

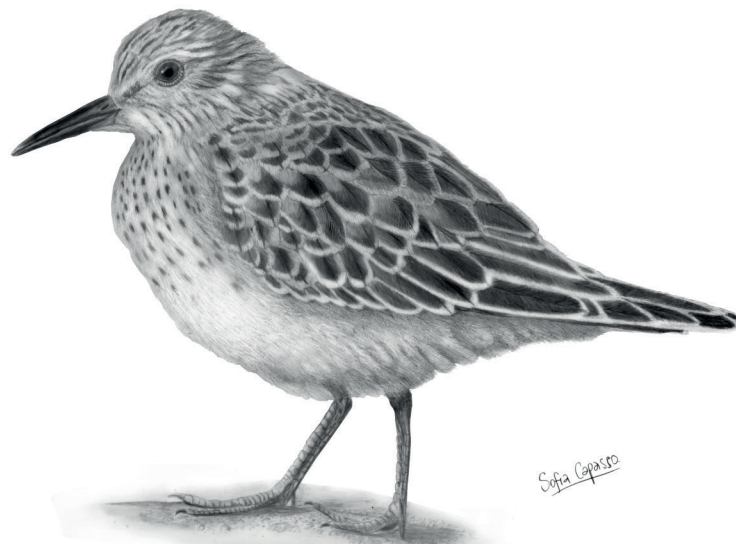
Facultad de  
Ciencias Naturales y Museo



UNIVERSIDAD  
NACIONAL  
DE LA PLATA

**LAS COMUNIDADES DE HELMINTOS  
DE AVES PLAYERAS MIGRATORIAS  
NEÁRTICAS EN HUMEDALES  
COSTEROS E INTERIORES  
DE LA PATAGONIA ARGENTINA**

**SOFÍA CAPASSO**



TRABAJO DE TESIS PRESENTADA PARA OPTAR  
POR EL TÍTULO DE DOCTORA EN CIENCIAS NATURALES

DIRECTORAS: **Julia Inés Díaz** y **Verónica Laura D'Amico**  
2019





## AGRADECIMIENTOS

Esta tesis ha sido un trabajo en conjunto, producto de intercambio de ideas y saberes con muchísimas personas, amigxs y colegas quienes han contribuido a enriquecer el resultado final de este trabajo.

En primer lugar quiero agradecer a mis directoras por haberme formado, por ayudarme a ordenar mis ideas, por confiar en mí este desafío y ayudarme a materializarlo. A Ju (Dra. Julia I. Diaz) por enseñarme a ser paciente y bancarse mi montaña rusa de emociones, por tu constante incentivo y apoyo, por entenderme y aconsejarme. A Vero (Dra. Verónica D'Amico) porque gracias a ella pude conocer a las aves en su ambiente natural, por el aprendizaje en el campo, por su mirada "playeróloga" y por estar siempre pese a la distancia. Infinitas gracias a ambas!

A mis compañeros del CEPAVE, a todo el grupo "helmintos": a Gra Navone por su generosidad y predisposición para ayudarnos siempre y por permitirme formar parte de este grupo, a Guille, Bru Fi., Ro, Cailo, Tati, Nati, Agus, Ceci, Vicky, Romi, Lore, Pao, Andre F. y Andre S., por las charlas ñoñas, los mates, las risas, por el compañerismo, por estar siempre para ayudar al otro; y en especial a mis compañeros Bruno, Eli y Eze por crear el mejor clima de trabajo, por las locuras compartidas y sobre todo por su amistad.

A Guille Panisse por haber procesado la mayoría de los hospedadores y por sus notas sin las cuales hubiese sido todo más caótico.

A Graciela Minardi por su ayuda con los análisis estadísticos y el manejo de R, ayuda sin la cual hubiera fracasado en el intento. Gracias por las charlas multivariadas, los mates y por estar siempre al pie del cañón.

A Emilio Topa por la realización de los cortes histológicos, a Popy (Ma. Cristina Estivariz) por su colaboración y consejo con las ilustraciones, a Patricia Sarmiento del Servicio de Microscopía Electrónica de Barrido del Museo de La Plata, por la toma de fotografías. A Laura Morote por su ayuda en la digitalización de las ilustraciones y por embellecer algunas de las publicaciones científicas derivadas de esta tesis. A Luis Giambelluca por la toma de fotografías bajo lupa y microscopio óptico.

A Mónica Abril, Graciela Escudero, Florencia Cremonte y Marcelo Bertellotti por proveer los hospedadores con los que se realizó este trabajo de tesis. A Sergio Martorelli, Florencia Cremonte, Mike Kinsella, Alberto Canaris, María del Rosario Robles por compartir sus conocimientos y responder tan amablemente a mis

consultas taxonómicas. A Darío Podestá, por compartirme generosamente sus fotografías de los hospedadores que ilustran este trabajo.

A las Licenciadas Marina Arias y María Julia Cassano por su ayuda indispensable en la identificación de los ítems presa analizados en el capítulo 5 de esta tesis.

Al Centro de Estudio Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE) y al Centro Nacional Patagónico (CENPAT), por brindarme el espacio y la infraestructura donde desarrollar este trabajo.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por haberme otorgado la Beca Doctoral con la cual se realizó esta tesis.

A los diferentes organismos que proveyeron fondos para la realización de este trabajo: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 525), Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PIP 698), Universidad Nacional de La Plata (N628, N758, N859).

A los jurados Dr. Daniel Tanzola, Dr. Luciano Segura y Dr. Jorge Etchegoin por sus sugerencias y observaciones que ayudaron a mejorar la versión final de esta tesis.

Al C.E.M por los debates, las jornadas de luchas compartidas, por crear tan necesario espacio de expresión e invitarme a formar parte.

A mis amigas Mar, Marianita, Euge, Juli, Eli, Lula, Marian, Noe y Mer por el amor de siempre y porque cerca o a la distancia siempre son el mejor aguante. A Augusto, Mar y Marianita también por el sostén mutuo en el último tiempo de la tesis.

A Glenda Hevia por recibirme siempre con tan buena predisposición durante mis estadías en Puerto Madryn, por los viajes y campañas compartidas y especialmente por trasmitirme y contagiarme su pasión por las aves.

A mi familia, a mis padres, a mi hermana y a mis abuelos, a quienes le dedico esta tesis, por ser incondicionales, por incentivarne, apoyarme y acompañarme siempre y bancarse las locuras que trae esta profesión.

Por último y no menos importante a las aves playeras por despertar en mí la curiosidad y la motivación para llevar adelante esta investigación, y por conectarme con tan bellas personas durante estos cinco años.

# ÍNDICE

## AGRADECIMIENTOS

RESUMEN ..... I

ABSTRACT ..... IV

**CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN** ..... 13

1.1 Antecedentes y fundamentos ..... 15

1.2 Preguntas guía ..... 20

1.3 Hipótesis y predicciones ..... 21

1.4 Objetivos ..... 22

1.5 Relevancia de la investigación ..... 22

**CAPÍTULO 2. METODOLOGÍA GENERAL** ..... 25

2.1 Hospedadores ..... 27

2.2 Área de estudio ..... 31

2.3 Metodología ..... 33

**CAPÍTULO 3. DIVERSIDAD TAXONÓMICA DE HELMINTOS** ..... 37

3.1 Introducción ..... 39

3.2 Materiales y métodos: metodología de estudio para MO y MEB ..... 40

3.3 Resultados ..... 42

Cestoda ..... 44

Digenea ..... 68

Nematoda ..... 97

Acantocephala ..... 106

3.4 Discusión y conclusiones ..... 112

**CAPÍTULO 4. ECOLOGÍA DE LAS POBLACIONES Y COMUNIDADES PARASITARIAS DEL PLAYERITO UNICOLOR Y EL PLAYERITO DE RABADILLA BLANCA** ..... 115

4.1 Introducción y Metodología de Análisis ..... 117

4.2 Resultados ..... 130

4.3 Discusión y conclusiones ..... 166

**CAPÍTULO 5. DIETA Y FAUNA PARASITARIA** ..... 171

5.1 Introducción ..... 173

5.2 Materiales y métodos: Análisis de datos, métodos estadísticos ..... 174

5.3 Resultados ..... 176

5.4 Discusión y conclusiones ..... 183

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES ..... 193

BIBLIOGRAFÍA CITADA ..... 203







## RESUMEN

Las aves playeras migratorias neárticas poseen sus sitios reproductivos en el hemisferio norte y migran hacia el hemisferio sur para pasar el período no reproductivo en humedales costeros e interiores de América del Sur y Centro América. Estas aves dependen de una cadena de ambientes acuáticos altamente productivos donde alimentarse y descansar. En diferentes partes del mundo, su parasitofauna ha sido objeto de numerosos trabajos. Los estudios de biodiversidad parasitaria incluyen información sobre la composición de especies, su abundancia en los ecosistemas y el análisis de parámetros ecológicos. Estos análisis proporcionan información sobre la estructura de las comunidades que es de utilidad para trabajos futuros sobre monitoreo y evaluación tanto de las aves hospedadoras como de la salud ambiental en los ecosistemas, ampliando la base de conocimientos sobre las relaciones parásito- hospedador- ambiente. El objetivo de este trabajo fue caracterizar y comparar las comunidades de helmintos de dos especies de aves playeras migratorias neárticas filogenéticamente relacionadas, el playerito unicolor (*Calidris bairdii*) y el playerito de rabadilla blanca (*Calidris fuscicollis*) en sitios no reproductivos de la Patagonia argentina, y evaluar qué factores influyen en su estructuración. Se obtuvieron un total de 44 playeritos unicolor y 50 playeritos de rabadilla blanca, colectados en diversos sitios de las provincias de Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego. El estudio descriptivo de las comunidades incluye, entre otros aspectos, el análisis de su composición taxonómica, la prevalencia y la abundancia de cada una de las especies parásitas presentes, la riqueza específica (número de especies presentes), la diversidad y la equitabilidad. Cada uno de estos descriptores aporta información importante en el estudio de las comunidades y son útiles para analizar distintos aspectos relacionados con los hospedadores.

Se describieron morfológicamente 26 taxa de helmintos, abarcando 14 familias y 20 géneros. De los 26 taxa, 10 fueron cestodes, 10 digeneos, 4 nematodos y 2 acantocéfalos. Los cestodes y los digeneos fueron los grupos predominantes. Se hallaron dos nuevas especies para la ciencia y se amplió el registro geográfico y/o hospedatorio para el resto de las especies.

El playerito unicolor (CB) albergó 24 especies de helmintos y se colectaron 2811 parásitos. Se hallaron 8 especies de cestodes: *Echinocotyle* sp., *Nadejdolepis* sp. 2, *Nadejdolepis* sp. 3, *Microsomacanthus* sp., *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *Kowalewskiella cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp.1, Cestode gen. sp. indet.; 10 especies de digeneos: *Echinoparyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus* sp., *Maritrema formicae*, *Maritrema pichi* sp. nov., *Odhneria odhneri*, *Levinseniella cruzi*, *Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp.; 4 especies de nematodos: *Echinuria skrjabiniensis*, *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., y 2 de acantocéfalos *Arhythmorhynchus comptus*, *Profilicollis* sp.

En los playeritos de rabadilla blanca (CF) examinados se hallaron 17 especies de helmintos y se colectaron 318 parásitos. Se registraron 6 especies de cestodes: *Nadejdolepis* sp. 1, *Microsomacanthus* sp., *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *Kowalewskiella cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp. 2, Cestode gen. sp. indet.; 5 de digeneos: *Echino-*

*paraphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus ralli*, *Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp.; 4 especies de nematodos: *Echinuria skrjabiniensis*, *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., y 2 de acantocéfalos: *Arhythmorhynchus comptus*, *Profilicollis* sp. Si bien se observó que muchos de los géneros parásitos hallados en este estudio son cosmopolitas, o han sido registrados en América del Norte, otros en general coinciden con una asociación a hospedadores intermediarios con distribución Neotropical o más particularmente del sur de América del Sur.

A nivel ecológico se evaluó si estas dos especies hospedadoras exhiben similitud en la composición de sus comunidades parasitarias y si los ambientes frecuentados (costeros marinos y de interior) influyen en su estructuración. De las noventa y cuatro aves examinadas, 77 estuvieron parasitadas con una prevalencia total de parasitismo del 82%. La prevalencia total fue mayor en CB (100%) que en CF (66%). A nivel de comunidad componente se observó un valor más alto de riqueza parasitaria en CB. Los índices de equitatividad y dominancia indicaron que las especies se encuentran uniformemente representadas en ambas comunidades componentes. La distribución de las especies parásitas en la población hospedadora permitió caracterizar dos grupos de especies: especies secundarias y satélites en CB y sólo uno, especies satélites, en CF. En ningún caso se observaron especies centrales. La similitud global entre ambas comunidades componentes fue del 75%.

A nivel de infracomunidades, los valores de diversidad, equitatividad y abundancia en CB fueron en general bajos, siendo aún menores en CF. La riqueza de las infracomunidades fue la mitad del valor de la riqueza observada a nivel de comunidad componente. Estas infracomunidades se caracterizaron por ser heterogéneas, desestructuradas e impredecibles. Además, las comunidades se caracterizaron por presentar muy bajas interacciones parasitarias ya que la competencia intraespecífica y las interacciones entre especies no fueron significativas, observándose una ausencia de saturación del nicho "espacio" con poblaciones distribuidas a lo largo del tracto digestivo. Estas características definen a las comunidades como no interactivas o aislacionistas.

Los ambientes estudiados (i.e. ambiente marino vs. ambiente continental) mostraron diferencias en cuanto a la prevalencia de parasitismo, que fue un tercio más baja en ambientes marinos que en continentales. La riqueza de las infracomunidades fue mayor en los ambientes continentales que en ambientes marinos, sin embargo, la similitud global en cuanto a la riqueza en ambos ambientes fue máxima. Esto tal vez tenga que ver con una mayor heterogeneidad en los ambientes continentales que les propicia a las aves una oferta mucho más diversa de la cual alimentarse.

