware of

the threat imposed by the co-introduction of parasites along with non-native hosts (Kelly et al. 2009). Introductions can lead to novel host-parasite relationships changing community structures (Poulin 2017), as parasites can be co-introduced into new areas with a non-native host, and become a co-invasive parasite when it switches to native hosts (LyMBERY et al. 2014). Non-native parasites can affect native host populations, depending on their ability to parasitize native hosts, even if the native fish are not phylogenetically close to the original hosts (Lebarbenchon et al. 2009; Telfer and Bown 2012). On the other hand, native parasites may interact with exotic hosts, leading to a process known as spillback, if alien hosts amplify transmission with the subsequent increase in infection of native hosts (Kelly et al. 2009; Poulin 2017), or it can reduce transmission resulting in a decrease in infection of natives hosts (Paterson et al. 2011; Poulin et al. 2011).

The cosmopolitan copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758, known as anchor worm, has been introduced to almost every continent along with cyprinids, and has been recorded in hundreds of freshwater fishes (Piasecki et al. 2004; Poulin and Morand 2004; Avenant-Oldewage 2012; Sayyadzadeh et al. 2016). At present, *L. cyprinacea* is found throughout North and South America, Europe, Asia, Southern Africa, and Australia (Avenant-Oldewage 2012). The life cycle comprises of three free-swimming nauplius instars followed by five copepodid stages (Kearn 2004). The cyclopoid males and females are able to swim freely and, after mating, the males die while females attach permanently to the host, and then undergo metamorphosis (Avenant-Oldewage 2012).

In South America, three species of the genus *Lernaea* have been recorded parasitizing native and introduced fishes. *Lernaea argentinensis* Paggi, 1972 and *Lernaea devastatrix* Boxshall, Montú and Schwarzbald, 1997 are native (Boxshall et al. 1997). Meanwhile, *L. cyprinacea* was introduced in the beginning of the 20th century along with imported cyprinids (Piasecki et al. 2004). There are records of the presence of this parasite in native and introduced fishes in Colombia, Brazil, Uruguay, Chile and Argentina (Gabrielli and Orsi 2000; Carnevia and Speranza 2003; Piazza et al. 2006; Alvarez-León 2007; Habit et al. 2015). In Argentina, in particular, *L. cyprinacea* is widely distributed, with formal records in several provinces since 1993 (Gilbert et al. 1993; Mancini et al. 2008; Plaul et al. 2010; Biolé et al. 2012; Waicheim et al. 2017; Soares et al. 2018).

Argentinean Patagonia has a depauperate fish fauna composed by 36 species, 19 of which are native, including some endemic and emblematic species (Liotta 2005; Aigo et al. 2008; Pérez 2008; Pérez et al. 2015). The introduced fish species in Patagonia are the salmonids, the common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758, and several small fish species from the Brazilian biogeographic sub-region including *Astyanax eigenmanniorum* (Cope, 1894), *Astyanax pampa* Casciotta, Almirón and Azpelicueta, 2005,

Cheirodon interruptus (Jenyns, 1842), *Oligosarcus jenynsii* (Günther, 1864), *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842), *Jenynsia alternimaculata* (Fowler, 1940), *Jenynsia multidentata* (Jenyns, 1842), *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842), and *Crenicichla lacustris* (Castelnaud, 1855) (Almirón et al. 1997; Liotta 2005; Alvear et al. 2007; Pascual et al. 2007; Aigo et al. 2008; Crichigno et al. 2016). The salmonids were introduced as embryos into Patagonia at the beginning of the 20th century from the Northern Hemisphere (Macchi and Vigliano 2014). The common carp is one of the most widely distributed freshwater fish in the world; it came from Eurasia and was introduced into Argentina during the 19th century, but since the 1970s it has spread rapidly in many provinces (Rosso 2007; Cousseau et al. 2010; Maiztegui et al. 2016). At present, common carp is distributed in the northern and central provinces of the country, reaching the Negro River basin in the north of Patagonia (López Cazorla and Sidorkewicz 2002; Alvear et al. 2007; Waicheim et al. 2014; Crichigno et al. 2016). The Brazilian fish species were accidentally introduced into Patagonia due to movement by the aquarium trade and fishing activities, occurring in the Colorado and Negro rivers and in Valcheta Stream (Almirón et al. 1997; Liotta 2005; Alvear et al. 2007; Pascual et al. 2007; Aigo et al. 2008; Pérez et al. 2015; Crichigno et al. 2016).

The most important rivers of Northern Patagonia, in terms of water volume, are the Colorado and Negro rivers. The Negro River emerges from the confluence of the Neuquén and Limay rivers. Both the Colorado and Negro river basins drain an area that extends from the Andes to the Atlantic Ocean and each one is more than 1,000 km long. Several dams have been constructed in both basins. Colorado River has Casa de Piedra Reservoir; Limay River has five reservoirs, of which Ramos Mexia and Arroyito are located in the lower reaches of the river. Neuquén River has a series of dams forming Los Barreales, Mari Menuco, El Chañar, Pellegrini, and Ingeniero Ballester reservoirs. The headwaters of Valcheta Stream basin are included in a protected area that harbors two endemic species: the characiform *Gymnocharacinus bergii* Steindachner, 1903 and the anuran *Pleurodema somuncurensis* (Ceí, 1969) (Pérez et al. 2015). At present, the only genetic confirmation of *L. cyprinacea* in South America are that of Soares et al. (2018) for specimens parasitizing *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) from Córdoba Province, Argentina. The aim of the present work comprises three main objectives: (1) to compose an updated list of the hosts of *L. cyprinacea* and the distribution of this parasite in South America, (2) to confirm the specific identity of Patagonian specimens using molecular tools, and (3) to enlarge the list of hosts and localities in Patagonia comparing infection rates between native and non-native hosts to evaluate spillover processes.

Materials and methods

Updated list of hosts and distribution

The review and update of the hosts and geographical distribution range of the anchor worm was made from national and international scientific journals. In the case of Argentina, available technical reports, theses, and congress summaries were also included. Due to the existence of other species of the genus *Lernaea* in South America (Paggi 1972; Boxshall et al. 1997), records of “*Lernaea* sp.” were not included, with the exception of the cases where the author suggests *L. cyprinacea* as the specific identity, and in the previous records from Colorado and Negro river basins (Table 1).

Sample collections in Northern Patagonia

Between the years 2011 to 2017, during spring and summer seasons, specimens of five native fish species were collected: *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842), *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann, 1909), *G. bergii*, *Mugil liza* Valenciennes, 1836 and *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833). Also, eight introduced fish species were collected: *C. carpio*, *C. interruptus*, *C. paleatus*, *Salmo trutta* Linnaeus, 1758, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), *O. bonariensis*, *C. decemmaculatus*, *J. multidentata* (Table 2). Samples were taken from basins where common carp, non-native Brazilian fishes, and Salmonids were introduced. Fishes were captured using hand nets, gill nets and seine nets, from freshwater systems situated in the Colorado, Neuquén, Limay and Negro rivers, and in Valcheta Stream (Figure 1, Supplementary material Table S1). Fishes were put on ice and immediately transported to the laboratory. Teguments, gills, and opercular and buccal cavities, were examined for *Lernaea* infection using a stereoscopic microscope. Copepods were counted and carefully removed from the fish tissues using needles and blades, and preserved in 96% alcohol. Prevalence and mean intensity were calculated (Bush et al. 1997). Due to the small sample sizes of some fish species, localities were grouped by basin for the comparisons of infection rates between hosts. Further divisions were made in Neuquén and Limay rivers, where sites were separated into two groups: upstream and downstream to the first dam that prevents the upstream migration of *C. carpio*. Kruskal-Wallis and Multiple Comparison *a posteriori* tests were performed to compare: 1) *L. cyprinacea* abundance among fish species in Neuquén, Limay and Negro Rivers, and 2) *L. cyprinacea* abundance in *P. trucha* among the three rivers.

Molecular characterization

Molecular identification was performed by the extraction of Genomic DNA from eight individual copepods of two different hosts and from three localities (Table 2). We used the E.Z.N.A.® Insect DNA Kit – Omega Bio-Tek, and following the manufacturers recommendations amplified a fragment

Table 1. Recorded wild hosts parasitized with the copepod *Lernaea cyprinacea* in South America, indicating host origin (a: alien, n: native) and source of data.

Country	Host Species	Origin	Reference
Colombia	Cypriniformes		
	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	a	Álvarez-León (2007)
	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	a	Álvarez-León (2007)
Uruguay	Perciformes		
	<i>Trichogaster microlepis</i> (Günther, 1861)	n	Álvarez-León (2007)
	Cypriniformes		
Brasil	<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	a	Carnevia and Speranza (2003)
	Amphibia		
	Caudata		
	<i>Ambystoma mexicanum</i> (Shaw and Nodder, 1798)	n	Carnevia and Speranza (2003)
	Cypriniformes		
	<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	a	Gabrielli and Orsi (2000)
	Characiformes		
	<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)	n	Gabrielli and Orsi (2000); Magalhães (2006)
	<i>Brycon cephalus</i> (Günther, 1869)	n	Gabrielli and Orsi (2000)
	<i>Colossoma macropomum</i> (Cuvier, 1816)	n	Luque et al. (2013)
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	n	Luque et al. (2013)	
<i>Leporinus elongatus</i> Valenciennes, 1850	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Leporinus friderici</i> (Bloch, 1794)	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Leporinus macrocephalus</i> Garavello and Britski, 1988	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Piaractus mesopotamicus</i> (Holmberg, 1887)	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Prochilodus brevis</i> Steindachner, 1875	n	Luque et al. (2013)	
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1837)	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Schizodon intermedius</i> Garavello and Britski, 1990	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Schizodon nasutus</i> Kner, 1858	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Serrasalmus spilopleura</i> Kner, 1858	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Steindachnerina insculpta</i> (Fernández-Yépez, 1948)	n	Acosta et al. (2013)	
Siluriformes			
<i>Clarias gariepinus</i> (Burchell, 1822)	a	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Franciscodoras marmoratus</i> (Lütken, 1874)	n	Luque et al. (2013)	
<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken, 1874)	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Pimelodus blochii</i> Valenciennes, 1840	n	Luque et al. (2013)	
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix and Agassiz, 1829)	n	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Rhamdia quelen</i> Quoy and Gaimard, 1824	n	Luque et al. (2013)	
Cyprinodontiformes			
<i>Poecilia sphenops</i> Valenciennes, 1846	n	Piazza et al. (2006)	
<i>Xiphophorus maculatus</i> (Günther, 1866)	a	Piazza et al. (2006)	
Perciformes			
<i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	a	Gabrielli and Orsi (2000)	
<i>Pachyurus squamipennis</i> Agassiz, 1831	n	Luque et al. (2013)	
Chile	Characiformes		
<i>Cheirodon galusdae</i> Eigenmann, 1928	n	Habit et al. (2015)	
Perciformes			
<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes, 1833)	n	Habit et al. (2015)	
Argentina	Cypriniformes		
<i>Cyprinus carpio</i> Linnaeus, 1758	a	Mancini et al. (2008); Plaul et al. (2010); Biolé et al. (2012)	
<i>Carassius auratus</i> (Linnaeus, 1758)	a	Mancini et al. (2008); Plaul et al. (2010); Biolé et al. (2012)	
Characiformes			
<i>Astyanax bimaculatus</i> (Linnaeus, 1758)		Plaul et al. (2010)	
<i>Astyanax eigenmanniorum</i> (Cope, 1894)	n	Mancini et al. (2008); Biolé et al. (2012)	
<i>Astyanax hermosus</i> Miquelarena, Protogino and López, 2005	n	Ramallo and Terán (2014)	
<i>Astyanax</i> sp.		Mancini et al. (2008)	
<i>Bryconamericus iheringii</i> (Boulenger, 1887)	n	Mancini et al. (2008); Biolé et al. (2012)	

Table 1. (continued).

Country	Host Species	Origin	Reference
	<i>Cheirodon interruptus</i> (Jenyns, 1842)	n	Plaul et al. (2010) ; Biolé et al. (2012)
	<i>Cyphocharax voga</i> (Hensel, 1870)	n	Mancini et al. (2008)
	<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	n	Biolé et al. (2012)
	<i>Oligosarcus jenynsii</i> (Günther, 1864)	n	Mancini et al. (2008); Plaul et al. (2010); Biolé et al. (2012)
	<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1837)	n	Roux et al. (2000)
	Siluriformes		
	<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy and Gaimard, 1824)	n	Mancini et al. (2008); Plaul et al. (2010); Biolé et al. (2012)
	<i>Corydoras paleatus</i> (Jenyns, 1842)	n	Plaul et al. (2010)
	<i>Hypostomus plecostomus</i> (Linnaeus, 1758)	a	Plaul et al. (2010)
	<i>Rhamdia sapo</i> (Quoy and Gaimard, 1824)	n	Vanotti and Tanzola (2005)
	<i>Parapimelodus valenciennis</i> (Lütken, 1874)	n	Biolé et al. (2012)
	Salmoniformes		
	<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walbaum, 1792)	a	Gilbert et al. (1993); Mancini et al. (2008); Plaul et al. (2010)
	Atheriniformes		
	<i>Odontesthes bonariensis</i> (Valenciennes, 1835)	n	Mancini and Grosman (1998); Mancini et al. (2008); Plaul et al. (2010); Biolé et al. (2012)
	<i>Odontesthes hatcheri</i> (Eigenmann, 1909)	n	Colavincenzo (1996)
	Cyprinodontiformes		
	<i>Jenynsia multidentata</i> (Jenyns, 1842)	n	Montes (2012)
	<i>Jenynsia</i> sp.	n	Mancini et al. (2008)
	<i>Poecilia</i> sp.	n	Mancini et al. (2008)
	Perciformes		
	<i>Percichthys trucha</i> (Valenciennes, 1833)	n	Gilbert et al. (1993); Ortubay et al. (1994); Mancini et al. (2008); Plaul et al. (2010); Waicheim et al. (2017)
	Amphibia		
	Anura		
	<i>Hypsiboas cordobae</i> (Barrio, 1965)	n	Alcalde and Batistoni (2005)
	<i>Lithobates catesbeianus</i> (Shaw, 1802)	a	Salinas et al. (2016)

of the 18S region with the following primers: 18SF (AAGGTGTGMCCT ATCAACT) and 18SR (TACTTCCTCTAAACGCTC) (Song et al. 2008). The PCR reactions were prepared with a final volume of 25 μ l, containing 1x buffer, 1.5 mM MgCl₂, 0.4 μ M of each primer, 0.4 μ M of the dNTPs mix and 1.25 U of recombinant Taq DNA Polymerase (ThermoFisher) with the following thermo-cycling conditions: 94 °C for 5 min, following 30 cycles of 94 °C for 30 s, 54 °C for 30 s and 72 °C for 1 min and a final extension at 72 °C for 5 min (Song et al. 2008). The PCR products were run in 2% agarose gels, and the amplified products were purified using the Exo-SAP chemistry and sent to Macrogen (Korea) for Sanger sequencing.

