



**Efecto de los parásitos sobre el comportamiento y la sobrevivencia del anfípodo *Hyalella patagonica* en Patagonia, Argentina.**



Tesista: **Noelia Elisabet Figueroa**

Director: **Carlos Alejandro Rauque**

Codirectora: **Verónica Roxana Flores**

TRABAJO FINAL PARA OPTAR AL TÍTULO DE LICENCIADA EN BIOLOGÍA

JUNIO 2022

Centro Regional Universitario Bariloche - Universidad Nacional del Comahue

**Laboratorio de Parasitología (LAPAR) INIBIOMA (UNCo-CONICET)**

## ÍNDICE GENERAL

<b>RESUMEN</b> .....	<b>1</b>
<b>PALABRAS CLAVE</b> .....	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>2</b>
<b>KEYWORDS</b> .....	<b>2</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	<b>3</b>
Generalidades de la interacción parásito-hospedador:.....	3
Especie hospedadora: .....	7
Especies parásitas: .....	8
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>10</b>
Objetivo general .....	10
Objetivos parciales.....	10
<b>3. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	<b>12</b>
Área de estudio.....	12
Procesamiento de los anfípodos .....	14
A. Efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos .....	15
B. Influencia de los acantocéfalos sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales químicas de un depredador .....	16
Sin señales químicas del depredador .....	16
Con señales químicas del depredador .....	19
C. Efecto de los acantocéfalos sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo <i>H. patagonica</i> .....	20
Análisis de los datos .....	20
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>21</b>
A. Efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos.....	21
B. Influencia de los acantocéfalos sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales químicas de un depredador .....	24
Fototaxismo con señales de depredador.....	31
Distribución vertical sin señales de depredador .....	33
Distribución vertical con señales de depredador .....	35
Agarre sin señales de depredador .....	36
Agarre con señales del depredador .....	38

C. Efecto de los acantocéfalos sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo <i>H. patagonica</i> .....	40
Verano .....	40
Invierno .....	41
<b>5. DISCUSIÓN.....</b>	<b>46</b>
A. Efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos.....	46
B. Influencia de los acantocéfalos sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales químicas de un depredador .....	48
Alteración del comportamiento .....	48
Efecto de los depredadores.....	49
C. Efecto de los acantocéfalos sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo <i>H. patagonica</i> .....	51
<b>6. CONCLUSIONES.....</b>	<b>53</b>
<b>7. BIBLIOGRAFÍA.....</b>	<b>54</b>
<b>8. AGRADECIMIENTOS: .....</b>	<b>61</b>

## ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Datos de los anfípodos del lago Mascardi utilizados para las experiencias de sobrevivencia en verano. ....	21
Tabla 2: Modelo lineal generalizado de la sobrevivencia de <i>H. patagonica</i> del lago Mascardi en verano. ....	23
Tabla 3: Número de anfípodos de acuerdo al grado de madurez sexual utilizados para las experiencias de comportamiento en verano e invierno. ....	24
Tabla 4: Categorías de infección de los anfípodos del lago Mascardi utilizados para las experiencias de comportamiento en verano e invierno. ....	24
Tabla 5: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascardi en verano. ....	25
Tabla 6: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascardi en invierno. ....	26
Tabla 7: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascardi en verano, luego de agregar señales químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> . ....	27
Tabla 8: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, luego de agregar señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> . ....	28
Tabla 9: Modelo lineal generalizado para el fototaxismo de los anfípodos del lago Mascardi en verano sin señales químicas del depredador. Los valores significativos se indican con *. ....	29
Tabla 10: Modelo lineal generalizado para el fototaxismo de los anfípodos del lago Mascardi en invierno sin señales químicas del depredador. ....	30
Tabla 11: Modelo lineal generalizado para el fototaxismo de los anfípodos del lago Mascardi en verano, luego de agregar sustancias químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> . ....	31
Tabla 12: Modelo lineal generalizado para el fototaxismo de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, luego de agregar sustancias químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> . ..	32
Tabla 13: Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en verano, sin señales químicas del depredador. ....	33
Tabla 14: Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, sin señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> . . ....	34
Tabla 15: Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en verano, luego de agregar sustancias químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> . ....	35
Tabla 16: Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, luego de agregar sustancias químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> . ....	36

Tabla 17: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascardi en verano, sin señales químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> . .....	<b>37</b>
Tabla 18: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, sin señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> . .....	<b>38</b>
Tabla 19: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascardi en verano, luego de agregar sustancias químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> . .....	<b>39</b>
Tabla 20: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, luego de agregar sustancias químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> . .....	<b>40</b>
Tabla 21: Correlación de rasgos comportamentales en anfípodos sanos e infectados en verano. Se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman R y los de valores de probabilidad ( <i>P</i> ) entre paréntesis. ....	<b>42</b>
Tabla 22: Correlación de rasgos comportamentales en anfípodos sanos e infectados en invierno. Se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman R y los de valores de probabilidad ( <i>P</i> ) entre paréntesis. ....	<b>47</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1: ciclo de vida del nematode <i>Hedruris suttonae</i> y de los acantocéfalos <i>Pseudocorynosoma enrietti</i> y <i>Acanthocephalus tumescens</i> . .....	9
Figura 2: ubicación de la bahía Verde en el lago Mascardi. ....	13
Figura 3: aspecto de la bahía Verde del lago Mascardi. ....	13
Figura 4: recolección de anfípodos con tamices en la bahía Verde del Lago Mascardi. ....	14
Figura 5: tubo Eppendorf conteniendo un ejemplar de <i>Hyaella patagonica</i> infectado con <i>Pseudocorynosoma enrietti</i> . ....	15
Figura 6: disposición de los tubos ubicados en la grilla diferenciando cuatro zonas para medir la actividad de los anfípodos. ....	17
Figura 7: disposición de los tubos para medir el fototaxismo de los anfípodos. ....	18
Figura 8: disposición de los tubos en la gradilla para medir la distribución vertical de los anfípodos. ....	18
Figura 9: agarre de los anfípodos a la vegetación flotante en el tubo de ensayo. ....	19
Figura 10: larvas parásitas registradas en los anfípodos: A) <i>Acanthocephalus tumescens</i> , B) <i>Pseudocorynosoma enrietti</i> , C) <i>Hedruris suttonae</i> . ....	22
Figura 11: sobrevivencia de los anfípodos en verano de acuerdo a la categoría de infección. Mediana, cuartiles y rango. ....	23
Figura 12: actividad de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	25
Figura 13: actividad de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	26
Figura 14: actividad de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	27
Figura 15: actividad de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	28
Figura 16: fototaxismo de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	29
Figura 17: fototaxismo de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	30
Figura 18: fototaxismo de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	31
Figura 19: fototaxismo de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	32

Figura 20: distribución vertical de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>33</b>
Figura 21: distribución vertical de los anfípodos sin señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>34</b>
Figura 22: distribución vertical de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>35</b>
Figura 23: distribución vertical de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>36</b>
Figura 24: agarre de los anfípodos sin señales químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>37</b>
Figura 25: agarre de los anfípodos sin señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>38</b>
Figura 26: agarre de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Chloephaga picta</i> de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>39</b>
Figura 27: agarre de los anfípodos con señales químicas del depredador <i>Oncorhynchus mykiss</i> de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango. ....	<b>40</b>
Figura 28: correlación de rasgos comportamentales para los anfípodos sanos, infectados con <i>Pseudocorynosoma enrietti</i> , e infectados con <i>Pseudocorynosoma enrietti</i> y <i>Acanthocephalus tumescens</i> en verano. ....	<b>43</b>
Figura 29: Correlación de rasgos comportamentales para los anfípodos sanos, infectados con <i>Pseudocorynosoma enrietti</i> , e infectados con <i>Acanthocephalus tumescens</i> en invierno. ....	<b>45</b>

## RESUMEN

En Patagonia, el anfípodo *Hyaella patagonica* es infectado por los acantocéfalos *Acanthocephalus tumescens* y *Pseudocorynosoma enrietti* y por el nematode *Hedruris suttonae*. Los objetivos del presente estudio fueron evaluar: A. El efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos; B. La influencia de los acantocéfalos *P. enrietti* y *A. tumescens* sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales de un depredador; C. El efecto de los acantocéfalos *P. enrietti* y *A. tumescens* sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo *H. patagonica*. Dado que los valores de infección varían para cada especie parásita en los anfípodos durante el año, éstos se colectaron en verano y en invierno en la bahía Verde (lago Mascaradi). Posteriormente los anfípodos fueron llevados vivos al laboratorio y mantenidos en condiciones controladas de fotoperiodo y temperatura. Finalizados los experimentos todos los individuos fueron examinados bajo óptica registrándose el estado de desarrollo y longitud de los anfípodos y el estatus de infección. Los resultados mostraron que la sobrevivencia fue afectada de manera negativa sólo por el nematode *H. suttonae*. Los anfípodos infectados con el acantocéfalo *P. enrietti* presentaron tres rasgos del comportamiento alterados, mientras que los infectados con *A. tumescens* presentaron alterada sólo la distribución vertical. Las señales de los depredadores indujeron un comportamiento antidepredatorio en los anfípodos sanos e infectados. Ambas especies de acantocéfalos alteraron las correlaciones de rasgos de los anfípodos de manera diferencial.

**PALABRAS CLAVE:** Acanthocephala, alteración del comportamiento, correlación de rasgos comportamentales, *Hedruris suttonae*, parasitismo, sobrevivencia



## **ABSTRACT**

In Patagonia, the amphipod *Hyalella patagonica* is infected by the acanthocephalans *Acanthocephalus tumescens* and *Pseudocorynosoma enrietti* and by the nematode *Hedruris suttonae*. The aims of the present study were to evaluate: A. The effect of the presence of the parasites on the survival of the amphipods; B. The influence of the acanthocephalans *P. enrietti* and *A. tumescens* on amphipod behavior in presence and absence of chemical cues from a predator; C. The effect of the acanthocephalans *P. enrietti* and *A. tumescens* on the correlation traits of the amphipod *H. patagonica*. Since the infection values vary for each parasite species in the amphipods during the year, they were collected in summer and winter from Verde Bay (Lake Mascardi). Posteriorly, amphipods were brought alive to the laboratory and kept under controlled conditions of photoperiod and temperature. At the end of the experiments, all the individuals were examined under optics, recording the stage of development and length of amphipods, and infection status. The results show that survival was negatively affected only by the nematode *H. suttonae*. Amphipods infected with the acanthocephalan *P. enrietti* showed three altered behavioral traits, while those infected with *A. tumescens* showed only altered vertical distribution. Predator cues induced antipredator behavior in uninfected and infected amphipods. Both acanthocephalan species altered amphipod correlation traits differentially.

**KEYWORDS:** Acanthocephala, altered behavior, correlation behavior traits, *Hedruris suttonae*, parasitism, survival

## 1. INTRODUCCIÓN

### **Generalidades de la interacción parásito-hospedador:**

El parasitismo constituye la forma de vida más exitosa sobre la tierra ya que cada especie de vida libre tiene en general más de una especie parásita asociada y ha aparecido múltiples veces en la evolución de manera independiente en varios taxones (Windsor, 1998; Palm y Klimpel, 2007; Poulin, 2011). Los parásitos forman parte de la biodiversidad oculta, dado que su forma de vida los hace inconspicuos, por lo que son generalmente ignorados en estudios ecológicos (Minchella y Scott, 1991; Hudson *et al.*, 2006; Frainer *et al.*, 2018). Los parásitos presentan ciclos de vida complejos, que se definen como una secuencia de estados del desarrollo que ocurren en el transcurso de la vida de un organismo. Se denomina hospedador intermediario a los organismos que son parasitados por larvas y hospedador definitivo a los que son parasitados por adultos, ocurriendo en ellos la reproducción sexual del parásito. Los estados del desarrollo pueden ocurrir en el ambiente como larvas de vida libre, dentro o sobre uno o más hospedadores. Estos hospedadores deben ser infectados en una secuencia específica hasta alcanzar el hospedador definitivo donde ocurre la madurez sexual del parásito (Loker y Hofkin, 2015). El pasaje de un hospedador a otro se denomina transmisión, la cual es facilitada a través de diferentes mecanismos (Loker y Hofkin, 2015). Algunos mecanismos que facilitan la transmisión de los parásitos incluyen alteración de la morfología y del comportamiento de su hospedador intermediario (Poulin, 2010). Los parásitos además de alterar la sobrevivencia de los hospedadores, pueden afectar el crecimiento, la alimentación, la movilidad, el apareamiento, la fecundidad y la respuesta a los factores de estrés (Poulin, 2010; Giari *et al.*, 2020). Además de los efectos moduladores sobre el tamaño y la dinámica de la población hospedadora, los parásitos afectan la estructura de la comunidad y las redes alimentarias de diferentes maneras: aumentando la susceptibilidad de los hospedadores a la depredación, cambiando cuantitativa y cualitativamente la dieta del hospedador y/o modificando las interacciones competitivas. Los factores de estrés inducidos por el hombre, como el cambio climático, la contaminación y la introducción de especies que afectan el equilibrio hospedador-parásito, pueden aumentar o reducir los efectos de la infección en los hospedadores y los ecosistemas (Giari *et al.*, 2020).

Entre los diversos efectos del parasitismo sobre los hospedadores, se pueden señalar aquellos referidos a la sobrevivencia del hospedador intermediario y a la modificación de su comportamiento, haciéndolos más vulnerables a la depredación por parte de su hospedador definitivo, de manera de aumentar la eficiencia de la transmisión. El efecto del parasitismo sobre la sobrevivencia de los hospedadores intermediarios ha sido experimentalmente demostrado en pocos estudios y está asociado a la virulencia del parásito (Poulin, 2010). La disminución de la sobrevivencia de los hospedadores infectados no sería beneficioso para el parásito, dado que se interrumpe su ciclo de vida. Los individuos parasitados son en general malos competidores porque están debilitados por las infecciones, lo que se traduce en una disminución de la sobrevivencia, por lo que el efecto de la infección del hospedador puede representar un equilibrio entre la virulencia y la transmisión al próximo hospedador en el ciclo de vida (Seppälä *et al.*, 2013). Algunos ejemplos de reducción de la sobrevivencia en ambientes acuáticos, pueden mencionarse para el anfípodo *Paracalliope fluviatilis* infectado con los digeneos *Coitocaecum parvum*, *Maritrema poulini* y *Microphallus* sp. (Rauque *et al.*, 2011; Friesen *et al.*, 2017), para el caracol *Potamopyrgus antipodarum* infectado por el digeneo *Notocotylus gippyensis* (Jokela *et al.*, 1999), y para la almeja *Cerastoderma edule* parasitada con el digeneo *Gymnophallus choledochus* (Thieltges, 2006). Estos estudios coinciden en que hay una fuerte relación entre la alta intensidad de infección del parásito y la disminución de la sobrevivencia del hospedador. Además, suele ser necesario que existan efectos o estresores secundarios tales como modificaciones ambientales para que ocurran eventos de mortalidad (Friesen *et al.*, 2017).

El comportamiento de los animales se puede definir por medio de la estructura o las consecuencias del mismo (Martin y Bateson, 2009). La estructura del comportamiento es la apariencia de la forma física o temporal de un patrón de conducta, que incluye las posturas y los movimientos del sujeto. Las consecuencias son los efectos de la conducta sobre el ambiente, otros individuos o sobre sí mismo (Martin y Bateson, 2009). La mayoría de los estudios de alteraciones del comportamiento son descriptos en términos de sus consecuencias como por ejemplo escapar de un depredador o búsqueda de comida. Los primeros estudios empíricos que reportaron alteración del comportamiento de hospedadores infectados fueron realizados en los años 70', e indicaron que la infección por acantocéfalos puede provocar una conducta alterada respecto de los no infectados, así también como una

coloración anormal de los anfípodos, haciéndolos más susceptibles a la depredación por el hospedador definitivo (Hindsbo, 1972; Holmes y Bethel, 1972). A partir de esos estudios, la alteración del comportamiento de los hospedadores ha sido documentada en cientos de especies de casi todos los grupos parásitos y hospedadores (Moore, 2002; Bakker *et al.*, 2017). Existen tres hipótesis sobre alteración del comportamiento, la primera indica que el parásito altera el comportamiento del hospedador de manera que aumenta su transmisión al siguiente hospedador. Esta hipótesis es una interpretación clásica de manipulación adaptativa, dado que beneficia la transmisión del parásito, existiendo en el genoma del parásito genes para la modificación del comportamiento (Cézilly *et al.*, 2010; Poulin, 2010; Friesen *et al.*, 2017). Sin embargo, existe un fino balance entre la alteración del comportamiento del hospedador y el costo que implica para el parásito dado que aumenta su mortalidad debido al ataque del sistema inmune del hospedador (Poulin, 2010). La segunda hipótesis plantea que el hospedador responde a la infección a fin de eliminar al parásito lo que resulta en alteraciones en su comportamiento. La tercera hipótesis, implica que los cambios en el comportamiento son simplemente un subproducto de la patología o de otros aspectos de la infección que, por casualidad y bajo ciertas circunstancias, tienen resultados positivos para la transmisión del parásito (Poulin, 2010). Las modificaciones del comportamiento son consecuencia de alteraciones fisiológicas inducidas por el parásito al capturar o liberar biomoléculas que controlan el comportamiento del hospedador (Adamo *et al.*, 2002). Por ejemplo, el digeneo *Microphallus papillorobustus* se enquista en el sistema nervioso de los anfípodos, y por lo tanto está bien ubicado para modificar el comportamiento del hospedador produciendo o regulando neurotransmisores como serotonina, dopamina y octopamina (Helluy y Thomas, 2003). Las alteraciones neurofarmacológicas de las vías de la serotonina y la dopamina producen efectos complejos sobre el comportamiento de los hospedadores infectados. La evidencia sugiere que cambios en la vía de la serotonina del hospedador, conducen a un aumento del fototaxismo tanto de animales sanos como de infectados (Helluy y Holmes, 1990; Tain *et al.*, 2006; 2007). Se ha demostrado que la serotonina induce cambios relativamente específicos de comportamiento en otros crustáceos (Huber, 2005). Las alteraciones en el comportamiento, pueden implicar por ejemplo la variación en el tiempo que un animal pasa en un microhábitat particular, la perturbación de los tropismos básicos del hospedador (la respuesta a la luz, a la

gravedad, a la profundidad o a la humedad), la reacción a los estímulos de amenaza (las perturbaciones asociadas con objetos en movimiento, o a la percepción de señales químicas del hospedador), o a cambios en los niveles de actividad (Moore, 2002). En estudios realizados en los anfípodos *Gammarus roeseli* y *G. pulex* infectados con el acantocéfalo *Polymorphus minutus*, que utiliza como hospedadores definitivos a diversas especies de anátidos, se observaron cambios de comportamiento en relación al geotaxismo y en la capacidad de sujeción de los anfípodos a la vegetación flotante (Bauer *et al.*, 2005). En estos casos se pudo establecer que los individuos infectados nadan más arriba en la columna de agua y permanecen mayor tiempo sujetos a la vegetación flotante, aumentando su probabilidad de ser depredados por aves acuáticas. Cabe destacar que la magnitud del efecto es diferente entre ambas especies de anfípodos, siendo más fuertes en *G. pulex* que en *G. roeseli* (Bauer *et al.*, 2005). La capacidad de sujeción a la vegetación flotante también fue alterada para *G. lacustris* infectado experimentalmente con el acantocéfalo de anátidos, *Polymorphus paradoxus* (Bethel y Holmes, 1974; Helluy y Holmes, 1990; Maynard *et al.*, 1996). Por otra parte, la infección con el acantocéfalo *Pomphorhynchus laevis* en *G. pulex* y *G. roeseli* produjo alteraciones sólo en el fototaxismo de *G. pulex*, mostrando fotofilia, lo que se traduce en un aumento de la depredación por peces (Bauer *et al.*, 2000). Adicionalmente se ha demostrado que algunas alteraciones observadas en anfípodos infectados con acantocéfalos, son diferentes dependiendo del estadio larval (Dianne *et al.*, 2011). Por ejemplo, *G. pulex* infectado por estados larvales avanzados (cistacanto) de *P. minutus*, es inducido a una geotaxis negativa exponiendo al anfípodo a la depredación; sin embargo, la infección por los primeros estados larvales (acantela), induce una geotaxis positiva, lo que protegería a los anfípodos de la depredación por aves (Bailly *et al.*, 2018).