Paralelamente a los estudios sobre helmintos, se analizó la composición de la dieta en ambas especies de aves. Posteriormente se evaluó la relación entre los componentes de la dieta y su parasitofauna asociada, con el fin de aportar información acerca de la biología trófica de los hospedadores e inferir posibles vías de transmisión de los parásitos. Como resultado se amplía el espectro trófico conocido hasta el momento para ambas especies de aves en ambientes patagónicos. De los resultados obtenidos, las semillas fueron el grupo más representado en la dieta de



ambas especies hospedadoras. Entre los invertebrados, los dípteros (Chironomidae especialmente) y los coleópteros fueron los más importantes en la dieta de CB, seguidos de los crustáceos (principalmente isópodos) mientras que los insectos, entre ellos los dípteros, y los moluscos predominaron en los contenidos estomacales de CF, al igual que los crustáceos cladóceros. Algunos ítems fueron en general más abundantes en CB que en CF, especialmente los dípteros y coleópteros, mientras que, por ejemplo, los moluscos fueron más frecuentes en CF. Además, según la información brindada por los helmintos, CB estaría consumiendo moluscos y/o decápodos que, hasta el momento, no fueron reportados en la bibliografía. En base a la información brindada por los parásitos de ambas especies hospedadoras probablemente hayan consumido también insectos tales como Odonatos, Ephemeropteros, Trichopteros y/o Nematoceros, crustáceos anfípodos y anélidos que no han sido reportados hasta el momento para estas especies de aves.

Los resultados de este trabajo sustentan la hipótesis de que comunidades parásitas heterogéneas y ricas en especies son el reflejo de un hábito trófico eurifágico, indicando que un amplio espectro alimenticio se corresponde con un aumento de vías de incorporación de parásitos. Esto indica además una gran plasticidad trófica que se adapta a los recursos disponibles.

En resumen, las comunidades componentes analizadas en el presente trabajo así como las analizadas por otros estudios realizados en América del Norte indican estar constituidas por un conjunto amplio de especies de helmintos, con una o ninguna especie dominante, un elevado número de especies poco predecibles (satélite), predominio de cestodes, infracomunidades con baja riqueza de especies, alta diversidad y distribución agregada. Estas características son atribuibles a un reclutamiento continuo de pequeñas cantidades de especies de helmintos en bajas abundancias a partir de una dieta oportunista, y permiten sugerir la existencia de un patrón que es común a las comunidades de helmintos de aves migratorias neárticas de la familia Scolopacidae.

El análisis de la parasitofauna de estas dos especies de aves filogenéticamente emparentadas, indicaría que las poblaciones de CB frecuentarían una mayor diversidad de ambientes y realizarían un mayor número de paradas de descanso y de forrajeo, incorporando en consecuencia un mayor número de ítems presa. Los resultados de este trabajo sugieren que las características de las comunidades parásitas de estas dos especies de aves playeras migratorias neárticas en la Patagonia argentina dependen del modo de transmisión del parásito en los ambientes que las aves frecuentan y, en menor medida, del nivel de especificidad hospedatoria.

A partir de los resultados obtenidos, se sugiere que el uso diferencial de los ambientes durante la etapa no reproductiva y la disponibilidad de recursos alimenticios serán los factores más importantes a partir de los cuales explicar las diferencias observadas en la estructura de las comunidades parasitarias de *C. bairdii* y *C. fuscicollis*.

## ABSTRACT

Migratory birds commonly known as “nearctic shorebirds” have their breeding sites in the Northern Hemisphere and migrate to the Southern Hemisphere to pass the non-breeding period in coastal and inland wetlands of South and Central America. These birds depend on a chain of highly productive aquatic environments where they can feed and rest. In different parts of the world, its parasitic fauna has been the subject of numerous works. Parasitic biodiversity studies that include the analysis of ecological parameters provide information on the structure of communities that is useful for future work on monitoring and evaluation of both host birds and environmental health in ecosystems, expanding the knowledge base on the parasitic-host-environment relationships. The objective of this work was to characterize and compare the helminth communities of two species phylogenetically related nearctic migratory shorebirds, the Baird’s Sandpiper (*Calidris bairdii*) and the White-rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*) in their non-breeding sites of Argentine Patagonia, and evaluate what factors influence its structure. A total of 44 Baird’s sandpipers and 50 White-rumped Sandpipers were collected from various sites in the provinces of Chubut, Santa Cruz and Tierra del Fuego. The descriptive study of the communities includes, among other aspects, the analysis of their taxonomic composition, the prevalence and abundance of each of the parasitic species, the specific richness (number of species present), diversity and equitability. Each of these descriptors provides important information in the study of the communities and are useful to analyze different aspects related to the hosts.

Twenty-six taxa of helminths were described morphologically, comprising 14 families and 20 genera. Of the 26 taxa 10 were cestodes, 10 trematodes, 4 nematodes and 2 acanthocephalans. The cestodes and the trematodes were the predominant groups. Two new species were found and the geographic and/or host registry was extended for the rest of the species.

The Baird’s Sandpiper (CB) hosts 24 species of helminths and 2811 parasites were collected. Eight species of cestodes were found: *Echinocotyle* sp., *Nadejdolepis* sp. 2, *Nadejdolepis* sp. 3, *Microsomacanthus* sp., *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *Kowalewskiella cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp.1, Cestode gen. sp. indet. ; 10 species of digeneans: *Echinoparyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus* sp., *Maritrema formicae*, *Maritrema pichi* sp. nov., *Odhneria odhneri*, *Levinseniella cruzi*, *Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp.; 4 species of nematodes: *Echinuria skrjabiniensis*, *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., and 2 species of acanthocephalans *Arhythmorhynchus comptus* and *Profillicollis* sp.

In the White-rumped Sandpipers (CF) examined 17 species of helminths were found and 318 parasites were collected. Six species of cestodes were recorded: *Nadejdolepis* sp. 1, *Microsomacanthus* sp., *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *Kowalewskiella cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp. 2, Cestode gen. sp. indet.; 5 species of digeneans: *Echinoparyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus ralli*,

*Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp.; 4 species of nematodes: *Echinuria skjabinienensis*, *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., and 2 species of acanthocephalans: *Arhythmorhynchus comptus* and *Profilicollis* sp. Although it was observed that many of the parasitic genera found in this study are cosmopolitan, or have been registered in North America, others generally coincide with an association with intermediate hosts with Neotropical distribution or more particularly with southern South America.

At the ecological level, it was evaluated whether these two host species exhibit similarity in the composition of their parasitic communities and if the frequented environments (marine and inland coasts) influence their structuring.

Of the 94 birds examined, 77 were parasitized with a total prevalence of parasitism of 82%. The total prevalence was higher in CB (100%) than in CF (66%). At the component community level, a higher value of parasitic richness was observed in CB. Equitability and dominance indexes indicated that the species are uniformly represented in both component communities. The distribution of the parasitic species in the host population allowed the characterization of two groups of species: secondary species and satellites in CB, and only one, satellite species, in CF. There were no central species observed. The overall similarity between both component communities was 75%.

At the level of infracommunities, the values of diversity, equitability and abundance in CB were generally low, being even lower in CF. The richness of the infracommunities was half of the value of the richness observed at the component community level. These infracommunities were characterized by being heterogeneous, unstructured and unpredictable. In addition, the communities were characterized for presenting very low parasitic interactions since intraspecific competition and interactions between species were not significant, observing an absence of saturation of the niche «space» with populations distributed along the digestive tract. These characteristics define communities as non-interactive or isolationist.

The environments studied (ie marine environment vs. continental environment) showed differences in the prevalence of parasitism, which was one third lower in marine than in continental environments. The richness of the infracommunities was greater in the continental environments than in marine environments, however, the global similarity in terms of richness in both environments was maximum. This may have to do with a greater heterogeneity in the continental environments that gives the birds a much more diverse supply to feed on.

Parallel to the studies about helminths, the composition of the diet in both bird species was analyzed. Subsequently, the relationship between the components of the diet and its associated parasitofauna was evaluated in order to provide information about the trophic biology of the hosts and infer possible routes of transmission of the parasites. As a result, the trophic spectrum known to date for both species of birds in Patagonian environments is extended. From the results obtained, the seeds were the most represented group in the diet of both host species. Among invertebrates, dipterans



(Chironomidae especially) and coleoptera were the most important items in the diet of CB, followed by crustaceans (mainly isopods) while insects, including diptera, and molluscs predominated in the stomach contents of CF, like cladocerans crustaceans. Some items were generally more abundant in CB than in CF, especially Diptera and Coleoptera, while, for example, molluscs were more frequent in CF. In addition, according to the information provided by the helminths, CB would be consuming molluscs and/or decapods that, until now, were not reported in the literature. Based on the information provided by the parasites of both host species have probably also consumed insects such as Odonatos, Ephemeroptera, Trichoptera and/or Nematoceros, amphipod crustaceans and annelids that have not been reported so far for these bird species.

The results of this work support the hypothesis that heterogeneous parasitic communities rich in species are the reflection of a euryphagic trophic habit, indicating that a broad food spectrum corresponds to an increase in the pathways for the incorporation of parasites. This also indicates a great trophic plasticity that adapts to the available resources.

In summary, the component communities analyzed in this paper as well as those analyzed by other studies conducted in North America indicate that they are constituted by a broad set of helminth species, with one or no dominant species, a high number of unpredictable species (satellite), predominance of cestodes, infracommunities with low species richness, high diversity and aggregate distribution. These characteristics are attributable to the continuous recruitment of small quantities of helminth species in low abundances from an opportunistic diet, and suggest the existence of a pattern that is common to the communities of helminths of nearctic migratory birds of the Scolopacidae family.

The analysis of the parasitofauna of these two species phylogenetically related birds, would indicate that CB populations they would frequent a greater diversity of environments and would perform a greater number of stopovers, thus incorporating a greater number of prey items. The results of this work suggest that the characteristics of the parasitic communities of these two species of shorebirds in Argentina's Patagonia depend on the mode of transmission of the parasite in the environments frequented by the birds and, to a lesser extent, on the level of specificity host.

Based on the results obtained, it is suggested that the differential use of the environments during the non-reproductive stage and the availability of food resources will be the most important factors from which to explain the differences observed in the structure of the parasitic communities of *C. bairdii* and *C. fuscicollis*.



**CAPÍTULO 1**  
**INTRODUCCIÓN**





## 1.1 ANTECEDENTES Y FUNDAMENTOS

### ¿POR QUÉ LOS PARÁSITOS?

El parasitismo es una forma de vida altamente especializada, con una presencia muy importante en los ecosistemas naturales y que juega un rol determinante en la conducción de los procesos evolutivos que suceden en nuestro planeta (Dougherty et al., 2016). Según Combes (2005) los parásitos son “una obra magistral del arte evolutivo”. Ellos se mueven a través de la red trófica y la modelan, pudiendo formar un componente principal de la biomasa de sus hospedadores. Los parásitos le demandan energía extra a sus hospedadores, pudiendo alterar sus comportamientos, aumentar las tasas de mortalidad y disminuir las tasas de natalidad, afectar el estado nutricional y el crecimiento, pueden ser los responsables de alterar el resultado de la competencia intraespecífica e interespecífica, aumentar la susceptibilidad a la depredación, influenciar la elección de pareja y alterar la proporción de sexos de la población hospedadora (Minchella y Scott, 1991). En resumen, son los responsables de la abundancia y diversidad de organismos en los ecosistemas y a su vez han causado en sus hospedadores el desarrollo de variados mecanismos de defensa y rasgos del comportamiento que disminuyen la probabilidad de infección o al menos reducen sus efectos negativos.

Desde una perspectiva más clásica, el parasitismo es un fenómeno ecológico, una relación simbiótica entre dos organismos donde uno de ellos (el parásito) depende del otro (hospedador) para alimentarse y/o reproducirse y para ello, es capaz de tolerar o evadir la respuesta inmune del hospedador (Wobeser, 2009). La interpretación del término parasitismo varía según los diferentes autores y ha variado a lo largo del tiempo. Por definición, los parásitos son explotadores y por eso generalmente atraen la atención cuando causan patologías, enfermedades o daños económicos. Sin embargo, los parásitos representan más de la mitad de los organismos vivos que habitan en nuestro planeta (Møller y Szép, 2011). Hacia finales de la década de 1960 los ecólogos comenzaron a fijarse en el rol del parasitismo en la dinámica poblacional y la estructura de las poblaciones de organismos de vida libre (Smith y Smith, 2007). Lo cierto es que las interacciones entre los parásitos y sus poblaciones hospedadoras influyen en muchas de las características centrales de la organización ecológica: la estructura de la comunidad, el tamaño de la población y la dinámica del hospedador, la persistencia de la población a largo plazo y la distribución geográfica (Loehle, 1995). Los ensamblajes parasitarios están

definidos por el conjunto de especies que viven en una población hospedadora, las relaciones intra e interespecíficas existentes entre ellos, la asociación parásito-hospedador y los factores ambientales que intervienen en la estructuración de esa comunidad (Bautista-Hernández et al., 2015). Las relaciones intra e interespecíficas existentes entre parásitos pueden observarse especialmente en infecciones intestinales elevadas. Esta observación ha llevado a los ecólogos a postular la existencia de una variedad de tipos de comunidades de parásitos (Holmes y Price 1986; Holmes, 1973; Stock y Holmes, 1988; Rohde, 1991). Las teorías actuales distinguen dos extremos en cuanto a tipos de comunidades parasitarias (Cornell y Lawton, 1992): comunidades no interactivas, es decir, comunidades aislacionistas, en las que las interacciones entre especies no son importantes (se predicen la ausencia de saturación de especies ya que todas pueden coexistir en la comunidad porque el espacio de nicho no está limitado por la abundancia de individuos); y comunidades interactivas en las que existen interacciones entre especies (se predice comunidades saturadas, equilibradas por interacciones bióticas, con especies dispersas en el recurso espacio y respondiendo a la presencia de miembros de otros nichos) (Holmes y Price 1986; Simková et al., 2000).