Six out of eight sequences were readable, and then aligned using ClustalX incorporated in Mega7. All sequences were checked and corrected by eye before and after the alignment. We estimated the evolutionary divergence between sequences as the numbers of base differences per site between sequences. The analysis involved 6 individuals and none of the sequences had gaps or missing values, summing up a total of 795 positions in the final dataset. Using this alignment (accession numbers: MH198049 to MH198054) a Blast search was performed, and the first 6 sequences were added. Those corresponding to *L. cyprinacea* were added to the analyses (accession numbers: KP235363.1, KM281816.1, DQ107554.1, DQ107555.1, DQ107556.1 and DQ107557.1) to investigate the genetic differences and evaluate the genetic identity of them.

Table 2. Localities, fish species, fish origin (a: alien, n: native), number of fish examined (n), host length (mean \pm SE), and infection rates of *Lernaea cyprinacea* (the highest values by locality are underlying). Individuals with DNA extraction (*).

Localities	Fish Species	Origin	n	Total Length (cm)	Prevalence (%)	Mean Intensity
Colorado River	<i>Cyprinus carpio</i>	a	3	27.0 \pm 7.8	33.0	1.0
	<i>Odontesthes bonariensis</i>	a	5	25.9 \pm 10.5	–	–
	<i>Odontesthes hatcheri</i>	n	3	18.2 \pm 5.5	–	–
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	a	2	18.5 \pm 0.7	50.0	1.0
	<i>Jenynsia multidentata</i>	a	44	3.3 \pm 1.6	2.0	1.0
Neuquén River (Upstream Ing. Ballester Dam)	<i>Cheirodon interruptus</i>	a	38	4.1 \pm 0.9	5.3	1.0
	<i>Corydoras paleatus</i>	a	12	1.9 \pm 2.4	–	–
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	a	5	37.6 \pm 1.3	–	–
	<i>Odontesthes hatcheri</i>	n	30	29.6 \pm 2.9	26.7	1.3
	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	a	19	2.4 \pm 1.1	–	–
	<i>Jenynsia multidentata</i>	a	65	4.0 \pm 1.4	16.9	1.5
	<i>Percichthys trucha</i> *	n	39	35.0 \pm 7.9	<u>43.6</u>	<u>3.5</u>
Neuquén River (Downstream Ing. Ballester Dam)	<i>Cyprinus carpio</i>	a	31	34.2 \pm 13.9	–	–
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	a	5	36.3 \pm 6.7	–	–
	<i>Odontesthes hatcheri</i>	n	20	27.6 \pm 6.7	5.0	1.0
	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	a	7	3.0 \pm 0.4	–	–
	<i>Jenynsia multidentata</i>	a	11	2.0 \pm 1.9	9.1	2.0
	<i>Percichthys trucha</i>	n	9	29.1 \pm 10.9	<u>66.7</u>	<u>4.0</u>
Limay River (Upstream Arroyito Dam)	<i>Odontesthes hatcheri</i>	n	10	39.1 \pm 2.2	–	–
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	a	8	49.4 \pm 1.7	–	–
	<i>Salmo trutta</i>	a	2	59.0 \pm 2.1	–	–
	<i>Percichthys trucha</i>	n	9	39.2 \pm 6.8	–	–
Limay River (Downstream Arroyito Dam)	<i>Cyprinus carpio</i>	a	24	29.0 \pm 19.8	4.2	1.0
	<i>Galaxias maculatus</i>	n	12	3.4 \pm 2.3	–	–
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	a	18	44.4 \pm 4.2	11.1	4.5
	<i>Odontesthes hatcheri</i> *	n	37	29.7 \pm 10.5	10.8	5.0
	<i>Jenynsia multidentata</i>	a	11	2.9 \pm 1.4	–	–
	<i>Percichthys trucha</i> *	n	29	30.6 \pm 9.7	<u>31</u>	<u>14.7</u>
Negro River	<i>Cyprinus carpio</i>	a	111	20.7 \pm 13.0	11.7	2.0
	<i>Cheirodon interruptus</i>	a	12	4.3 \pm 0.9	25.0	1.0
	<i>Corydoras paleatus</i>	a	2	1.8 \pm 1.0	–	–
	<i>Odontesthes hatcheri</i> *	n	22	20.1 \pm 10.2	22.8	1.6
	<i>Jenynsia multidentata</i>	a	14	4.1 \pm 2.1	–	–
	<i>Mugil cephalus</i>	n	16	52.2 \pm 3.4	–	–
	<i>Percichthys trucha</i> *	n	24	20.3 \pm 8.2	<u>58.3</u>	<u>5.1</u>
Valcheta Stream	<i>Cheirodon interruptus</i>	a	15	5.0 \pm 0.5	–	–
	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	a	15	3.5 \pm 0.3	–	–
	<i>Gymnocharacinus bergii</i>	n	15	3.7 \pm 0.4	–	–

Results

Updated host-list and distribution

At present, in South America, there are records of *L. cyprinacea* parasitizing native and non-native hosts in Colombia, Uruguay, Brazil, Chile and Argentina (Table 1). A total of 3 amphibians and 43 fish taxa identified at species level, belonging to 7 orders, were found to be parasitized by *L. cyprinacea*. Characiformes was the most parasitized Order.

Molecular analyses

In total, six 18S sequences obtained in this study and six 18S (rDNA sequences) gathered from GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/), were employed in our analyses. After alignment, the resulting 18S rDNA data

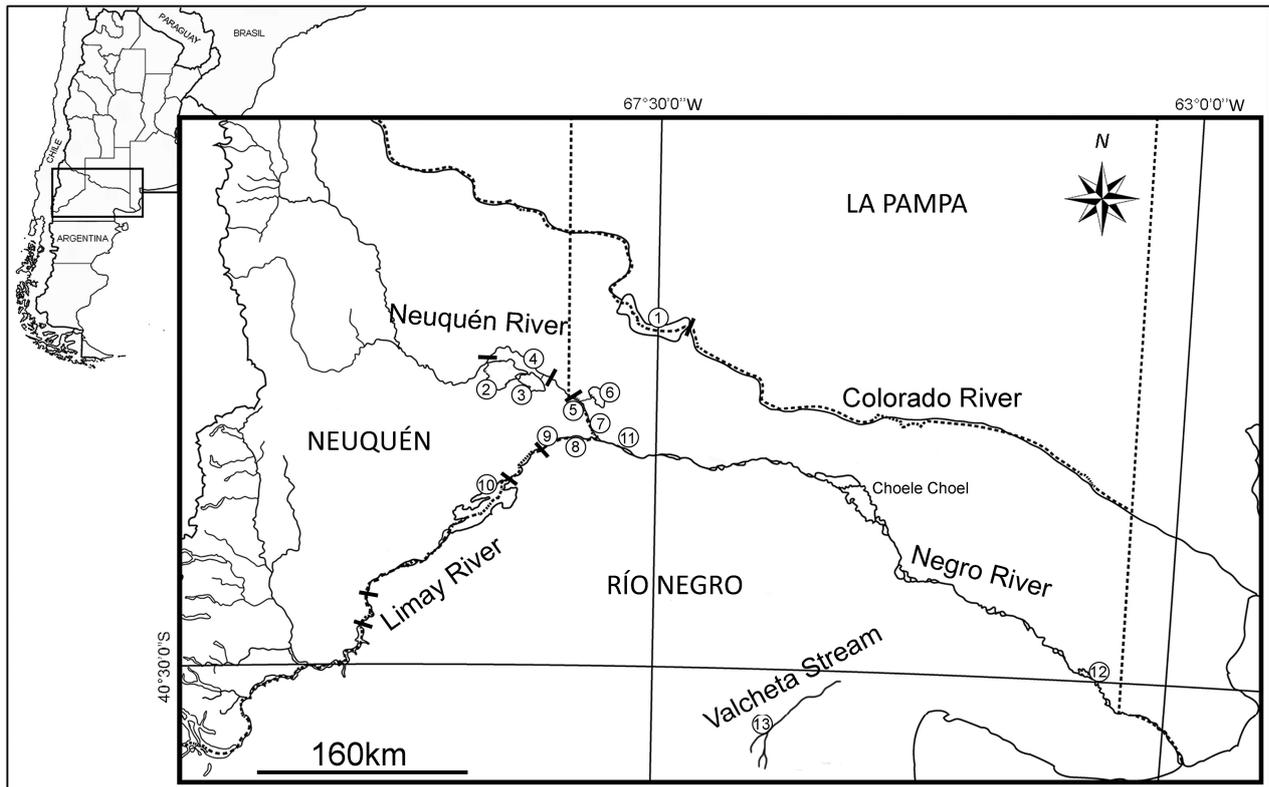


Figure 1. Localities of fish collections in Northern Patagonia. Colorado River: 1. Casa de Piedra Reservoir; Neuquén River: 2. Los Barreales Reservoir, 3. Mari Menuco Reservoir, 4. El Chañar Reservoir, 5. Downstream Ingeniero Ballester Dam, 6. Pellegrini Reservoir, 7. Centenario; Limay River: 8. China Muerta, 9. Downstream Arroyito Dam, 10. Ramos Mexia Reservoir, Negro River: 11. Allen, 12. Guardia Mitre and Valcheta Stream: 13. La Horqueta (for details see Supplementary material Table S1). Black bars show the location of dams across the rivers.

were 795 bp in length, as some sequences had to be pruned to allow comparisons. The evolutionary divergence (numbers of base differences per site) between these two groups (the NCBI sequences from Japan, Iran and China and our specimens) was 0.32%. Each group shows an evolutionary divergence within sequences of 0.04% for the NCBI and 0.15% for our sequences. The overall mean distance for all the sequences as a group was 0.22%. The G+C content was 50.7% for both the new and the GenBank retrieved sequences. The sequences analyzed as one group showed five variable non-synonymous substitution sites.

Hosts and localities in Northern Patagonia

A total of 754 fish belonging to 13 species were collected and 388 copepods were recovered. The copepod *L. cyprinacea* was registered in almost every surveyed freshwater system, except for two environments (upstream Arroyito Dam in Limay River and in Valcheta Stream) (Table 2). The copepod was found parasitizing two native (*O. hatcheri* and *P. trucha*) and four non-native (*C. carpio*, *C. interruptus*, *O. mykiss* and *J. multidentata*) fish species.

Comparisons of infection rates

Native fishes generally had high infection rates, with *P. trucha* showing the highest infection rates, reaching up to 66.7% prevalence in Neuquén River

downstream Ingeniero Ballester Dam, and 14.7 of mean intensity in Limay River downstream Arroyito Dam (Table 2). The highest prevalence values for non-native species were recorded for *C. interruptus* (25.0%), *J. multidentata* (16.9%) and *O. mykiss* (11.1%). Mean intensity values were generally low for non-native fishes, mainly 1, reaching up to 4.5 in *O. mykiss* from Limay River downstream Arroyito Dam. Prevalence in *C. carpio* ranged between 0.0 and 11.7%, and the mean intensity varied between 1 and 2. In the three river basins (Neuquén, Limay and Negro), the abundance of *L. cyprinacea* differed significantly among the fish species (Neuquén River: $H_{3,212} = 33.8$; $p < 0.001$; Limay River: $H_{3,108} = 9.9$; $p = 0.019$; Negro River: $H_{3,169} = 32.7$; $p < 0.001$). *Percichthys trucha* showed the highest abundance values in all the basins (Figure 2). *Lernaea cyprinacea* abundance in *P. trucha*, among the 3 river basins, showed no significant differences ($H_{2,101} = 2.8$; $p = 0.246$).

Discussion

The copepod *L. cyprinacea* has been spread widely throughout the world in association with the translocation of fishes, especially cyprinids (Avenant-Oldewage 2012; Smit et al. 2017). It is thought that in South America the anchor worm was absent until the beginning of the 20th century when it was accidentally co-introduced along with cyprinids (Piasecki et al. 2004). As far as we are aware, there are records of *L. cyprinacea* in Colombia, Uruguay, Brazil, Chile, and Argentina (Table 1). This invasive copepod has been registered parasitizing 43 native and non-native fish species, corresponding to 7 orders, and it has been also recorded in 3 amphibian species. In almost every country, it has been recorded parasitizing introduced cyprinids as hosts. It is worth noting that Characiformes, with 20 parasitized species, is the most infected Order in South America, whereas in South Africa the infection is almost exclusively found in Cypriniformes (Smit et al. 2017). Brazil and Argentina are the countries with the greatest number of records of *L. cyprinacea*, being found in 40 fish species. As parasitological studies are scarce in other countries of South America, we believe that this parasite has an even wider distribution in the continent than is currently recognized. Although in South America and South Africa the first records of the introduction of *L. cyprinacea* date back to the 1980s, in Africa only ten fish species were infected (Smit et al. 2017). This difference could indicate that the anchor worm was introduced in South America long before that in South Africa. In support of this, there are records in Argentina of the presence of *C. carpio* since middle of 19th century, and of *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) since middle of 20th century (Liotta 2005).

We provide the first molecular data on the invasive copepod *L. cyprinacea* from Patagonia, and the second in South America (Soares et al. 2018). By comparing molecular data of the 18S rDNA obtained in our study with those

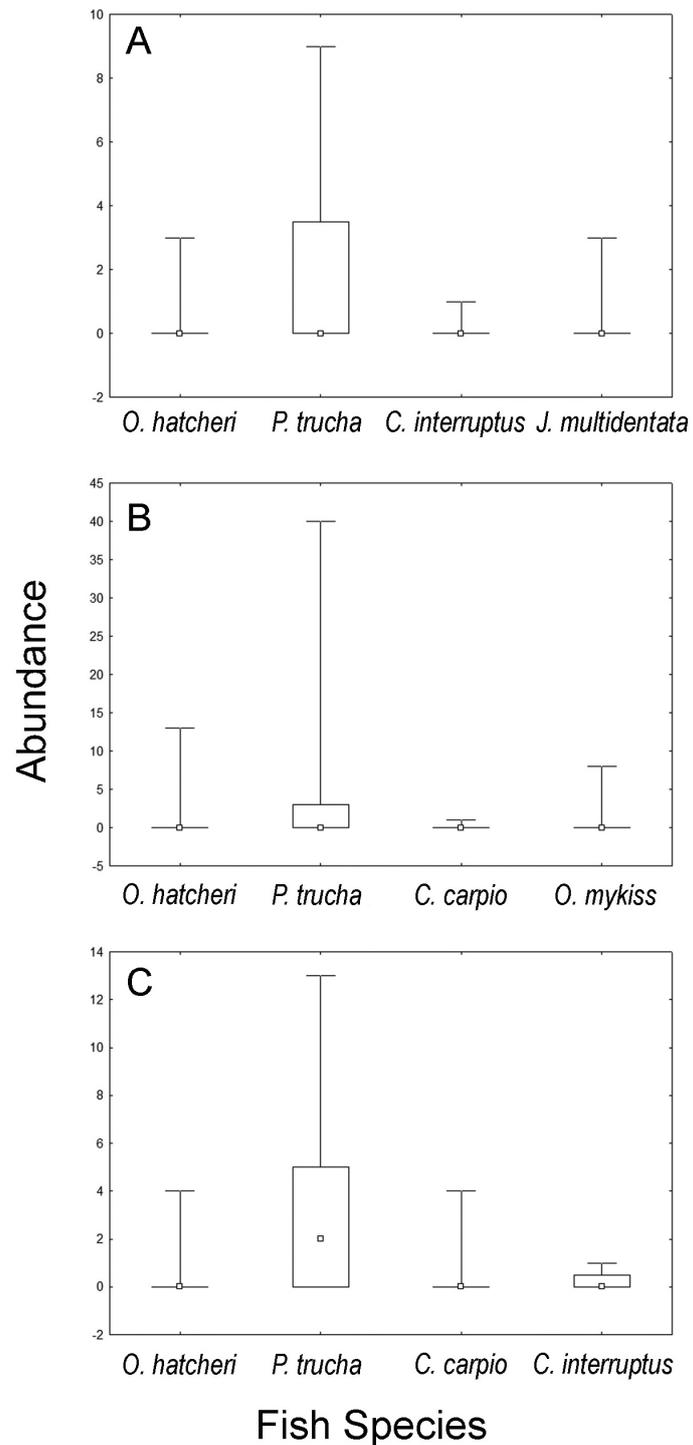


Figure 2. Boxplot showing median abundance of *Lernaea cyprinacea* parasitizing different fish species in 3 rivers (A: Neuquén River, B: Limay River, and C: Negro River). Dots inside the boxes represent the median values, lower and upper box boundaries represent the 25 and 75% of the data, and whiskers indicate min-max values.

available in GenBank, we show that genetic differences are indicative of intraspecific variation. The levels of divergence between the individuals sequenced in our work and those obtained from the GenBank were similar, and of the same magnitude as for other Copepoda groups. For example, among the family Ergasilidae, evolutionary divergence within groups of 3 different genera (*Sinergasilus*, *Ergasilus* and *Paraergasilus*) ranged from 0.14%

to 3.65% (Song et al. 2008); thus, the evolutionary divergence of 0.3% within the *Lernaea* is similar. Although *L. cyprinacea* has a cosmopolitan distribution and it has been widely studied, molecular data is scarce in areas where it is native, as well as in new colonized regions (Welicky et al. 2017).