Numerosos estudios han mostrado evidencias de cambios de comportamiento del hospedador causado por los parásitos infiriendo que los mismos aumentan la transmisión (Bakker *et al.*, 2017), sin embargo, pocos estudios han evaluado el efecto de la infección sobre el comportamiento antidepredatorio. Por ejemplo, la infección con el acantocéfalo *Echinorhynchus borealis* afecta el comportamiento antidepredatorio del anfípodo bentónico *Pallasea quadrispinosa* (Benesh *et al.*, 2008). En este sistema, tanto los anfípodos sanos como los infectados mostraron un comportamiento similar, pero cuando se colocaron en agua acondicionada con

señales químicas de depredador, los crustáceos parasitados pasaron menos tiempo escondidos, haciéndose más visibles y vulnerables a la depredación que los individuos sanos. Por lo tanto, las alteraciones de comportamiento inducidas por algunos parásitos pueden ser sutiles y fácilmente inadvertidas, observables sólo en presencia del depredador (Benesh *et al.*, 2008).

Otro aspecto a considerar sobre la alteración del comportamiento, es la modificación de más de un rasgo comportamental, cuya sinergia puede producir mayor eficiencia en la transmisión del parásito, o puede aumentar su especificidad, al hacer que un hospedador intermediario sea más susceptible a la depredación por los hospedadores definitivos adecuados y menos susceptible a la depredación por depredadores inadecuados (Poulin, 2010). Este enfoque, que incluye observar conjuntos de rasgos de comportamiento relacionados simultáneamente como por ejemplo una correlación directa entre la actividad y el fototaxismo, o entre el fototaxismo y la distribución vertical entre otras (Coats *et al.*, 2010), está asociado con el hecho de que algunos rasgos están estrechamente correlacionados y por lo tanto existe un mecanismo de control subyacente común (Cézilly y Perrot Minnot, 2010). La consistencia en el comportamiento entre individuos (repetición de un comportamiento frente al mismo estímulo) y la correlación entre un conjunto de rasgos de comportamiento, se conocen como “personalidad animal” (Coats *et al.*, 2010). Las relaciones entre los rasgos del comportamiento del hospedador pueden ser los objetivos de los parásitos pudiendo éstos reforzar, revertir o romper la asociación entre los rasgos del hospedador (Coats *et al.*, 2010; Poulin, 2010; Thomas *et al.*, 2010). Las interacciones entre los rasgos de los individuos sanos representan el comportamiento normal el cual puede ser comparado con el comportamiento de los individuos infectados. En algunos casos, la alteración de los rasgos en los individuos parasitados puede no ser detectada al analizar los valores promedio, sin embargo la asociación entre rasgos de comportamiento puede ser alterada (Poulin, 2010).

### **Especie hospedadora:**

Los anfípodos son crustáceos malacostracos, que incluyen alrededor de 7.000 especies, con una distribución en ambientes acuáticos muy diversos (principalmente marinos aunque también de agua dulce) e incluso algunas pocas

especies en ambientes terrestres (Peralta, 2001). En los ecosistemas de agua dulce, juegan un papel ecológico clave y tienen gran importancia para la comunidad bentónica dado que se alimentan principalmente de diatomeas del perifiton (Trochine *et al.*, 2021) y aportan fosfatos y amonio soluble a través de la excreción (Giorgi y Tiraboschi, 1999). Dada su amplia distribución, y gran abundancia juegan un rol importante en la trama trófica de estos ecosistemas, siendo una fuente de alimento muy importante para otros invertebrados, peces y aves (Peralta, 2001, Giari *et al.*, 2020), por lo que resulta un excelente hospedador intermediario (Loker y Hofkin, 2015). A nivel mundial, la importancia de los parásitos y la necesidad de incluirlos en los estudios ecológicos ha sido cada vez más reconocida en las últimas dos décadas por ecólogos y biólogos conservacionistas (Giari *et al.*, 2020).

### **Especies parásitas:**

En América del Sur, los estudios sobre los efectos del parasitismo en crustáceos son escasos y se han realizado principalmente en cangrejos de estuario y marinos infectados por acantocéfalos y digeneos, presentando alteraciones morfológicas (Martorelli, 1989), fisiológicas y comportamentales (Pulgar *et al.*, 1995; Haye y Ojeda, 1998; Rojas y Ojeda, 2005). En Patagonia, el copépodo de agua dulce *Parabroteas sarsi* habitante de ambientes temporarios, es parasitado por un oomycete, que produce la destrucción de los sacos ovígeros (García *et al.*, 2018).

En Patagonia especímenes de *Hyalella* son infectados por 15 endoparásitos que incluyen: microsporidios, digeneos, cestodes, acantocéfalos y nematodes (Rauque, 2007, 2013; Rauque y Semenas, 2013). La infección por los acantocéfalos *Pseudocorynosoma enrietti* y *Acanthocephalus tumescens* alteran la reproducción y el desarrollo gonadal de los anfípodos (Rauque y Semenas, 2009). El único estudio de comportamiento en anfípodos de agua dulce de Argentina, ha sido realizado en *Hyalella patagonica* de lagos andinos, donde se evaluaron el fototaxismo y la actividad de los anfípodos, registrándose sólo alteraciones en el fototaxismo producidas por la larva L4 del nematode *Hedruris suttonae* (Casalins *et al.*, 2015).

En el Lago Mascardi, el anfípodo *H. patagonica* presenta altos valores de infección con los acantocéfalos *A. tumescens* y *P. enrietti* y con el nematode *H. suttonae* (Rauque, 2013; Rauque y Semenas, 2007, Rauque *et al.*, en prensa), siendo estas tres especies parásitas el objeto de estudio de este trabajo. El ciclo de

vida de los acantocéfalos *A. tumescens* y *P. enrietti* incluye al anfípodo *H. patagonica* como hospedador intermediario, presentando los estados larvales de cistacantos (**Figura 1**). Los adultos de *A. tumescens* parasitan a peces nativos e introducidos como hospedadores definitivos (**Figura 1**) (Rauque *et al.*, 2006; Rauque y Semenas, 2007, 2011) y los de *P. enrietti* a especies de anátidos (**Figura 1**) (Rauque *et al.*, en prensa). El nematode *H. suttonae* presenta estados larvales L1 a L4 en esta especie de anfípodo e infecta como hospedadores definitivos a peces nativos e introducidos (**Figura 1**) (Brugni y Viozzi, 2010; Casalins *et al.*, 2015).

Se desconoce aún el efecto de las tres especies de helmintos simpátricas del lago Mascaradi sobre la sobrevivencia de los anfípodos así como el efecto de los acantocéfalos sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de depredadores.



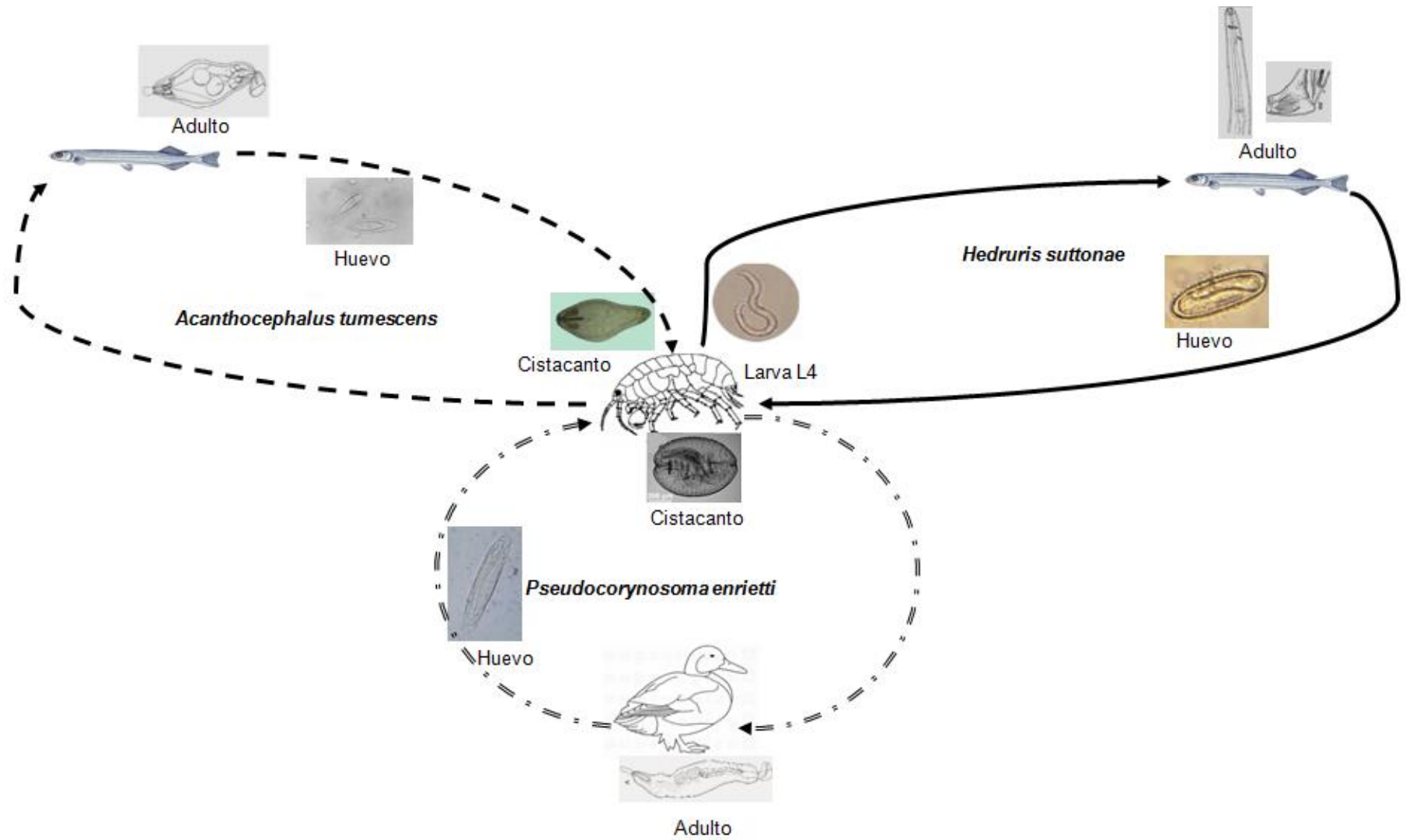


Figura 1: ciclo de vida del nematode *Hedruris suttonae* y de los acantocéfalos *Pseudocorynosoma enrietti* y *Acanthocephalus tumescens*.

## 2. OBJETIVOS

### Objetivo general

Estudiar los efectos del nematode *H. suttonae* y de los acantocéfalos *A. tumescens* y *P. enrietti* sobre el comportamiento y la sobrevivencia del anfípodo *H. patagonica*.

### Objetivos parciales

- A. Evaluar el efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos.

*Hipótesis:* La infección parasitaria afecta negativamente la sobrevivencia de los anfípodos en condiciones de estrés (ausencia de alimento y aireación, y deterioro de la calidad del agua).

*Predicción:* Los anfípodos infectados presentarán una mayor mortalidad que los anfípodos sanos.

- B. Evaluar la influencia de los acantocéfalos *P. enrietti* y *A. tumescens* sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales químicas de un depredador.

*Hipótesis 1:* La infección parasitaria modificará el comportamiento de los anfípodos.

*Predicción 1:* Las dos especies de acantocéfalos alterarán los rasgos comportamentales de los anfípodos.

*Predicción 2:* *A. tumescens* alterará diferentes rasgos comportamentales que *P. enrietti*, dado que tienen diferentes hospedadores definitivos.

*Hipótesis 2:* La presencia de señales químicas de un depredador cambiarán la respuesta del comportamiento de los anfípodos.

*Predicción:* Sólo los anfípodos sanos mostrarán un comportamiento antidepredatorio ante la presencia de señales químicas de un depredador.

- C. Evaluar el efecto de los acantocéfalos *P. enrietti* y *A. tumescens* sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo *H. patagonica*.

*Hipótesis:* La infección parasitaria modificará la relación entre los rasgos comportamentales de los anfípodos observados en condiciones experimentales.

*Predicción:* La correlación de los rasgos comportamentales será diferente entre los individuos sanos y los infectados con *P. enrietti* y con *A. tumescens*.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### Área de estudio

El lago Mascardi (41°17'S; 71°38'O) se ubica aproximadamente a 30 km de la ciudad de San Carlos de Bariloche, en la provincia de Río Negro, en el Parque Nacional Nahuel Huapí. Tiene un área de 39,2 km<sup>2</sup> y está ubicado a una altitud de 796 m s.n.m. (**Figura 2**). El clima de la región es templado frío y húmedo con una temperatura media anual de 7°C, una media de verano de 17,4°C y una de invierno de 3,8°C (Pasquini *et al.*, 2013). Es un lago de origen glaciario, perteneciente a la vertiente del Océano Pacífico y está formado por dos brazos, uno denominado Tronador y el otro Catedral. En su extremo occidental recibe aguas del río Manso superior que nace en los glaciares del cerro Tronador y en el extremo oriental desemboca al arroyo Fresco (Bastidas *et al.*, 2018). Es un lago oligotrófico, monomíctico cálido, con un período de mezcla en invierno y uno de estratificación en verano, con una termoclina entre los 10 y los 30 m (Pasquini *et al.*, 2013). En el lago Mascardi se registran las siguientes especies de peces nativas: *Galaxias maculatus* y *Galaxias platei* y los salmónidos introducidos: *Oncorhynchus mykiss*, *Salvelinus fontinalis* y *Salmo trutta* (Aigo *et al.*, 2008). El lago se encuentra rodeado por bosque nativo donde predominan las especies de *Nothofagus dombeyi*, *Nothofagus pumilio*, y *Austrocedrus chilensis* (Pasquini *et al.*, 2013). El lugar de estudio, la bahía Verde, se encuentra al borde de la ruta provincial nº 82 (Río Negro), antes del camping Los Rápidos. En las costas de la bahía Verde se observan plantas acuáticas como *Schoenoplectus californicus*, *Myriophyllum quitense* y *Potamogeton linguatus* (**Figura 3**).



Figura 2: ubicación de la bahía Verde en el lago Mascardi.

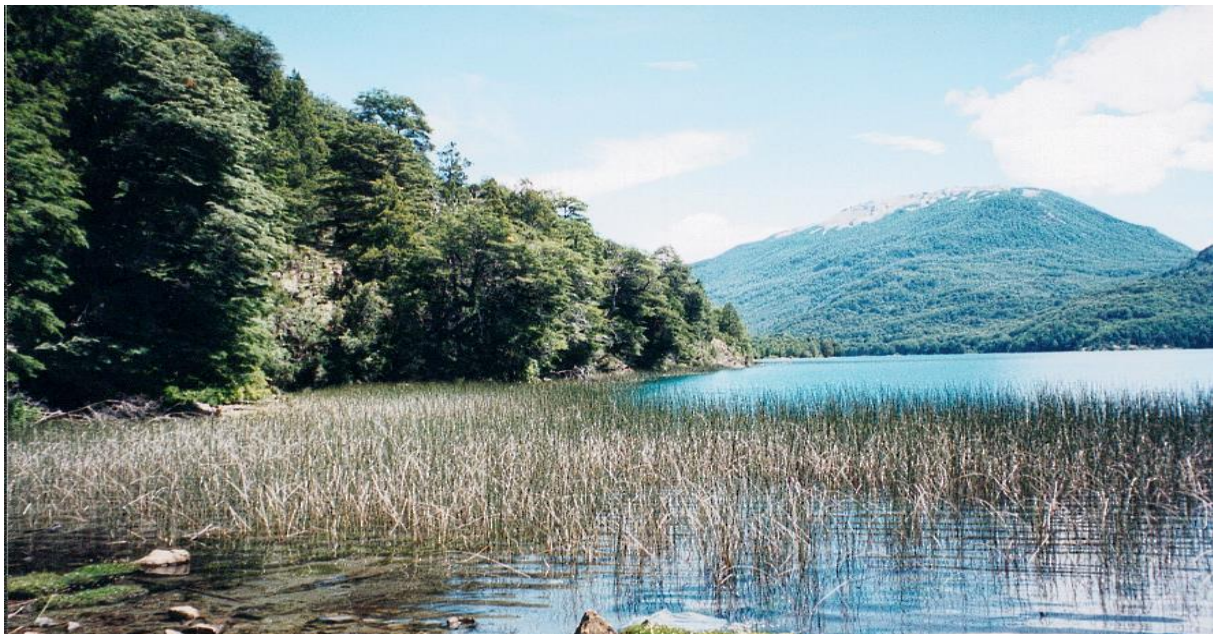


Figura 3: aspecto de la bahía Verde del lago Mascardi.

## Recolección de los individuos de *H. patagonica*

La colecta de los anfípodos se realizó en verano (enero de 2019) y en invierno (julio de 2019) con tamices de 1 mm de abertura de malla en zonas vegetadas de la costa, dada la preferencia de los anfípodos por este tipo de ambiente (**Figura 4**). Se seleccionaron individuos sanos e infectados por su aspecto y coloración (Rauque y Semenas, 2007). Los anfípodos se trasladaron vivos al laboratorio en envases térmicos con agua y vegetación del lugar.



**Figura 4:** recolección de anfípodos con tamices en la bahía Verde del Lago Mascardi.

## Procesamiento de los anfípodos

Una vez terminados los experimentos, los anfípodos se fijaron con formol 2% y posteriormente se revisaron bajo lupa estereoscópica (Olympus SZH10) y microscopio óptico (Zeiss Primus Star). Se determinó:

- Tamaño: midiendo la longitud de la cabeza, dado que esta medida es un buen indicador del tamaño corporal total.
- El grado de madurez sexual: clasificándolos en machos adultos (gran tamaño del gnatopodo 2, presencia de papilas penianas y de la espina curva del 3° par de urópodos), en hembras adultas (presencia de

ovocitos y/o marsupio con huevos) y en juveniles (aquellos que no presentaron ninguno de los caracteres antes mencionados).