La relación parásito-hospedador también varía entre dos extremos, así los parásitos pueden ser generalistas o especialistas. Se consideran especialistas aquellos taxones que restringen su distribución y desarrollo a un único taxón hospedador o a un grupo de taxones hospedadores filogenéticamente relacionados. Mientras que una especie parásita generalista se desarrolla en diferentes taxones hospedadores no relacionadas filogenéticamente. Entonces, cada especie hospedadora alberga una fauna de parásitos que le es propia y este dato puede contribuir a la comprensión de las áreas de distribución y de la filogenia de sus hospedadores (a través de procesos co-evolutivos). Así, la especificidad puede analizarse relacionando una población de parásitos y definiendo el grado de restricción que tiene con el número de especies hospedadoras capaz de utilizar durante su ciclo de vida (Holmes y Price, 1986; Poulin, 2011).

Muchas especies parásitas poseen ciclos de vida complejos y requieren uno o más hospedadores intermediarios para completar su ciclo de vida (ciclos de vida complejos o heteroxenos). Los parásitos transmitidos tróficamente dependen de la depredación de sus hospedadores intermediarios para infectar los hospedadores definitivos (Thieltges et al., 2013). Por lo tanto, para los parásitos transmitidos tróficamente, la depredación y la transmisión están fuertemente vinculadas. Desde el punto de vista de los depredadores, cuanto mayor es su amplitud de dieta (de-

predador generalista), mayor es la probabilidad que consuma una gran variedad de parásitos. Por esto, los depredadores generalistas podrían infectarse con más especies de parásitos en comparación con los depredadores con dietas más restringidas (depredador especializado) (Thieltges et al., 2013). Dentro de este contexto ecológico los parásitos pueden indicar la posición del hospedador dentro de la trama trófica, el uso que realizan de diferentes hábitats y los posibles cambios de dieta durante su ciclo de vida (Brooks y Hoberg, 2000).

Aun así, en el campo de la parasitología existen muchísimos interrogantes en cuanto a las relaciones ecológicas entre los distintos grupos parásitos y sus hospedadores, entre parasitismo y evolución, parasitismo y migración, parasitismo y comportamiento. El desafío para los parasitólogos es mostrar que los parásitos juegan un papel importante en el mantenimiento de la biodiversidad y que su estudio es esencial. Particularmente en Argentina todavía es necesario seguir ampliando el conocimiento taxonómico, biológico y ecológico de los helmintos de animales silvestres asociados a ambientes acuáticos, ya que aún no ha sido estudiado en profundidad.

### **¿POR QUÉ LAS AVES?**

La ventaja más significativa de tomar a las aves como grupo de estudio en cuanto a su parasitología es que existe una vasta información sobre ellas, tanto en la literatura como en medios de divulgación científica. Su taxonomía es bien conocida y relativamente estable, así como también su distribución, comportamiento y ecología. Además, a causa de su vagilidad son receptivas al cambio ambiental (BirdLife International, 2018), lo cual las constituye en importantes bioindicadoras del estado de salud de los ecosistemas. Los estudios de las aves en general y de los sitios que utilizan, precisan de una mirada integral, por eso su parasitología representa un aspecto de la biodiversidad que resulta importante ser estudiado (Carignan y Villard, 2002).

El estudio de los parásitos de aves, los cuales cumplen un rol muy importante en el flujo de energía, en la estabilidad y en la capacidad de retornar al equilibrio de los ecosistemas (Marcogliese y Cone, 1997; Hudson, 2005; Lafferty et al, 2006 a, b; 2008, Bartoli y Bodouresque, 2007) son una buena herramienta para inferir patrones, interacciones y procesos ecológicos que ocurren en la relación ave-ambiente.

Las aves playeras migratorias, conocidas comúnmente como “playeritos”, pertenecen a la familia Scolopacidae, orden Charadriiformes. Estas aves se caracterizan por realizar largas migraciones estacionales entre las áreas reproductivas y no reproductivas. Los denominados “playeros neárticos” poseen sus sitios reproductivos en el hemisferio norte y migran hacia el hemisferio sur para pasar el período no reproductivo en humedales costeros e interiores de América del Sur y Centro América. Estas aves dependen de una cadena de ambientes acuáticos sumamente productivos donde alimentarse y descansar. La costa atlántica sudoccidental y la estepa del sur argentino proveen áreas con disponibilidad de alimento altamente nutritivo y accesible para las aves playeras migratorias. Algunas especies migratorias neárticas como el playerito de rabadilla blanca (*Calidris fuscicollis* (Vieillot, 1819)), el playero rojizo (*Calidris canutus rufa* Linnaeus, 1758) y el playerito blanco (*C. alba* Pallas, 1764) utilizan mayormente la costa marina como sitios de alimentación durante las migraciones y como sitio de estadía austral. Mientras que otras especies prefieren humedales de agua dulce y/o salobres dentro del continente, como el playerito unicolor (*Calidris bairdii* Coues, 1861), y el playerito pectoral (*Calidris melanotos* Vieillot, 1819). Además de estos ejemplos, existe una gran variedad de comportamientos migratorios interespecíficos e intraespecíficos (del Hoyo et al., 1996). El movimiento más común es el latitudinal, de norte a sur y de sur a norte (este último en menor proporción). El longitudinal se efectúa de este a oeste y de oeste a este, de las regiones centrales continentales (montañas o desiertos) hacia las zonas costeras. El desplazamiento altitudinal, es el movimiento que las aves realizan hacia arriba o hacia abajo de las montañas de manera estacional. Todos estos intercambios geográficos los realizan para evitar los climas extremos de algunos meses y/o por necesidades alimenticias, siguiendo los patrones fenológicos regionales (floración, disponibilidad de presas). Estos movimientos conectivos se realizan utilizando la ruta del Atlántico, del Pacífico, rutas de migración interior atravesando los continentes, entre otras (del Hoyo et al., 1996).

### PARÁSITOS Y AVES PLAYERAS MIGRATORIAS

La parasitofauna de las aves migratorias ha sido objeto de estudio en diferentes partes del mundo y ha sido bien estudiada en América del Norte (Canaris y Kinsella 2001; 2007, Canaris et al., 2003; Didyk et al., 2007). Sin embargo, en Sudamérica es muy poco lo que se conoce acerca de los helmintos parásitos de aves playeras migratorias y la mayoría de los antecedentes se refieren a registros taxonómicos específicos en localidades puntuales (Cremonte, 2001, Diaz et al., 2011).

Varios autores han mencionado que los parásitos pueden intervenir en la determinación de las rutas migratorias de las aves playeras (Bush, 1990; Underhill et al., 1994; Anderson et al., 1996; McNeil et al., 1996; Piersma 1997, 2003; D'Amico, 2009). La migración es el período de mayor demanda energética para estas aves y por ello, todos los recursos se destinan a estas actividades críticas, muchas veces a expensas de otros procesos fisiológicos, por ejemplo, del sistema inmunológico. Además, durante las migraciones, las aves están expuestas a una variedad de parásitos y, si el sistema inmune está deprimido, las aves serían más vulnerables (Owen y Moore, 2006). Møller y Szép (2011) sugirieron que la fidelidad a los sitios que utilizan y que conectan las rutas migratorias está relacionada con una co-evolución entre los parásitos y la inmunidad del hospedador (adaptación a las comunidades locales de parásitos). Por ello, las diferencias en la intensidad y la prevalencia de parásitos entre hábitats y las diferencias en la inversión en inmunidad entre especies constituyen elementos básicos para entender los patrones de distribución y estrategias migratorias de aves playeras (Piersma 1997, 2003). En este sentido se ha propuesto la hipótesis de la migración de larga distancia en aves playeras, que supone que la selección de hábitats está determinada por el compromiso existente entre la alta demanda energética y la inversión en el sistema inmunológico (Piersma 1997, 2003). De esta manera, las especies que se reproducen en altas latitudes en el Ártico y utilizan sitios no reproductivos en las costas marinas de América del Sur, realizarían vuelos más largos y estarían así menos expuestas a parásitos y, por ende, la inversión inmunitaria sería menor, pero los requerimientos energéticos para alcanzar estos sitios serían mayores. En oposición, aquellas especies que se reproducen en bajas latitudes en el Ártico y utilizan sitios no reproductivos en el interior del continente, realizarían vuelos más cortos y estarían más expuestas a parásitos y patógenos, por los que sus requerimientos inmunitarios serían mayores, pero el costo energético para alcanzar estos sitios sería menor (Piersma 1997, 2003).

Se ha propuesto también que las especies de aves migratorias están más expuestas a una amplia gama de parásitos y patógenos que habitan en los diferentes ambientes que utilizan durante su ciclo anual, en comparación con las especies de aves residentes que permanecen en una misma área durante todo el año (Altizier et al., 2011). Teniendo en cuenta que los diferentes ambientes soportan una biodiversidad particular, incluidos los hospedadores intermediarios, la composición de la parasitofauna de una población hospedadora estará determinada por la diversidad de ambientes que los hospedadores visitan. Entonces, el

comportamiento migratorio afectará tanto la composición como la abundancia de parásitos dentro de una población de aves. Además, si la prevalencia de parasitismo aumenta o disminuye dependerá en gran medida del modo de transmisión del parásito y del nivel de especificidad hospedatoria. Esto está directamente relacionado a las oportunidades para la transmisión de parásitos en los sitios de parada migratoria: en sus viajes, estas aves no se reparten al azar por amplias áreas, sino que se congregan en unos pocos sitios especiales de alta concentración de alimento, repartidos a lo largo de sus rutas de migración. Se ha sugerido que existe un intercambio de especies parásitas generalistas entre especies hospedadoras simpátricas (Combes, 2001). Edwards & Bush (1989) indicaron que una asociación fuerte entre especies hospedadoras simpátricas afecta considerablemente la comunidad componente de helmintos. Así, en aquellas áreas en donde las aves poseen un bajo grado de solapamiento específico se observará una helmintofauna caracterizada por una baja riqueza de especies parásitas con alta especificidad. Por el contrario, en áreas con un alto grado de solapamiento específico, las aves tendrán un mayor número de especies parásitas, la mayoría de las cuales son generalistas (Edwards y Bush, 1989).

Finalmente, se ha postulado que la diversidad de hábitats frecuentados incrementa la riqueza de parásitos en las aves playeras migratorias. Dado que varias especies de aves utilizan tanto ambientes costeros marinos como ambientes interiores continentales, durante su estadía no reproductiva, se podría esperar que su carga parasitaria sea mayor en comparación con aquellas que solo frecuentan un tipo particular de ambiente. De esta manera el mecanismo determinante de la riqueza de parásitos sería el uso de hábitat independientemente de la distancia de migración (Gutiérrez et al., 2017).

En general estas hipótesis se han puesto a prueba y se han sumado evidencias para su validación en parásitos sanguíneos o ectoparásitos, pero poco se conoce sobre la influencia del uso del hábitat en los patrones de infección por helmintos (=endoparásitos gastrointestinales pertenecientes a los grupos Cestoda, Digenea, Nematoda y Acantocéfala) (Gutiérrez et al., 2017).

## 1.2 PREGUNTAS GUÍA

Teniendo en cuenta lo anteriormente expuesto se plantearon algunos interrogantes:



- ¿Cuáles son las especies de helmintos que parasitan a las aves playeras migratorias neárticas que pasan su período no reproductivo en la Patagonia argentina? ¿En qué prevalencias y con qué intensidades? ¿Serán comunidades ricas o pobres en especies? ¿Qué grupos de helmintos predominan?

- Las aves playeras migratorias neárticas, ¿comparten su fauna parasitaria? ¿Hay más similitudes o diferencias entre las comunidades parasitarias de las especies de aves migratorias neárticas filogenéticamente emparentadas? Si existieran diferencias, ¿Eso tendrá que ver con la dieta, con la cantidad de ambientes frecuentados durante la migración y etapa no reproductiva o con factores intrínsecos de cada especie (ej: barreras inmunológicas)?

- ¿En cuál de los ambientes, costeros marinos o humedales de interior, las aves presentan mayor riqueza parasitaria? ¿Coincide con el ambiente de mayor diversidad? El uso combinado de hábitats dulceacuícolas y marinos ¿aumentará la exposición a una mayor riqueza de parásitos? Si así fuera... ¿los parásitos estarían jugando un rol importante en las estrategias de migración de estas aves?

### 1.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Estas preguntas llevaron a la formulación de la siguiente hipótesis:

- La riqueza específica y la estructura de las comunidades de helmintos de aves playeras migratorias neárticas refleja el uso diferencial de ambientes y la disponibilidad de recursos alimenticios.

Teniendo en cuenta las preferencias de uso de hábitat durante los ciclos migratorios de las aves y el comportamiento trófico durante el período no reproductivo, se espera que:

-Aquellas aves que realicen más paradas de descanso y frecuenten más diversidad de ambientes durante su migración presenten un mayor número de especies parásitas.

-La especificidad de sus especies parásitas sea relativamente baja (especies generalistas), debido al alto grado de solapamiento entre especies de aves en las áreas de alimentación durante el período no reproductivo.

-Aquellas poblaciones de aves que frecuenten ambientes mixtos presenten comunidades de parásitos más ricas y diversas que las que frecuentan un sólo tipo de ambiente (costas marinas o humedales interiores).

## 1.4 OBJETIVOS

El *objetivo general* de esta investigación es caracterizar las comunidades de helmintos de aves playeras migratorias neárticas que frecuentan humedales de la Patagonia argentina, determinando la influencia de la ecología de las especies hospedadoras como factores estructuradores de cada comunidad parasitaria.