In Patagonia, the first records of this parasite (cited as *Lernaea* sp.) date back to the 1990s, in the non-native fish *O. mykiss* and in the native *P. trucha* and *O. hatcheri* from the Colorado and Negro rivers (Gilbert et al. 1993; Ortubay et al. 1994; Colavincenzo 1996). No formal records were undertaken until 2010, when the presence of *L. cyprinacea* was reported in the non-native fish *C. interruptus* in Negro River (Plaul et al. 2010). In the present survey, from a total of 13 fish species analyzed, we found *L. cyprinacea* on 6 species of fish, 2 of which are native (*O. hatcheri*, and *P. trucha*) and 4 non-native (*C. carpio*, *O. mykiss*, *J. multidentata*, and *C. interruptus*). Although it is not clear how and when *L. cyprinacea* was first introduced in Patagonia, this parasite could have been co-introduced with common carp (*C. carpio*). It is thought that this fish could have reached the Colorado River in 1983, due to an extraordinary flood from the Salado River (López Cazorla and Sidorkewicz 2002).

Lernaea cyprinacea was registered in almost all surveyed basins, except in the upstream Limay River (upstream Arroyito Dam) and in Valcheta Stream. These results correspond with the spread of *C. carpio* in these basins, which has colonized new areas along the Colorado, Neuquén, Limay and Negro rivers (Crichigno et al. 2016). It is known that after their first introduction, common carp was restricted to central Argentina, but since the 1970s it has shown an exponential expansion in its distribution range (Maiztegui et al. 2016). This large expansion could be associated not only with a high dispersal capability, but also facilitated by construction of reservoirs and by stocking (Zambrano et al. 2006; Maiztegui et al. 2016). In Patagonia, dams appear to be acting as barriers for the copepod dispersion upstream. However, in the last few years, some fish species from the Brazilian sub-region have circumvented these obstacles (unpublished own data; Aigo et al. 2008). For example, in Neuquén River, *C. carpio* is restricted to downstream of the Ingeniero Ballester dam, but Brazilian fishes reached environments upstream, and they might have co-introduced the parasite into this new area. The absence of *L. cyprinacea* upstream of Arroyito Dam in Limay River could be related to the lack of carp and Brazilian fishes. Valcheta Stream, where *L. cyprinacea* is absent, is part of an endorreic basin, so it is not connected to Negro River basin, and this fact might constitute a barrier for invasions of non-native species. However, two salmonid species, *O. mykiss* and *S. fontinalis*, and three Brazilian fishes (*J. multidentata*, *C. decemmaculatus* and *C. interruptus*), were introduced to Valcheta Stream (Pérez et al. 2015). These findings could represent a major cause of concern, as Valcheta Stream harbors two endemic and emblematic vertebrates, the characid fish *G. bergii*, the

southernmost endemic characid in South America, and the leptodactylid frog *P. somuncurensis*. Periodical controls of fish parasites are needed in this particular basin.

We registered significant differences in infection intensities among host species. The highest infection rates were found on the native *P. trucha*, with similar abundance values in Neuquén, Limay and Negro rivers, even though the parasite could have colonized first the middle of the Negro River and afterward the Neuquén and Limay rivers (Plaul et al. 2010; Waicheim et al. 2017). On the other hand, low infection rates were registered in its original cyprinid host *C. carpio*. This striking result has been reported in other studies, where native species show higher infection rates than the original non-native host (Marina et al. 2008). Further, in South Africa, none of the invasive cyprinid species that were potentially responsible for the co-introduction and subsequent co-invasion of this parasite was found to be infected (Smit et al. 2017). Mean intensities higher than two parasites per host were registered only in large fish species (*P. trucha*, *O. hatcheri*, and *O. mykiss*). These differences in mean intensities might be related to the mortality induced by the parasite in small fish species. Although carp have large bodies, mean intensities were one or two copepods per host.

All the studied localities from Limay River and upstream Choele Choele in the Negro River, and in Neuquén River (except for Los Barreales Reservoir, Waicheim et al. 2017), represent novel localities for the parasite. *Cyprinus carpio* and *J. multidentata* are new hosts for the parasite in Patagonia. Due to the recent colonization of *L. cyprinacea* in Patagonia, it is expected that this parasite will spill over to more fish species and enlarge its distribution range.

Conclusions

Not only the common carp, but other native and non-native species, are acting as dispersal agents for *L. cyprinacea*, beyond the distribution range of the original fish host. At sites such as Valcheta Stream, where introductions of ornamental fishes could occur, the invasion of this copepod may affect environments with important endemism in the future. In reservoirs situated in Limay River, upstream of Arroyito Dam, there are several salmonid farms that also could eventually be affected by invasions of this copepod. In addition, the lakes in the headwaters of north Patagonian rivers are included in protected areas of National Parks. Thus, careful surveillance and monitoring are necessary to detect parasitic introductions in these environments with low diversities of species, which makes them particularly vulnerable to biological invasions. Almost all lakes and reservoirs in Patagonia have temperatures below the thermal range of growth and preference for fishes from warmer habitats. However, climate change might generate new environmental scenarios that favor the establishment of alien fishes and their parasites.

Acknowledgements

This work was funded by the following projects: Invasiones ocultas: Los parásitos y la introducción de peces en la cuenca del Río Negro. CONICET. PIP 2015-2017 GI. Parasitismo en ecosistemas patagónicos: invasiones y zoonosis. Universidad Nacional del Comahue. UNCo B/225. Sampling was carried out with the permission of the Provincial and Country authorities of the Neuquén and Río Negro provinces. Thanks are given to AIC (Autoridad Interjurisdiccional de las cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro) and to Omar del Ponti (Universidad Nacional de la Pampa) for their help in the sample collections. We are also very grateful to the reviewers and Editors for their valuable effort and constructive comments that have significantly improved the manuscript.

References

- Acosta AA, Carvalho ED, da Silva RJ (2013) First record of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda) in a native fish species from a Brazilian river. *Neotropical Helminthology* 7: 7–12
- Aigo J, Cussac V, Peris S, Ortubay S, Gómez S, López H, Gross M, Barriga J, Battini M (2008) Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18: 387–408, <https://doi.org/10.1007/s11160-007-9080-8>
- Alcalde L, Batistoni P (2005) *Hyla pulchella cordobae* (Cordoba treefrog). *Herpetological Review* 36: 302
- Almirón A, Azpelicueta M, Casciotta J, Lopez Cazorla A (1997) Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* 73: 23–30
- Álvarez-León R (2007) Asociaciones y Patologías en los peces dulceacuícolas, estuarinos y marinos de Colombia: aguas libres y controladas. *Boletín Científico Museo de Historia Natural* 11: 81–129
- Alvear PA, Rechencq M, Macchi PJ, Alonso MF, Lippolt GE, Denegri MA, Navone G, Zattara EE, García Asorey MI, Vigliano PH (2007) Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del río Negro, Patagonia Argentina. *Ecología Austral* 17: 231–246
- Avenant-Oldewage A (2012) *Lernaea cyprinacea* and related species. In: Woo PTK, Buchmann K (eds), Fish parasites pathobiology and protection. CAB International Press, UK, pp 337–349, <https://doi.org/10.1079/9781845938062.0337>
- Biolé F, Mancini M, Salinas V, Morra G, Guagliardo S, Tanzola D (2012) Aportes sobre la presencia de *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) en ambientes dulceacuícolas de la región central de Argentina. *Revista Argentina de Parasitología* 1: 280
- Boxshall GA, Montú MA, Schwarzbald A (1997) A new species of *Lernaea* L. (Copepoda: Cyclopoida) from Brazil, with notes on its ontogeny. *Systematic Parasitology* 37: 195–205, <https://doi.org/10.1023/A:1005899405901>
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575–583, <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Carnevia D, Speranza G (2003) First report of *Lernaea cyprinacea* L., 1758 in Uruguay, introduced by goldfish *Carassius auratus* (L., 1758) and affecting axolotl *Ambystoma mexicanum* (Shaw, 1798). *Bulletin European Association of Fish Pathologists* 23: 255–256
- Colavincenzo AO (1996) Presencia de *Lernaea* sp. en peces del Río Negro. II Jornadas Patagónicas del Medio Ambiente. Esquel, Chubut, 65 pp
- Crichigno S, Cordero P, Blasetti G, Cussac V (2016) Dispersion of the invasive common carp *Cyprinus carpio* in southern South America: changes and expectations, westward and southward. *Journal of Fish Biology* 89: 403–416, <https://doi.org/10.1111/jfb.12969>
- Cousseau MB, Ehrlich MD, Fabr e NN, Figueroa DE (2010) Ecología de los peces de aguas continentales. In: Cousseau MB (ed), Ictiología, aspectos fundamentales. La vida de los peces sudamericanos, EUDEM, Mar del Plata, Argentina, pp 441–590
- Gabrielli MA, Orsi ML (2000) Dispersão de *Lernaea cyprinacea* (Linnaeus) (Crustacea, Copepoda) na região norte do estado do Paraná, Brasil. *Revista brasileira de Zoologia* 17: 395–399, <https://doi.org/10.1590/S0101-81752000000200010>
- Gilbert VM, Del Ponti OD, Doma IL, Wrede MA (1993) Dinámica de poblaciones de peces del embalse Casa de Piedra. Informe Final, Universidad Nacional de la Pampa, 89 pp
- Habit E, González J, Ortiz-Sandoval J, Elgueta A, Sobenes C (2015) Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile. *Ecosistemas Revista Científica de Ecología y Medio Ambiente* 24: 43–51, <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-1.08>
- Kearn GC (2004) Leeches, lice and lampreys: A natural history of skin and gill parasites of fishes. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 432 pp
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2009) Has the introduction of brown trout altered disease patterns in native New Zealand fish? *Freshwater Biology* 54: 1805–1818, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02228.x>

- Lebarbenchon C, Poulin R, Thomas F (2009) Parasitism, biodiversity and conservation biology. In: Thomas F, Guégan JF, Renaud F (eds), *Ecology & evolution of parasitism*. Oxford University Press, New York, USA, pp 149–160
- Liotta J (2005) Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. ProBiota, FCNyM, UNLP, La Plata, Argentina, 701 pp
- López Cazorla AC, Sidorkewicz NS (2002) Fish fauna from the irrigation system of the lower valley of the Colorado River, Argentina. *Ecology, Environment and Conservation* 8: 1–8
- Luque JL, Vieira FM, Takemoto RM, Pavanelli GC, Eiras JC (2013) Checklist of Crustacea parasitizing fishes from Brazil. *Check List* 9: 1449–1470, <https://doi.org/10.15560/9.6.1449>
- Lymbery AJ, Morine M, Gholipour Kanani H, Beatty SJ, Morgan DL (2014) Co-invaders: The effects of alien parasites on native hosts. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3: 171–177, <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2014.04.002>
- Macchi PJ, Vigliano PH (2014) Salmonid introduction in Patagonia: the ghost of past, present and future management. *Ecología Austral* 24: 162–172
- Maiztegui T, Baigún C, Garcia de Souza J, Minotti P, Colautti DC (2016) Invasion status of the common carp *Cyprinus carpio* in inland waters of Argentina. *Journal of Fish Biology* 89: 417–430, <https://doi.org/10.1111/jfb.13014>
- Magalhães ALB (2006) First record of lernaeosis in a native fish species from a natural environment in Minas Gerais state, Brazil. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 1: 8–10
- Mancini M, Grosman F (1998) Aspectos poblacionales del pejerrey *Odontesthes bonariensis* en el embalse Río Tercero, (Córdoba), Argentina. *Natura Neotropicalis* 29: 137–143
- Mancini M, Rodríguez C, Ortiz M, Salinas V, Tanzola R (2008) Lernaeosis en peces silvestres y cultivados del centro de Argentina. *Biología Acuática* 24: 33–41
- Marina H, Beatty SJ, Morgan DL, Doupe RG, Lymbery AJ (2008) An introduced parasite, *Lernaea cyprinacea* L., found on native freshwater fishes in the south west of Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 91: 149–153
- Montes MM (2012) Estudio comparado de las comunidades parasitarias de peces de humedales costeros: una herramienta para el monitoreo de la biodiversidad y la salud ambiental. PhD Thesis, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 384 pp
- Ortubay SG, Semenas LG, Úbeda CA, Quaggiotto AE, Viozzi GP (1994) Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia argentina y sus parásitos metazoos. Dirección de Pesca, Subsecretaría de Recursos Naturales, Provincia de Río Negro, Argentina, 110 pp
- Paggi JC (1972) Contribución al conocimiento de los Lernaeidae (Crustacea, Copepoda) de Argentina. *Lernaea argentinensis* sp. nov. y *Taurocheros salminisii* Brian 1924, Parásitos de peces del Río Paraná Medio. *Acta Zoologica Lilloana* 29: 35–46
- Pascual MA, Cussac V, Dyer B, Soto D, Vigliano P, Ortubay S, Macchi P (2007) Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10: 212–227, <https://doi.org/10.1080/14634980701351361>
- Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2011) Introduced brown trout alter native acanthocephalan infections in native fish. *Journal of Animal Ecology* 80: 990–998, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01834.x>
- Pérez CHF (2008) Fish, southernmost record of *Astyanax pampa* (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Check List* 4: 424–426, <https://doi.org/10.15560/4.4.424>
- Pérez CHF, Kacolis FP, López HL, Povedano E, Petracci PF, Gosztonyi A (2015) La mojarrita *Cheirodon interruptus* en el arroyo Valcheta, Río Negro, Argentina. ¿Otra posible amenaza para la mojarra desnuda (*Gymnocharacinus bergii*)? *Nótulas Faunísticas* 177: 1–5
- Piasecki W, Goodwin AE, Eiras JC, Nowak BF (2004) Importance of Copepoda in freshwater aquaculture. *Zoological Studies* 43: 193–205
- Piazza RS, Martins ML, Guiraldelli L, Yamashita MM (2006) Parasitic diseases of freshwater ornamental fishes commercialized in Florianópolis, Santa Catarina, Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca* 32: 51–57
- Plaul SE, García Romero N, Barbeito CG (2010) Distribution of the exotic parasite, *Lernaea cyprinacea* (Copepoda, Lernaeidae) in Argentina. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists* 30: 65–73
- Poulin R (2017) Invasion ecology meets parasitology: Advances and challenges. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 361–363, <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2017.03.006>
- Poulin R, Morand S (2004) *Parasite Biodiversity*. Smithsonian books, Washington, USA, 216 pp
- Poulin R, Paterson RA, Townsend CR, Tompkins DM, Kelly DW (2011) Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology* 56: 676–688, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02425.x>
- Ramallo G, Terán GE (2014) Nuevo hospedador de *Lernaea* cf. *cyprinacea* (L.) (Copepoda: Lernaeidae) en Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 58: 157–160
- Rosso JJ (2007) *Peces pampeanos, guías y ecología*. Literature of Latin American Press, Buenos Aires, Argentina, 223 pp