Además, se determinó la especie del parásito y se cuantificaron y midieron los mismos.

#### **A. Efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos**

Para cumplir con este objetivo, durante el verano se tomó una muestra de *H. patagonica*. En el laboratorio, los anfípodos fueron colocados individualmente en tubos Eppendorf con 1,5 ml de agua potable declorinada (**Figura 5**). A continuación, los mismos fueron mantenidos sin alimentación ni aireación suplementaria en condiciones controladas de temperatura (16°C) y fotoperíodo (14 h luz-10 h oscuridad), revisándose diariamente utilizando lupa estereoscópica y registrándose su fecha de muerte.



**Figura 5:** tubo Eppendorf conteniendo un ejemplar de *Hyalella patagonica* infectado con *Pseudocorynosoma enrietti* (flecha).

## **B. Influencia de los acantocéfalos sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales químicas de un depredador**

Se estudiaron cuatro rasgos del comportamiento del anfípodo *H. patagonica* en verano y en invierno: actividad, fototaxismo, distribución vertical y agarre a la vegetación flotante. Debido a que en épocas de verano los mayores niveles de infección en anfípodos son de *P. enrietti*, mientras que en invierno prevalece la infección de *A. tumescens* (Rauque y Semenas, 2007), los experimentos de verano fueron llevados a cabo utilizando señales químicas de aves acuáticas, mientras que para los experimentos de invierno se utilizaron señales químicas de peces.

En el laboratorio, los anfípodos se mantuvieron en los envases térmicos con el agua del lugar; en condiciones controladas de temperatura (verano: 16°C; invierno: 10°C) y fotoperíodo (verano: 14 h luz-10 h oscuridad; invierno: 10 h luz-14 h oscuridad), hasta ser sometidos a los estudios de comportamiento, como máximo dentro de las 72 horas de la colecta. Los experimentos se realizaron a temperatura ambiente durante 40 minutos.

### **Sin señales químicas del depredador**

Para medir la **actividad** de *H. patagonica*, se siguió la metodología utilizada por Rauque *et al.* (2011). Cada anfípodo fue ubicado en un tubo de vidrio de 22,5 ml de volumen (alto 18 cm, diámetro 1,5 cm) conteniendo agua de clorinada a 16°C (experimentos de verano) o 10°C (experimentos de invierno), sellando posteriormente la parte superior del tubo con papel film (Pro-Film). Cada tubo se ubicó horizontalmente sobre una grilla dividida en cuatro zonas iguales (zonas 1, 2, 3, 4) (**Figura 6**), y se iluminó con una lámpara fría, de luz clara de 80 W, colocada a una altura de 45 cm. Después de un período de aclimatación de cinco minutos, se procedió a registrar la presencia del anfípodo en una de las cuatro zonas, a intervalos de 30 segundos durante cinco minutos (11 lecturas). Con estas lecturas se calculó el desplazamiento del anfípodo en base a la diferencia de posición entre zonas para cada lectura (10 diferencias), variando los valores entre cero y tres, en cada uno de los intervalos de tiempo. De esta forma la suma total para cada



anfípodo presentó valores de cero para individuos no activos y un máximo de 30 para aquellos muy activos.



**Figura 6:** disposición de los tubos ubicados en la grilla diferenciando cuatro zonas para medir la actividad de los anfípodos.

Para medir el **phototaxismo**, el mismo tubo anterior con el ejemplar utilizado, se cubrió hasta la mitad con un capuchón de papel, generando una zona clara (50%) y una zona oscura (50%), siendo éste sometido a las mismas condiciones de luz que en la experiencia anterior (**Figura 7**). Luego de un período de aclimatación de cinco minutos, se registró la presencia del anfípodo en la zona clara (a intervalos de 30 segundos durante cinco minutos), asignándole un valor de uno cuando el animal estaba presente y cero cuando estaba ausente. La suma total de cada registro, presentó para cada individuo valores de cero para anfípodos con reacción negativa a la luz y un máximo de 11 para aquellos con preferencia por la luz.

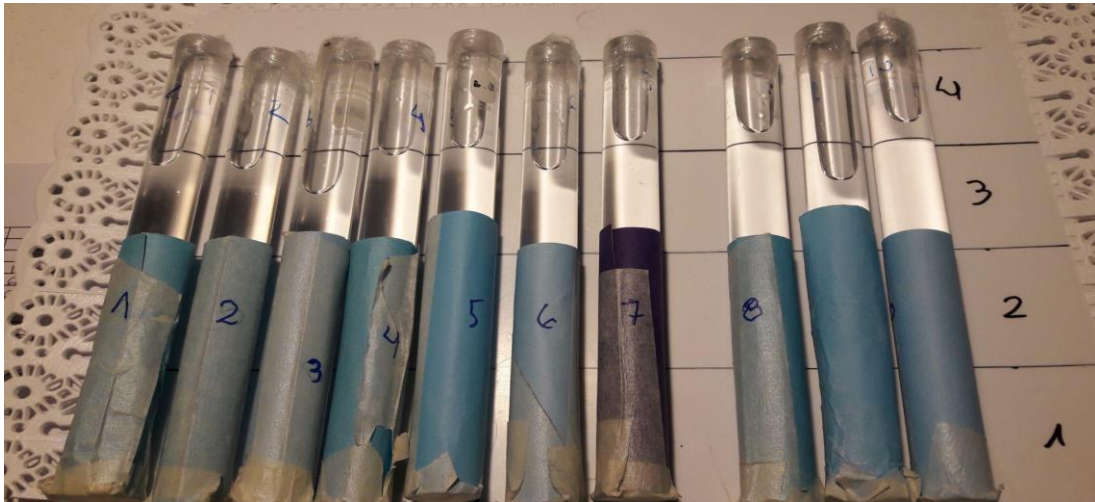


Figura 7: disposición de los tubos para medir el fototaxismo de los anfípodos.

Para medir la **distribución vertical**, el mismo tubo con el anfípodo anterior fue ubicado verticalmente sobre una gradilla, dividiendo al mismo en cuatro zonas que representaron cuatro alturas diferentes, posicionando la lámpara de manera de iluminar desde arriba los tubos (**Figura 8**). Después de un período de aclimatación de cinco minutos, se registró la presencia del anfípodo en una de las cuatro zonas (zona 1, 2, 3, 4) a intervalos de 30 segundos durante cinco minutos (11 lecturas). Con estas lecturas se calculó la altura a la que preferentemente se encuentra el anfípodo, variando los valores entre uno y cuatro, en cada uno de los intervalos de tiempo. La suma total para cada anfípodo varió desde valores de 11 para individuos que se encontraron siempre en la mínima altura hasta valores de 44 para aquellos que se ubicaron en la mayor altura.

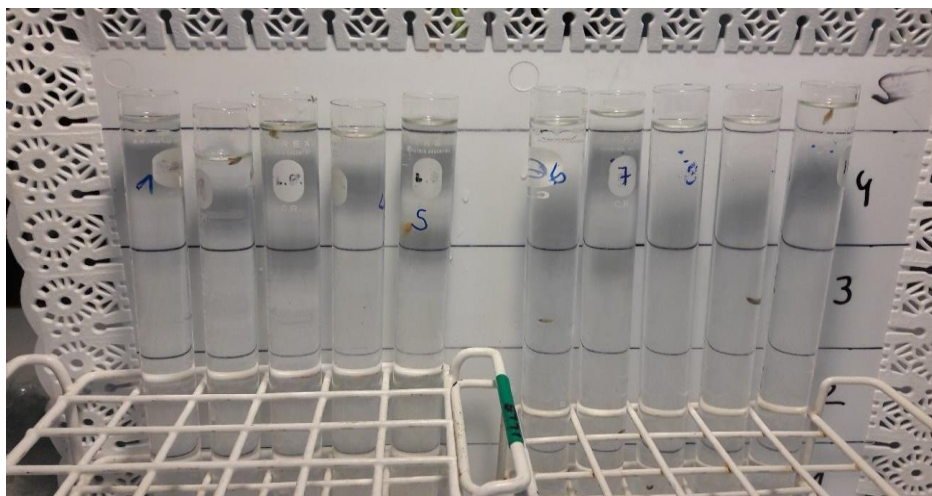


Figura 8: disposición de los tubos en la gradilla para medir la distribución vertical de los anfípodos.

Para medir el **agarre a la vegetación flotante**, a los mismos tubos y anfípodos utilizados para los experimentos anteriores, se les agregó un tallo vegetal traído del lago, el cual permanecía flotando sobre la superficie (**Figura 9**). Después de un período de aclimatación de cinco minutos, se registró la sujeción del anfípodo al tallo vegetal, a intervalos de 30 segundos durante cinco minutos, asignándole un valor de uno cuando el animal estaba sujeto al tallo y cero cuando no lo estaba. La suma total para cada anfípodo varió desde valores de cero para aquellos nunca se sujetaron hasta valores de 11 para los anfípodos que se mantuvieron siempre sujetos al tallo.



**Figura 9: agarre de los anfípodos a la vegetación flotante en el tubo de ensayo.**

### **Con señales químicas del depredador**

Al finalizar la serie de experimentos anteriores, cada uno de los anfípodos fue sometido a otra serie de experimentos similares con el fin de evaluar los cuatro rasgos del comportamiento (actividad, fototaxismo, distribución vertical y agarre a la vegetación flotante), pero en este caso en presencia de señales químicas de un depredador. Para ello, el agua de los tubos fue cambiada por una a la que se le agregó agua de cloro con señales químicas de depredador. Para simular los depredadores anátidos en los experimentos de verano, se agregaron heces de *Chloephaga picta* en una concentración de un gr/lit. Por otro lado, para simular la presencia de peces depredadores en los experimentos de invierno, se utilizó una dilución de agua proveniente de un acuario conteniendo tres *O. mykiss* de siete cm

de largo (concentración: 10 ml/lt). Para el registro de los resultados, se procedió de la misma manera que el set de experimentos sin señales de depredador.

### **C. Efecto de los acantocéfalos sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo *H. patagonica*.**

Para evaluar el efecto de los parásitos sobre la correlación de rasgos comportamentales de *H. patagonica* se utilizaron los datos obtenidos en los ensayos experimentales del objetivo B. Para ello los datos de actividad, fototaxismo, distribución vertical y agarre de cada anfípodo fueron correlacionados entre sí, tanto en los experimentos de verano como en los de invierno discriminando entre individuos sanos e infectados con *A. tumescens* y *P. enrietti*.

#### **Análisis de los datos**

Para evaluar la influencia de las características biológicas del hospedador intermediario y su infección sobre la sobrevivencia y sobre cada uno de los rasgos del comportamiento se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM), utilizando los valores de sobrevivencia (en días) y los valores de rasgos de comportamiento de cada individuo como variables dependientes. Como predictores de estos modelos se utilizó la abundancia de cada una de las especies parásitas y el tamaño y el sexo del anfípodo, fueron utilizados como covariables dado su posible efecto sobre las variables dependientes. Los análisis de GLM se realizaron en SSPS versión 21, que de forma predeterminada utiliza la prueba de Wald en la tabla de resumen que se efectúa para cada una de las variables que intervienen en el modelo.

Se utilizó la Correlación de rangos de Spearman para evaluar la asociación de los rasgos comportamentales, tanto para individuos sanos como infectados con *A. tumescens* y *P. enrietti*. Todas las pruebas fueron desarrolladas con un nivel de significancia del 5%.

Los anfípodos con infecciones poco frecuentes, menores a 10 casos, fueron excluidos del análisis.

#### 4. RESULTADOS

##### A. Efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos

Para el análisis de sobrevivencia se utilizaron 216 anfípodos, de los cuales el 64,8% estaban parasitados: 14,3% con cistacantos de *A. tumescens*, 40,7% con cistacantos de *P. enrietti* y 9,7% con larvas L4 de *H. suttonae* (Tabla 1, Figura 10). La sobrevivencia de los anfípodos varió entre 1 y 28 días.

Tabla 1: Datos de los anfípodos del lago Mascardi utilizados para las experiencias de sobrevivencia en verano.

<b>Estados de desarrollo de los anfípodos</b>	<b>Tamaño de muestra</b>
Machos	72
Hembras	144
Juveniles	0
<b>Categorías de infección</b>	
Sanos	76
Infectados	140
<b>Tipo de infección</b>	
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	88
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	11
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	20
<i>Hedruris suttonae</i>	21

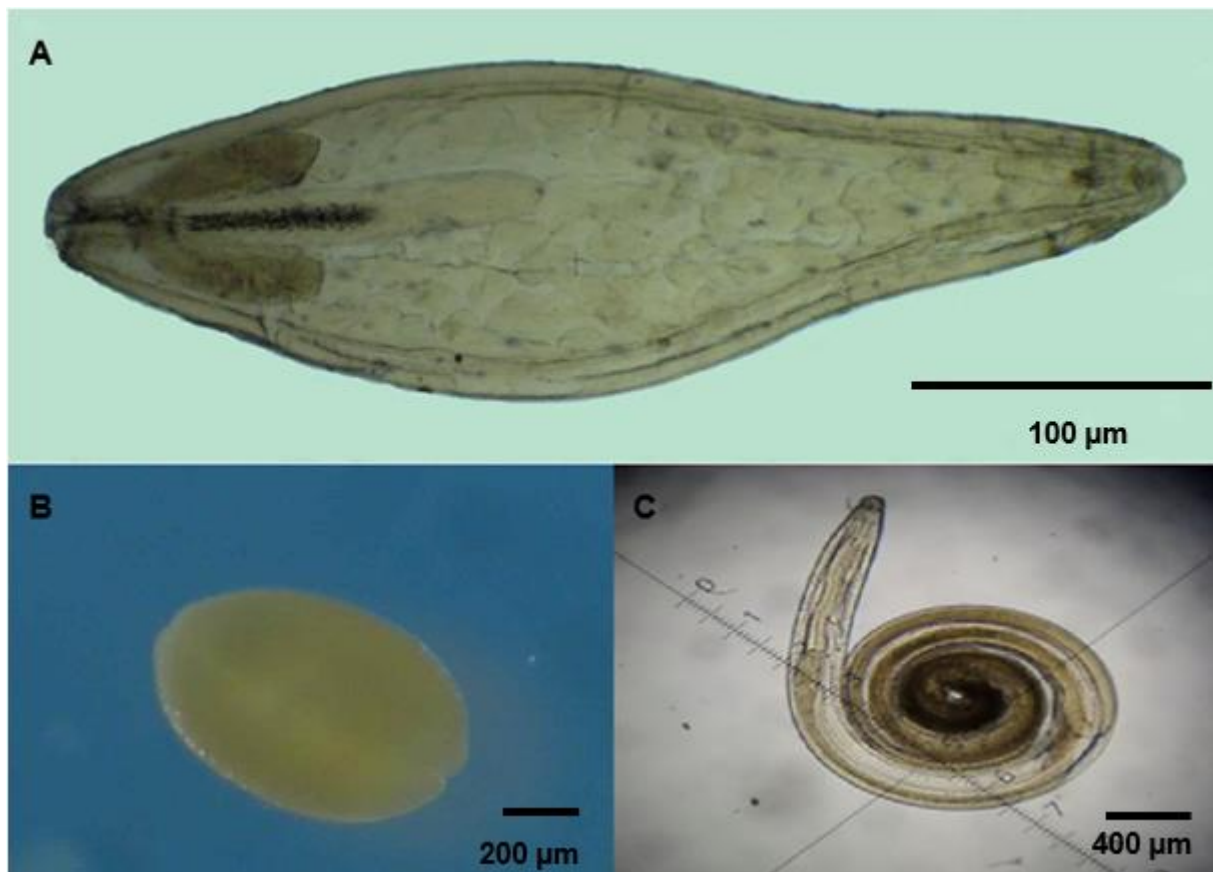


Figura 10: larvas parásitas registradas en los anfípodos: A) *Acanthocephalus tumescens*, B) *Pseudocorynosoma enrietti*, C) *Hedruris suttonae*.

El 75% de los anfípodos sanos sobrevivió hasta el día 24 (mediana: 20), mientras que el 75% de los infectados con *P. enrietti* sobrevivieron hasta el día 20 (mediana: 15), los infectados con *A. tumescens* sobrevivieron hasta el día 21 (mediana: 8), los infectados con ambos acantocéfalos alcanzaron hasta el día 15 (mediana: 12) y los infectados con *H. suttonae* hasta el día 12 (mediana: 8). La sobrevivencia fue afectada significativamente sólo por la presencia de *H. suttonae* (Tabla 2, Figura 11).

Tabla 2: Modelo lineal generalizado de la sobrevivencia de *H. patagonica* del lago Mascardi en verano. Los valores significativos se indican con \*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	3.550,6	1	<0,001
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	2,8	1	0,094
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	2,1	1	0,146
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,06	1	0,810
<i>Hedruris suttonae</i>	12,9	1	<0,001*

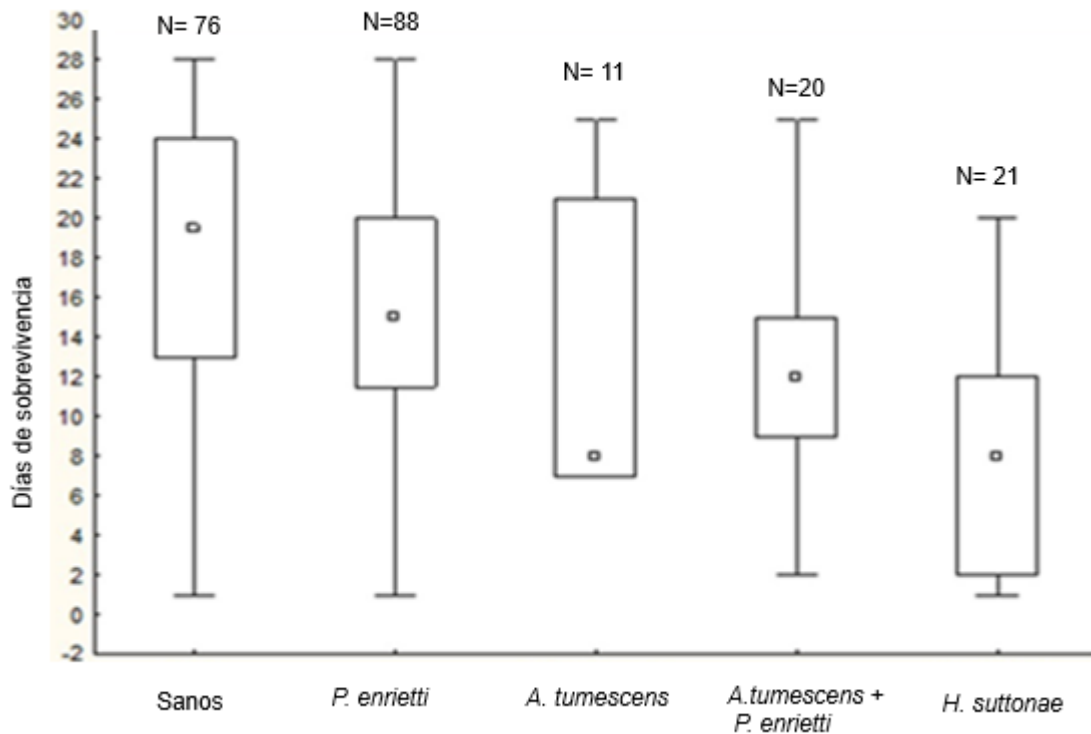


Figura 11: sobrevivencia de los anfípodos en verano de acuerdo a la categoría de infección. Mediana, cuartiles y rango.