Para ello, se propuso estudiar y comparar las comunidades de helmintos de dos especies filogenéticamente relacionadas el playerito de rabadilla blanca (*Calidris fuscicollis*) y el playerito unicolor (*Calidris bairdii*) en sitios no reproductivos de la Patagonia argentina, algunos sobre la costa marina y otros en ambientes interiores continentales.

Para alcanzar el objetivo general se plantearon los siguientes *objetivos específicos*:

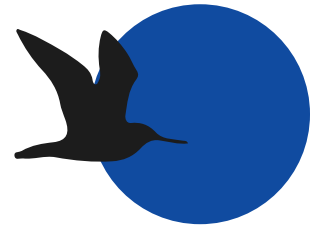
- Identificar y caracterizar la helmintofauna de las especies de aves bajo estudio.
- Examinar la estructura en las comunidades de helmintos en ambas especies de aves, tanto a nivel local (es decir, en cada uno de los hospedadores) como regional (todos los hospedadores en su conjunto).
- Analizar los ciclos de vida de los helmintos hallados y analizar la dieta de cada una de las poblaciones hospedadoras con el fin de inferir posibles vías de transmisión (presas) y ambientes dominantes de reclutamiento de helmintos (humedales interiores, marinos costeros, mixtos).
- A partir de todo lo anterior, determinar si las especies hospedadoras analizadas comparten su fauna parasitaria, y evaluar qué factores son los de mayor importancia en esta determinación.
- Incrementar el conocimiento taxonómico de los helmintos de aves playeras migratorias neárticas, generando una base de datos útil para estudios posteriores que contemplen otros aspectos de los parásitos y sus hospedadores (e.g. biología, ecología, biogeografía, conservación y manejo).

## 1.5 RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN

Actualmente muchas especies de aves migratorias están sujetas a la disminución y alteración de sus hábitats, lo cual indefectiblemente afecta la relación hospedador-parásito. Las alteraciones ambientales, como el cambio climático ac-

tual, son uno de los principales factores que pueden influir en la dinámica de la enfermedad parasitaria al alterar los rangos de distribución de parásitos y sus ciclos de vida, la abundancia y/o la virulencia, así como la susceptibilidad y tolerancia del hospedador a la infestación (Altizer et al., 2013; Koprivnikar y Leung, 2015). El estudio de los parásitos y sus ciclos de vida pueden generar información sustancial para comprender el uso del hábitat y el tiempo de permanencia del hospedador en un determinado ambiente, así como también conocer el comportamiento trófico de los hospedadores. Para detectar cambios en estas relaciones y sus efectos sobre la morbilidad y mortalidad, es necesario primero conocer las comunidades parasitarias estableciendo parámetros de normalidad en las infestaciones de helmintos (Canaris et al., 2003). Teniendo en cuenta que en América del Sur en general y en Argentina en particular es muy poco lo que se conoce acerca de la diversidad de parásitos de aves migratorias, este trabajo intenta ampliar el conocimiento sobre la taxonomía, biología y ecología de los helmintos de aves asociadas a humedales costeros marinos y de interior en Argentina.





CAPÍTULO 2  
METODOLOGÍA  
GENERAL





## 2.1 HOSPEDADORES

Las aves playeras de la familia Scolopacidae (Charadriiformes) se encuentran bien representadas en todo el mundo (del Hoyo et al., 1996). La familia incluye 82 especies, de las cuales 22 utilizan sitios en Argentina en algún momento de su ciclo anual. En la zona costera patagónica se han registrado un total de 13 especies de aves playeras migratorias neárticas (Blanco et al., 2012), incluyendo 6 del género *Calidris* Pallas, 1764.

### **PLAYERITO DE RABADILLA BLANCA, *CALIDRIS FUSCICOLLIS***

Esta especie es un migrante neártico que utiliza ambientes patagónicos durante el período no reproductivo. La etapa reproductiva se inicia a principios de junio y concluye con la migración en el otoño boreal que ocurre entre julio y agosto (Morrison, 1984) (Fig. 2.1.1 y 2.1.2). Anidan en el Ártico, desde el norte de Alaska hasta el este de la isla Baffin en Canadá. En general prefieren las tierras bajas húmedas o las altas de la tundra ártica con abundantes matas de hierba o musgo, preferiblemente cerca de estanques, lagos o arroyos para realizar sus nidos (O'Brien et al., 2006). Los individuos pasan su período no reproductivo en regiones templadas de América del Sur, desde el sur de Brasil hasta el sur de Argentina y Chile, observándose en gran número sobre áreas costeras. El movimiento anual migratorio de esta especie representa una de las migraciones más extensas del hemisferio occidental. La migración hacia el sur (de aproximadamente 12.800 km) se realiza con vuelos interrumpidos por escalas tróficas para alimentación y descanso, hasta alcanzar sus áreas no reproductivas en donde los individuos permanecen hasta que comienzan la migración hacia el norte entre los meses de febrero y mayo (O'Brien et al., 2006). Los playeritos de rabadilla blanca utilizan una estrategia de alimentación conocida como técnica de tacto, que consiste en sondear con el pico la superficie del sustrato buscando las presas (Baker y Baker 1973, Gerritsen y Sevenster 1985). La dieta consiste en una variedad de invertebrados, incluyendo insectos, arañas y poliquetos, aunque también algo de material vegetal (Martinez-Curci et al, 2015).

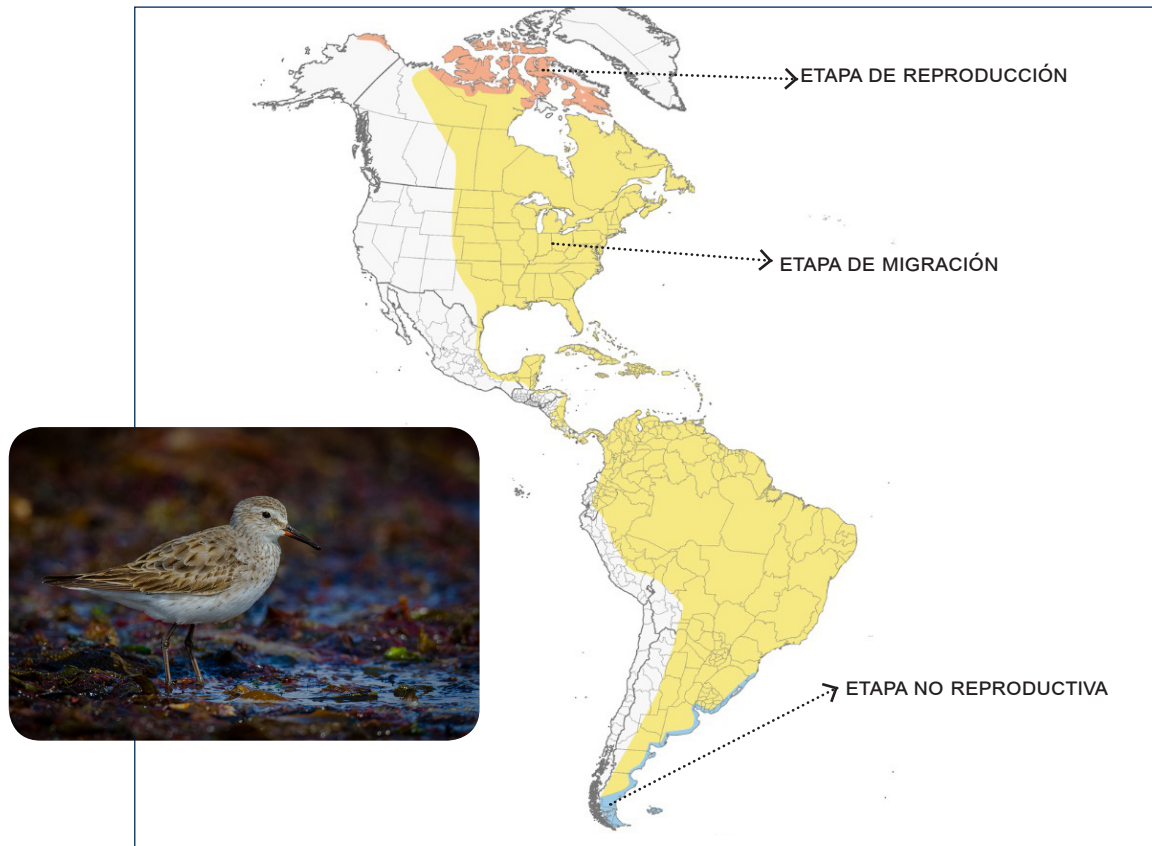


FIG. 2.1.1 Distribución geográfica del playerito de rabadilla blanca.



FIG 2.1.2 Playerito de rabadilla blanca. Foto: Darío Podestá.

### **PLAYERITO UNICOLOR, *CALIDRIS BAIRDII***

Esta especie es muy parecida al playerito de rabadilla blanca, pero con una frente más pronunciada y un pico más recto y punta más fina. La diferencia más evidente entre ambas es que el playerito unicolor no tiene la típica rabadilla blanca que se ve en vuelo y que le da nombre al playerito de rabadilla blanca.

Los adultos se reproducen en la tundra ártica pudiéndose observar en Siberia, Norte de Alaska, Groenlandia y la isla Baffin en Canadá, en donde utilizan los primeros sitios disponibles sin nieve para nidificar (O'Brien et al., 2006). Son migrantes neárticos a través de grandes llanuras y montañas al oeste del continente, donde a veces es el ave playera más numerosa. En general se los puede observar en bordes secos de marismas y praderas de gramíneas caminando de manera constante, picoteando el sustrato en busca de alimento. Son aves monógamas, y durante la migración los sexos viajan separados, siendo las hembras las que parten primero. La migración hacia el sur comienza a finales de junio, principios de agosto y se extiende hasta finales de noviembre. Es un migrante de larga distancia, viajando alrededor de 15.000 kms en 5 semanas para llegar a América del Sur (Fig. 2.1.4). Las poblaciones pasan su periodo no reproductivo en Sudamérica, desde el sur de Brasil hasta el sur de Chile y Argentina (Fig. 2.1.3). Durante la migración y el periodo no reproductivo se los observa principalmente en humedales interiores, como costas de ríos y lagos, pastizales inundados y arrozales. Los individuos permanecen en sus sitios no reproductivos hasta que comienza la migración hacia el norte a mediados de febrero, extendiéndose hasta principios de junio (O'Brien et al., 2006). Aunque poco se conoce acerca de sus hábitos tróficos, se sabe que incorpora casi exclusivamente insectos, aunque también arañas y crustáceos (O'Brien et al., 2006).

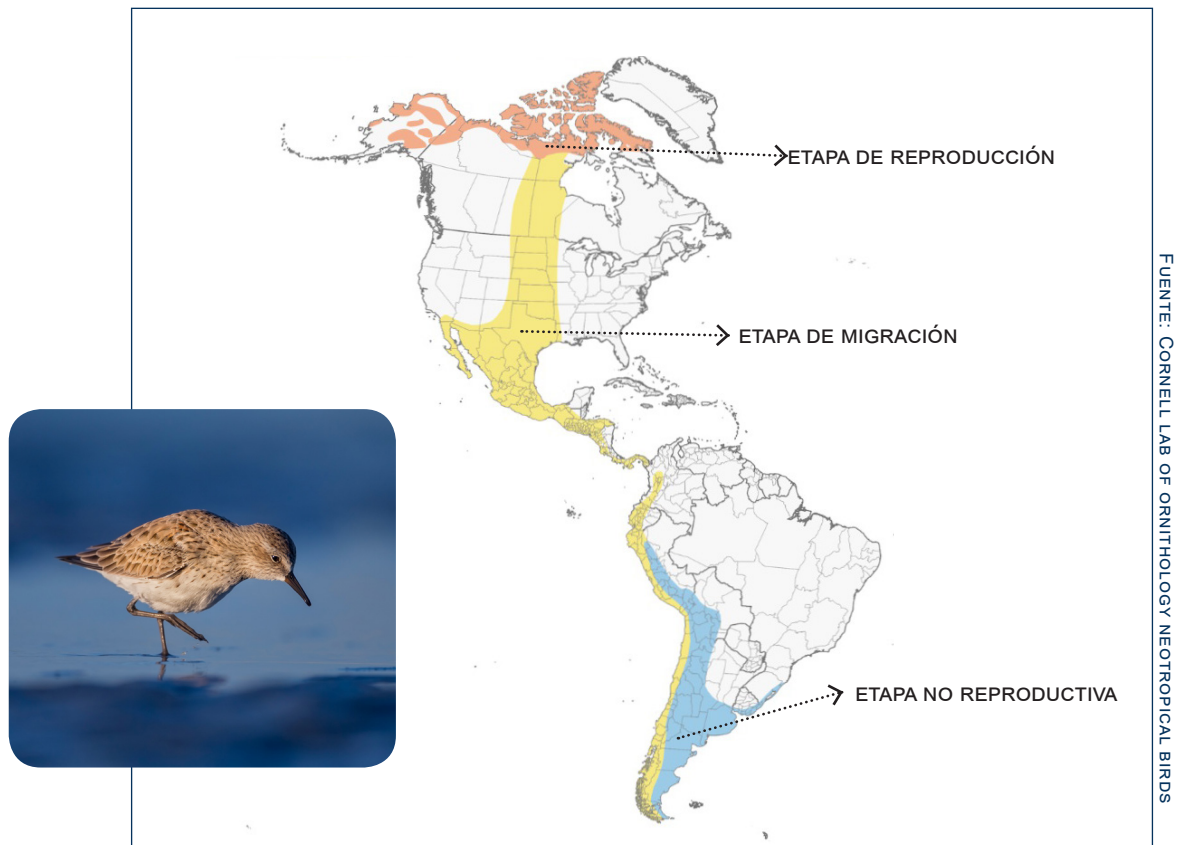


FIG. 2.1.3. Distribución geográfica del playerito unicolor. Ph: Dario Podesta.