- Roux J, Tocalino P, González A, Sánchez S, Bechara J (2000) Parásitos externos de peces de importancia comercial y/o deportiva del río Paraná Superior (tramo Ituzangó – Itá Ibaté, Corrientes, Argentina). Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, www.revistacyt.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2000/4_veterinarias/v_pdf/v_051.pdf
- Salinas ZA, Biolé FG, Grenat PR, Pollo FE, Salas NE, Martino AL (2016) First report of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in tadpoles and newly-metamorphosed frogs in wild populations of *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in Argentina. *Phyllomedusa* 15: 43–50, <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v15i1p43-50>
- Sayyadzadeh G, Esmacili HR, Ghasemian S, Mirghiyasi S, Parsi B, Zamanpoore M, Akhlaghi M (2016) Co-invasion of anchor worms *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in some freshwater fishes of the Kor River Basin, Southwest of Iran with some remarks on the ecological aspects of lernaeosis in the country. *Iranian Journal of Fisheries Sciences* 15: 369–389
- Smit NJ, Malherbe W, Hadfield KA (2017) Alien freshwater fish parasites from South Africa: Diversity, distribution, status and the way forward. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 386–401, <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2017.06.001>
- Soares IA, Salinas V, del Ponti O, Mancini MA, Luque JL (2018) First molecular data for *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Cyclopoida) infesting *Odontesthes bonariensis*, a commercially important freshwater fish in Argentina. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 27: 105–108, <https://doi.org/10.1590/s1984-29612018005>
- Song Y, Wang GT, Yao WJ, Gao Q, Nie P (2008) Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) based on 18S and 28S rDNA sequences. *Parasitology Research* 102: 299–306, <https://doi.org/10.1007/s00436-007-0764-8>
- Telfer S, Bown K (2012) The effects of invasion on parasite dynamics and communities. *Functional Ecology* 26: 1288–1299, <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02049.x>
- Vanotti MD, Tanzola RD (2005) Relación entre la carga parasitaria total y algunos parámetros hematológicos de *Rhamdia sapo* val. (Pisces) en condiciones naturales. *Biología Acuática* 22: 249–258
- Waicheim MA, Blasetti G, Cordero P, Rauque C, Viozzi G (2014) Macroparasites of the invasive fish, *Cyprinus carpio*, in Patagonia, Argentina. *Comparative Parasitology* 81: 270–275, <https://doi.org/10.1654/1525-2647-81.2.270>
- Waicheim MA, Blasetti G, Cordero P, Rauque CA, Viozzi GP (2017) The invasive copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758 (Copepoda, Cyclopoida, Lernaeidae): First record for Neuquén River, Patagonia, Argentina. *Check List* 13: 997–1001, <https://doi.org/10.15560/13.6.997>
- Welicky RL, De Swardt J, Gerber R, Netherlands EC, Smit NJ (2017) Drought-associated absence of alien invasive anchorworm, *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae), is related to changes in fish health. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 430–438, <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2017.01.004>
- Zambrano L, Martínez-Meyer E, Menezes N, Townsend Peterson A (2006) Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 1903–1910, <https://doi.org/10.1139/f06-088>

Supplementary material

The following supplementary material is available for this article:

Table S1. Localities of fish collections in Northern Patagonia

This material is available as part of online article from:

http://www.aquaticinvasions.net/2019/Supplements/AI_2019_Waicheim_et_al_Table_S1.xlsx



The invasive copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758 (Copepoda, Cyclopoida, Lernaeidae): first record for Neuquén River, Patagonia, Argentina

M. A. Waicheim,¹ Guillermo Blasetti,² Pedro Cordero,² Carlos A. Rauque,¹ Gustavo P. Viozzi¹

1 Laboratorio de Parasitología, INIBIOMA (CONICET–Universidad Nacional del Comahue), Avda. Quintral 1250, 8400 San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina. **2** Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro (AIC), Avda. 9 de Julio 496, 8324 Cipolletti, Río Negro, Argentina.

Corresponding author: M. A. Waicheim, agustinaw@gmail.com

Abstract

We report the first record of the copepod *Lernaea cyprinacea* (Linnaeus, 1758) parasitizing *Percichthys trucha* (Cuvier & Valenciennes, 1840) in the Neuquén River (Patagonia, Argentina). One specimen of *P. trucha* was found parasitized by two females of *L. cyprinacea*. Our record of *L. cyprinacea* in Neuquén River represents an increase of the known distribution range for this invasive species, which is apparently moving upstream in the Negro River Basin. This is the first record of *L. cyprinacea* in Neuquén Province.

Key words

Introduced parasite; invasion; freshwater fishes; Los Barreales Reservoir; *Percichthys trucha*; range extension.

Academic editor: Jesser Fidelis de Souza Filho | Received 11 August 2017 | Accepted 8 November 2017 | Published 15 December 2017

Citation: Waicheim MA, Blasetti G, Cordero P, Rauque CA, Viozzi GP (2017) The invasive copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758 (Copepoda, Cyclopoida, Lernaeidae): first record for Neuquén River, Patagonia, Argentina. Check List 13 (6): 997–1001. <https://doi.org/10.15560/13.6.997>

Introduction

The cosmopolitan copepod *Lernaea cyprinacea* (Linnaeus, 1758) is a parasite known as anchor worm. It is originally from Eurasia, and was introduced in almost every continent along with cyprinids and has been recorded on more than 100 freshwater fishes from 16 orders (Piasecki et al. 2004, Poulin and Morand 2004). The life cycle of *L. cyprinacea* consists of 3 free-swimming nauplius stages and 5 copepodid stages that can be found, not permanently attached, on the gills and skin of host. The first copepodid stage makes initial contact with a host while the last copepodid stage gives rise to male and female cyclopoids (Kearn 2004, Avenant-Oldewage 2012). After insemination occurred, males die while

females attach permanently to the host tegument and gills. Females have a highly metamorphosed thorax, which enlarges disproportionately and bears 2 conspicuous egg sacs. The cephalic region is formed by 4 lateral processes which are embedded in the host tissue (Avenant-Oldewage 2012). The attachment of copepods on fish causes red sores, and in severe cases or in small fish, it can cause the host's death (Avenant-Oldewage 2012). At present, *L. cyprinacea* is found throughout North and South America, Europe, Asia, Southern Africa, and Australia. In South America it was introduced at the beginning of the 20th century along with imported cyprinids (Piasecki et al. 2004). The published literature on the occurrence of *L. cyprinacea* in Argentina includes records from



Figure 1. Previous published records of *Lernaea cyprinacea* in wild freshwater fishes from Argentina (Vanotti and Tanzola 2005, Mancini et al. 2008a, 2008b, Plaul et al. 2010, Ramallo and Terán 2014). Dots indicate the location of freshwater environments reported.

Table 1. List of fishes parasitized by *Lernaea cyprinacea* in Argentina (Vanotti and Tanzola 2005, Mancini et al. 2008a, Plaul et al. 2010, Ramallo and Terán 2014).

Order	Species
Cypriniformes	<i>Carassius auratus</i>
	<i>Cyprinus carpio</i>
Characiformes	<i>Astyanax bimaculatus</i>
	<i>Astyanax eigenmanniorum</i>
	<i>Astyanax hermosus</i>
	<i>Astyanax</i> sp.
	<i>Bryconamericus iheringii</i>
	<i>Cheirodon interruptus</i>
	<i>Cyphocharax voga</i>
Siluriformes	<i>Oligosarcus jenynsii</i>
	<i>Corydoras paleatus</i>
	<i>Hypostomus plecostomus</i>
Salmoniformes	<i>Rhamdia quelen</i>
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>
Atheriniformes	<i>Odontesthes bonariensis</i>
Cyprinodontiformes	<i>Jenynsia</i> sp.
	<i>Poecilia</i> sp.
Perciformes	<i>Percichthys trucha</i>

several native and introduced wild fishes from La Rioja, San Luis, Córdoba, Mendoza, Buenos Aires, and Río Negro provinces (Table 1, Fig. 1); moreover, it has been recorded in tadpoles and newly metamorphosed frogs in Córdoba province (Salinas et al. 2016). The only record in Patagonia corresponds to parasitized specimens of *Cheirodon interruptus* (Jenyns, 1842) in the Negro River at Choele Choel city (Plaul et al. 2010). We report for the first time the presence of *L. cyprinacea* in 1 specimen

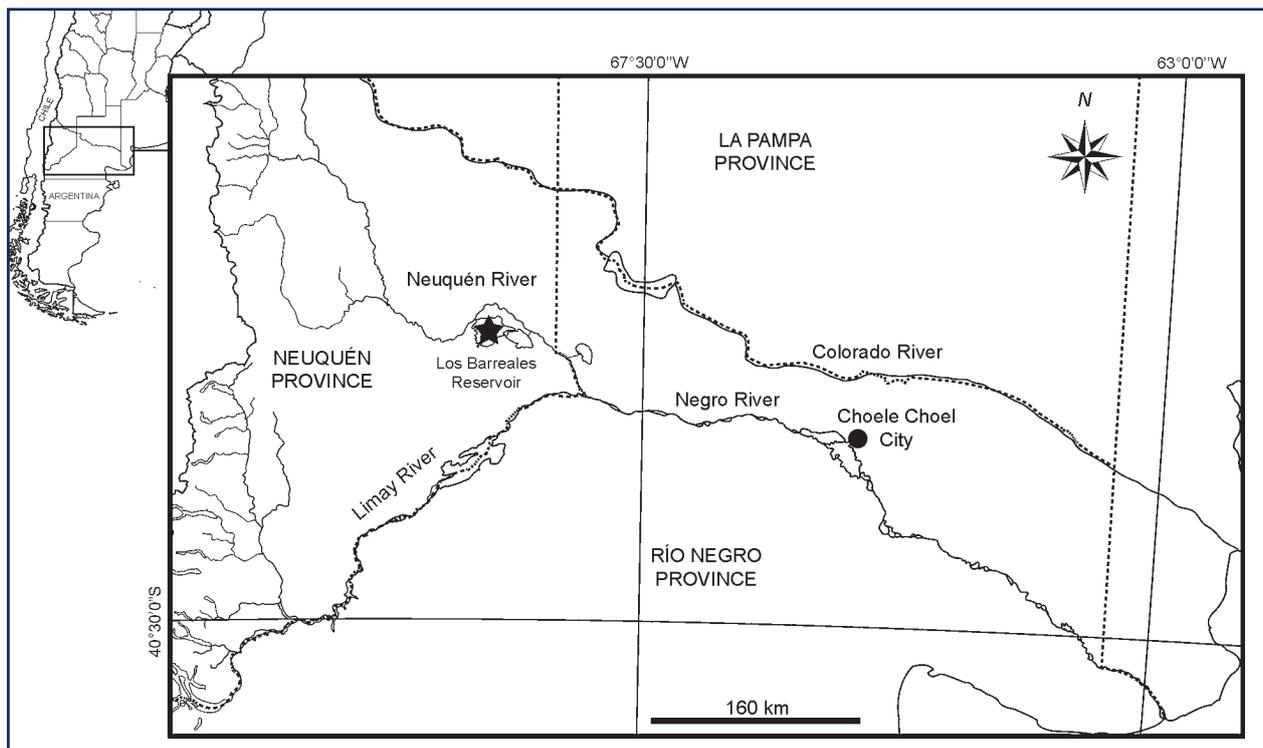


Figure 2. Current distribution of *Lernaea cyprinacea* in Negro River Basin, including previous record (black dot) and the new record (black star) for Los Barreales Reservoir in Neuquén River.



Figures 3, 4. *Percichthys trucha* collected in Los Barreales Reservoir, Neuquén River. **3.** Lateral view. **4.** Detail of a red sore (white arrow) and adult female of *Lernaea cyprinacea* (black arrow). Scale bar = 0.5 mm.

of *Percichthys trucha* (Cuvier and Valenciennes, 1840) from Neuquén River, in Neuquén Province, Argentina.

Methods

In April 2016, a sample of fishes was collected, using gill nets, from Los Barreales Reservoir (Fig. 2) in Neuquén River, under permit of the AIC (Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro). The Neuquén River runs approximately 400 km from the Andes Mountains to the confluence with Limay River, creating Negro River that flows to the Atlantic Ocean. Los Barreales Reservoir integrates 1 of the 4 reservoirs of the Cerros Colorados hydroelectric system, in the lower Neuquén River. Fishes were put on ice and immediately transported to the laboratory. Tegument, opercular and buccal cavities, and gills were checked under stereoscopic microscope. Copepods were counted and carefully removed from the fish tissues using needles and blades. Copepods were identified using Kabata (1979), Robinson and Avenant-Oldewage (1996), Boxshall and Halsey (2004), and Thatcher (2006). A permanent slide mount was made using Hoyer balsam (Thatcher 2006). Drawings were prepared using a microscope with camera lucida. One voucher specimen was deposited in the Colección Nacional de Parasitología, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (MACN-Pa). Sample for Scanning Electron Microscopy was hydrated before freeze drying, and then the specimen was sputter coated with gold and photographed using the Scanning Electronic Microscope Philips XL30 TMP from the Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina.

Results

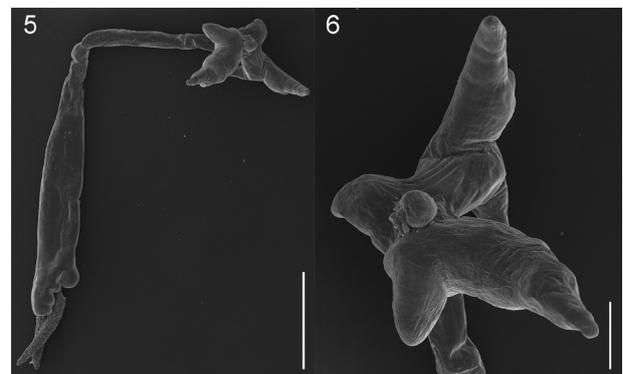
New records. Argentina, Patagonia, Neuquén River, Los Barreales Reservoir (38°33'03.27" S, 068°49'52.37" W), recorded by María Agustina Waicheim, April 2016, voucher specimen (MACN-Pa 623), 2 adult females (Figs 5–13).