## B. Influencia de los acantocéfalos sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales químicas de un depredador

Para los ensayos experimentales de verano, se utilizaron 121 anfípodos (41 machos y 80 hembras) (**Tabla 3**), de los cuales 90 estuvieron infectados con algún parásito, y 31 fueron sanos (**Tabla 4**). En invierno se utilizaron 125 anfípodos, (59 machos, 52 hembras y 14 juveniles) (**Tabla 3**), de los cuales 51 estuvieron infectados y 74 fueron sanos (**Tabla 4**). En ambos muestreos, *P. enrietti* fue la especie que presentó mayores porcentajes de infección en los hospedadores intermediarios. Las infecciones simples con *A. tumescens* fueron registradas sólo en el invierno, y las infecciones mixtas con ambas especies de acantocéfalos estuvieron presentes sólo durante el verano (**Tabla 4**).

Tabla 3: Número de anfípodos de acuerdo al grado de madurez sexual utilizados para las experiencias de comportamiento en verano e invierno.

<b>Anfípodos</b>	<b>Verano</b>	<b>Invierno</b>
<b>Machos</b>	41	59
<b>Hembras</b>	80	52
<b>Juveniles</b>	0	14
<b>Total</b>	<b>121</b>	<b>125</b>

Tabla 4: Categorías de infección de los anfípodos del lago Mascardi utilizados para las experiencias de comportamiento en verano e invierno.

<b>Categoría de infección</b>	<b>Verano</b>	<b>Invierno</b>
<b>Sanos</b>	31	74
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	78	39
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	0	12
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	12	0
<b>Total</b>	<b>121</b>	<b>125</b>



## Actividad sin señales de depredador

Durante el verano, los anfípodos sanos presentaron un rango de actividad que varió entre 4 y 19 (mediana: 12), en los infectados con *P. enrietti* varió entre 0 y 23 (mediana: 12), y en aquellos con infecciones mixtas de *P. enrietti* y *A. tumescens* varió entre 3 y 19 (mediana: 12) (**Figura 12**). No se encontraron diferencias significativas en los niveles de actividad de los anfípodos sanos e infectados con *P. enrietti* ni con las infecciones mixtas (**Tabla 5**).

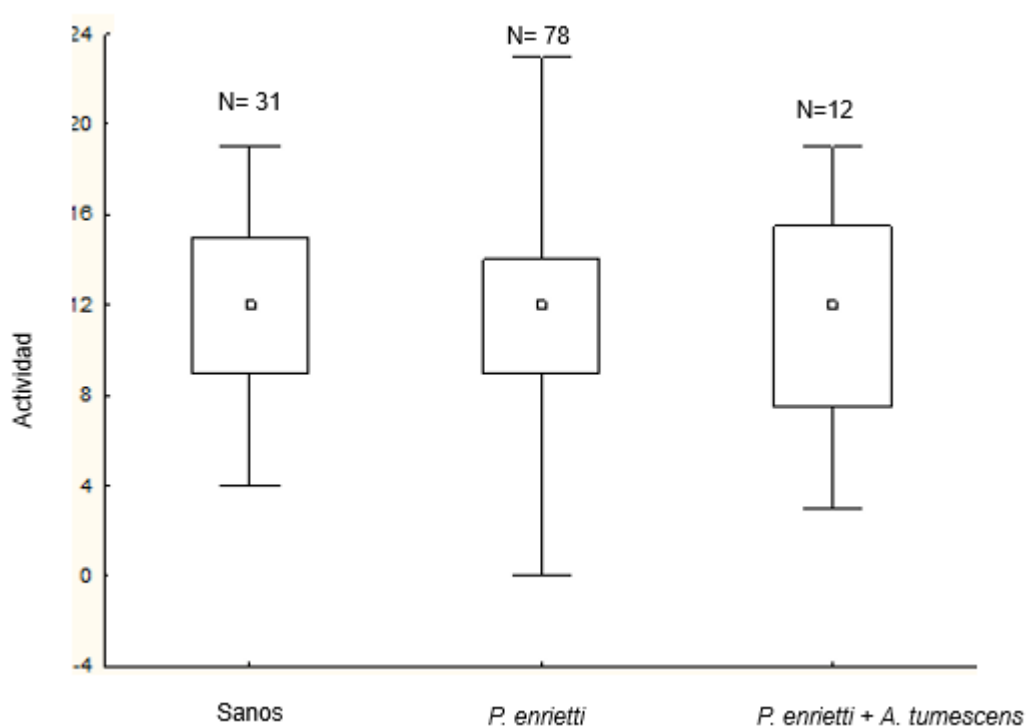
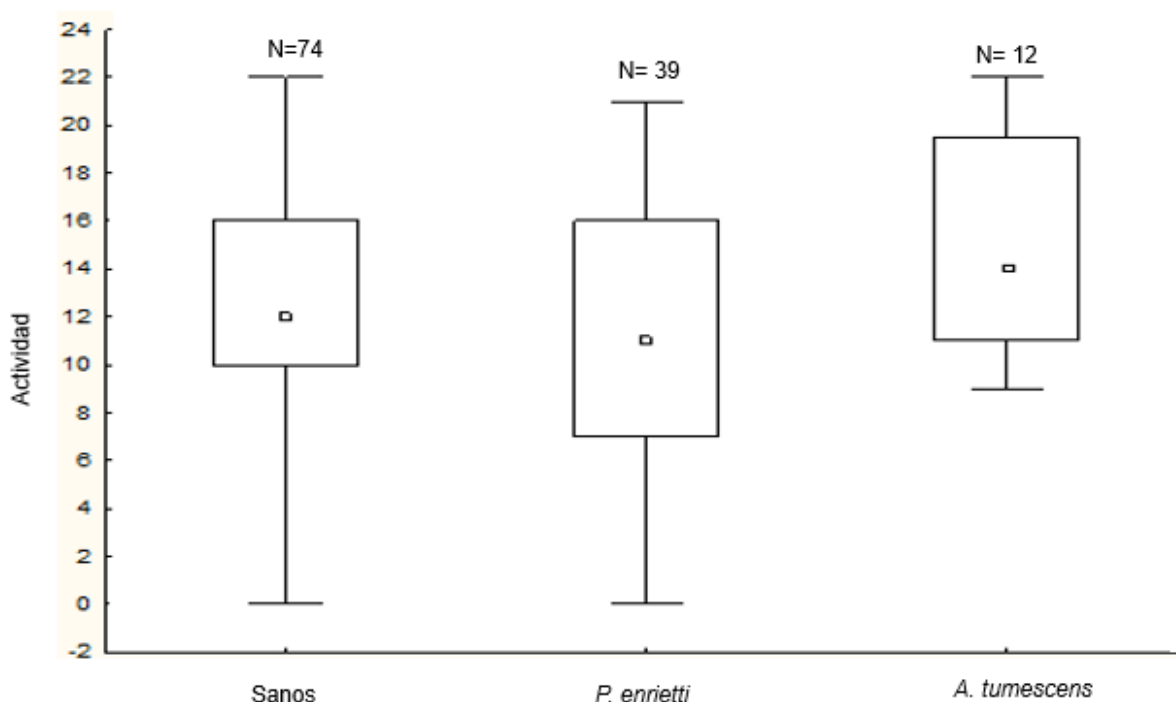


Figura 12: actividad de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 5: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascardi en verano.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	114,3	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	4,1	2	0,129
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,2	2	0,942

En invierno, la actividad de los anfípodos sanos varió entre 0 y 22 (mediana: 12), la de los infectados con *P. enrietti* varió entre 0 y 21 (mediana: 11) y la de los infectados con *A. tumescens* varió entre 9 y 22 (mediana: 14) (**Figura 13**). No se encontraron diferencias significativas en los niveles de actividad de los anfípodos sanos e infectados con acantocéfalos (**Tabla 6**).



**Figura 13:** actividad de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 6: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascardi en invierno.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	287,9	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	3,7	1	0,053
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	2,6	1	0,104

## Actividad con señales de depredador

En verano, los valores de actividad en los anfípodos sanos variaron entre 0 y 10 (mediana: 0), siendo esta menor que la observada en los anfípodos infectados con *P. enrietti* con valores que variaron entre 0 y 16 (mediana: 1) y los anfípodos en los con infecciones mixtas la actividad vario entre 0 y 13 (mediana: 2) (**Figura 14**). Si bien los anfípodos sanos presentaron menores niveles de actividad que los infectados (con el 50% de los individuos presentando una actividad = 0), las diferencias no fueron estadísticamente significativas (**Tabla 7**).

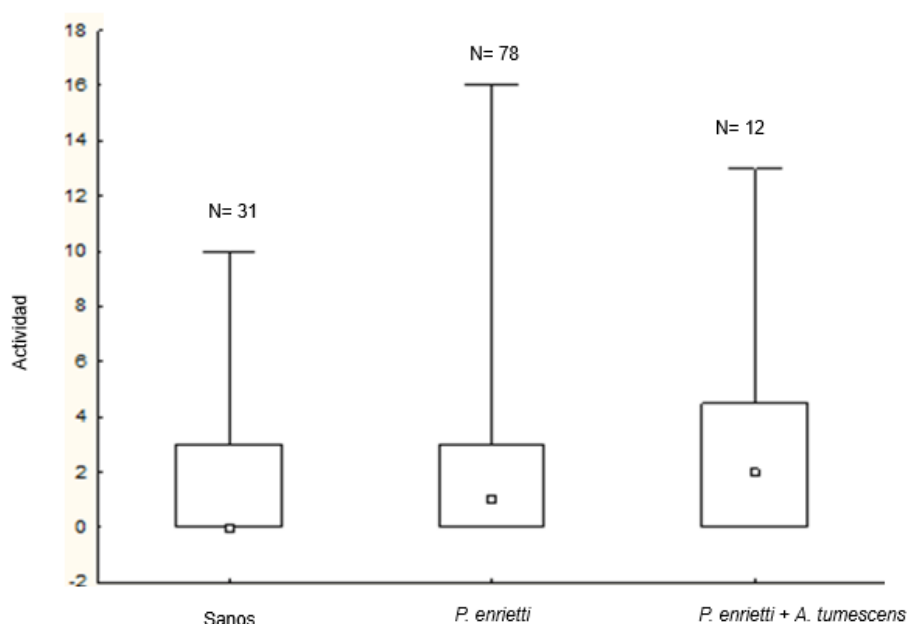
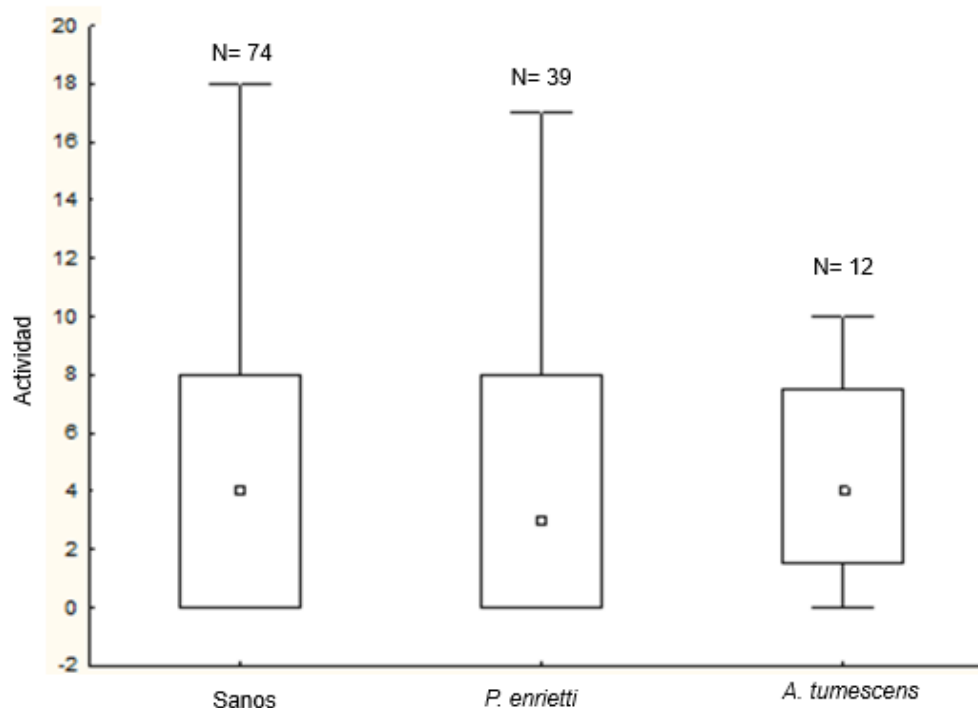


Figura 14: actividad de los anfípodos con señales químicas del depredador *Chloephaga picta* de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 7: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascardi en verano, luego de agregar señales químicas del depredador *Chloephaga picta*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	18,8	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	2,0	2	0,363
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,6	2	0,745

En los experimentos de invierno los valores de actividad de los anfípodos sanos variaron entre 0 y 18 (mediana: 4), para los infectados con *P. enrietti* variaron entre 0 y 17 (mediana: 3) y para los infectados con *A. tumescens* variaron entre 0 y 10 (mediana: 4) (**Figura 15**). No se encontraron diferencias significativas en los niveles de actividad de los anfípodos sanos e infectados (**Tabla 8**).



**Figura 15:** actividad de los anfípodos con señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss* de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 8: Modelo lineal generalizado para la actividad de los anfípodos del lago Mascaradi en invierno, luego de agregar señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	33,3	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	0,1	1	0,832
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,1	1	0,737

## Fototaxis sin señales de depredador

En verano, los valores de fototaxis para los anfípodos sanos variaron entre 0 y 9 (mediana: 3), para los infectados con *P. enrietti* variaron entre 0 y 11 (mediana: 5) y para los con infecciones mixtas variaron entre 0 y 11 (mediana: 8) (**Figura 16**). Sólo se encontraron diferencias significativas en los niveles de fototaxis de los anfípodos parasitados con la infección mixta (**Tabla 9**).

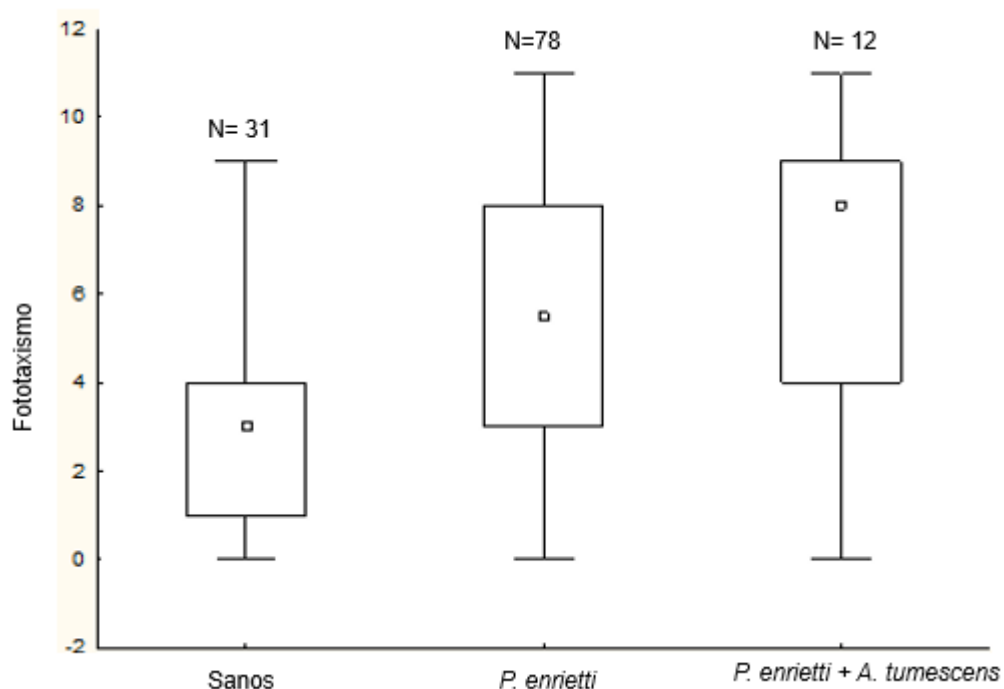
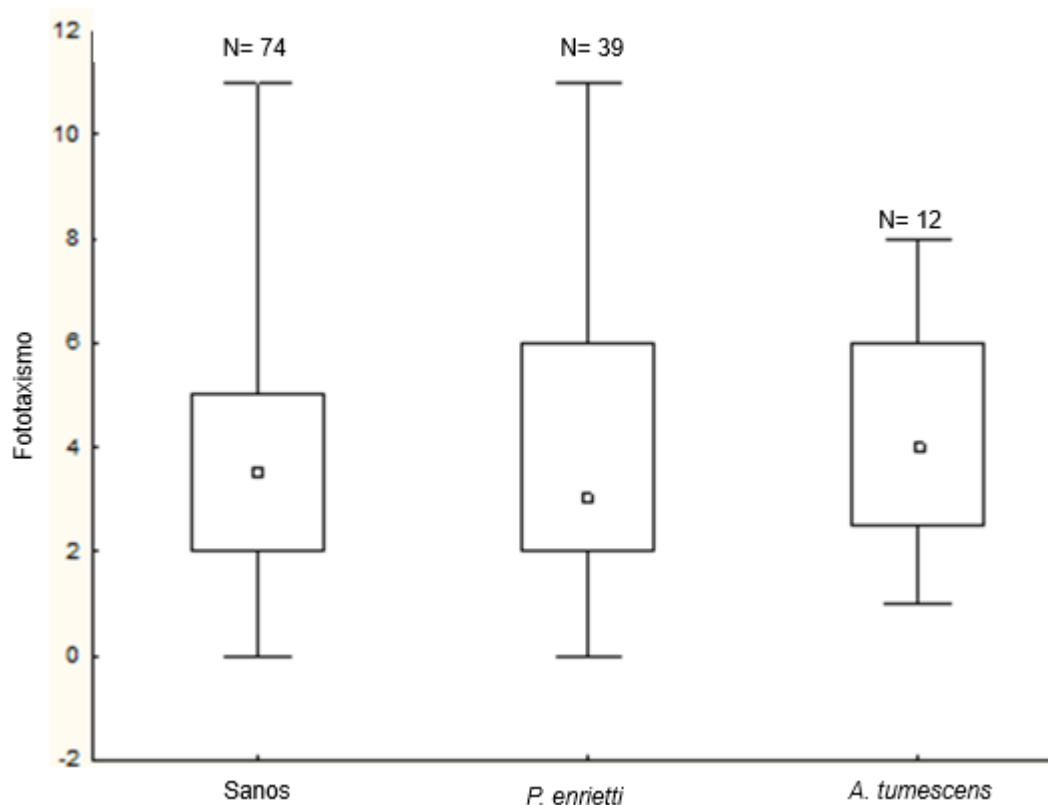


Figura 16: fototaxis de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 9: Modelo lineal generalizado para el fototaxis de los anfípodos del lago Mascardi en verano sin señales químicas del depredador. Los valores significativos se indican con \*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	33,8	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	4,0	2	0,135
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	7,5	2	0,024*

En invierno, los niveles de fototaxismo para los anfípodos sanos variaron entre 0 y 11 (mediana: 4), para los infectados con *P. enrietti* variaron entre 0 y 11 (mediana: 3) y para los infectados con *A. tumescens* variaron entre 1 y 8 (mediana: 4) (**Figura 17**). No se detectaron diferencias significativas en los niveles de fototaxismo para anfípodos sanos e infectados (**Tabla 10**).