FIG 2.1.4. Playerito unicolor. Ph: Dario Podesta.

## 2.2 ÁREA DE ESTUDIO

La Patagonia argentina se ubica en la parte sur de América del Sur y muestra una notable heterogeneidad ambiental. En la región continental, las montañas y la meseta son las formas de relieve dominantes drenadas por varios sistemas fluviales (Miserendino y Brand, 2009). En la región costera, la corriente de Malvinas contribuye con nutrientes al ecosistema marino altamente productivo que se extiende a lo largo del borde de la plataforma, sosteniendo grandes poblaciones de invertebrados, peces, aves marinas y mamíferos (Esteves et. al., 2000). Este trabajo de tesis se desarrolló en 11 sitios de muestreo continentales y marino-costeros en la Patagonia argentina, que se distribuyeron en tres provincias biogeográficas, la provincia de monte, la patagónica y la subantártica (Burkart et al., 1999; Cabrera y Willink, 1973).

La provincia de monte coincide con los sitios muestreados al noreste de la provincia de Chubut (sitios Laguna del Ornitólogo, Caleta Valdés, Golfo San Jorge). En esta área se observan llanuras arenosas y mesetas y el clima es templado-árido con escasas precipitaciones. La composición florística predominante es el matorral y vegetación achaparrada en general (estepa arbustiva xerófila, sammófila o halófila). También hay matorrales y bosques marginales de algarrobos o de sauces. La precipitación anual varía entre 80-250 mm/año y la temperatura entre 13-17,5° C (Cabrera y Willink, 1973; Apodaca et al., 2015).

En la provincia patagónica se realizó el mayor número de muestreos. Esta es una eco-región casi exclusiva de Argentina. Los sitios de muestreo fueron: Bahía Bustamante, Laguna Toro, Río Gallegos, Sarmiento, Estancia María Cristina, Estancia Quichaura y Laguna Leleque). Cubre mesetas y montañas bajas sometidas a vientos muy intensos, con suelos arenoso-pedregosos. El clima es más severo por ser seco y frío, con características de semidesierto. Existen variaciones de temperatura habiendo fuerte radiación solar de día y muy bajas temperaturas a la noche. La composición florística está representada por arbustos bajos, plantas en cojín y pastos de hoja dura (estepa gramínea y arbustiva, y semidesiertos). Existen vientos fuertes y heladas durante todo el año, precipitaciones en forma de lluvias o nevadas invernales, con un gradiente que decrece rápidamente de oeste a este. La precipitación anual varía entre 600-10 mm/año



y la temperatura entre 5-12,4° C. (Cabrera y Willink, 1973; Apodaca et al., 2015).

Por último, se realizaron muestreos en la provincia subantártica, representada principalmente por bosques de *Nothofagus* (Bosques Patagónicos), aunque también hay praderas y turberas (sitio Bahía San Sebastián). Aquí se encuentran zonas de montañas y valles de clima templado y húmedo con precipitaciones todo el año, aunque predominando en verano. La formación vegetal predominante es el bosque templado, caducifolio o perennifolio, pero también están representadas las praderas y las turberas. En las zonas de mayor precipitación se forman selvas frías. La precipitación anual varía entre 700-5000 mm/año y la temperatura es en promedio 5,4° C. (Cabrera y Willink, 1973; Apodaca et al., 2015).

Gran parte de las provincias de Chubut, Santa Cruz y el norte de Tierra del Fuego son sitios de clima frío y seco de características semidesérticas (<250mm de promedio de precipitación anual) con veranos secos. Predominan fuertes vientos del oeste con lluvias y nevadas en invierno, y heladas durante todo el año.

Las costas de la Patagonia argentina se caracterizan por la presencia de acantilados formados por alternancia de playas de canto rodado y playas de arena. Además, se observan ecosistemas estuariales con largas planicies intermareales, entre los cuales se destacan Península de Valdés, Bahía Bustamante, Ría de Deseado, la Ría de Gallegos y la Bahía San Sebastián. Estas planicies intermareales quedan al descubierto durante la marea baja, presentan sedimento de baja granulometría, no rocosa, que permite el desarrollo y sustento de diversas comunidades de invertebrados bentónicos (Blanco et. al., 2012). También se observan zonas de restingas formadas por sedimento más consolidado, en general al pie de los acantilados. Aquí se congregan comunidades de moluscos bivalvos y durante la marea baja quedan al descubierto pequeñas cuevas y recovecos de roca con importante presencia de crustáceos como por ejemplo varias especies de cangrejos. Las aguas costeras se caracterizan por una alta concentración de zooplancton, con presencia de áreas reproductivas de peces y crustáceos, praderas de algas y bancos submareales de moluscos, también sustentan colonias de aves marinas costeras y aves pelágicas y mamíferos marinos. Estos ecosistemas proveen de alimento a muchas especies de aves y, entre ellas, importantes poblaciones de aves playeras migratorias neárticas (Blanco et. al., 2012).

Las zonas continentales o de interior presenta dos áreas distintas: la cordillera y la meseta, donde se observan áreas con cuerpos de agua dulce o salobre permanentes o temporales con variada vegetación, predominando especies halófi-



tas y gramíneas. En sectores próximos a la costa abundan los pastizales costeros también con vegetación halófito y gramíneas (Blanco et. al., 2012). En los cuerpos de agua de interior, la distribución de macroinvertebrados se ve afectada por factores geográficos, físicos y químicos. Por lo tanto, las asociaciones de invertebrados muestran fuertes relaciones con los atributos biofísicos del paisaje circundante, esto resulta en que los patrones de biodiversidad estarán estrechamente relacionados con cambios en las características ambientales. Según lo observado (Oswood, 1989; Miserendino, 2001; Miserendino y Brand, 2009), la riqueza de especies en la Patagonia tiende a ser más baja en latitudes más altas, mientras que la densidad de la abundancia aumenta con la conductividad, la altitud y la temperatura del agua. En una perspectiva de paisaje, las comunidades de macroinvertebrados en cuerpos de agua representan grandes reservorios de biodiversidad. En la zona de bosques están dominados por Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera y Diptera (siendo Chironomidae la familia más diversificada y predominante), mientras que en la estepa están dominados principalmente por Diptera, Oligochaeta y Mollusca (Miserendino y Brand, 2009).

Por lo anteriormente expuesto toda esta zona patagónica se constituye en la principal zona de concentración no reproductiva y última parada en la migración de algunas especies de aves playeras neárticas, como es el caso de las dos especies de aves playeras objeto del presente estudio.

## **2.3 METODOLOGÍA**

### **TOMA DE MUESTRAS Y PROCESAMIENTO DE LOS HOSPEDADORES**

Los muestreos se realizaron entre los años 1999 y 2009 en diversos sitios de las provincias de Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego (Tabla 2.3.1, Fig.2.3.1).

Las aves fueron obtenidas a partir de la ejecución de diferentes proyectos de investigación contando con los permisos correspondientes. Las mismas fueron colectadas durante capturas realizadas previas a este trabajo de tesis, a causa de muertes incidentales por capturas con red de niebla o cañón.

Se obtuvieron un total de 44 playeritos unicolor y 50 playeritos de rabadilla blanca. Los órganos internos llegaron al laboratorio fijados en formol al 10%. Luego, el tubo digestivo fue separado en esófago, estómago (glandular y muscular), intestino, ciegos y cloaca. El intestino fue dividido en porciones y analizados en segmentos de 2 cm. Se analizaron también el corazón, los pulmones, sistema urogenital y glándulas anexas (hígado y páncreas).

Sitios de muestreo	Provincia	Playerito unicolor	Playerito de rabadilla blanca
Caleta Valdés (42 ° 31'29.10 "S, 63 ° 36 ' 13.12 "O)	Chubut	0	1
Golfo San José (42 ° 19'49.91 "S, 64 ° 19'49.91" O)	Chubut	0	8
Sarmiento (45 ° 21'1.41 "S, 69 ° 2'29.00" O)	Chubut	10	0
Estancia María Cristina (45 ° 21'1.41 "S, 69 ° 2'29.00" O)	Chubut	5	3
Estancia Quichaura (43 ° 42'S, 70 ° 2'O)	Chubut	6	0
Bahía Bustamante (45 ° 5'18.80" S, 66 ° 25'44.77 "O)	Chubut	3	13
Laguna del Ornitólogo (43 ° 14'45.98" S, 65 ° 14'27.63 "O)	Chubut	4	11
Laguna Leleque (43 ° 42'S, 70 ° 2'O)	Chubut	6	0
Laguna del Toro (42 ° 24'06.59 "S, 69 ° 41'36.43" O)	Chubut	10	1
Río Gallegos (51 ° 37'23.00 "S, 69 ° 13'0.59" O)	Santa Cruz	0	4
Bahía San Sebastián (53 ° 4'41.31 "S, 68 ° 14'10.32" O)	Tierra del Fuego	0	9

**TABLA 2.3.1.** Sitios de muestreo y número de aves colectadas de cada especie

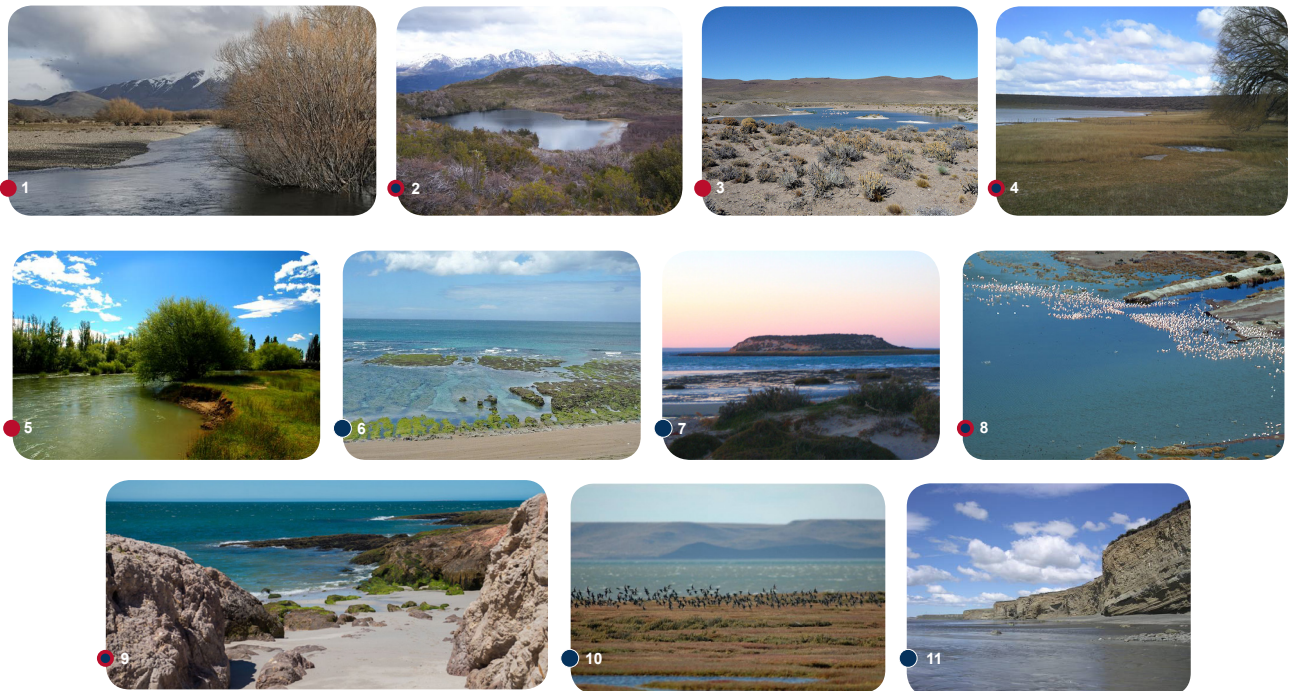
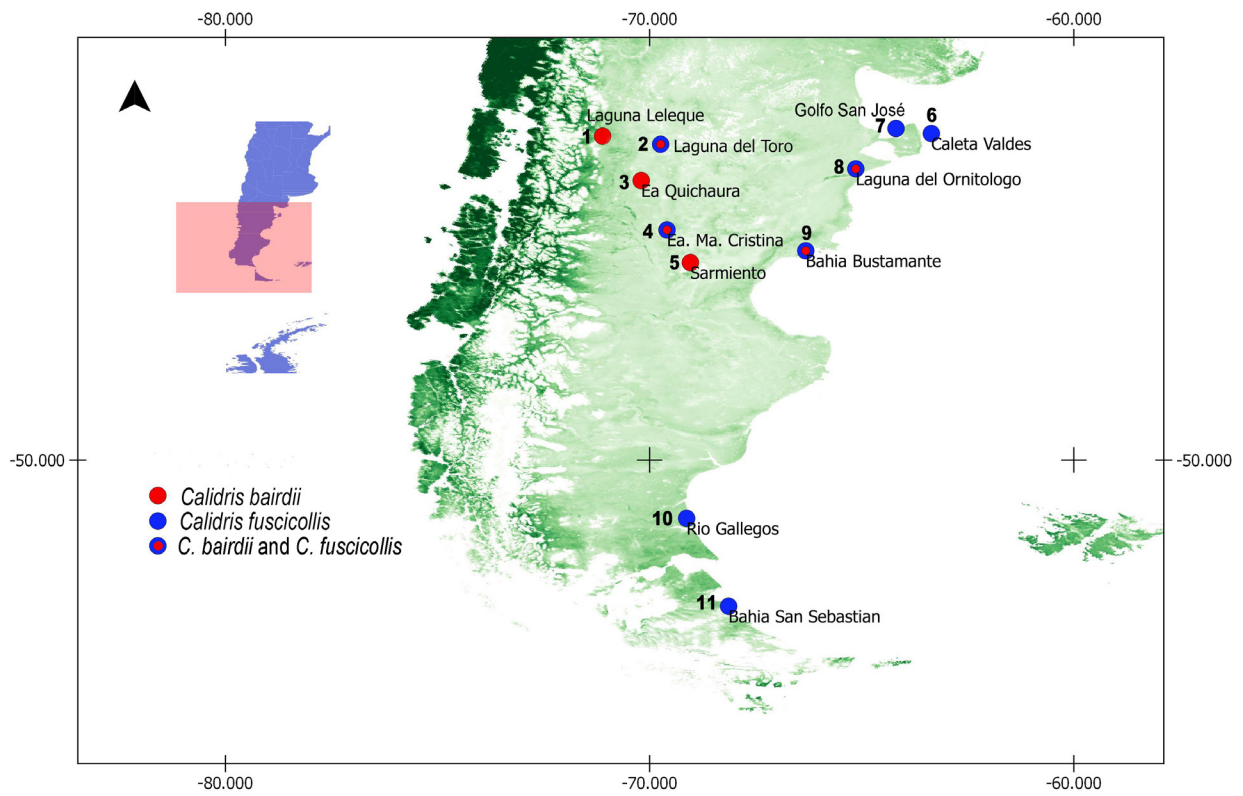


FIG 2.3.1. Ubicación geográfica de los sitios de muestreos.