Identification. One female specimen of *P. trucha* (standard length 30 cm; Figs 3, 4) was found infected by 2

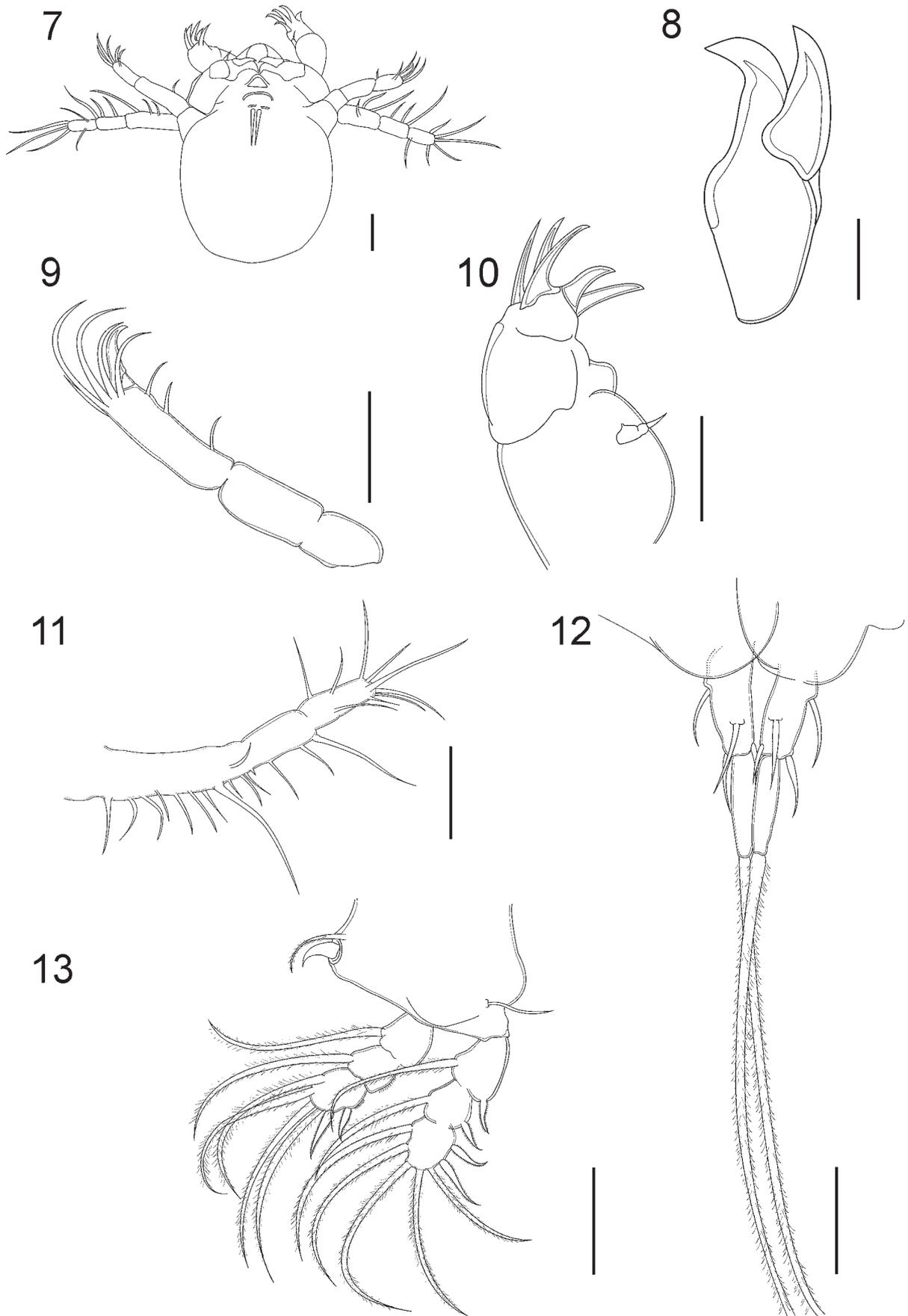
specimens of *L. cyprinacea* (Figs 5–13). One ingravid female was found on caudal peduncle and 1 female bearing egg sacs was attached to the gills. Also, the fish specimen showed several red sores in the tegument (Figs 3, 4). The specimens of *L. cyprinacea* can be distinguished from other species of the genus by the following combination of characters: head with 4 large anchors frequently branched, dorsal pair much larger than ventral, dividing into 2 branches some distance from their bases, ventral pair usually simple, neck consisting of second to fourth leg-bearing segments, more or less circular in cross section, and genital pore near posterior extremity, fourth legs on hind body, abdomen conical usually displaced dorsally, and total length 10–20 mm.

Discussion

The presence of *L. cyprinacea* in Los Barreales Reservoir indicates that the parasite, which was previously reported in the middle of Negro River (Plaul et al. 2010), has colonized new environments upstream, reaching the reservoirs in Neuquén river. The parasite was introduced into Patagonia probably along with the common carp (*Cyprinus carpio*, Linnaeus 1758). This fish species has colonized all the Negro River and Neuquén and Limay Rivers near their confluence (Waicheim et al. 2014, Crichigno et al. 2016). Carps have not been able to overcome the obstacle posed by dams on these rivers, nevertheless,



Figures 5, 6. Scanning electron micrographs of *Lernaea cyprinacea* from the gills of *Percichthys trucha*. **5.** Lateral view. **6.** Lateral view of cephalotorax and anchors. Scale bar = 0.5 mm.



Figures 7–13. *Lernaea cyprinacea*. **7.** Cephalothorax, ventral view. **8.** Maxilla. **9.** Antenna. **10.** Maxilliped. **11.** Antennule. **12.** Uropod. **13.** First leg. Scale bars = 50 μ m.

L. cyprinacea was found upstream the dams, where *C. carpio* is absent, thus it is probable that other small fish species like *C. interruptus*, *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842), and *Jenynsia multidentata* (Jenyns, 1842), which are used as bait and for aquarium, are spreading this copepod upstream. In central Argentina, the spread of the copepod is related to the fishing season, when thousands of small fish are sold as bait and transported to different environments (Mancini et al. 2008a). Thus larval stages can be transported away through water resulting in spread of *L. cyprinacea* (Mancini et al. 2008a, Hemaprasanth et al. 2011). No parasitological studies have been done upstream Los Barreales Reservoir; therefore further studies are needed to determine the current distribution of *L. cyprinacea* in Neuquén River Basin.

Acknowledgements

This study was funded by the following projects: 1) Biodiversidad oculta en ecosistemas acuáticos continentales de la Patagonia. Universidad Nacional del Comahue. UNCo B/187, 2) Invasiones ocultas: Los parásitos y la introducción de peces en la cuenca del Río Negro. CONICET. PIP 2015-2017 GI. The authors thank the Editor of Check List and anonymous referees.

References

- Avenant-Oldewage A (2012) *Lernaea cyprinacea* and related species. In: Woo PTK, Buchmann K (Eds) Fish parasites pathobiology and protection. CAB International Press, London, 337–349.
- Boxshall G, Halsey O (2004) An Introduction to Copepod Diversity 2. The Ray Society, Hampshire, 966 pp.
- Crichigno S, Cordero P, Blasetti G, Cussac V (2016) Dispersion of the invasive common carp *Cyprinus carpio* in southern South America: changes and expectations, westward and southward. *Journal of Fish Biology* 89: 403–416. <https://doi.org/10.1111/jfb.12969>
- Hemaprasanth RS, Raghavendra A, Sridhar N, Raghunath MR, Eknath AE (2011) Comparative susceptibility of carp fingerlings to *Lernaea cyprinacea* infection. *Veterinary Parasitology* 178: 156–162. <https://doi.org/10.1016/j.vetpar.2010.12.029>
- Kabata Z (1979) Parasitic Copepoda of British Fishes. The Ray Society, London, 468 pp.
- Mancini M, Rodríguez C, Ortiz M, Salinas V, Tanzola R (2008a) *Lernaeosis* en peces silvestres y cultivados del centro de Argentina. *Biología Acuática* 24: 33–41.
- Mancini M, Bucco C, Salinas V, Larriestra A, Tanzola R, Guagliardo S (2008b) Seasonal variation of parasitism in pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes, Atherinopsidae) from La Viña Reservoir (Córdoba, Argentina). *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 17: 28–32. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612008000100006>
- Piasecki W, Goodwin AE, Eiras JC, Nowak BF (2004) Importance of Copepoda in freshwater aquaculture. *Zoological Studies* 43: 193–205.
- Plaul SE, García Romero N, Barbeito CG (2010) Distribution of the exotic parasite, *Lernaea cyprinacea* (Copepoda, Lernaeidae) in Argentina. *European Association of Fish Pathologist Bulletin* 30: 65–73.
- Poulin R, Morand S (2004) Parasite Biodiversity. Smithsonian Institution Books, Washington, 216 pp.
- Ramallo G, Terán G (2014) Nuevo hospedador de *Lernaea* cf. *cyprinacea* (L.) (Copepoda: Lernaeidae) en Argentina. *Acta zoológica lilloana* 58: 157–160.
- Robinson J, Avenant-Oldewage A (1996) Aspects of the morphology of the parasitic copepod *Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758 and notes on its distribution in Africa. *Crustaceana* 69: 610–626.
- Salinas ZA, Biolé FG, Grenat PR, Pollo FE, Salas NE, Martino AL (2016) First report of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in tadpoles and newly-metamorphosed frogs in wild populations of *Lithobaes catesbeianus* (Anura: Ranidae) in Argentina. *Phyllomedusa* 15: 43–50. <https://doi.org/10.11606/issn.2316-9079.v15i1p43-50>
- Thatcher VE (2006) Aquatic Biodiversity in Latin America 1, Amazon Fish Parasites. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 508 pp.
- Vanotti MD, Tanzola RD (2005) Relación entre la carga parasitaria total y algunos parámetros hematológicos de *Rhamdia sapo* Val. (Pisces) en condiciones naturales. *Biología Acuática* 22: 249–258.
- Waicheim A, Blasetti G, Cordero P, Rauque C, Viozzi G (2014) Macroparasites of the invasive fish, *Cyprinus carpio*, in Patagonia, Argentina. *Comparative Parasitology* 81: 270–275. <https://doi.org/10.1654/1525-2647-81.2.270>

CUANDO EL RÍO SUENA...

Reportaje

a Raúl Roa

Relato sobre las invasiones biológicas en el río Negro

por Agustina Waicheim y Gustavo Viozzi

Raúl Roa vivió en el Valle Medio del Río Negro hasta los veintitrés años y estudió Licenciatura en Gestión de Empresas Agropecuarias en la Universidad del Comahue, y actualmente hace docencia e investigación en el Centro Universitario Regional Zona Atlántica en Viedma. En la actualidad es coordinador entre el Ministerio de Educación y Derechos Humanos, y el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca; en éste último integra el área técnica del Laboratorio de Ictiopatología.



Imagen: Gentileza de R. Roa

Desde la Patagonia (DLP): Contanos cómo era el río Negro cuando aún no se había producido la introducción de las carpas comunes, este pez invasor que ahora se encuentra prácticamente en todo el mundo.

Raúl Roa (RR): En la época en la que no había carpas, salían en el Valle Medio -por ejemplo- bagres aterciopelados de hasta dos kilogramos, y también podías encontrar bagrecitos de los torrentes. Te estoy hablando de unos 40 años atrás. Por otro lado, había bastantes pejerreyes patagónicos y percas; luego disminuyó la abundancia del pejerrey patagónico y empezó a verse el pejerrey bonaerense, que fue introducido en la zona de Viedma, y tuvo mucho éxito en el tramo medio e inferior del río. En el caso de las percas, luego de la introducción de las carpas, cuando yo ya vivía en Viedma, aumentó mucho la infección con el copépodo parásito llamado *lernea*, y se les llenaba el cuerpo de heridas en boca, branquias, aletas, etc. Se la llamaba la enfermedad de los granitos y este aumento se empezó a ver hace unos 14 años, justo cuando comencé a trabajar en la Dirección de Pesca. Habían empezado a llovernos las denuncias, no sólo de esta zona sino del Alto Valle también. Todos teníamos la esperanza de que las percas pudieran recuperarse, pero la infección fue muy grande, y ahora es muy raro encontrar percas en esta zona (Valle Inferior). Prácticamente han desaparecido las poblaciones, aunque parece que hay una buena recuperación en el Alto Valle, y seguramente comenzaremos a verlas en los tramos inferiores del río.

DLP: Entonces, esa infección masiva por *lernea* fue hace 14 años aproximadamente, pero ¿desde cuándo están las carpas en el río Negro?

RR: Calculamos que están desde hace unos 16 años o más.

DLP: Entonces ¿las carpas trajeron las *lerneas*?

RR: No; ya había *lerneas* en el río. Cuando yo era chico íbamos a pescar, y donde había lagunas solían salir algunas percas con estos parásitos que nosotros llamábamos "percas con granitos". Pero eran una o dos *lerneas* cuando encontrabas una perca con infección.

DLP: En un estudio reciente comprobamos, mediante técnicas moleculares, que las *lerneas* que aparecen ahora en los peces de la cuenca del río Negro son *Lernaea cyprinacea*, es decir son las *lerneas* propias de las carpas, originarias de Eurasia.

RR: Sí, hay una coincidencia de la epizootia de *lernea* unos años después de la introducción de las carpas en el río. Hay varias posibilidades: o las *lerneas* de las percas son propias de las mismas; o las trajeron las carpas; o bien fueron introducidas junto con otros peces antes de la introducción de las carpas.

DLP: Es decir que la carpa vino alrededor del año 2000. ¿Se sabe cómo ingresó a la cuenca?

RR: Nosotros comenzamos a hacer averiguaciones sobre cómo pudo haber llegado la carpa al río. Una



Imagen: A. Waicheim

Carpa juvenil parasitada con *Lernaea cyprinacea*

de las versiones era que la introdujo gente de la Universidad del Comahue, compañeros míos, pero esta versión es errónea. Lo que trajo la gente de la Universidad fue el amur blanco o carpa herbívora, no la carpa común. Otra versión decía que la carpa común fue traída por gente del Departamento Provincial de Aguas (DPA) de Luis Beltrán, pero yo hablé con ellos y me dijeron que ellos nunca hicieron eso. Personas del Club de Pesca de Beltrán nos dijeron que quienes trajeron las carpas fueron los habitantes de una colonia rusa que tienen la costumbre de pescar con trasmallo. Había un guardapesca en esa época, que se llamaba Francisco Sepek, quien realizó un secuestro bastante importante de redes, por lo que los colonos rusos se fueron a pescar al río Colorado, que queda cerca de Beltrán, y trajeron las carpas del este río a la laguna Pejerrey que hay en Beltrán. Las carpas estuvieron ahí bastantes años, y después comenzaron a colonizar hacia arriba y hacia abajo, es decir que en el primer lugar en el que tuvimos carpas fue en el Valle Medio.

DLP: Nosotros habíamos escuchado las versiones que decían que se habían liberado carpas comunes en los canales del Instituto de Desarrollo del Valle Inferior

(IDEVI). Entonces, lo que vos decís es que lo que se liberó en esa zona fue carpa herbívora.