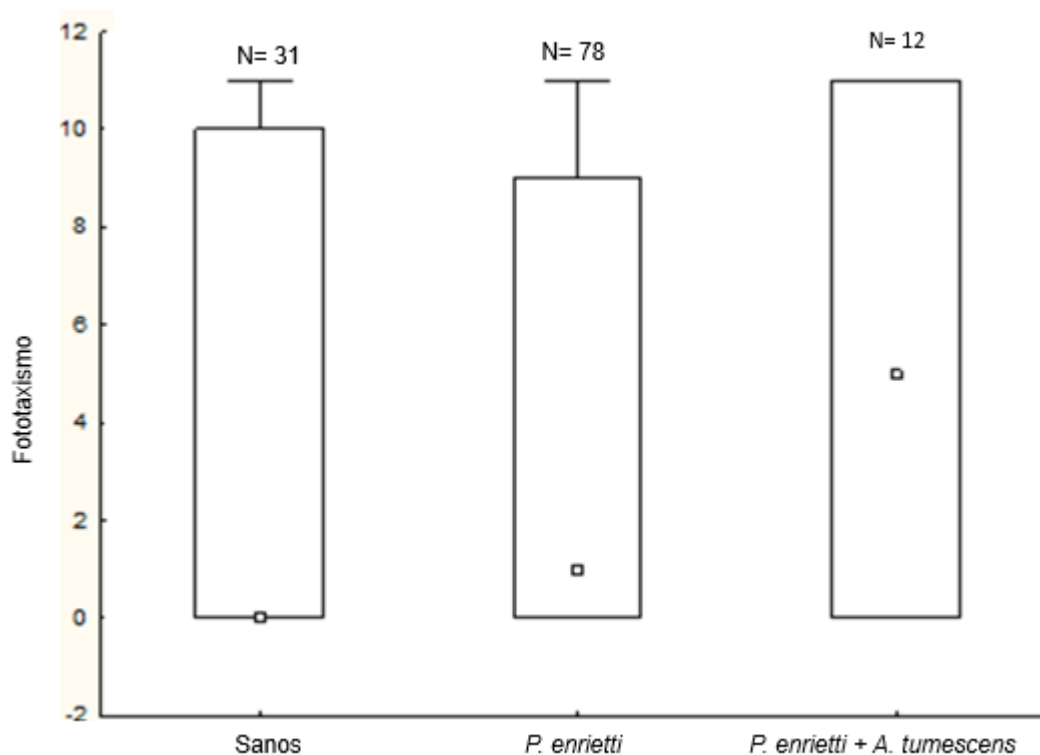
**Figura 17:** fototaxismo de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 10: Modelo lineal generalizado para el fototaxismo de los anfípodos del lago Mascardi en invierno sin señales químicas del depredador.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	de Significancia
Intersección	86,1	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	0,1	1	0,696
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,2	1	0,673

## Fototaxismo con señales de depredador

En verano los niveles de fototaxismo de los anfípodos sanos variaron entre 0 y 11 (mediana: 0), infectados con *P. enrietti* variaron entre 0 y 11 (mediana: 1) y de los anfípodos con infecciones mixtas (mediana: 4) variaron entre 0 y 11 (**Figura 18**). No se encontraron diferencias significativas en los niveles de fototaxismo de los anfípodos sanos e infectados (**Tabla 11**).

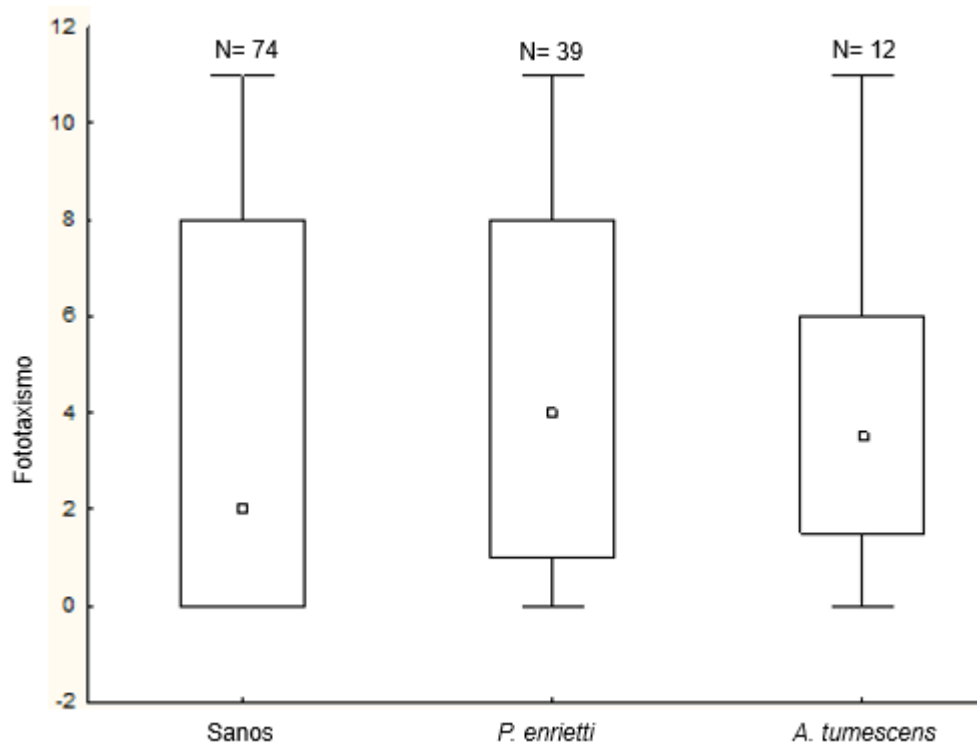


**Figura 18:** fototaxismo de los anfípodos con señales químicas del depredador *Chloephaga picta* de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 11: Modelo lineal generalizado para el fototaxismo de los anfípodos del lago Maseardi en verano, luego de agregar sustancias químicas del depredador *Chloephaga picta*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	14,9	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	0,3	2	0,843
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	2,7	2	0,260

En invierno, los niveles de fototaxis para los anfípodos sanos variaron entre 0 y 11 (mediana: 2), para los infectados con *P. enrietti* entre 0 y 11 (mediana: 4) y para los infectados con *A. tumescens* variaron entre 0 y 11 (mediana: 3) (**Figura 19**). No se detectaron diferencias significativas en los niveles de fototaxis para anfípodos sanos e infectados (**Tabla 12**).



**Figura 19:** fototaxismo de los anfípodos con señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss* de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

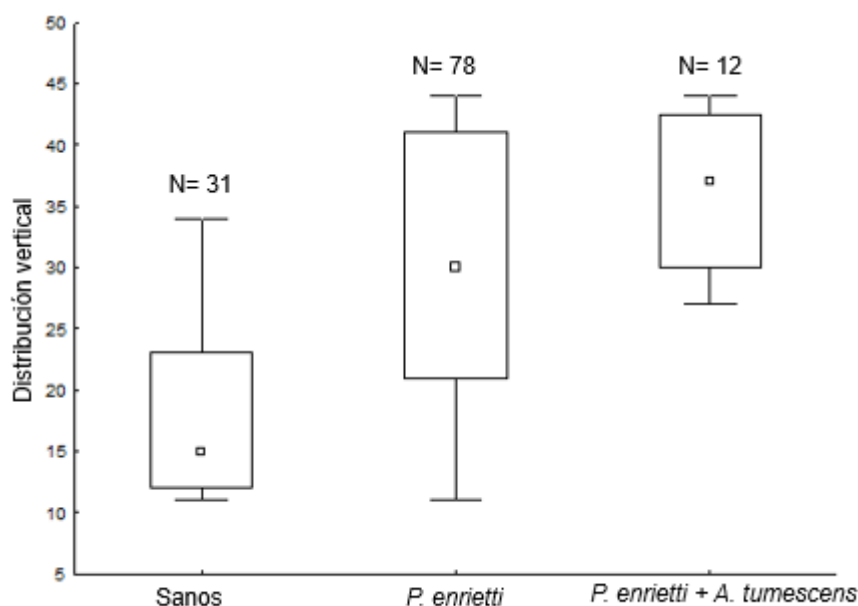
Tabla 12: Modelo lineal generalizado para el fototaxismo de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, luego de agregar sustancias químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	41,4	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	0,3	1	0,577
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,1	1	0,980



## Distribución vertical sin señales de depredador

En verano, los niveles de distribución vertical para los anfípodos sanos variaron entre 11 y 34 (mediana: 15), mientras que para los infectados con *P. enrietti* variaron entre 11 y 44 (mediana: 30), y para los anfípodos con los con infecciones mixtas tuvieron valores entre 26 y 44 (mediana: 37) (**Figura 20**). Se encontraron diferencias significativas en la distribución vertical de los anfípodos infectados con *P. enrietti* con respecto a los sanos (**Tabla 13**).



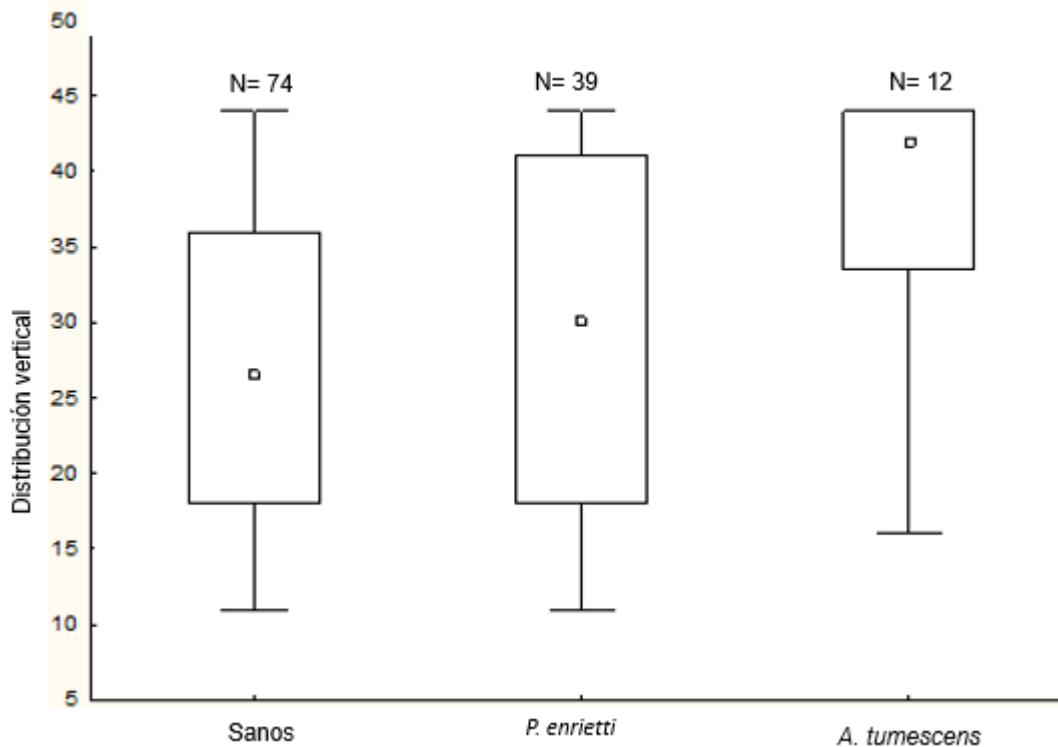
**Figura 20:** distribución vertical de los anfípodos sin señales químicas del depredador de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 13: Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en verano, sin señales químicas del depredador. Los valores significativos se indican con \*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	162,5	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	17,9	2	<0,001*
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	3,9	2	0,140

En invierno, los valores de distribución vertical para los anfípodos sanos variaron entre 11 y 44 (mediana: 26), para los infectados con *P. enrietti* variaron

entre 11 y 44 (mediana: 30) y para los infectados con *A. tumescens* variaron entre 16 y 44 (mediana: 42) (**Figura 21**). Sólo se encontraron diferencias significativas en la distribución vertical de los anfípodos infectados con *A. tumescens* con respecto a los sanos (**Tabla 14**).



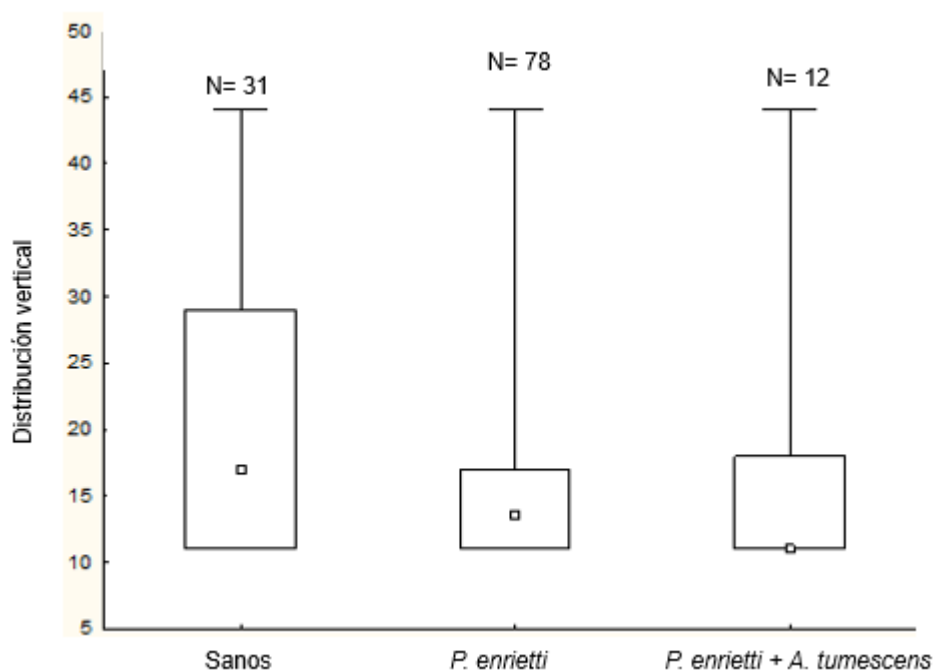
**Figura 21:** distribución vertical de los anfípodos sin señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss* de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

**Tabla 14:** Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, sin señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss*. Los valores significativos se indican con \*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	360,6	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	0,5	1	0,489
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	8,9	1	0,003*

## Distribución vertical con señales de depredador

En verano, los valores de distribución vertical para todos los grupos de anfípodos variaron entre 11 y 44 (mediana sanos: 17, mediana *P. enrietti*: 13 y mediana mixtas: 11) (**Figura 22**). No se encontraron diferencias significativas en los niveles de distribución vertical de los anfípodos sanos e infectados (**Tabla 15**).



**Figura 22:** distribución vertical de los anfípodos con señales químicas del depredador *Chloephaga picta* de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 15: Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en verano, luego de agregar sustancias químicas del depredador *Chloephaga picta*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	75,7	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	2,2	2	0,327
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,1	2	0,947

En invierno, los valores de distribución vertical para todos los grupos de anfípodos variaron entre 11 y 44 (mediana sanos: 18, mediana *P. enrietti*: 27 y mediana *A. tumescens*: 27) (**Figura 23**). Se encontraron diferencias significativas en

la distribución vertical de los anfípodos infectados con *P. enrietti* con respecto a los sanos (Tabla 16).

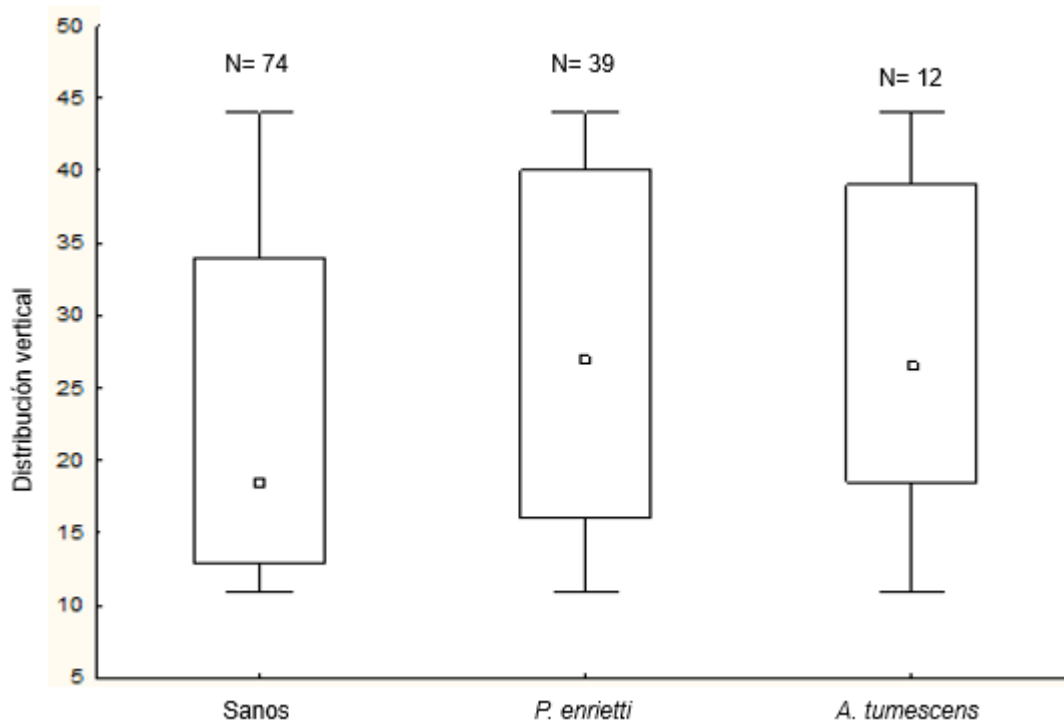


Figura 23: distribución vertical de los anfípodos con señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss* de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

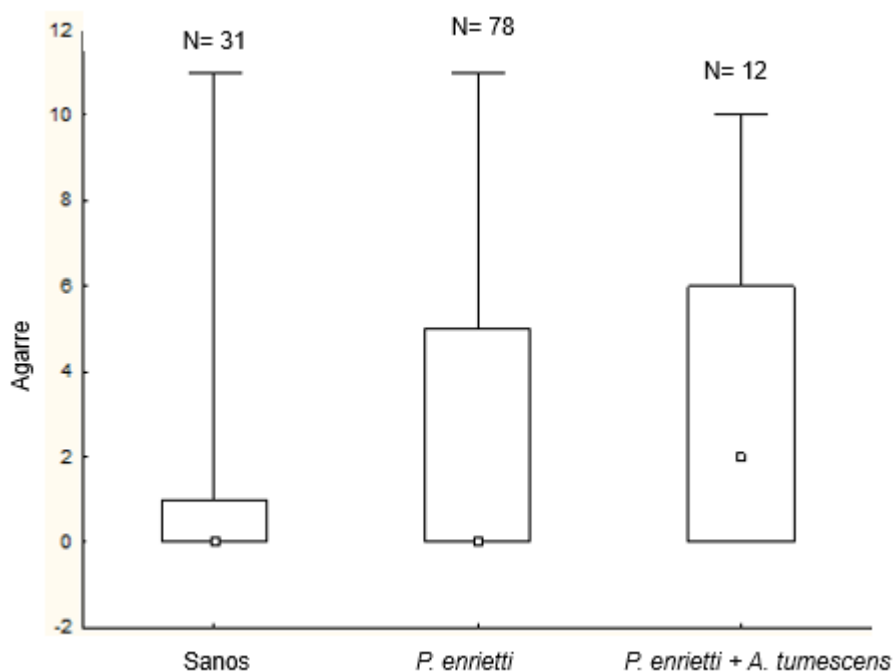
Tabla 16: Modelo lineal generalizado para la distribución vertical de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, luego de agregar sustancias químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss*. Los valores significativos se indican con \*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	211,4	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	5,6	1	0,018*
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	2,4	1	0,123

### Agarre sin señales de depredador

En verano, los valores de agarre de los anfípodos sanos e infectados con *P. enrietti* variaron entre 0 y 11 (mediana de ambos: 0) y para los infectados con

infecciones mixtas variaron entre 0 y 12 (mediana: 2) (**Figura 24**). Se detectaron diferencias significativas entre los anfípodos sanos e infectados (**Tabla 17**).