**CAPÍTULO 3**  
**DIVERSIDAD**  
**TAXONÓMICA**  
**DE HELMINTOS**



### 3.1 INTRODUCCIÓN

Los helmintos se consideran componentes integrales de la biodiversidad, y debido a su carácter parásito cumplen un rol importante en el mantenimiento de la estructura de las poblaciones y comunidades, tanto de invertebrados como de vertebrados (Brooks y Hoberg, 2000). Por ello es importante generar el conocimiento de base y realizar inventarios, tanto sobre la composición de especies como de su abundancia en los ecosistemas, a modo de establecer parámetros de normalidad en las infestaciones de helmintos (Brooks y Hoberg, 2000; Canaris et al., 2003). Como lo han indicado Marcogliese y Price (1997), “el parasitismo es simplemente un reflejo del estado natural de los ecosistemas, y poblaciones sanas de organismos hospedarán poblaciones sanas de parásitos”. Así, la información resultante del estudio de los parásitos contribuirá de manera sinérgica a otras disciplinas, como estudios ecológicos, históricos, y biogeográficos. Por ejemplo, los complejos ciclos de vida de los helmintos parásitos se integran en redes alimentarias complejas, por lo que pueden ser valiosos indicadores de la ecología trófica, las preferencias alimentarias y el modo de alimentación de los hospedadores y la estructura de las redes alimentarias de los ecosistemas (Brooks y Hoberg, 2000).

En Sudamérica es muy poco el conocimiento acerca de los helmintos parásitos de aves migratorias y marinas en general en comparación con otro tipo de estudios sobre estas aves (e.g. ecología, conservación y manejo, biogeografía, etc.). Particularmente, el estudio de la helmintofauna de aves playeras migratorias en Argentina constituye un área escasamente estudiada, existiendo algunos reportes aislados para unas pocas especies hospedadoras (Cremonte, 2001, Diaz et al., 2011). Por el contrario, numerosos estudios en América del Norte, han abordado el análisis de las comunidades de helmintos de aves playeras (e.g. Canaris y Kinsella, 2001; 2007, Canaris et al., 2003; Didyk et al., 2007).

El playerito unicolor y el playerito de rabadilla blanca son dos especies de aves playeras de las cuales se posee muy poco conocimiento parasitológico a nivel mundial. En las tablas 3.1.1 y 3.1.2 se pueden observar los registros existentes hasta la fecha a nivel mundial.

Especie hospedadora	Familia parásita	Especie parásita	Sitio de infección	Localidad	Referencias
Playerito unicolor	Cestoda: Aploparaksidae	<i>Aploparaksis (A.) brachyphallos</i>	Intestino	Groenlandia, Rusia, Alaska, Canada, Antártida, Ucrania, Islandia.	Bondarenko y Kontrimavichus, 2018
		<i>Aploparaksis (T.) regelae</i>	Intestino	Rusia y Alaska	Bondarenko y Kontrimavichus, 2018
	Nematoda: Filarioidea	<i>Eulimdana sp.</i>	?	Islandia	Barlett, 1992
	Nematoda: Acuariidae	<i>Stellocaronema skrjabini</i>	Estómago muscular	Canada	Wong y Anderson, 1991
		<i>Echinuria skrjabiniensis</i>	Proventrículo	Chubut, Argentina	Diaz et al., 2011

TABLA 3.1.1. Especies de helmintos reportadas hasta el momento para el playerito unicolor.



Especie hospedadora	Familia parásita	Especie parásita	Sitio de infección	Localidad	Referencias
Playerito de rabadilla blanca	Cestoda: Hymenolepididae	<i>Nadejdolepis litoralis</i>	Intestino	Belize	Canaris & Kinsella, 2001
		<i>Nadejdolepis paranitidulans</i>			
		<i>Nadejdelepis burgessi</i>		Brasil	Nunes Gomes et al., 2016
		<i>Nadejdolepis</i> sp.			
	Digenea: Ophistorchiidae	<i>Pachytrema proximum</i>	Vesícula biliar		Travassos, 1921; 1928
	Digenea: Notocotylidae	<i>Paramonostomum fuscicollis</i>	?	Venezuela	Nasir, Diaz & Guevara, 1970
	Digenea: Microphallidae	<i>Maritrema</i> sp.	Intestino	Brasil	Nunes Gomes et al., 2016
	Digenea: Cyclocoelidae	<i>Haematotrephus brasilianum</i>	Cavidad abdominal		
	Nematoda: Tetrameridae	<i>Tetrameres megaphasmidiata</i>	Proventriculo	Puerto Madryn, Argentina	Cremonte et al., 2001
Nematoda: Acuariidae	<i>Echinuria skrjabiniensis</i>	Proventriculo	Chubut, Argentina	Diaz et al., 2011	
Acanthocephala: Polymorphidae	<i>Polymorphus cucullatus</i>	Intestino delgado	Brasil	Nunes Gomes et al., 2016	

**TABLA 3.1.2** Especies de helmintos reportadas hasta el momento para el playerito de rabadilla blanca.

Con el fin de ampliar el conocimiento sobre la diversidad parasitaria de estas dos especies hospedadoras, el objetivo de este capítulo es identificar y caracterizar la helmintofauna del playerito unicolor y del playerito de rabadilla blanca en diversos sitios de la Patagonia argentina.

### 3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Para la búsqueda de los parásitos cada órgano fue colocado en una cápsula de Petri y analizado bajo microscopio binocular estereoscópico (Leica M60). Los parásitos hallados en los distintos órganos se conservaron en alcohol al 70% para su estudio morfológico posterior. El número de parásitos y su localización precisa fueron registrados en una tabla (Fig. 3.2.1). Las muestras halladas se almacenaron en eppendorf o frascos con tapa, agrupadas por especie hospedadora, grupo parásito, sitio y año.

Adicionalmente, se analizaron los contenidos estomacales y los ítem presa hallados fueron cuantificados y conservados en alcohol 70% para su posterior identificación (ver Capítulo 5).

Para efectuar la determinación taxonómica de los parásitos hallados se realizaron preparados transitorios y definitivos, y cortes histológicos.

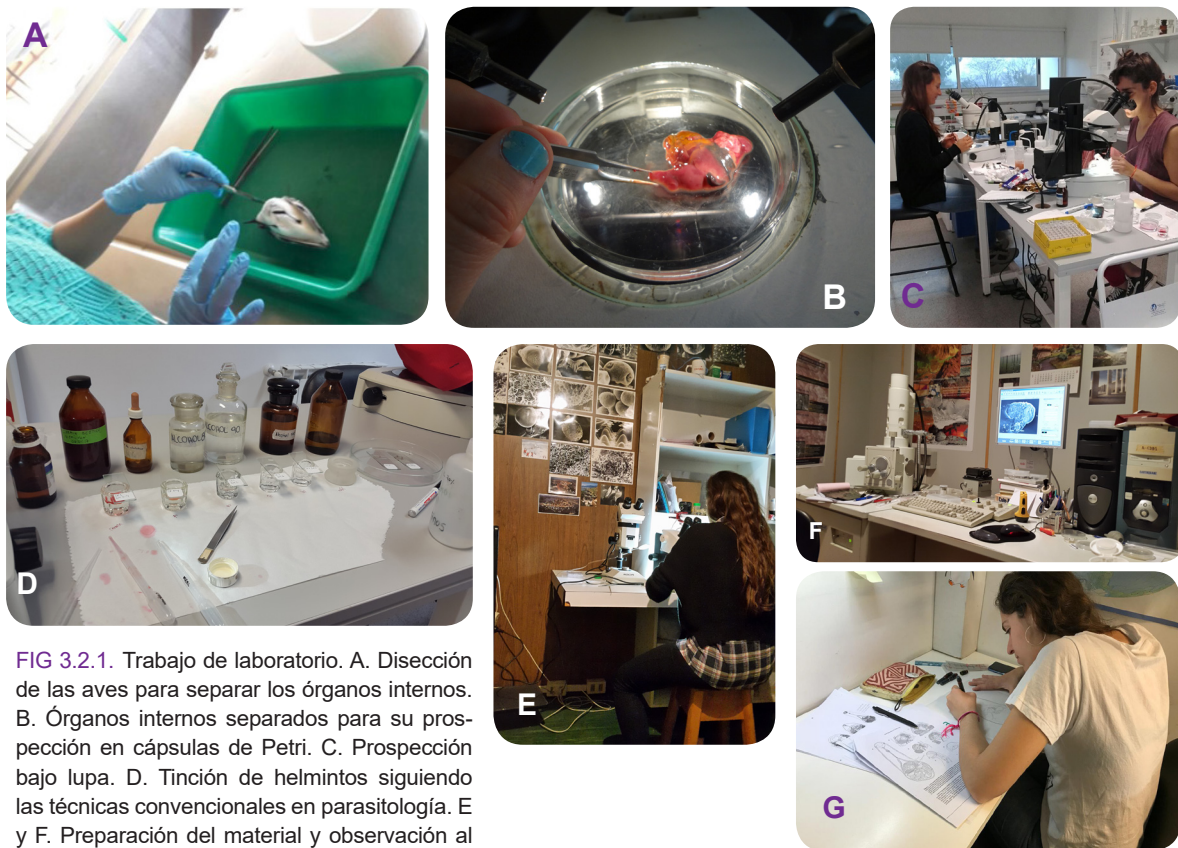
Los parásitos fueron tratados siguiendo distintas técnicas de acuerdo con el grupo taxonómico. Los nematodos y acantocéfalos se transparentaron en lactofenol o alcohol glicerinado y se estudiaron en preparados transitorios. Los cestodes y digeneos fueron teñidos con carmín clorhídrico, carmín acético o tricrómico de Gomori, deshidratados en una serie gradual de alcoholes (70°, 80°, 90°, 95° y 100°), diafanizados con metil salicilato o eugenol y montados en bálsamo de Canadá natural y secados en estufa a 40 °C. Para un estudio más detallado de la anatomía interna de los cestodes se realizaron cortes histológicos de 8 y 10 micras que fueron teñidos con hematoxilina-eosina. En algunos casos los cortes comprendieron ejemplares en sus sitios de infección.

Para el estudio de la topografía se realizaron observaciones al Microscopio Electrónico de Barrido Jeol® JSV 6063 LV del Museo de La Plata. Para ello los helmintos fueron deshidratados en una serie gradual de alcoholes (70°, 80°, 90°, 95° y 100°), secados por el método de punto crítico y metalizados con un baño de oro-paladio para su observación y fotografiado.

Se realizaron dibujos con la cámara clara y, posteriormente, utilizando escalas para los distintos aumentos de los objetivos, se tomaron las medidas respectivas, las cuales se expresaron en micrómetros ( $\mu\text{m}$ ), salvo indicaciones contrarias. Se indica la media seguida del rango entre paréntesis.

Los helmintos fueron identificados utilizando las claves de Amin (2013), Anderson (2000), Anderson et al. (2009), Gibbons (2010), Khalil et al. (1994), McDonald (1981), Yamaguti (1963), y bibliografía específica. También se consultó la base de datos de cestodes <http://clcdb.myspecies.info/>. Para los diferentes tipos de ganchos rostelares en los cestodes se siguió a Khalil et al. (1994).

El material de referencia fue depositado en la colección Helmintológica del Museo de La Plata (MLP) y en la Colección Parasitológica del CENPAT (CNP). Las prevalencias e intensidades medias fueron calculadas siguiendo a Bush et al. (1997).



**FIG 3.2.1.** Trabajo de laboratorio. A. Disección de las aves para separar los órganos internos. B. Órganos internos separados para su prospección en cápsulas de Petri. C. Prospección bajo lupa. D. Tinción de helmintos siguiendo las técnicas convencionales en parasitología. E y F. Preparación del material y observación al MEB. G. Ilustración de los helmintos hallados.

### 3.3 RESULTADOS

Muchos de los ejemplares hallados fueron identificados a nivel genérico o de familia, debido a que son grupos muy complejos y de difícil identificación y/o el material hallado, ya sea por su mal estado de conservación o por las bajas abundancias, no permitió una mayor precisión. En esos casos se decidió ser precavido para no realizar determinaciones erróneas.

Para cada taxa hallado se presenta primero una breve descripción del orden, familia y género. En los casos particulares donde se pudo determinar a nivel específico se indican las medidas morfométricas, el/los hospedador/es en donde fue hallado, las localidades en donde se halló, el sitio de infección en el hospedador, la prevalencia (P) y la intensidad media (IM). Luego de ello se informan una serie de comentarios que incluyen información sobre el conocimiento general que se posee del grupo, la comparación con taxa emparentados, similares morfológicamente o en distribución. Por último, se provee una breve descripción sobre el ciclo de vida y/o generalidades acerca del modo de transmisión del grupo parásito.