RR: No, tampoco fueron liberadas o sembradas; se las mantuvo en cautiverio. Esa versión la difundió un pescador de Viedma, que en su momento fue a la universidad a decir que habíamos liberado carpas. Le dijimos que no, que lo que tuvimos en cautiverio fue el amur blanco o carpa herbívora, pero él siguió insistiendo, y era muy escuchado por los medios, de modo que se instaló esa versión. Y revertir eso, una vez que está instalado, es muy difícil. Después hubo gente que se asesoró bien y explicó en los medios, pero la versión errónea continúa circulando. Las introducciones siguen ocurriendo. Por ejemplo, hace unos días sacaron una vieja del agua, bagre típico del norte del país; un pescador local la sacó en el IDEVI y me envié la foto. Este hallazgo me llamó mucho la atención y me preocupa bastante.

DLP: Es decir que con las prácticas de acuarismo se siguen introduciendo nuevas especies.

RR: Sí; la práctica de acuarismo introdujo peces, especialmente aquéllos que pueden resistir condiciones de baja temperaturas. Las plateaditas o mojarritas fue-

ron introducidas, principalmente porque se usan como carnada. Al finalizar la pesca, los ejemplares que sobran se liberan al río. Este tipo de introducción comenzó en Conesa por gente que venía de la provincia de Buenos Aires a pescar a la zona; eso fue hace unos 22 o 23 años.

DLP: Leímos que, actualmente, durante la primavera ingresa una especie de bagre desde el mar al río Negro. ¿Esto es así?

RR: Sí; entran los bagres de mar. Aparentemente comenzaron a ingresar al río por las almejas asiáticas invasoras conocidas como corbículas, porque parece que los bagres se alimentan de esas almejas. La introducción de la corbícula coincide también con la desaparición de la lamprea. Algo que mucha gente no sabe es que estos peces primitivos y sin mandíbulas, que viven como adultos parasitando a peces marinos, remontan ríos patagónicos para desovar. Hace unos 15 años, sacábamos las larvas de la lamprea para carnada y ahora no hay más. Creo que la corbícula habita en el mismo tipo de fondo en el que se encontraban las larvas de la lamprea, que hace túneles en el barro. Es probable que la introducción de la carpa que se alimenta succionando el sedimento del fondo, también haya impactado sobre las poblaciones de lampreas, aunque aparecen algunos adultos de lampreas que remontan el río más o menos en septiembre. Cuando suben, van buscando los sectores con correntada más lenta y que ofrecen menos resistencia. De acuerdo con lo que he leído, se dice que las lampreas mueren una vez que desovan, pero no encontramos ejemplares muertos, por lo que es probable que esta especie vuelva al mar. En la zona de Pomona hay una usina llamada Césped que está alimentada por un canal grande. Es una turbina que abastece a dos o tres pueblos, y cuando volvían las lampreas se quedaban en los piletones. Ahora no se han visto en ese sitio. Otra especie que se ve poco, y en algunos lugares ya no se encuentra, es la almeja de río nativa, probablemente por competencia con las corbículas.

DLP: Es decir que, respecto de los peces, podemos decir que en los tramos medio e inferior del río han desaparecido -o al menos han disminuido considerablemente en número- percas, pejerreyes patagónicos, lampreas, bagres aterciopelados y bagres de los torrentes.

RR: Cuando vine a Viedma, hace treinta años, salía a pescar y sacábamos muchísimos pejerreyes y percas; ahora prácticamente lo único que podés pescar es carpa. Hace unos días sacaron un ejemplar de unos 11 kg. La buena noticia es que hay indicios de que el



Imagen: A. Waicheim

Ejemplar de *Lernaean cyprinacea* desprendido de los tejidos de un pez

pejerrey se está recuperando.

DLP: ¿Están haciendo repoblamiento con peces?

RR: Sí, se está haciendo repoblamiento con percas, pejerreyes y truchas arco iris y marrones. Los pejerreyes que se siembran se sacan del lago Pellegrini, donde está el pejerrey patagónico y el bonaerense, y aparentemente también hay híbridos, que parece que se pueden reproducir.

DLP: Podemos decir que el ambiente en su conjunto ha cambiado mucho.

RR: Sí. Algo que también ha perjudicado mucho a la fauna ictícola son las presas hidroeléctricas. Hay peces que desovan en aguas bajas, y en ocasiones, debido al manejo del caudal de los embalses, sube mucho el caudal y arrastra las puestas de huevos, y viceversa, cuando baja repentinamente el caudal los huevos puestos en zonas bajas mueren. Hemos he-

cho algunos reclamos al respecto, pero parece que es un problema que no se puede resolver, porque las directivas de trabajo vienen desde Buenos Aires según las necesidades de consumo de electricidad. Habrá que seguir sembrando y ver qué pasa. Lo que estamos viendo es una buena recuperación de los pejerreyes. No creo que sea por la siembra; es probable que esta especie se esté adaptando a los cambios que se están produciendo en el ambiente.

DLP: ¿Cómo fue la introducción de las madrecitas de agua?

RR: No te puedo hablar de esa introducción; es más, creía que eran autóctonas. Las madrecitas estaban desde que yo era chico y estaban en todo el río. Seguramente ingresaron en un proceso de invasión más antiguo. Las madrecitas son muy resistentes a todo tipo de ambientes. Hace unos años, buscando ostras en San Blas, encontré gran cantidad de madrecitas en agua salada, es decir, que tienen una tolerancia muy grande. Si bien parece algo extraño, es evidente que puede adaptarse a vivir en aguas saladas. Como si todo esto no fuera suficiente, hace poco sacaron en la cuenca del río Negro salmones Chinook (ver "El polémico salmón invasor" por Ciancio y colaboradores, en este mismo número), que son originarios del Pacífico norte. Sacaron uno en el dique Ballester y otro en Arroyito.

DLP: Es decir, estos salmones no solo invadieron nuestros ríos de vertiente pacífica como el Futaleufú, sino que ya colonizaron ríos de vertiente atlántica.

RR: Sí, los cambios están ocurriendo tan rápido que no se alcanza a procesarlos. Muchas veces se mencionan capturas de las que no quedan registro. Por ejemplo, se decía que algunos pescadores de por acá pescaban el "picudo... nunca pudimos saber qué pez es el picudo. Otra especie que desapareció es la rana criolla que teníamos en el río. Eso ocurrió probablemente por los fosforados que se vierten al río, producto de las fumigaciones. El sapo también había declinado, pero cuando prohibieron los fosforados, el sapo se recuperó, pero la rana criolla no volvió a encontrarse. También se introdujo de manera accidental la rana del zarzal, que es una ranita chiquita que vino del norte en los cajones de fruta y ahora está lleno. Empezó a dispersarse en Conesa, y ahora hay en los Valles Medio e Inferior.

DLP: Parece que mientras estamos hablando están ocurriendo otras invasiones (risas). Muy interesante y preocupante el panorama que nos pintaste. Ahora, como es nuestra costumbre, te pedimos que cierres esta entrevista con lo que quieras decir.

RR: Lamentablemente, estamos siendo testigos de grandes cambios en nuestros ríos. Por causa u omisión, el ser humano está modificando de manera drástica e irresponsable las áreas naturales. En mi opinión, todavía estamos a tiempo de hacer algo para que no siga sucediendo, y en algunos casos revertir lo que ya sucedió.

DLP: Muchas gracias por compartir con nosotros tu experiencia.

Nombres científicos de las especies mencionadas en el texto

Almeja de río: *Diplodon* sp.

Amur blanco o carpa herbívora: *Ctenopharyngodon idella*

Bagre de mar: *Genidens barbatus*

Carpa común: *Cyprinus carpio*

Corbículas: *Corbicula fluminea*

Lamprea: *Geotria australis*

Lernea: *Lernaea cyprinacea*

Madrecitas de agua: *Jenynsia multidentata* y *Cnesterodon decemmaculatus*

Plateaditas o mojarritas: *Cheirodon interruptus* y *Astyanax* sp.

Rana criolla: *Leptodactylus latrans*

Rana del zarzal: *Hypsiboas pulchellus*

Salmón Chinook: *Oncorhynchus tshawytscha*

Sapo: *Rhinella arenarum*

Vieja de agua: *Hypostomus* sp.



New species of *Ergasilus* von Nordmann, 1832 (Copepoda: Ergasilidae) from the gills of freshwater fishes in Patagonia, Argentina

María Agustina Waicheim · Taísa Mendes Marques ·
Carlos Alejandro Rauque · Gustavo Viozzi

Received: 28 January 2020 / Accepted: 15 August 2020 / Published online: 9 March 2021
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. part of Springer Nature 2021

Abstract A new parasitic copepod, *Ergasilus yandemontei* n. sp., is described based on 10 adult females collected from the gills of the atherinid silverside *Odontesthes hatcheri* (Eigenmann), in Lake Pellegrini, Neuquén Province, Patagonia, Argentina. This new copepod species is characterized by having: (i) a 2-segmented endopod on leg 1; (ii) a semi pinnate seta on the terminal segment of the exopod of leg 1; (iii) a reduced leg 5 with a single seta; (iv) aesthetascs on antennule, 1 aesthetasc on the sixth segment and 1 on the fourth segment. *Ergasilus yandemontei* n. sp. represents the first species described from Patagonian freshwaters. *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus*

Szidat, 1956 described from Lake Pellegrini, should be considered a synonym of the new species described herein.

Introduction

Ergasilidae von Nordmann, 1832, is one of the main families of cyclopoid copepods, with more than 260 described species; most are found in freshwater environments, although some inhabit estuarine or coastal marine waters (Boxshall & Halsey, 2004). According to Boxshall & Defaye (2008), the Neotropical region harbours the highest ergasilid richness, with more than 60 freshwater species recorded. However, knowledge of ergasilids is markedly patchy in this region and the number of species is expected to increase with further studies (Suárez-Morales & Santana-Piñeros, 2008; Muriel-Hoyos et al., 2015). The main site of infection in fishes is the gill filaments, although in some cases other microhabitats are used, such as fins, nasal cavity, and urinary bladder (Boxshall & Halsey, 2004; Rosim et al., 2013; Varella et al., 2019). Some ergasilids are considered a threat in aquaculture as they have the potential to cause fish mortalities (Piasecki et al., 2004). The life-cycle usually involves six naupliar stages, five copepodids and the adults; all the developmental stages and the adult males are free living. Only adult, fertilized females have a parasitic phase in their life-cycle,

This article was registered in the *Official Register of Zoological Nomenclature* (ZooBank) as urn:lsid:zoobank.org:pub:C7C7A87A-B2EB-4709-B218-37B727070A73. This article was published as an Online First article on the online publication date shown on this page. The article should be cited by using the doi number. This is the Version of Record.

This article is part of the Topical Collection Arthropoda.

M. A. Waicheim · C. A. Rauque (✉) · G. Viozzi
Laboratorio de Parasitología, INIBIOMA (CONICET–
Universidad Nacional del Comahue), San Carlos de
Bariloche, Río Negro, Argentina
e-mail: carlosalejandroraque@gmail.com

T. Mendes Marques
Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia
Evolutiva, Departamento de Zoologia, Universidade
Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, Brazil

typically infecting freshwater fishes as hosts, although a few can be found on bivalve molluscs (Boxshall & Defaye, 2008).

Within the family Ergasilidae, *Ergasilus* von Nordmann, 1832 is the largest genus, with over 180 nominal species (Boxshall & Halsey, 2004). In South America, most of the species registered are from Brazil, with nearly 30 species described. Very few species have been reported from other countries: three from Colombia; two from Chile; one from Guyana; one from Bolivia; one from Ecuador; and one from Peru (El-Rashidy & Boxshall, 1999, 2002; Muriel-Hoyos et al., 2015; Taborda et al., 2016; Marques et al., 2017). In Argentina, a total of four species of *Ergasilus* have been reported outside Patagonia: *Ergasilus atafonensis* Amado & Rocha, 1997 from *Mugil liza* Valenciennes (see Montes & Martorelli, 2015); *Ergasilus chelangulatus* Thatcher & Brasil-Sato, 2008 from *Luciopimelodus pati* (Valenciennes), *Pimelodus albicans* (Valenciennes) and *Pimelodus maculatus* Lacépède (see Chemes & Takemoto, 2014); *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1832 from *Jenynsia lineata* Jenyns (see Montes & Martorelli, 2017), and *Ergasilus versicolor* Wilson, 1911 from *Mugil liza* Valenciennes and *Mugil platanus* Günther (see Alarcos & Etchegoin, 2010; Montes & Martorelli, 2015). Additionally, Ergasilidae sp. was registered parasitising *Prochilodus lineatus* (Valenciennes) and *Ergasilus* sp. was registered parasitising *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes) (see Alarcos & Etchegoin, 2010; Chemes & Gervasoni, 2013).

In Patagonia, Szidat (1956) reported the presence of an ergasilid species, which was named *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* Szidat, 1956, parasitising *Odontesthes hatcheri*, *Odontesthes bonaeriensis* (Valenciennes) and *Percichthys trucha* (Valenciennes) in Lake Pellegrini (Neuquén River Basin). Moreover, free larval stages and males from Andean lakes were reported as *E. sieboldi* (see Modenutti & Balseiro 1989). There are other records of this copepod parasitising *O. hatcheri* from freshwater environments in Chubut, Neuquén and Río Negro Provinces (Ruiz, 2007; Flores et al., 2016). *Ergasilus* sp. has also been registered in several Andean lakes for *Galaxias maculatus* (Jenyns) and *P. trucha* (Ortubay et al., 1994; Viozzi et al., 2009).

The copepod *E. sieboldi* occurs in the Palaearctic region and parasitises a wide range of freshwater fishes from many families, mainly cyprinids (Kabata,

1979; Kearns, 2004). The specific identity of the Patagonian specimens is in doubt, as several morphological differences were found between Patagonian copepods and the Palearctic *E. sieboldi*. This paper provides a description of a new species of *Ergasilus* from Patagonian freshwater fishes.

Materials and methods

In summer 2016, specimens of *O. hatcheri* and *P. trucha* were collected from Lake Pellegrini (38°42'16.69"S, 67°58'39.98"W) using gill nets. Specimens of *G. maculatus* and *P. trucha* were also captured, using baited traps and gill nets respectively, from Lake Morenito (41°3'25.14"S, 71°30'56.07"W). The fishes were transported to the laboratory alive or on ice, and immediately examined. Gills were removed from the host, and under a stereoscopic microscope the copepods were gently isolated from the filaments using needles, special care being taken not to damage the antennae. Copepods were cleared and mounted using Hoyer's medium, then measured under a microscope with a graded eyepiece, and photographed using a Sony digital camera. Illustrations were prepared with the aid of a drawing tube. Other specimens were stored in 96% alcohol for molecular studies. Some specimens were dehydrated using graded ethanol, sputter-coated with gold, and examined with a Phillips 515 10 kV scanning electron microscope (Amsterdam, The Netherlands) at the Centro Atómico Bariloche, Argentina. Other specimens were dehydrated through a graded ethanol series, critical-point dried and sputter-coated with gold and examined using a JEOL JSM 100 SEM at the Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina. Terminology follows Boxshall & Halsey (2004). All measurements are expressed in micrometres and are presented as the range followed by the mean, with the number of specimens measured in parenthesis. Specimens were deposited in the Colección Nacional de Parasitología, Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina (MACN-Pa). Specimens of *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* (317/1; 317/2; 317/3) deposited by Szidat (1956) in MACN-Pa were examined for comparison.