**Figura 24:** agarre de los anfípodos sin señales químicas del depredador *Chloephaga picta* de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 17: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascardi en verano, sin señales químicas del depredador *Chloephaga picta*. Los valores significativos se indican con \*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	18,8	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	11,6	2	0,003*
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	7,5	2	0,024*

En invierno, los valores de agarre para los anfípodos sanos y para los infectados con *P. enrietti* variaron entre 0 y 11 (mediana de ambos: 0), y para los infectados con *A. tumescens* variaron entre 0 y 10 (mediana: 2) (**Figura 25**). No se encontraron diferencias significativas en el agarre de los anfípodos infectados con respecto a los sanos (**Tabla 18**).

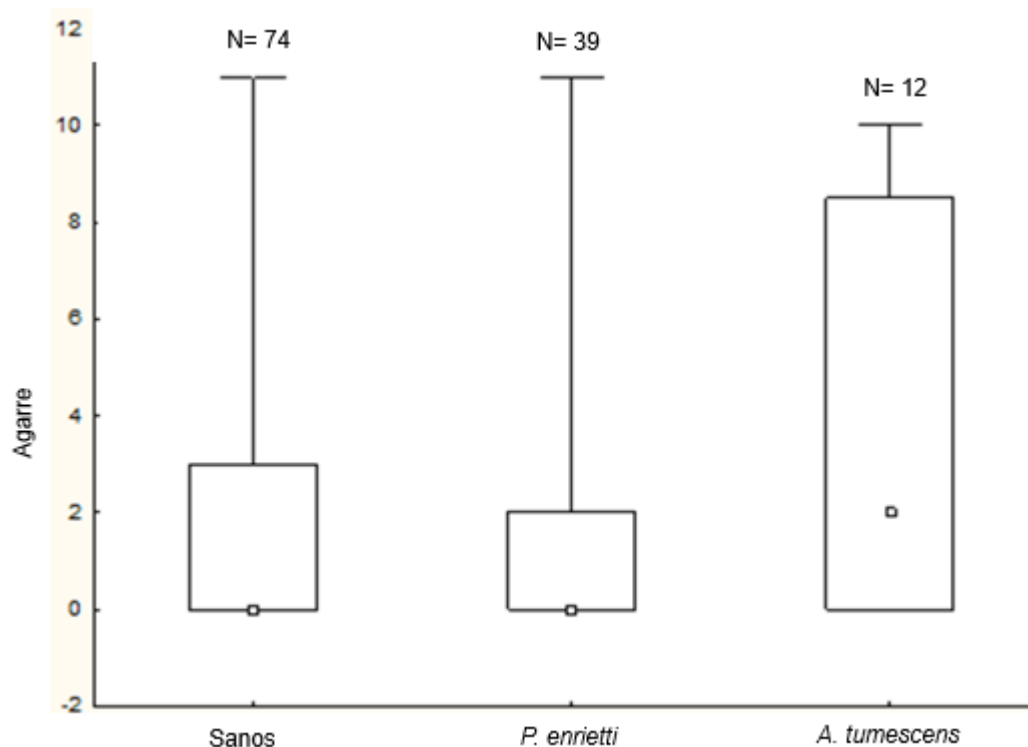


Figura 25: agarre de los anfípodos sin señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss* de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 18: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascardi en invierno, sin señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	28,7	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	0,2	1	0,619
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	3,5	1	0,059

### Agarre con señales del depredador

En verano, los valores de agarre de todos los grupos de anfípodos variaron entre 0 y 11 (mediana de todos: 0) (Figura 26). No se encontraron diferencias significativas en los niveles de agarre de los anfípodos sanos e infectados (Tabla 19).

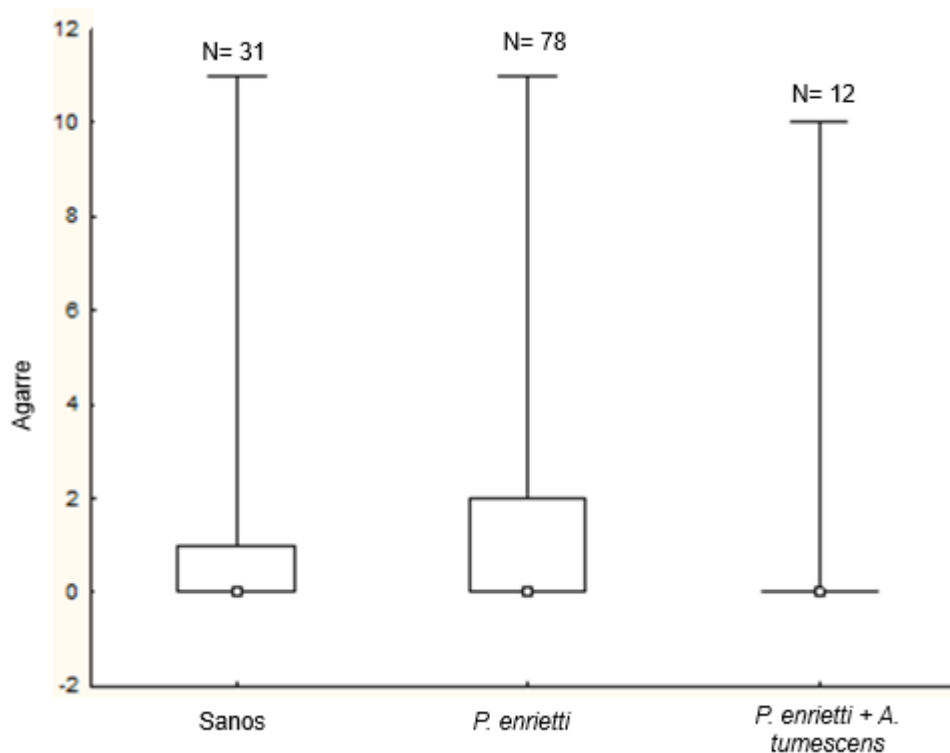


Figura 26: agarre de los anfípodos con señales químicas del depredador *Chloephaga picta* de acuerdo a la categoría de infección en verano. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 19: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascardi en verano, luego de agregar sustancias químicas del depredador *Chloephaga picta*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	5,1	1	0,024
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	0,3	2	0,850
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>	0,4	2	0,831

En invierno, los valores de agarre para todos los grupos de anfípodos variaron entre 0 y 11 (mediana sanos: 0, mediana *P. enrietti*: 0 y mediana *A. tumescens*: 1) (Figura 27). No se detectaron diferencias significativas entre los anfípodos sanos e infectados (Tabla 20).

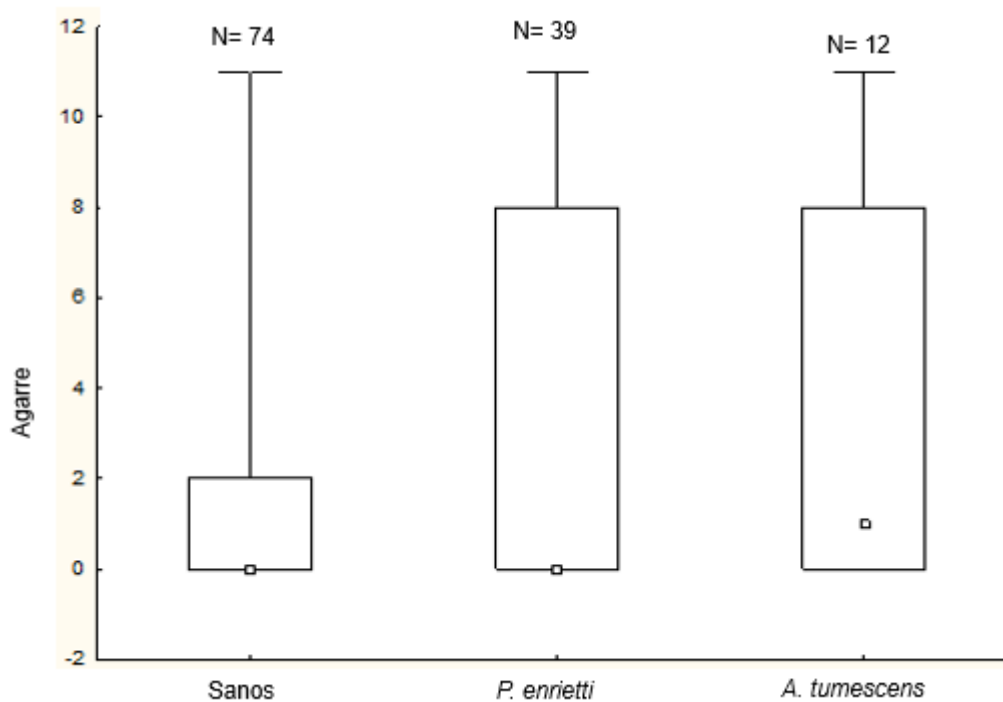


Figura 27: agarre de los anfípodos con señales químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss* de acuerdo a la categoría de infección en invierno. Mediana, cuartiles y rango.

Tabla 20: Modelo lineal generalizado para el agarre de los anfípodos del lago Mascaradi en invierno, luego de agregar sustancias químicas del depredador *Oncorhynchus mykiss*.

Predictores	Chi-cuadrado de Wald	Grados de libertad	Significancia
Intersección	26,3	1	0,000
<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>	1,9	1	0,167
<i>Acanthocephalus tumescens</i>	1,5	1	0,221

### C. Efecto de los acantocéfalos sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo *H. patagonica*.

#### Verano

En verano, se encontraron dos correlaciones significativas entre rasgos comportamentales de los anfípodos sanos, por un lado, se encontró una relación



inversa entre la distribución vertical y la actividad, así como una relación directa entre la distribución vertical y el agarre (**Tabla 21, Figura 28 D**). En los anfípodos infectados con *P. enrietti* se encontraron 3 correlaciones directas significativas en los rasgos comportamentales: la distribución vertical y el agarre (**Figura 28 D**), la distribución vertical y el fototaxismo (**Figura 28 E**), y el fototaxismo y el agarre (**Tabla 21, Figura 28 F**). Los anfípodos con infecciones mixtas con *P. enrietti* y *A. tumescens* no presentaron correlaciones significativas entre ninguno de los rasgos (**Tabla 21**).

## Invierno

En esta estación del año, los anfípodos sanos presentaron dos correlaciones significativas y directas: la distribución vertical y el agarre (**Figura 28 D**), y la distribución vertical y el fototaxismo (**Tabla 22, Figura 29 E**). Los anfípodos infectados con *P. enrietti* presentaron las mismas dos correlaciones significativas y directas: la distribución vertical y el agarre (**Figura 29 D**), y la distribución vertical y el fototaxismo (**Tabla 22, Figura 29 E**). Los anfípodos infectados con *A. tumescens* no presentaron correlaciones significativas entre ninguno de sus rasgos (**Tabla 22**).

Tabla 21: Correlación de rasgos comportamentales en anfípodos sanos e infectados en verano. Se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman R y los de valores de probabilidad (P) entre paréntesis. Los valores significativos se indican con \*

	<b>Sanos</b>				<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>				<i>Pseudocorynosoma enrietti</i> + <i>Acanthocephalus tumescens</i>			
	<b>Actividad</b>	<b>Distribución vertical</b>	<b>Agarre</b>	<b>Fototaxismo</b>	<b>Actividad</b>	<b>Distribución vertical</b>	<b>Agarre</b>	<b>Fototaxismo</b>	<b>Actividad</b>	<b>Distribución vertical</b>	<b>Agarre</b>	<b>Fototaxismo</b>
<b>Actividad</b>	-	-0,451 (0,01*)	-0,117 (0,53)	0,031 (0,87)	-	0,014 (0,904)	0,063 (0,73)	-0,174 (0,128)	-	-0,099 (0,76)	0,074 (0,82)	-0,077 (0,81)
<b>Distribución vertical</b>	-	-	0,581 (<0,001*)	0,012 (0,95)	-	-	0,513 (0,003*)	0,428 (<0,001*)	-	-	0,519 (0,08)	0,566 (0,054)
<b>Agarre</b>	-	-	-	0,087 (0,64)	-	-	-	0,293 (0,009*)	-	-	-	-0,169 (0,60)
<b>Fototaxismo</b>	-	-	-	-	-	-	-	-				

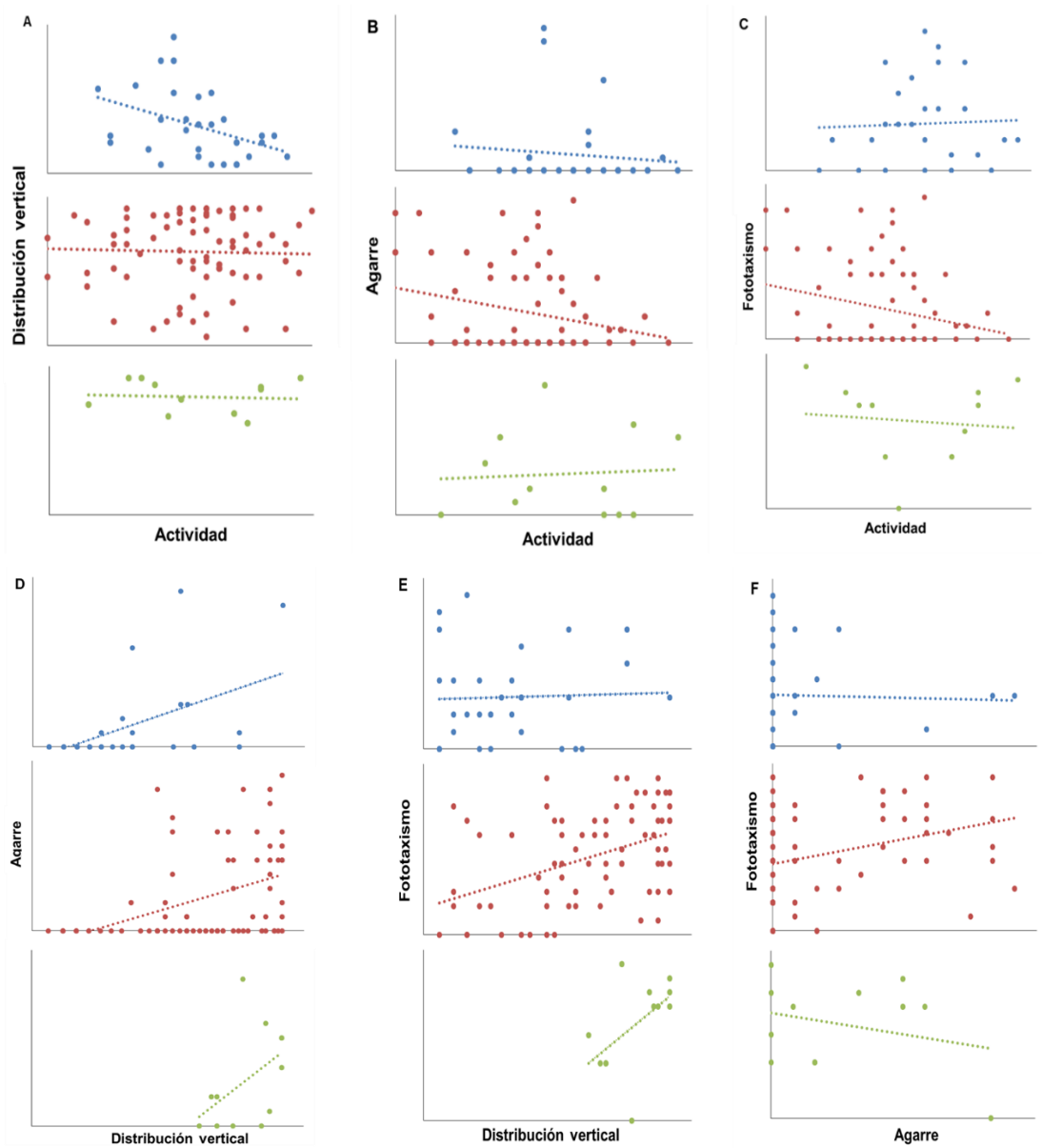


Figura 28: correlación de rasgos comportamentales para los anfípodos sanos (azul), infectados con *Pseudocorynosoma enrietti* (rojo), e infectados con *Pseudocorynosoma enrietti* y *Acanthocephalus tumescens* (verde) en verano.

Tabla 22: Correlación de rasgos comportamentales en anfípodos sanos e infectados en invierno. Se muestran los valores de los coeficientes de correlación de Spearman R y los de valores de probabilidad (P) entre paréntesis. Los valores significativos se indican con \*.