La fauna de helmintos hallada en el presente estudio se lista a continuación:

Phylum Platyhelminthes

Clase Cestoda

Orden Cyclophyllidea

Familia Hymenolepididae

Género *Echinocotyle*

1. *Echinocotyle* sp.

Género *Nadejdolepis*

2. *Nadejdolepis* sp. 1

3. *Nadejdolepis* sp. 2

4. *Nadejdolepis* sp. 3

Género *Microsomacanthus*

5. *Microsomacanthus* sp.

Familia Aploparaksidae

Género *Aploparaksis*

6. *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*

Familia Dilepididae

Género *Kowalewskiella*

7. *Kowalewskiella cingulifera*

Género *Trichocephaloidis*

8. *Trichocephaloidis* sp.1

9. *Trichocephaloidis* sp.2

10. Cestode gen. et sp. indet.

Clase Digenea

Orden Plagiorchiida

Familia Echinostomatidae

Género *Echinoparyphium*

11. *Echinoparyphium* sp.

Familia Dicrocoeliidae

Género *Brachylecithum*

12. *Brachylecithum* sp.

Familia Notocotylidae

Género *Notocotylus*

13. *Notocotylus ralli*

14. *Notocotylus* sp.

Familia Microphallidae

Género *Maritrema*

15. *Maritrema formicae*

16. *Maritrema pichi* sp. nov.

Género *Odhneria*

17. *Odhneria odhneri*

Género *Levinseniella*

18. *Levinseniella cruzi*

Familia Philophthalmidae

Género *Parorchis*

19. *Parorchis* sp. nov.

Familia Plagiorchiidae

Género *Plagiorchis*

20. *Plagiorchis* sp.

Phylum Nematoda

Clase Secernentea

Orden Spirurida

Familia Acuariidae

Género *Echinuria*

21. *Echinuria skrjabiniensis*

Familia Tetrameridae

Género *Tetrameres*

22. *Tetrameres (Tetrameres)* sp.

Orden Rhabditida

Familia Strongiloydidae

Género *Strongyloides*

23. *Strongyloides* sp.

Clase Enoplea

Orden Trichurida

Familia Trichuridae

Género *Eucoleus*

24. *Eucoleus* sp.

Phylum Acanthocephala

Orden Polymorphida

Familia Polymorphidae

Género *Arhythmorhynchus*

25. *Arhythmorhynchus comptus*

Género *Profilicollis*

26. *Profilicollis* sp.

## CLASE CESTODA

### CYCLOPHYLLIDEA VAN BENEDEN IN BRAUN, 1900

Escólex generalmente con cuatro ventosas. Rostelo generalmente presente pero puede estar ausente, armado o no. Generalmente hermafroditas. Poros genitales por lo general laterales. Vitelario compacto, generalmente posterior al ovario. Útero variable, puede ser persistente o reemplazarse por órganos parauterinos u otros derivados.

## HYMENOLEPIDIDAE, ARIOLA 1899

La familia Hymenolepididae es la que mayor número de especies incluye dentro de los cestodes. En general son ejemplares pequeños y delicados, y se fragmentan fácilmente. Otro problema es la gran variabilidad de muchas de las características morfológicas y falta de consenso acerca del valor diagnóstico de los mismos. El resultado de esta falta de coherencia entre las definiciones genéricas y de los caracteres que se consideran significativos a nivel genérico, como el desarrollo uterino, la morfología del escólex o la disposición de los testículos, dificulta enormemente la identificación de los especímenes a nivel específico (Khalil et al., 1994).

### HYMENOLEPIDINAE PERRIER, 1897

Rostelo (cuando está presente), armado con una corona simple de ganchos (8, 10 o más ganchos mayoritariamente retráctiles). El rostelo puede ser invaginable (cuchillas dirigidas hacia delante cuando se retiran). Proglótides generalmente craspédotas. Los poros genitales usualmente dextrales, pueden alternarse irregularmente. Conductos genitales generalmente dorsales a los canales osmorreguladores. Conjunto único de genitales masculinos y femeninos por proglótide. Testículos uno, dos o tres por proglótide, excepcionalmente más. Ovario compacto o lobulado. Vitelario compacto o ligeramente lobulado, postovariano.

### *ECHINOCOTYLE* BLANCHARD, 1891

Rostelo retráctil, armado con 10 ganchos diorcoides, nitidoideos o arcuatoides. Ventosas armadas con espinas. Proglótides poco numerosas (hasta 50) o excediendo los 100. Músculos longitudinales en grupo de 8 o numerosos. Tres testículos en hilera o triángulo. Saco del cirro corto o largo. Cirro armado o no. Saco accesorio externo al saco del cirro, abre al atrio genital invaginable, armado con espinas, muscular a veces glandular. Ovario generalmente compacto, transversalmente elongado excepcionalmente lobulado en forma de dedo, submediano o mediano. Vitelario compacto submedial o medial. Receptáculo seminal presente. Útero esférico u oval.

### *ECHINOCOTYLE* SP.

(FIG. 3.3.1)

#### **Descripción**

Individuos de pequeño tamaño. Proglótides más largas que anchas. Poseen una doble hilera de espinas bordeando cada ventosa y de 4 a 5 filas que se extienden longitudinalmente a lo largo de cada ventosa. Rostelo con 10 ganchos rostelares del tipo nitidoideo dispuestos en forma regular. Sin cuello. Atrio genital unilateral en el borde anterior de cada segmento. Vesícula seminal circular a ovalada. Saco accesorio



presente en la base del atrio genital, rodeado de espinas; se evierte a modo de dedo de guante. Atrio genital también está rodeado de espinas, algunas más grandes que otras. Saco del cirro largo, extendiéndose a lo largo de la proglótide. Ovario y vitelario compactos. A medida que el proglótide madura el útero crece llegando a ocupar la totalidad del proglótide y formando cápsulas uterinas que contienen huevos circulares.

Medidas: Basada en 8 individuos completos. Largo total 4635 (800-7600) por 343 (115-500) de ancho; escólex pequeño 113 (70-160) de largo por 47 (30-80) de ancho. Ventosas 102 (75-130) de largo por 72 (50-82) de ancho; espinas de 7-8 de largo por 3-4 de ancho. Rostelo 113 (70-160) en el punto más ancho; ganchos rostelares de 79 (74-81) de largo por 5 (4-6) de ancho. Testículos esféricos, 32 (30-40) por 31 (30-35) en las proglótides inmaduras y de 48 (38-60) por 38 (28-50) en las maduras. Vesícula seminal de 42 por 30 en las proglótides maduras y de 70 por 53 en las grávidas. Saco del cirro 128 (100-150) de largo por 16 (12-20) de ancho. Ovario de 110 (100-120) de largo por 22 (20-25) ancho en las proglótides inmaduras; 123 (72-170) por 27 (20-40) en las maduras y 159 (100-190) por 35 (21-50) en las grávidas. Vitelario 45 (20-60) por 25 (20-28) en las maduras y 62 por 50 en las grávidas. Receptáculo seminal de 59 (35-70) por 52 (32-60) en las proglótides maduras y 103 (60-140) x 68 (48-90) en las grávidas. Huevos: 12 (10-15) x 10 (8-11).

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Sarmiento, Ea. Ma. Cristina, Laguna del Toro, Laguna Leleque, Ea. Quichaura, Laguna del Ornitólogo y Bahía Bustamante.

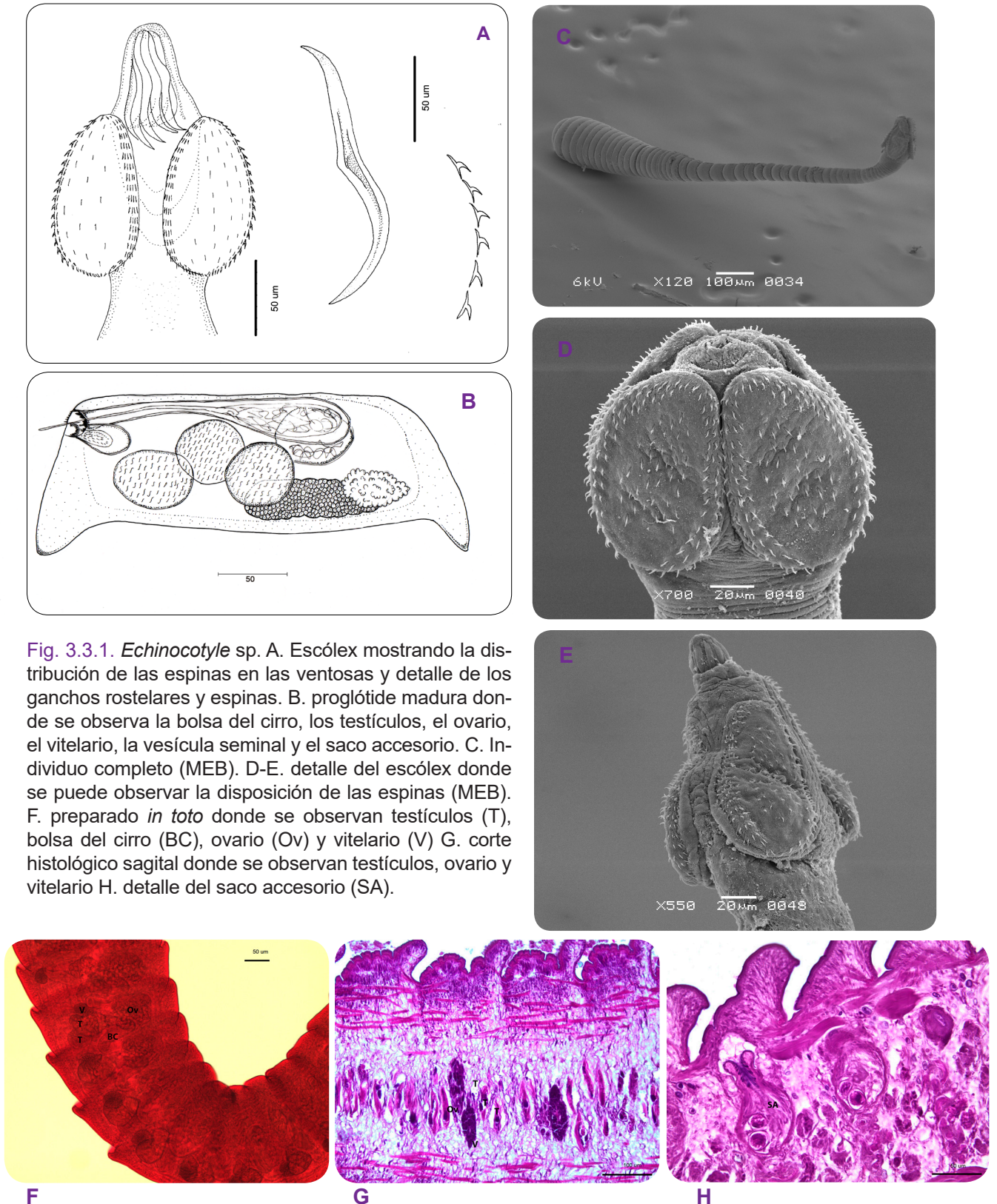
Sitio de infección: Intestino

P e IM: 63,6% y 33,7.

### Comentarios

Más de 30 especies fueron descritas para este género. Algunos registros previos de este género en otras especies de aves playeras son: *Echinocotyle minutilla* Esch y McDaniel, 1965 en *Calidris minutilla* (Vieillot, 1819) en Alaska (Esch y McDaniel, 1965); *E. tenuis* Clerc, 1906 en *Limosa haemastica* Linnaeus, 1758, *Arenaria interpres* Linnaeus, 1758 y *C. alpina* Linnaeus, 1758 en Alaska (Canaris y Kinsella, 2000), *Tringa flavipes* Gmelin, 1789 en Guadeloupe (Graber y Euzéby, 1976a) y *Phalaropus lobatus* (Linnaeus, 1758) en Rusia (Canaris y Kinsella, 2000); y *E. flavipedis* Deblock, 1995 en *T. flavipes* de Paraguay (Deblock y Vaucher, 1995). Ninguna de estas especies coincide morfológicamente con los individuos estudiados en el presente trabajo.

Ciclos de vida: Las especies de este género utilizan aves como hospedadores definitivos (HD) y artrópodos como hospedadores intermediarios (HI) (e.g. copépodos) en donde se desarrolla la larva (<http://clcdb.myspecies.info>). No existe información acerca de los ciclos de vida de especies de este género en Sudamérica.



**Fig. 3.3.1.** *Echinocotyle* sp. A. Escólex mostrando la distribución de las espinas en las ventosas y detalle de los ganchos rostellares y espinas. B. proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, los testículos, el ovario, el vitelario, la vesícula seminal y el saco accesorio. C. Individuo completo (MEB). D-E. detalle del escólex donde se puede observar la disposición de las espinas (MEB). F. preparado *in toto* donde se observan testículos (T), bolsa del cirro (BC), ovario (Ov) y vitelario (V) G. corte histológico sagital donde se observan testículos, ovario y vitelario H. detalle del saco accesorio (SA).



### *NADEJDOLEPIS SPASSKII & SPASSKAYA, 1954*

Rostelo retráctil. Ventosas inermes. Proglótides craspédotas. Conducto genital dorsal a los canales osmorreguladores. Tres testículos, en fila transversal o en triángulo. El saco del cirro cruzando la línea media de la proglótide o no. Cirro armado. Ausencia de saco accesorio y estilete del cirro. Ovario compacto, lobulado. Vitelario compacto, postovarico. Receptáculo seminal bien desarrollado. Vagina ventral al saco del cirro, puede formar una parte copulatoria distal. Útero sacciforme.