The 18S rDNA fragment was amplified with primers 18SF (5'-AAG GTG TGM CCT ATC AAC

T-3') (Littlewood & Olson, 2001) and 18SR (5'-TTA CTT CTA AAC GCT C-3') (Song et al., 2008). PCR reactions were performed in a final volume of 25 μ L containing a mixture of: 10–30 ng of DNA extract, 1.5 μ L MgCl₂ (50mM), 0.4 μ L dNTP (25mM), 2.5 μ L PCR-Buffer (10x), 0.3 μ L of each primer (50pmoles/ μ L), 1U Platinum Taq DNA-polymerase (Invitrogen) and ultrapure water to complete the total volume of the reaction. The PCR program consisted of initial denaturation at 95°C for 5 min, 40 amplification cycles (94°C for 30 s, annealing temperatures for 45 s, 72°C for 1 min), and final step at 72°C for 5 min. Negative controls were used to test possible contamination of the reagents. After amplification, the products of the reactions were submitted to electrophoresis in agarose gel and visualized under ultraviolet light and positively amplified samples were purified with Minelute kit (Qiagen®), following the manufacturer directions. Sequencing with the Big-Dye® kit (Applied Biosystems) followed the manufacturer's protocol. The sequencing products were purified with Sephadex G-50 (GE) and sequenced with an ABI 3130 automatic sequencer (Applied Biosystems). DNA sequences were edited in the programs Geneious v.4.5 (<http://www.geneious.com/>, Drummond et al., 2011).

Ergasilidae von Nordmann, 1832

Ergasilus von Nordmann, 1832

Ergasilus yandemontei n. sp.

Syn. *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* Szidat, 1956

Type-host: *Odontesthes hatcheri* Eigenmann (Atheriniformes: Atherinopsidae).

Other hosts: *Percichthys trucha* Valenciennes (Perciformes: Percichthyidae); *Galaxias maculatus* Jenyns (Osmeriformes: Galaxiidae).

Type-locality: Lake Pellegrini (38°42'16.69"S, 67°58'39.98"W), Neuquén River Basin, Neuquén Province, Patagonia, Argentina.

Other locality: Lake Morenito (41°3'25.45"S, 71°30'59.46"W), Limay River Basin, Río Negro Province, Patagonia, Argentina.

Type-material: Holotype: adult female (MACN-Pa 699). Paratypes: 9 female specimens (MACN-Pa 700/1–9).

Comparative material examined: Fifteen specimens in three permanent mounts of ex *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus*: 317/1; 317/2; 317/3.

Site in host: Gill filaments.

ZooBank registration: To comply with the regulations set out in Article 8.5 of the amended 2012 version of the *International Code of Zoological Nomenclature* (ICZN, 2012), details of the new species have been submitted to ZooBank. The Life Science Identifier (LSID) for *Ergasilus yandemontei* n. sp. is urn:lsid:zoobank.org:act: F47889CA-9F66-44F1-BA7F-BEF182095E6F.

Representative DNA sequences: MT969345.

Etymology: The species name is formed as a noun in the genitive case in memory of the late Yan De Monte, a student at the Universidad Nacional del Comahue, who studied the biology of this species in Patagonian Andean lakes.

Description

Adult female. [Based on 10 specimens; Figs. 1, 2]. Mean body length measured from anterior margin of prosome to posterior margin of caudal rami 969–1,065 (1,038) (n = 10). Body comprising prosome and urosome, bearing small sensillae along dorsal cephalic shield (Fig. 2c). Prosome consisting of triangular cephalosome with antennule and antenna visible in dorsal view and 4 pedigerous somites. Cephalosome and first pedigerous somite not fused. Cephalosome longer than wide. Urosoma consisting of 5th pedigerous somite, double genital somite, and 3 free abdominal somites (Figs. 1e, 2e). Double-genital somite barrel-shaped, with ventral surface ornate with spinules and 2 rows of spinules along posterior ventral margin. Free abdominal somites with row of spinules on posteroventral margins, decreasing in width posteriorly; first and second nearly equal in length. Anal somite bipartite, smaller than preceding two. Caudal rami longer than wide, each ramus armed with long medial seta, median lateral seta and 2 smaller setae, spinule rows present ventrally anterior to setae. Egg-sacs 2, long, much longer than wide, each with 2–3 rows of eggs.

Antennule (Figs. 1c, 2c) 6-segmented, tapering distally, armed with simple setae (s) and aesthetascs (ae); setal formula from proximal to distal segments as follows: 1s, 10s, 5s, 3s + 1ae, 2s, 6s + 1ae.

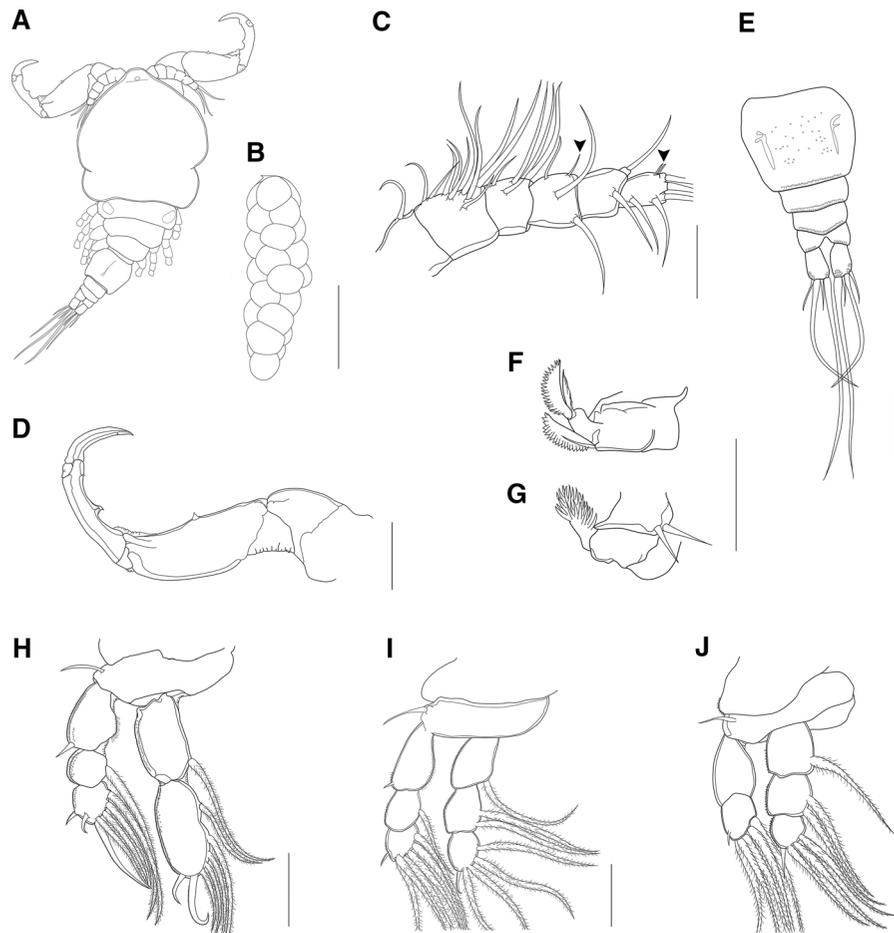


Fig. 1 *Ergasilus yandemontei* n. sp., adult female. A, Dorsal view; B, Egg-sac; C, Antennule; aesthetascs indicated by arrows; D, Antenna; E, Abdomen and caudal rami; F, Mandible; G, Maxillule and maxilla; H, Leg 1; I, Leg 3; J, Leg 4. Scale-bars: A, B, 300 μ m; C, F–J, 50 μ m; D, E, 100 μ m

Antenna (Figs. 1d, 2b) comprising coxobasis, 3-segmented endopod with curved terminal claw. Coxobasis short, widest proximally; membrane between coxobasis and first endopodal segment not inflated. First endopodal segment nearly 3 times longer than coxobasis; sensillum near mid-length on inner margin. Second endopodal segment curved, similar in length to first segment, with a sensillum near mid-length and small distal sensillum. Third endopodal segment small, bearing single seta. Claw with small pit (fossa) distally on concave margin.

Mouthparts (Figs. 1f, g, 2f) comprising mandible, maxilla and maxillule; maxilliped absent. Mandible with 3 blades; anterior delicate, ornamented with teeth on anterior margin, median blades robust, ornamented with teeth on posterior margin. Maxillule with 2 setae.

Maxilla 2-segmented, distal segment with numerous teeth on anterior margin.

Interpodal plates of all legs ornamented with spinules ventrally (Fig. 2d). Swimming legs 1–4 biramous and with separate coxa and basis. Armature of legs is given below.

	Coxa	Basis	Exopod	Endopod
Leg I	0-0	0-1	I-0;0-1;II*-4	0-1;II-5
Leg II	0-0	0-1	I-0;0-1;I-6	0-1;0-2;I-4
Leg III	0-0	0-1	I-0;0-1;I-6	0-1;0-2;I-4
Leg IV	0-0	0-1	0-0;I-5	0-1;0-2;I-3

*Pectinated seta

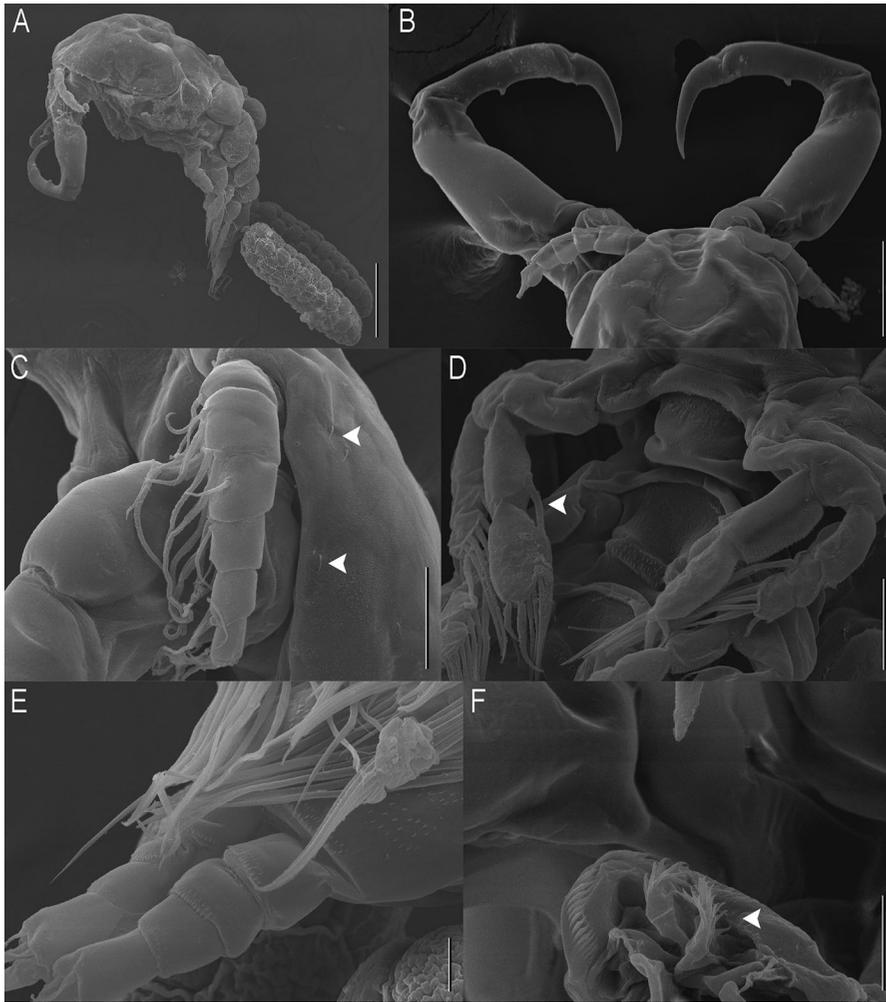


Fig. 2 Scanning electron micrographs of *Ergasilus yandemontei* n. sp., adult female. A, Lateral view of entire female body, carrying egg sacs; B, Antenna and antennule, dorsal view; C, Lateral dorsal view of antennule; *arrows* indicate the small sensilla distributed on the cephalosome; D, Ventral view of interpodal plates ornamented with spinules and legs 1; *arrow* indicates 2-segmented endopod; E, Ventral view of abdomen and caudal rami, ornamented with spinules; F, Mouthparts. *Scale-bars*: A, 200 μ m; B, 100 μ m; C, D, 50 μ m; E, F, 20 μ m

Leg 1 (Figs. 1h, 2d). Coxa lacking spinules; basis with proximal outer seta. Exopod with 3 segments, first segment pilose on inner margin, lacking inner seta, distal spine present on outer margin; second segment with spinules on outer margin, with 1 inner seta, distal spine absent; third segment with spinules distally on outer margin, with 1 pectinate seta and 4 pilose setae, 2 distal spines spinulated. Endopod with 2 segments; first segment with spinules on entire outer margin with 1 seta; second segment with spinules on entire outer margin, with 5 setae and 2 spines, only outer spine spinulated.

Legs 2 and 3 similar (Fig. 1i). Coxa ornamented with spinules; basis lacking spinules, with proximal seta. Exopod with 3 segments; first segment pilose on inner side, with spinules on entire outer margin and distal spine, lacking seta; second segment with spinules on outer margin, with 1 seta, lacking spine; third segment with spinules on outer margin, with 6 setae and 1 spine. Endopod with 3 segments; first segment with spinules on entire outer margin, with 1 seta; second segment with spinules on entire outer margin with 2 setae, distal spine absent; third segment with spinules on entire outer margin with 4 setae and 1 distal spine.

Leg 4 (Fig. 1j). Coxa ornamented with spinules. Basis with external seta. Exopod with 2 segments; first segment not pilose, lacking seta, distal outer spine absent; second segment with 5 setae, distal spine present. Endopod with 3 segments; first segment with spinules on entire outer margin with one seta; second segment with spinules on entire outer margin, with 2 setae; third segment with spinules on entire outer margin, with 3 setae, distal outer spine present.

Leg 5 represented by small lobe with small seta.

Remarks

The present specimens were identified as *Ergasilus* due to several diagnostic characters according to Boxshall & Montú (1997), Boxshall & Halsey (2004) and Suárez-Morales & Santana-Piñeros (2008). These include: (i) biramous leg 4 with 2-segmented exopod and 3-segmented endopod; (ii) 6-segmented antennule; and (iii) antenna with a single claw.

Ergasilus yandemontei n. sp. has several characters shared with other species of the genus in the Neotropics: pinnate seta on the third exopodal segment of the first pair of legs accompanied by 4 pilose setae, 2-segmented first endopod, presence of a single seta on the first antennular segment, triangular cephalothorax not fused with the first pedigerous somite (El-Rashidy & Boxshall, 2002; Muriel-Hoyos et al., 2015; Marques et al., 2017). The interpodal plates of the new species are ornamented with spinules, similar to *E. pitalicus* Thatcher, 1984, *E. leporinidis* Thatcher, 1981, *E. hypophthalmi* Boeger, Martins & Thatcher, 1993, *E. ecuadorensis* El-Rashidy & Boxshall, 2002 and *E. turkayi* Marques, Clebsh, Cordova & Boeger, 2017. Only a small group of species of this genus parasitising freshwater fishes in the Neotropical region, has leg 4 with a 3-segmented endopod, a character shared with the new species from Patagonia: *E. colomesus* Thatcher & Boeger, 1983; *E. pitalicus* Thatcher, 1984; *E. trygonophilus* Domingues & Marques, 2010; and *E. sinefalcatatus* Marques, Boeger & Brasil-Sato, 2015. However, *E. colomesus* differs from the new species by having an inflated membrane between coxa and the first segment endopod of the antenna. The new species can be distinguished from *E. pitalicus* by having a robust antenna, a different setal formula of the antennule, and a pectinated seta in leg 1. *E. trygonophilus* differs from the new species by having leg

1 with a terminal endopodal segment with a rosette-like array of blunt spinules and *E. sinefalcatatus* can be easily differentiated by the presence of a robust spiniform process on the coxae of legs 2, 3 and 4.