	<b>Sanos</b>				<i>Pseudocorynosoma enrietti</i>				<i>Acanthocephalus tumescens</i>			
	<b>Actividad</b>	<b>Distribución vertical</b>	<b>Agarre</b>	<b>Fototaxismo</b>	<b>Actividad</b>	<b>Distribución vertical</b>	<b>Agarre</b>	<b>Fototaxismo</b>	<b>Actividad</b>	<b>Distribución vertical</b>	<b>Agarre</b>	<b>Fototaxismo</b>
<b>Actividad</b>	-	0,090 (0,443)	0,022 (0,855)	0,203 (0,082)	-	0,043 (0,8)	0,021 (0,9)	0,081 (0,622)	-	-0,047 (0,885)	0,099 (0,759)	0,455 (0,137)
<b>Distribución vertical</b>	-	-	0,567 (0,001*)	0,274 (0,018*)	-	-	0,464 (0,003*)	0,358 (0,025*)	-	-	0,521 (0,083)	0,172 (0,592)
<b>Agarre</b>	-	-	-	0,175 (0,135)	-	-	-	0,134 (0,415)	-	-	-	0,189 (0,558)
<b>Fototaxismo</b>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

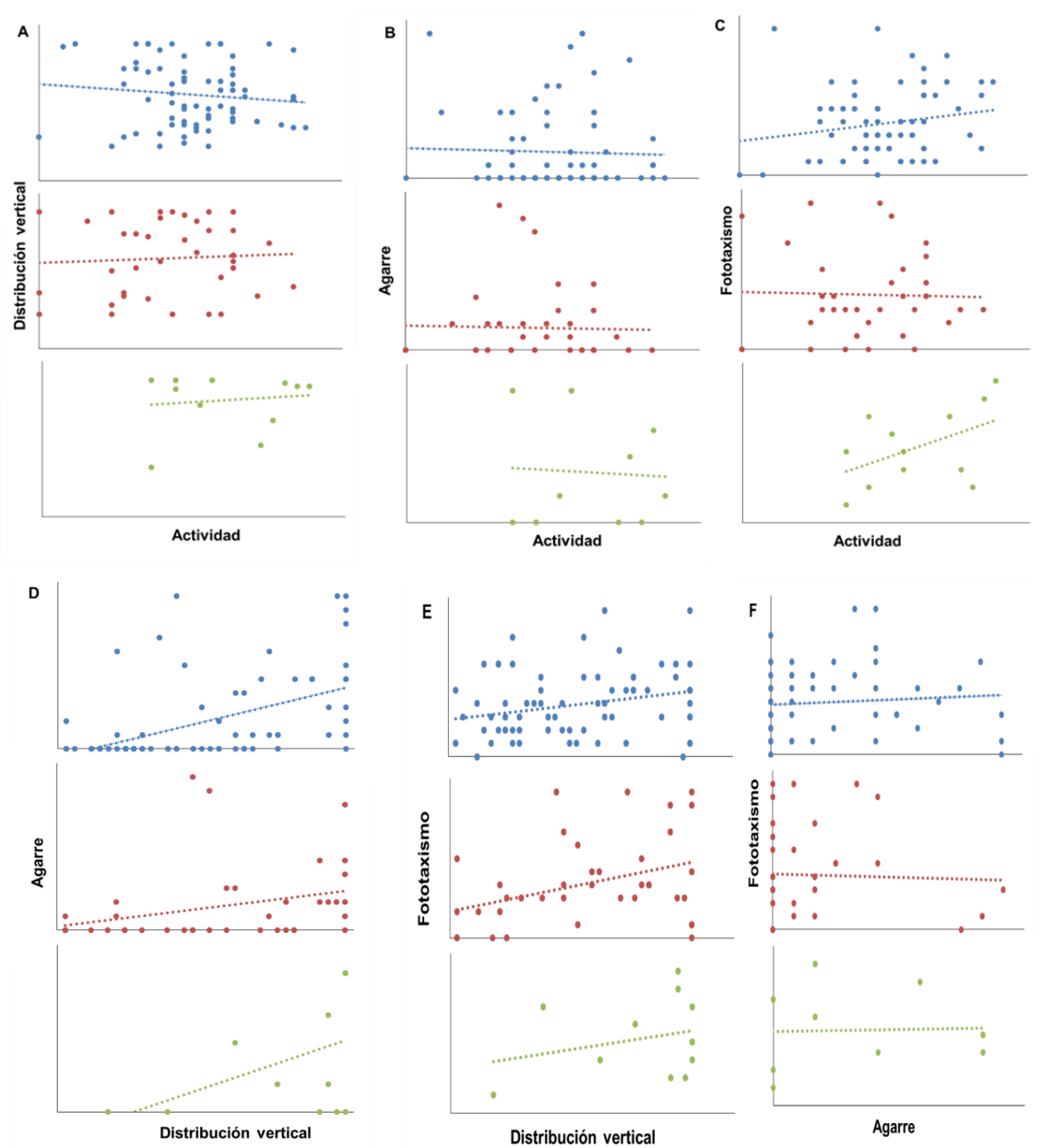


Figura 29: Correlación de rasgos comportamentales para los anfípodos sanos (azul), infectados con *Pseudocorynosoma enrietti* (rojo), e infectados con *Acanthocephalus tumescens* (verde) en invierno.

## 5. DISCUSIÓN

### A. Efecto de la presencia de los parásitos sobre la sobrevivencia de los anfípodos

En este trabajo, los individuos de *H. patagonica* fueron mantenidos sin alimento ni aireación suplementaria, lo que puede haber conducido a condiciones de estrés tales como inanición, disminución del oxígeno disponible y deterioro de la calidad del agua, producto de la excreción de los individuos. Los resultados de este experimento, mostraron que frente a estas condiciones, la sobrevivencia de los anfípodos fue afectada significativamente por el nematode *H. suttonae*, pero no así la presencia de los acantocéfalos, cuando se hizo una comparación con los individuos sanos. El 75% de los anfípodos parasitados con *H. suttonae* sobrevivieron hasta 12 días, mientras que los sanos lograron sobrevivir hasta 20 días. De esta manera, la hipótesis y la predicción planteadas en esta tesis que indicaban que la infección afectaría la sobrevivencia de los anfípodos, son parcialmente válidas. Los resultados de este experimento dan un indicio del efecto negativo en la sobrevivencia de los anfípodos infectados con *H. suttonae*, pudiendo realizarse futuros experimentos bajo diferentes situaciones de estrés para terminar de evaluar el rol de los nematodes en la disminución de sobrevivencia.

La reducción en la sobrevivencia se puede considerar como parte de la patología generada por los parásitos y en general su carácter es diferencial dado que depende de la especie hospedadora (Thomas *et al.*, 1995), aunque también puede haber diferencias en la virulencia dentro la misma especie parásita cuando se consideran diferentes “cepas o linajes” (Cornet *et al.*, 2009). La biodiversidad en los ecosistemas puede verse afectada por los efectos diferenciales del parásito sobre ciertos hospedadores en particular, provocando una eliminación diferencial de especies hospedadoras, que resultan más susceptibles (Thomas *et al.*, 1995). Por ejemplo, el digeneo *M. poulini* afectó la sobrevivencia y el reclutamiento del anfípodo *P. fluviatilis* por sobre otras especies hospedadoras, influyendo diferencialmente en la dinámica poblacional de los hospedadores (Friesen *et al.*, 2020). Asimismo, la sobrevivencia de los hospedadores nativos y exóticos frente a un mismo parásito puede ser diferente. En este sentido, en un estudio realizado en Francia con especies nativas y exóticas de *Gammarus* parasitadas con tres especies de acantocéfalos, se registró que la especie exótica, *G. roeseli*, es menos afectada que

por el complejo de especies nativas *G. pulex*/*G. fossarum* (Galipaud *et al.*, 2017). Algunas especies de acantocéfalos, pueden generar mortalidad en sus hospedadores intermediarios cuando éstos se encuentran bajo condiciones de estrés, como es el caso de *P. laevis* quien produce la muerte de *G. pulex*, cuando se encuentran en agua contaminada con *Escherichia coli* (Cornet y Sorci, 2010).

El acantocéfalo *Pseudocorynosoma constrictum* disminuye la sobrevivencia del anfípodo *H. azteca*, y la mortalidad se produce principalmente durante la transición de acantela a cistacanto, que es el periodo de mayor crecimiento de las larvas, posiblemente como consecuencia de las altas demandas nutricionales del parásito (Duclos *et al.* 2006). En nuestro caso no se consideró la sobrevivencia de los anfípodos durante el desarrollo de las larvas de los parásitos. *Acanthocephalus galaxii* no generó mortalidad en los anfípodos de agua dulce *P. novizealandiae*, *P. excavatum* y *P. fluviatilis* (Rauque *et al.*, 2011; Friesen *et al.*, 2017), así como tampoco ocurrió con *A. tumescens* en *H. patagonica* en el presente trabajo.

En estudios previos se observó que la infección con *Hedruris spinigera* no causó mortalidad en los anfípodos *Paracorophium excavatum* y *P. fluviatilis* aunque los autores no consignaron el estadio de la larva que estaba infectando a los anfípodos (Friesen *et al.*, 2017). En el presente estudio, los anfípodos estaban infectados por larvas L4 (4<sup>to</sup> estadio) de *H. suttonae* que son infectivas para los peces. Estas larvas fueron capaces de perforar los tejidos del anfípodo con el extremo cefálico, hasta salir del hospedador por la unión entre los segmentos. Es posible que sólo este estadio de *H. suttonae* produzca una reducción en la sobrevivencia, dado que sería el único capaz de infectar luego al hospedador definitivo. Estas larvas al salir del anfípodo pueden sobrevivir hasta tres días nadando en el agua, con la posibilidad de infectar a los peces al ser consumidas. Futuros estudios que involucren infecciones experimentales son necesarios para evaluar esta vía de transmisión.

En términos de la población de anfípodos, la infección del nematode *H. suttonae* es poco frecuente en anfípodos del lago Mascardi (Rauque, 2013), en comparación con los altos valores de infección por parte de acantocéfalos, que alcanzan el 30% de la población (Rauque y Semenas, 2007). Estos hallazgos indicarían una mortalidad diferencial de los anfípodos infectados con las larvas L4 de este nematode.

## **B. Influencia de los acantocéfalos sobre el comportamiento de los anfípodos en presencia y ausencia de señales químicas de un depredador**

En el presente estudio se observó que: 1. existe una alteración de algunos rasgos del comportamiento de los anfípodos por parte de *P. enrietti* y *A. tumescens*, 2. esta alteración de los rasgos es distinta para ambas especies parásitas, 3. la alteración del comportamiento tiene diferencias estacionales, asociadas a la especie de acantocéfalo, 4. existe un comportamiento antidepredatorio en los anfípodos, y 5. la infección modifica el comportamiento antidepredatorio.

### **Alteración del comportamiento**

En anfípodos con infecciones simples del acantocéfalo *P. enrietti* se encontró alteración de tres rasgos comportamentales durante el verano (fototaxismo, distribución vertical y agarre a la vegetación) lo cual dio como resultado la localización de los hospedadores intermediarios en áreas iluminadas, haciéndolos nadar hacia la superficie y aumentando el agarre a la vegetación. Esta alteración induce al anfípodo a localizarse en lugares de mayor riesgo y exponiéndose a la depredación por anseriformes, quienes generalmente se alimentan de vegetación acuática (Rozzatti *et al.*, 1995), pudiendo al alimentarse sobre la vegetación, ingerir a los anfípodos de manera accidental. En el Hemisferio Norte, de la misma forma que en nuestro estudio, los anfípodos infectados con el acantocéfalo *P. minutus*, se ubicaron más arriba en la columna de agua, localizándose así más cerca de las aves acuáticas que son sus hospedadores definitivos (Lagrué *et al.*, 2013). Por otro lado, la presencia de *A. tumescens* alteró la distribución vertical de los anfípodos en invierno, haciendo nadar a los infectados más cerca de la superficie, por lo que serían más visibles para los peces que son depredadores visuales (Jobling, 1996).

La infección mixta por *A. tumescens* y *P. enrietti*, produjo una alteración diferente a las infecciones simples, dado que sólo el agarre de los anfípodos fue alterado, prefiriendo los infectados permanecer agarrados a la vegetación. Este hallazgo indicaría que existe una interacción entre los cistacantos de las dos especies de acantocéfalos, dado que *P. enrietti* en infecciones simples alteró tres rasgos (fototaxismo, distribución vertical y agarre) y *A. tumescens* alteró sólo la distribución vertical. Las infecciones mixtas son poco frecuentes en *H. patagonica*, y



ocurrieron únicamente en verano, lo que revela un proceso de exclusión entre ambas especies el cual podría estar mediado, entre otros aspectos, por la ubicación de los huevos en distintos microhábitats. Por ejemplo, se observó que los huevos de *P. enrietti* se anclan con sus filamentos a la vegetación (Rauque *et al.*, *en prensa*), mientras que los de *A. tumescens* no presentan filamentos (Semenas y Trejo, 1997) y se ubican en otras zonas. Otra posible explicación para la exclusión es la alteración específica de cada parásito en el comportamiento del hospedador intermediario (Perrot-Minnot, 2004; Perrot-Minnot *et al.*, 2019). Como ocurre entre los acantocéfalos *P. laevis* y *Pomphorhynchus tereticollis*, que son simpátricos en su hospedador intermediario, pero tienen una baja tasa de superposición en sus hospedadores definitivos, registrándose una especie parásita en peces bentónicos y la otra en peces pelágicos (Perrot-Minnot *et al.*, 2019).

En nuestro estudio, la alteración del comportamiento tiene diferencias estacionales, ocurriendo sólo en verano para *P. enrietti* y en invierno para *A. tumescens*, pudiendo relacionarse con el mayor porcentaje de infección de los estados infectivos de cada una de las especies (cistacanto) y la ocurrencia de sus hospedadores definitivos en el ambiente en diferentes épocas del año. En verano, las larvas de *P. enrietti* se encuentran con mayor prevalencia (Rauque y Semenas, 2011), y existe una mayor abundancia de aves acuáticas (Pescador *et al.*, 2012). Mientras que las larvas de *A. tumescens* predominan en los anfípodos desde el otoño hasta principios de la primavera, siendo transmitidos hacia los peces en ese periodo (Rauque y Semenas, 2007; 2011).

### **Efecto de los depredadores**

Un hallazgo de este trabajo es que los anfípodos sanos mostraron un comportamiento antidepredatorio hacia ambas señales de depredador (aves y peces) que no había sido registrado para esta especie de anfípodo. Además, se pudo observar que esta respuesta difirió para ambos depredadores, induciendo las señales de las aves una disminución en los niveles de actividad de los anfípodos. Por otro lado, las señales de los peces indujeron una disminución de la actividad, un fototaxismo negativo y niveles más bajos en la distribución vertical y el agarre a la vegetación. Este comportamiento antidepredatorio llevaría a los anfípodos sanos a permanecer en el fondo camuflados para evitar a los peces como el puyen chico,

que busca activamente a los anfípodos. Ningún estudio ha evaluado el comportamiento antidepredatorio del anfípodo *H. patagonica*. En estudios realizados con los anfípodos *P. quadrispinosa* y *G. roeseli*, las señales químicas de los peces aumentaron el tiempo que los individuos permanecían dentro del refugio (Benesh *et al.*, 2008; Médoc *et al.*, 2009).

Por otro lado, cuando consideramos el efecto de la infección por los cistacantos de ambas especies sobre el comportamiento antidepredatorio, encontramos algunas diferencias entre las señales de ambos depredadores. Cuando se agregaron señales de aves, los anfípodos parasitados presentaron menores valores en la distribución vertical, nadando más cerca del fondo. Contrariamente a nuestras expectativas, que indicaban una disminución del comportamiento antidepredatorio por la infección, nuestros resultados muestran que un depredador/hospedador induce una respuesta antidepredatoria conduciendo a los anfípodos a nadar cerca del fondo, lo que los hace menos visibles. En invierno, después de la adición de señales químicas de peces, los anfípodos infectados con *P. enrietti* se ubicaron más cerca de la superficie que los sanos, indicando una reducción del comportamiento antidepredatorio de los individuos infectados. Estos resultados mostraron que un pez depredador que no es un hospedador, induce un cambio en la respuesta antidepredatoria de los anfípodos infectados con *P. enrietti*. Del mismo modo, el anfípodo *G. pulex* infectado con *P. laevis* no muestra un comportamiento antidepredatorio hacia el pez *Cottus gobbio*, que es su hospedador definitivo, siendo atraído hacia éste (Perrot-Minnot *et al.*, 2007). Como en nuestro estudio, en el acantocéfalo *Echinorhynchus borealis* infectando *P. quadrispinosa*, la infección no alteró el comportamiento del anfípodo; sin embargo, al agregar agua acondicionada con señales químicas de depredadores, los crustáceos parasitados pasaron menos tiempo escondidos que los no infectados (Benesh *et al.*, 2008). En el anfípodo *G. pulex*, aunque los individuos sanos y los infectados por el acantocéfalo *P. minutus* mostraron el mismo comportamiento de agregación, sólo los sanos redujeron su actividad en presencia de señales de depredadores no hospedadores (Thünken *et al.*, 2010). En la infección con *A. tumescens*, después de incluir señales de peces no se encontraron diferencias entre los anfípodos sanos e infectados. Considerando que los peces son hospedadores para este parásito, esperábamos que el comportamiento antidepredatorio se reduzca en los infectados, sin embargo, nuestros resultados fueron opuestos dado que no se observó la alteración. Una

posible explicación podría ser las elevadas concentraciones de señales de depredador utilizadas en el experimento, que si bien se desconocen, probablemente exceden a las de la naturaleza.

En este trabajo nuestros resultados han demostrado que los acantocéfalos alteran el comportamiento de los anfípodos, que aumentaría la eficiencia de la transmisión hacia los hospedadores definitivos. Aunque la presencia de depredadores, independientemente de su estatus como hospedador definitivo, induce en los infectados con estos acantocéfalos un comportamiento antidepredatorio. La infección en el lago Mascardi conduciría a una modulación del tamaño de la población de anfípodos y de su dinámica, pudiendo afectar la estructura de las tramas tróficas.

### **C. Efecto de los acantocéfalos sobre la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo *H. patagonica*.**

En los análisis de verano, los anfípodos sanos presentaron dos correlaciones, asociándose inversamente los rasgos de actividad y de distribución vertical y directamente los de distribución vertical con el agarre a la vegetación, lo que indica que los anfípodos cuando son más activos y se encuentran nadando, lo hacen más cerca del fondo y cuando están más cerca de la superficie se mantienen más tiempo agarrados a la vegetación. En los anfípodos infectados con *P. enrietti* no se observó correlación entre la actividad y la distribución vertical, lo que significa que al aumentar su actividad (nadar) no tuvieron preferencia por una profundidad determinada. Por otra parte, se observó una correlación directa entre la distribución vertical y el agarre a la vegetación. Además, se observaron dos nuevas correlaciones directas entre la distribución vertical y el fototaxismo y entre el agarre y el fototaxismo, lo que significa que los anfípodos infectados con *P. enrietti* están preferentemente más cerca de la superficie, expuestos a la luz, y agarrados a la vegetación. Los anfípodos con infecciones mixtas de *P. enrietti* y *A. tumescens* no presentaron correlaciones. En invierno, los anfípodos sanos presentaron dos correlaciones directas, la distribución vertical y el agarre a la vegetación y la distribución vertical y el fototaxismo, lo que indica que los anfípodos son atraídos

hacia la superficie y tienden a permanecer agarrados a la vegetación. Cuando los anfípodos estuvieron infectados con *P. enrietti* se mantuvieron ambas correlaciones como en los sanos. Por el contrario, los anfípodos infectados con *A. tumescens* no presentaron correlaciones significativas, lo que indica que la infección por este parásito interrumpe las asociaciones de rasgos comportamentales. Tal como esperábamos, la infección parasitaria modificó la relación entre los rasgos comportamentales y además fue diferente entre los individuos infectados con *P. enrietti* y con *A. tumescens*. Estudios de la correlación de rasgos comportamentales del anfípodo *P. fluviatilis* mostraron en los individuos sanos que el fototaxismo, la actividad horizontal y la distribución vertical son rasgos independientes (coeficiente de correlación de Spearman entre 0,07 y 0,09) (Coats *et al.*, 2010). Por el contrario, los individuos infectados con *Microphallus* sp. presentaron correlaciones entre los rasgos más fuertes y significativas (coeficiente de correlación de Spearman entre 0,14 y 0,29). De este modo, la infección parasitaria podría inducir un fortalecimiento de la correlación entre estos rasgos, que facilitarían la transmisión del parásito. Nuestros resultados sugieren que ambas especies de acantocéfalos alteran las correlaciones de rasgos, en el caso de *A. tumescens* interrumpiendo las asociaciones y en el caso de *P. enrietti* generando nuevas. La alteración de la correlación de los rasgos comportamentales indica que éstos están estrechamente ligados y generan una respuesta específica sobre los anfípodos (por ejemplo escape de los depredadores), por lo que serían el blanco real de los parásitos.