Based on body shape and morphology of the legs and antennae, *Ergasilus yandemontei* n. sp. shows greatest similarity to *E. turkayi*, described from the characid *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003 from River Paragua, Bolivia. However, it can be differentiated by: (i) the number of setae and aesthetascs in the antennule; (ii) the lack of seta on the coxobasis of the antenna; (iii) leg 4 with 3-segmented endopod; and (iv) the lack of a dorsal pseudopericulum in the anal somite, a structure which has been reported only for *E. turkayi*.

The new species differs from *Ergasilus sieboldi*, the only species of *Ergasilus* that has been cited from freshwater fish in Patagonia, in the possession of (i) a more robust sensilla near mid-length of the first endopodal segment and on the second endopodal segment of the antenna; (ii) a single seta on the first segment of the antennule, and aesthetascs in segments 4 and 6 (vs 3 setae on the first segment in *E. sieboldi*); and (iii) a 2-segmented endopod of leg 1, and a pinnate seta on the exopod of the first pair of legs.

Specimens of *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* deposited by Szidat (1956) in MACN-Pa were examined and showed no differences from specimens of *Ergasilus yandemontei* n. sp. (Fig. 3).

Discussion

The new species described herein shares several characters with a regional monophyletic group of the genus *Ergasilus* described from the Amazon River Basin (Engers et al., 2000), suggesting a common origin and regional dispersal and isolation processes (Muriel-Hoyos et al., 2015).

In all cases, copepods were found attached to the gills of the host, the most common site of infection among ergasilids. The presence of *Ergasilus yandemontei* n. sp. in fish species belonging to different orders (Atheriniformes, Galaxiformes and Perciformes) indicates that these hosts offer adequate conditions for the parasite and highlights its low host specificity, as in other *Ergasilus* spp. (Jiménez-García & Suárez-Morales, 2017).

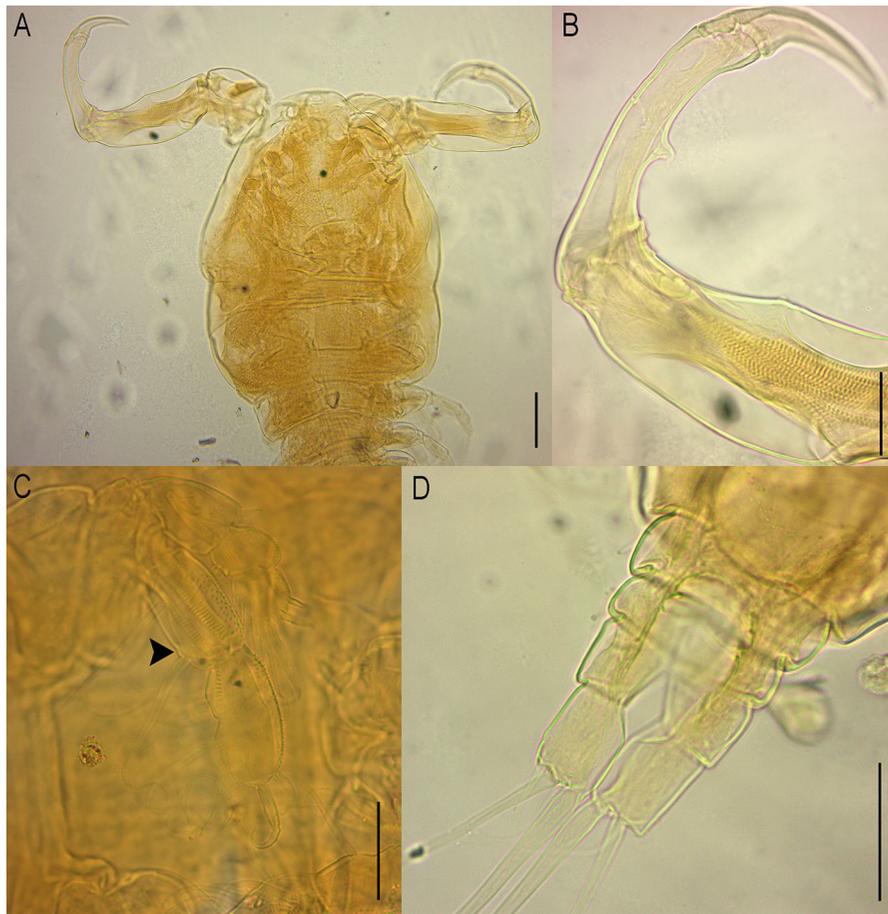


Fig. 3 *Ergasilus sieboldi* var. *patagonicus* deposited by Szidat (1956) in Colección Nacional de Parasitología of the Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN-Pa 317/1; 317/2; 317/3). A, Ventral view of cephalosome; B, Antenna; C, Leg 1; arrow indicates 2-segmented endopod; D, Caudal rami, dorsal view. Scale-bars: A, 100 μ m; B–D, 50 μ m

The possible occurrence of the Eurasian copepod *E. sieboldi* on other continents has been reported in some surveys (Szidat, 1956; Johnson & Rogers, 1973). However, according to Kabata (1979), these suggestions could not be confirmed due to the lack of sufficiently convincing evidence. In particular, in Argentina *E. sieboldi* var. *patagonicus* described from Lake Pellegrini should be considered a synonym of the new species described herein, as there were no morphological differences between specimens of *E. sieboldi* var. *patagonicus* from the Colección de Parasitología del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Buenos Aires, Argentina and specimens of *Ergasilus yandemontei* n. sp. The records of *Ergasilus* sp. parasitising fishes from Patagonian freshwater environments in Neuquén,

Río Negro and Chubut provinces probably correspond to *E. yandemontei*.

In recent years, fish parasitological research has increased mainly in Brazil and Mexico, while other Latin American countries have rich biodiversity but lack the resources necessary to perform biodiversity surveys (Luque & Poulin, 2007). The parasitic copepod fauna is still underestimated, and there is a great potential for the discovery of new species and new records of parasitic crustaceans in the Neotropical region (Suárez Morales & Santana Piñeros, 2008; Luque et al., 2013). *Ergasilus yandemontei* n. sp. is the first species described from Patagonian freshwater environments. Further studies are needed to confirm the identity of the specimens parasitising fishes from other environments in Patagonia.

Funding This study was funded by the following projects: “Invasiones ocultas: Los parásitos y la introducción de peces en la cuenca del Río Negro”. CONICET. PIP 2015-2017 GI. “Parasitismo en ecosistemas patagónicos: invasiones y zoonosis. Universidad Nacional del Comahue”. UNCo B/225.

Data availability statement All data generated or analysed during this study are included in this published article.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval All applicable institutional, national and international guidelines for the care and use of animals were followed. Sampling was carried out with permission from the Provincial and Country authorities of the Neuquén and Río Negro provinces; and with the permission from the authorities of Subsecretaría de Medio Ambiente de la Municipalidad de San Carlos de Bariloche (N° 108 AP-16).

References

- Alarcos, A. J., & Etchegoin, J. A. (2010). Parasite assemblages of estuarine-dependent marine fishes from Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires Province, Argentina). *Parasitology Research*, *107*, 1083–1091.
- Boxshall, G. A., & Halsey, S. H. (2004). *An introduction to copepod diversity*. London: The Ray Society.
- Boxshall, G. A., & Montú, M. A. (1997). Copepods parasitic on Brazilian coastal fishes: a handbook. *Nauplius*, *5*, 1–225.
- Boxshall, G. A., & Defaye, D. (2008). Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, *595*, 195–207.
- Chemes, S. B., & Gervasoni, S. H. (2013). Gill parasites of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Pisces; Curimatidae; Prochilodontinae) in the Middle Paraná System (Argentina). *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, *22*, 619–622.
- Chemes, S. B., & Takemoto, R. M. (2014). Nuevos registros de ectoparásitos en peces pimelódidos (Siluriformes) del Paraná Medio (Argentina). *Revista Argentina de Parasitología*, *2*, 24–30.
- Drummond, A. J., Ashton, B., Buxton, S., Cheung, M., Cooper, A., Duran, C., et al. (2011). *Geneious v5.4*. <http://www.geneious.com>
- El-Rashidy, H., & Boxshall, G. A. (1999). Ergasilid copepods (Poecilostomatoida) from the gills of primitive Mugilidae (grey mullets). *Systematic Parasitology*, *42*, 161–186.
- El-Rashidy, H. H., & Boxshall, G. A. (2002). New species and new records of *Ergasilus* Nordmann (Copepoda: Ergasilidae) from the gills of grey mullet (Mugilidae). *Systematic Parasitology*, *51*, 37–58.
- Engers, K. B., Boeger, W. A., & Brandão, D. A. (2000). *Ergasilus thatcheri* n. sp. (Copepoda, Poecilostomatoida, Ergasilidae) from the gills of *Rhamdia quelen* (Teleostei, Siluriformes, Pimelodidae) from Southern Brazil. *Journal of Parasitology*, *86*, 945–947.
- Flores, V., Semenas, L., Rauque, C., Vega, R., Fernandez, V., & Lattuca, M. (2016). Macroparasites of silversides (Atherinopsidae: *Odontesthes*) in Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *87*, 919–927.
- Jiménez-García, M. I., & Suárez-Morales, E. (2017). Complementary description of *Ergasilus arthrosis* Roberts, 1969 (Copepoda: Poecilostomatoida: Ergasilidae), a new parasite of cichlid teleosts in southeast Mexico. *Systematic Parasitology*, *94*, 81–90.
- Johnson, S. K., & Rogers, W. A. (1973). Distribution of the Genus *Ergasilus* in Several Gulf of Mexico drainage basins. *Bulletin Agricultural Experiment Station Auburn University*, *445*, 1–74.
- Kabata, Z. (1979). *Parasitic Copepoda of British Fishes*. London: The Ray Society.
- Kearn, G. C. (2004). *Leeches, lice and lampreys. A natural history of skin and gill parasites of fishes*. The Netherlands: Springer.
- Littlewood, D. T. J., & Olson, P. (2001). Small subunit rDNA and the Platyhelminthes: signal, noise, conflict and compromise. In D. T. J. Littlewood & Bray, R. A. (Eds.), *Interrelationships of the Platyhelminthes* (pp. 262–278). London: Taylor and Francis Publishing Co.
- Luque, J. L., & Poulin, R. (2007). Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. *Parasitology*, *134*, 865–878.
- Luque, J. L., Vieira, F. M., Takemoto, R. M., Pavanelli, G. C., & Eiras, J. C. (2013). Checklist of Crustacea parasitizing fishes from Brazil. *Checklist*, *9*, 1449–1470.
- Marques, T. M., Clebsh, L., Córdova, L., & Boeger, W. A. (2017). *Ergasilus turkayi* n. sp. (Copepoda, Cyclopoida, Ergasilidae): a gill parasite of *Serrasalmus hollandi* Jégu, 2003 (Characiformes, Serrasalminidae) from the Paragua River. *Bolivia. Nauplius*, *25*, 1–6.
- Modenutti, B. E., & Balseiro, E. G. (1989). Presencia de *Ergasilus sieboldi* en el plancton de un lago Andino Argentino. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso*, *20*, 29–30.
- Montes, M. M., & Martorelli, S. R. (2015). An ecological and comparative analysis of parasites in juvenile *Mugil liza* (Pisces, Mugilidae) from two sites in Samborombón bay, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia*, *105*, 403–410.
- Montes, M. M., & Martorelli, S. R. (2017). A Bayesian analysis of the parasitic ecology in *Jenynsia multidentata* (Pisces: Anablepidae). *Iheringia, Série Zoologia*, *107*, 1–10.
- Muriel-Hoyos, F., Santana-Piñeros, A. M., Cruz-Quintana, Y., & Suárez-Morales, E. (2015). A new species of *Ergasilus* Nordmann, 1832 (Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae) from *Bryconops giacopinii* Fernández-Yépez (Characidae) in the Vichada River Basin, Colombia. *Systematic Parasitology*, *92*, 241–249.
- Ortubay, S., Semenas, L. G., Úbeda, C. A., Quaggiotto, A., & Viozzi, G. (1994). *Catálogo de peces dulceacuicolas de la Patagonia Argentina y sus parásitos metazoos*. San Carlos de Bariloche: Dirección de Pesca, Subsecretaría de Recursos Naturales de la provincia de Río Negro.
- Piasecki, W., Goodwin, A. E., Eiras, J. C., & Nowak, B. F. (2004). Importance of Copepoda in freshwater Aquaculture. *Zoological Studies*, *43*, 193–205.

- Rosim, D. F., Boxshall, G. A., & Ceccarelli, P. S. (2013). A novel microhabitat for parasitic copepods: A new genus of Ergasilidae (Copepoda: Cyclopoida) from the urinary bladder of a freshwater fish. *Parasitology International*, *62*, 347–354.
- Ruiz, A. E. (2007). *Biología del Pejerrey Patagónico en el embalse Florentino Ameghino, Chubut, Argentina*. Córdoba: Editorial Científica Universitaria Universitas.
- Song, Y., Wang, G. T., Yao, W. J., Gao, Q., & Nie, P. (2008). Phylogeny of freshwater parasitic copepods in the Ergasilidae (Copepoda: Poecilostomatoida) 190 based on 18S and 28S rDNA sequences. *Parasitology Research*, *102*, 299–306.
- Suárez-Morales, E., & Santana-Piñeros, A. M. (2008). A new species of *Ergasilus* (Copepoda: Cyclopoida: Ergasilidae) from coastal fishes of the Mexican Pacific. *Folia Parasitologica*, *55*, 224–230.
- Szidat, L. (1956). Über die Parasitenfauna von *Percichthys trucha* (Cuv. & Val.) Girard del patagonischen Gewässer und die Beziehungen des Wirtsfisches und seiner Parasiten zur palaarktischen Region. *Archiv für Hydrobiologie*, *51*, 542–577.
- Taborda, N. L., Paschoal, F., & Luque, J. L. (2016). A new species of *Ergasilus* (Copepoda: Ergasilidae) from *Geophagus altifrons* and *G. argyrostictus* (Perciformes: Cichlidae) in the Brazilian Amazon. *Acta Parasitologica*, *61*, 549–555.
- Varella, A. M. B., Morey, G. A. M., & de Oliveira Malta, J. C. (2019). *Ergasilus tipurus* n. sp. (Copepoda: Ergasilidae), A parasite of Brazilian Amazon fish species. *Acta Parasitologica*, *64*, 187–194.
- Viozzi, G., Semenas, L., Brugni, N., & Flores, V. (2009). Metazoan Parasites of *Galaxias maculatus* (Osmeriformes: Galaxiidae) from Argentinean Patagonia. *Comparative Parasitology*, *76*, 229–239.

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.