## 6. CONCLUSIONES

- ❖ La sobrevivencia de *H. patagonica* sólo se redujo por la infección del nematode *H. suttonae*.
- ❖ El comportamiento de los anfípodos fue afectado por la infección de ambas especies de acantocéfalos. *Pseudocorynosoma enrietti* alteró el fototaxismo, la distribución vertical y el agarre a la vegetación, y *A. tumescens* modificó la distribución vertical, mientras que las infecciones mixtas alteraron el agarre de los anfípodos.
- ❖ En los anfípodos sanos las señales de los depredadores indujeron un comportamiento antidepredatorio. Las señales de los peces indujeron una disminución de la actividad, un fototaxismo negativo y niveles más bajos de distribución vertical y agarre a la vegetación. Mientras que las señales de las aves produjeron una disminución de la actividad de los anfípodos.
- ❖ En los anfípodos infectados, las señales de los depredadores también indujeron un comportamiento antidepredatorio. Los anfípodos infectados por *P. enrietti* en presencia de señales de aves y peces, presentaron alteraciones en la distribución vertical. Los anfípodos infectados por *A. tumescens* en presencia de señales de peces no mostraron rasgos alterados.
- ❖ Ambas especies de acantocéfalos modificaron las correlaciones de rasgos comportamentales de los anfípodos respecto de los sanos.

## 7. BIBLIOGRAFÍA

- Adamo, S. A. (2002)** Modulating the modulators: parasite, neuromodulators and host behavioral change. *Brain Behavior and evolution* 60: 370-377.
- 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* 18: 387-408.
- Bailly, Y., Cézilly, F., Rigaud, T. (2018)** Stage-dependent behavioral changes but early castration induced by the acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus* in its *Gammarus pulex* intermediate host. *Parasitology* 145: 260-268.
- Bakker, T. C. M., Frommen, J. G., Thünken, T. (2017)** Adaptive parasitic manipulation as exemplified by acanthocephalans. *Ethology* 123: 779-784.
- Bastidas Navarro, M., Martyniuk, N., Balseiro, E., Modenutti, B. (2018)** Effects of glacial lake outburst on the light climate in an Andean Patagonian lake: implications for planktonic phototrophs. *Journal of Hydrobiology* 816: 39-48.
- Bauer, A., Haine, E. R., Perrot-Minnot, M. J., Rigaud, T. (2005)** Acanthocephalan parasite *Polymorphus minutus* alters the geotactic and clinging behaviours of two sympatric amphipod hosts: the native *Gammarus pulex* and the invasive *Gammarus roeseli*. *Journal of Zoology* 267: 39-43.
- Bauer, A., Trouve, S., Gregoire, A., Bollache, L., Cézilly, F. (2000)** Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on the behaviour of native and invader gammarid species. *International Journal for Parasitology* 30: 1453-1457.
- Benesh, D. P., Kitchen, J., Pulkkinen, K., Hakala, I., Valtonen, E. T. (2008)** The effect of *Echinorhynchus borealis* (Acanthocephala) infection on the anti-predator behavior of a benthic amphipod. *Journal of Parasitology* 94: 542-545.
- Bethel, W. M., Holmes, J. C. (1974)** Correlation of development of altered evasive behavior in *Gammarus lacustris* (Amphipoda) harboring cystacanths of *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) with the infectivity to the definitive host. *Journal of Parasitology* 60: 272-274.

- Brugni, N., Viozzi, G. (2010)** A new hedrurid species (Nematoda) from galaxiid fishes in Patagonia (Argentina) and infection of amphipods as intermediate host. *Journal of Parasitology* 96: 109-115.
- Casalins, L. M., Brugni, N., Rauque, C. A. (2015)** The behavior response of amphipods infected by *Hedruris suttonae* (Nematoda) and *Pseudocorynosoma* sp. (Acanthocephala). *Journal of Parasitology* 101: 647-650.
- Cézilly, F., Perrot-Minnot, M. (2010)** Interpreting multidimensionality in parasite-induced phenotypic alterations: panselctionism vs parsimony. *Oikos* 119: 1224-1229.
- Cézilly, F., Thomas, F., Médoc, V., Perrot-Minnot, M. (2010)** Host-manipulation by parasites with complex life cycles: adaptive or not? *Trends in Parasitology* 26: 311-317.
- Coats, J., Poulin, R., Nakagawa, S. (2010)** The consequences of parasitic infections for host behavioural correlations and repeatability. *Behaviour* 147: 367-382.
- Cornet, S., Sorci, G. (2010)** Parasite virulence when the infection reduces the host immune response. *Proceedings of Biological Sciences* 277: 1929-1935.
- Cornet, S., Franceschi, N., Bollache, L., Rigaud, T., Sorci G. (2009)** Variation and covariation in infectivity, virulence and immunodepression in the host-parasite association *Gammarus pulex-Pomphorhynchus laevis*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 276: 4229-4236.
- Dianne, L., Perrot-Minnot, M., Bauer, A., Léger, E., Rigaud, T. (2011)** Protection first then facilitation: a manipulative parasite modulates the vulnerability to predation of its intermediate host according to its own developmental stage. *Evolution* 65: 2692-2698.
- Duclos, L. M., Danner, B. J., Nickol, B. B. (2006)**. Virulence of *Corynosoma constrictum* (Acanthocephala: Polymorphidae) in *Hyalella azteca* (Amphipoda) throughout parasite ontogeny. *Journal of Parasitology* 92: 749-755.
- Frainer, A., McKie, B. G., Amundsen, P. A., Knudsen, R., Lafferty, K. D. (2018)** Parasitism and the biodiversity-functioning relationship. *Trends in Ecology and Evolution* 33: 260-268.
- Friesen, O. C., Poulin, R., Lagrue, C. (2017)** Differential impacts of shared parasites on fitness components among competing hosts. *Ecology and Evolution* 7: 4682-4693.

- Friesen, O., Goellner, S., Poulin, R., Lagrue, C. (2020)** Parasites shape community structure and dynamics in freshwater crustaceans. *Parasitology* 147: 182-193.
- Galipaud, M., Bollache, L., Lagrue, C. (2017)** Variations in infection levels and parasite-induced mortality among sympatric cryptic lineages of native amphipods and a congeneric invasive species: Are native hosts always losing? *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 6: 439-447.
- García, R. D., Jara, F. G., Reissig, M. (2018)** Oomycete parasites in freshwater copepods of Patagonia: effects on survival and recruitment. *Diseases of Aquatic Organisms* 129: 123-134.
- Giari, L., Fano, E. A., Castaldelli, Grabner, D., Sures, B. (2020)** The ecological importance of amphipod–parasite associations for aquatic ecosystems. *Water* 12: 2429.
- Giorgi, A., Tiraboschi, B. (1999)** Evaluación experimental del desarrollo de dos grupos de macroinvertebrados (anfípodos y gasterópodos) sobre algas epífitas. *Ecología Austral* 9: 35-44.
- Haye, P. A., Ojeda, F. P. (1998)** Metabolic and behavioral alterations in the crab *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) induced by its acanthocephalan parasite *Profilicollis antarticus* (Zdzitowiecki 1985). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 228: 73-82.
- Helluy, S., Holmes, J. C. (1990)** Serotonin, octopamine, and the clinging behavior induced by the parasite *Polymorphus paradoxus* (Acanthocephala) in *Gammarus lacustris* (Crustacea). *Canadian Journal of Zoology* 68: 1214-1220.
- Helluy, S., Thomas, F. (2003)** Effects of *Microphallus papillorobustus* (Platyhelminthes: Trematoda) on serotonergic immunoreactivity and neuronal architecture in the brain of *Gammarus insensibilis* (Crustacea: Amphipoda). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 270: 563-568.
- Hindsbo, O. (1972)** Effects of *Polymorphus* (Acanthocephala) on colour and behaviour of *Gammarus lacustris*. *Nature* 238: 333.
- Holmes, J. C., Bethel, W. M. (1972)** Modification of intermediate host behavior by parasites. *Zoological Journal of the Linnean Society* 51: 123-149.
- Huber, R. (2005)** Amines and motivated behaviors: a simpler systems approach to complex behavioral phenomena. *Journal of Comparative Physiology A* 191: 231-239.



- Hudson, P. J., Dobson, A. P., Lafferty, K. D. (2006)** Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution* 21: 381-385.
- Jobling, M. (1996)** Environmental biology of fishes (Fish and Fisheries Series 16). Chapman & Hall, London, 455 pp.
- Jokela, J., Lively, C. M., Taskinen, J., Peters, A. D. (1999)** Effect of starvation on parasite-induced mortality in a freshwater snail (*Potamopyrgus antipodarum*). *Oecologia* 119: 320-325.
- Lagroe, C., Güvenatam, A., Bollache, L. (2013)** Manipulative parasites may not alter intermediate host distribution but still enhance their transmission: field evidence for increased vulnerability to definitive hosts and non-host predator avoidance. *Parasitology* 140: 258-265.
- Loker, E., Hofkin, B. (2015)** Parasitology. A conceptual approach. Taylor and Francis Press, New York 560 pp.
- Martin, P., Bateson, P. (2009)** Measuring behaviour. An introductory guide. Cambridge University press, London 176 pp.
- Martorelli, S. R. (1989)** The role of *Cryptograpsus angulatus* (Crustacea; Brachyura) in the life cycles of *Microphallus szidati* (Digenea; Microphallidae) and *Falsificollis chasmagnathi* (Acanthocephala; Filicollidae): some aspects of their ecological parasitology. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 8: 567-574.
- Maynard, B. J., Demartini, L., Wright, W. G. (1996)** *Gammarus lacustris* harboring *Polymorphus paradoxus* show altered patterns of serotonin-like immunoreactivity. *Journal of Parasitology* 82: 663-666.
- Medoc, V., Rigaud, T., Bollache, L., Beisel, J. N. (2009)** A manipulative parasite increasing an antipredator response decreases its vulnerability to a no host predator. *Animal Behaviour* 77: 1235-1241.
- Minchella, D. J., Scott, M. E. (1991)** Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trends in Ecology & Evolution* 6: 250-254.
- Moore, J. (2002)** Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press, New York 315 pp.
- Palm, H. W., Klimpel, S. (2007)** Evolution of parasitic life in the ocean. *Trends in Parasitology* 23: 10-12.
- Pasquini, A. I., Lecomte, K. L., Depetris, P. J. (2013)** The Manso Glacier drainage system in the northern Patagonian Andes: An overview of its main hydrological characteristics. *Journal of Hydrological Processes* 27: 217-224.

- Peralta, M. A. (2001)** Crustacea, Eumalacostraca. En Guía para la Determinación de los Artrópodos Bentónicos Sudamericanos. Fernández, H. R. y Domínguez, E. (Eds), Editorial Universitaria de Tucumán, Tucumán pp. 257-282.
- Perrot-Minnot, M. J. (2004)** Larval morphology, genetic divergence, and contrasting levels of host manipulation between forms of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala). *International Journal for Parasitology* 34: 45-54.
- Perrot-Minnot, M. J., Guyonnet, E., Bollache, L., Lagrue, C. (2019)** Differential patterns of definitive host use by two fish acanthocephalans occurring in sympatry: *Pomphorhynchus laevis* and *Pomphorhynchus tereticollis*. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 8: 135-144.
- Pescador, M., Díaz, S., Peris, S. (2012)** Abundances of waterbird species on lakes in Argentine Patagonia as a function of season, lake size and the presence of mink. *Hydrobiologia* 697: 111-125.
- Poulin, R. (2010)** Parasite manipulation of host behavior: an update and frequently asked questions. En *Advances in the Study of Behavior*. Brockmann, H. J., Roper, T. J., Naguib, M., Wynne-Edwards, K. E., Mitani, J. C., Leigh, W. S. (Eds), Burlington Academic Press, Burlington pp. 151-186.
- Poulin, R. (2011)** The many roads to parasitism: a tale of convergence. *Advances in Parasitology* 74: 1-40.
- Pulgar, J., Aldana, M., Vergara, E., George-Nascimento, M. (1995)** La conducta de la jaiba estuarina *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) en relación al parasitismo por el acantocéfalo *Profilicollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985) en el Sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 439-450.
- Rauque, C. (2007)** Estrategias de transmisión de acantocéfalos en ambientes acuáticos Andino Patagónicos. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, 197 pp.
- Rauque, C. (2013)** Rol de los anfípodos (Amphipoda) en ambientes de agua dulce de Patagonia: epibiosis y parasitismo. *Revista Argentina de Parasitología* 2: 6-15.
- Rauque, C., Semenas, L. (2007)** Infection pattern of two sympatric acanthocephalan species in the amphipod *Hyaella patagonica* (Amphipoda: Hyaellidae) from Lake Mascardi (Patagonia, Argentina). *Parasitology Research* 100: 1271-1276.

- Rauque, C., Semenas, L. (2009)** Effects of two acanthocephalan species on the reproduction of *Hyaella patagonica* (Amphipoda, Hyaellidae) in an Andean Patagonian Lake (Argentina). *Journal of Invertebrate Pathology* 100: 35-39.
- Rauque, C., Semenas, L. (2011)** Parasite volume as an indicator of competition: the case of *Acanthocephalus tumescens* and *Pseudocorynosoma* sp. (Acanthocephala) in their intermediate host. *Journal of Parasitology* 97: 999-1002.
- Rauque, C., Semenas, L. (2013)** Interactions among four parasite species in an amphipod population from Patagonia. *Journal of Helminthology* 87: 97-101.
- Rauque, C. A., Semenas, L. G., Viozzi, G. P. (2006)** Seasonality of recruitment and reproduction of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno (Patagonia, Argentina). *Journal of Parasitology* 92: 1265-1269.
- Rauque C., Flores V., and Semenas L.** *Pseudocorynosoma enrietti* (Molfi & Freitas Fernandes, 1953) (Acanthocephala: Polymorphidae) from Patagonia (Argentina): life cycle, localities, and new host records. *Journal of Helminthology: in press.*
- Rauque, C., Paterson, R., Poulin, R., Tompkins, D. (2011)** Do different parasite species interact in their effects on host fitness? A case study on parasites of the amphipod *Paracalliope fluviatilis*. *Parasitology* 138: 1176-1182.
- Rojas, J. M., Ojeda, F. P. (2005)** Altered dopamine levels induced by the parasite *Profilicollis antarcticus* on its intermediate host, the crab *Hemigrapsus crenulatus*. *Biological Research* 38: 259-266.
- Rozzatti, J., Marteleur, G., Beltzer, A. H. (1995)** Dieta del pato capuchino *Anas versicolor* (Aves: Anatidae) en la provincia de Santa Fe Argentina. *Revista de Ecología Latinoamericana* 3: 19-24.
- Semenas, L., Trejo, A. (1997).** Redescription of *Acanthocephalus tumescens* (von Linstow, 1896) (Palaeacanthocephala, Echinorhynchidae). *Systematic Parasitology* 36: 13-16.
- Seppälä, O., Karvonen, A., Kuosa, M., Haataja, M., Jokela, J. (2013)** Are sick individuals weak competitors? Competitive ability of snails parasitized by a gigantism-inducing Trematode. *PLOS ONE* 8: e79366.79
- Tain, L., Perrot-Minnot, M. J., Cézilly, F. (2006)** Altered host behaviour and brain serotonergic activity caused by acanthocephalans: evidence for specificity. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273: 3039-3045.

- Tain, L., Perrot-Minnot, M. J., Cézilly, F. (2007)** Differential influence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on brain serotonergic activity in two congeneric host species. *Biology Letters* 3: 69-72.
- Thieltges, D. W. (2006)** Parasite induced summer mortality in the cockle *Cerastoderma edule* by the trematode *Gymnophallus choledochus*. *Hydrobiologia* 559: 455-461.
- Thomas, F., Poulin, R., Brodeur, J. (2010)** Host manipulation by parasites: a multidimensional phenomenon. *Oikos* 119: 1217-1223.
- Thomas, F., Renaud, F., Rousset, F., Cézilly, F., Meeuûs, T. D. (1995)** Differential mortality of two closely related host species induced by one parasite. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences* 260: 349-352.
- Thünken, T., Baldauf, S. A., Bersau, N., Bakker, T. C., Kullmann, H., Frommen, J. G. (2010)** Impact of olfactory non-host predator cues on aggregation behaviour and activity in *Polymorphus minutus* infected *Gammarus pulex*. *Hydrobiologia* 654: 137-145.
- Trochine, C., Díaz Villanueva, V., Brett, M. T. (2021)** The ultimate peanut butter on crackers for *Hyalella*: Diatoms on macrophytes rather than bacteria and fungi on conditioned terrestrial leaf litter. *Freshwater Biology* 66: 599-614.
- Weinersmith, K., Faulkes, Z. (2014)** Parasitic manipulation of host's phenotype, or how to make a Zombie - an introduction to the symposium. *Integrative and Comparative Biology* 54: 93-100.
- Windsor, D. (1998)** Most of the species on earth are parasites. *International Journal for Parasitology* 28: 1939-1941.

## **8. AGRADECIMIENTOS:**

- En primer lugar quiero agradecer a Dios por acompañarme en todo momento y guiar mis pasos cada día.
- Agradezco a mis padres Susana y Luis, mis hermanos: Denisse y Rodrigo por su apoyo incondicional.
- Agradezco de manera especial y particular a mi familia: Sebastian, Antonella, Isabella y Lucia por animarme cada día a seguir adelante, confiando que podía concretar esta meta, que muchas veces se veía lejana, ya que no ha sido fácil.
- Agradezco a mis amigas: Mailén, Aylén, Andrea, Mariana, Romina y Estefanía porque siempre estuvieron cuando las necesité.
- Agradezco a Carlos y Verónica director y codirectora de este trabajo, que me ayudaron y enseñaron de manera incondicional, dándome la posibilidad de terminar mi carrera junto a ellos.