#### *NADEJDOLEPIS SP. 1* (FIG. 3.3.2)

##### **Descripción**

Basado en 4 individuos completos de pequeño tamaño. Largo total 6030 (5300- 7100). Escólex 170 de largo por 180 de ancho; ventosas de 77 (68-85) de diámetro, rostelo 140 (100-180) de largo, armado con 10 ganchos de 55 (54-58) de largo. Proglótides maduras 160 por 370. Atrio genital anterior unilateral. Testículos alineados, 83 (80-105) de diámetro. Bolsa del cirro 166 (120-210) de largo por 36 (22-40) de ancho. Cirro armado, 33 de largo por 5 de ancho aproximadamente. Ovario lobulado, de posición medial, 161 (135-190) de largo por 45 (30-70) de ancho. Vitelario lobulado, ventral, localizado cerca de la línea media de la proglótide, 65 (50-80) de largo por 33 (20-40) de ancho. Receptaculo seminal 50 x 40 aproximadamente, haciéndose más extenso en las proglótides grávidas.

Hospedador: *Calidris fuscicollis*

Localidades: Laguna del Ornitólogo y Bahía San Sebastián.

Sitio de infección: Intestino

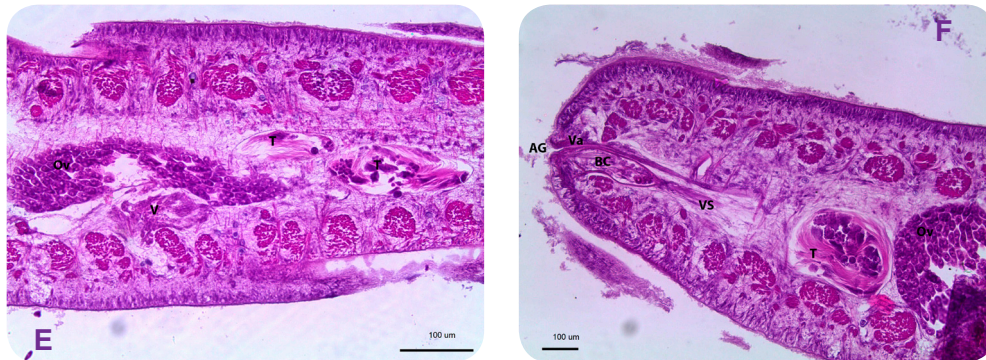
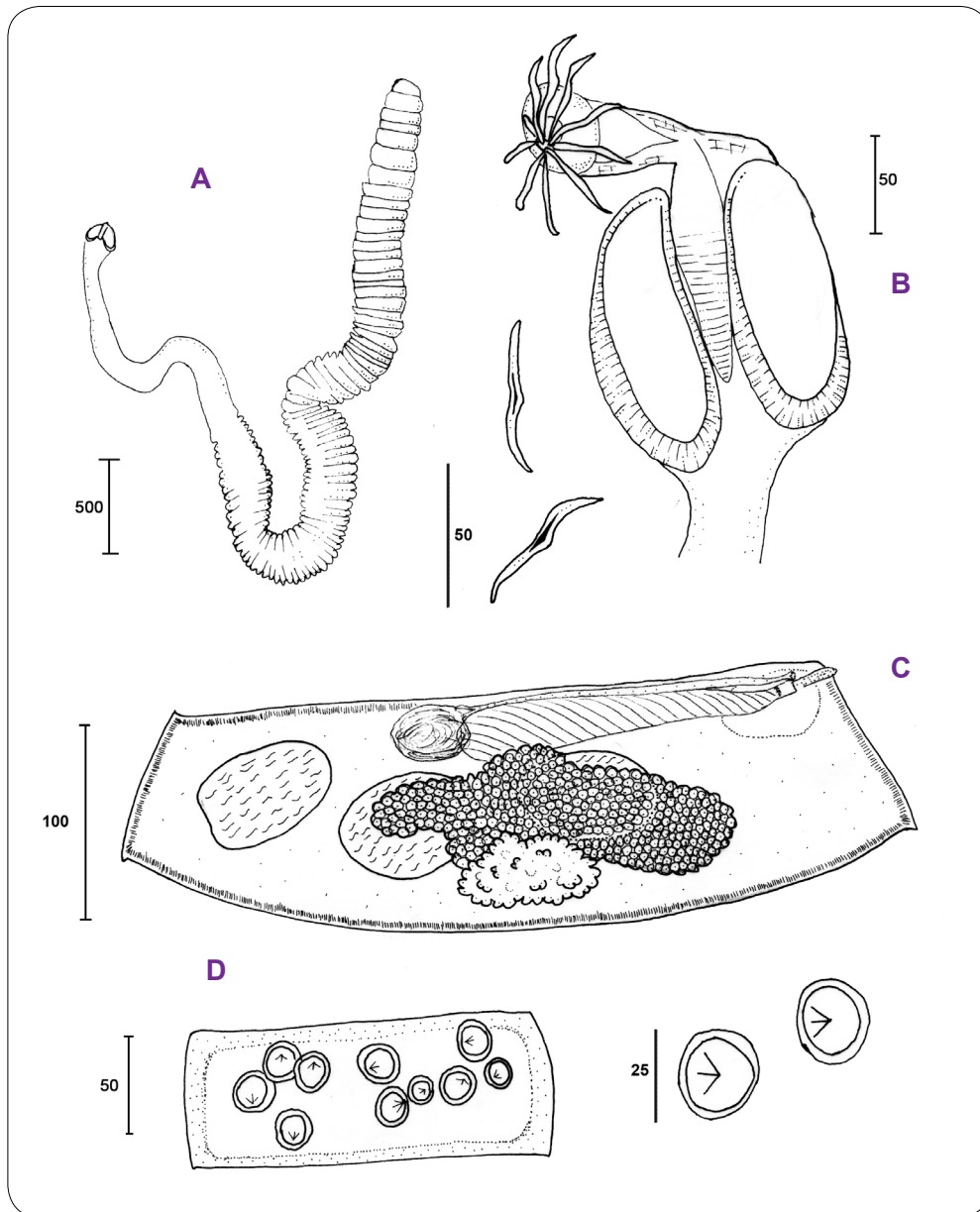


Fig. 3.3.2. *Nadejdolepis* sp.1. A. Vista general de un individuo completo. B. Detalle del escólex y de los ganchos rostellares. C. Detalle de la proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, el cirro, los testículos, el ovario, el vitelario y la vesícula seminal. D. detalle de una proglótide grávida y de los huevos. E. corte histológico donde se observan testículos (T), ovario (Ov) y vitelario (V) F. detalle de testículos, vesícula seminal (VS), bolsa del cirro (BC), ovario (Ov), vagina (Va) y atrio genital (AG).

*NADEJDOLEPIS* SP. 2  
(FIG. 3.3.3)

**Descripción**

Basada en 6 individuos completos: de muy pequeño tamaño. Largo total 616 (500- 690). Escólex 172 (140-200) de largo por 158 (150-180) de ancho; ventosas 82 (70-95) de diámetro, rostelo 90 de largo, armado con 10 ganchos, 61 (60-62) de largo. Proglótides maduras 207 (180-240) de largo por 40 (30-50). Poros genitales unilaterales. Testículos alineados 43 (41-47). Bolsa del cirro ocupando gran extensión de la proglótide, 150 (120-190) de largo por 36 (30-40) de ancho. El cirro no pudo ser observado. Ovario lobulado, de posición ventromedial 70 (50-90) de largo por 28 (17-38) de ancho. Vitelario ventral, a la misma altura que el ovario 28 (20-35) de largo por 13 (10-16) de ancho. Receptáculo seminal 43 (30-60). No se observaron proglótides grávidas.

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Laguna Leleque, Laguna del Ornitólogo.

Sitio de infección: Intestino

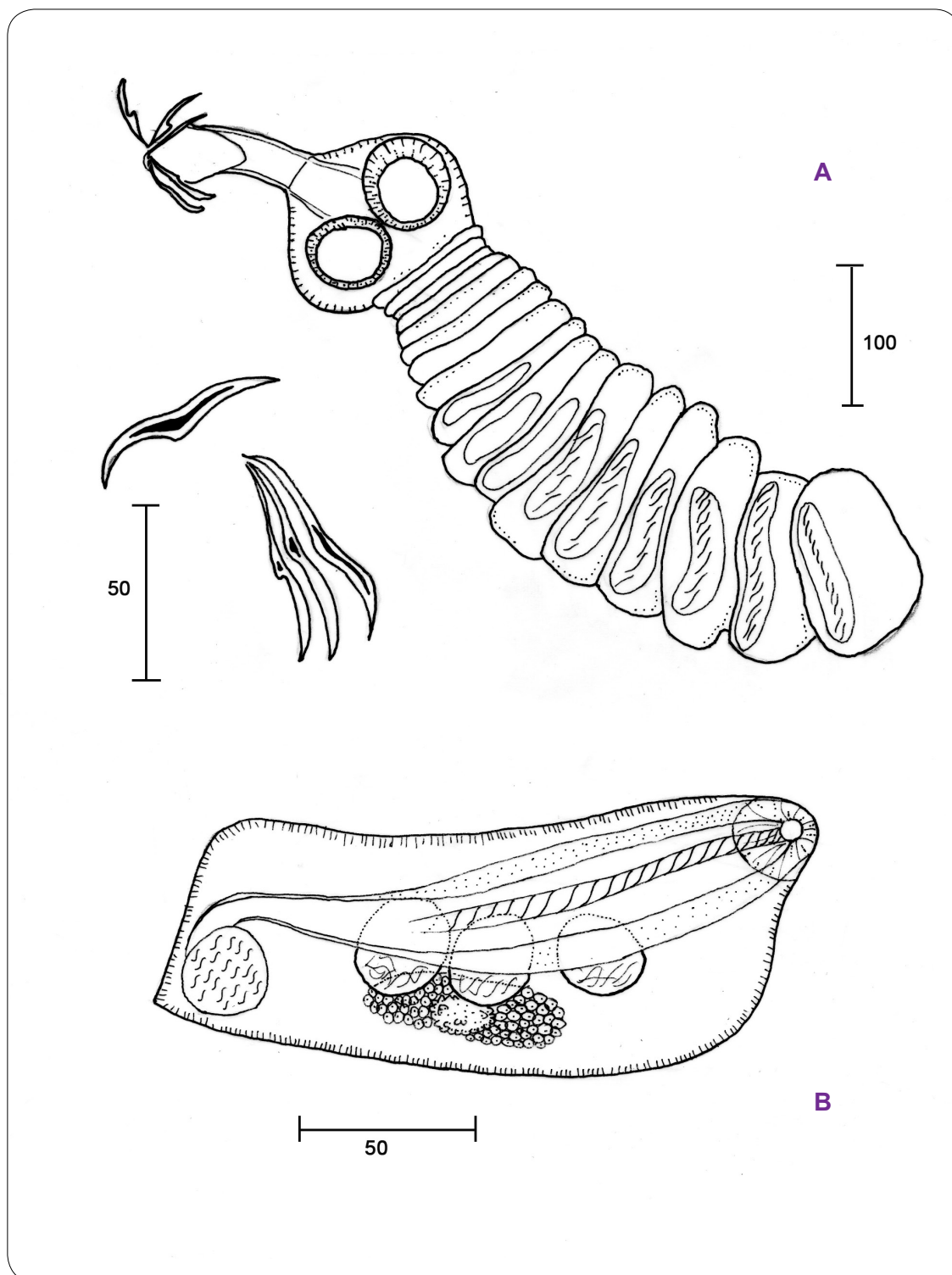


Fig. 3.3.3. *Nadejdolepis* sp.2. A. Vista general de un individuo completo y detalle de los ganchos rostelares. B. proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, los testículos, el ovario, el vitelario y la vesícula seminal.

### NADEJDOLEPIS SP. 3 (FIG. 3.3.4)

#### Descripción

Individuos de muy pequeño tamaño. Largo total 2,9 mm (1,9-3,9). Escólex 155 (100-245) de largo por 263 (220-340) ancho; ventosas 132 (110-160) de diámetro, rostelo 178 (150-220) de largo armado con 10 ganchos de 87 (82-92) de largo. Bolsa del cirro 140 (125-150) de largo por 27,5 (25-30) de ancho. Ovario alargado de posición medial a aporal 102,5 (65-140) de largo por 29 (28-30) de ancho. Vitelario lobulado, ventral, localizado cerca de la línea media de la proglótide 32,5 (25-40) de largo por 17,5 (15-20) de ancho. Vagina apenas más ancha distalmente formando un canal espinoso entrando al atrio genital posterior al cirro. Huevos 47,6 (48-50) de largo por 39,6 (38-41) de ancho.

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Laguna Toro, Laguna del Ornitólogo y Bahía Bustamante.

Sitio de infección: Intestino

#### Comentarios:

Los ganchos del rostelo del tipo nitiduloides, las ventosas son inermes, el atrio genital simple (sin saco accesorio), y los 3 testículos son características que permitieron ubicar a las especies dentro de este género. Las 3 especies halladas en este trabajo se diferencian entre sí principalmente por el largo de los ganchos rostelares y el largo de la bolsa del cirro. Existen algunos pocos registros de este género en el continente americano. En Alaska fue hallada una especie indeterminada parasitando a *L. haemastica* (Kinsella et al., 2007) y a *A. interpres* (Canaris y Kinsella, 2007). En *C. alpina* de Alaska se registraron *N. bealli*, *N. paranitidulans* (Golikova, 1959) y *Nadejdolepis* sp. (Canaris y Kinsella, 2007). Finalmente existen dos registros para CF: *N. litoralis* (Webster, 1947) y *N. paranitidulans* halladas en Bécice (Canaris & Kinsella, 2001).

La prevalencia de *Nadejdolepis* spp. fue de 41% en CB y de 22% en CF.

Ciclos de vida: Las especies de este género se encuentra tanto en ambientes marinos, salobres como dulceacuícolas, utilizan aves como HD y crustáceos como HI. No existe información acerca de los ciclos de vida de especies de este género en Sudamérica.

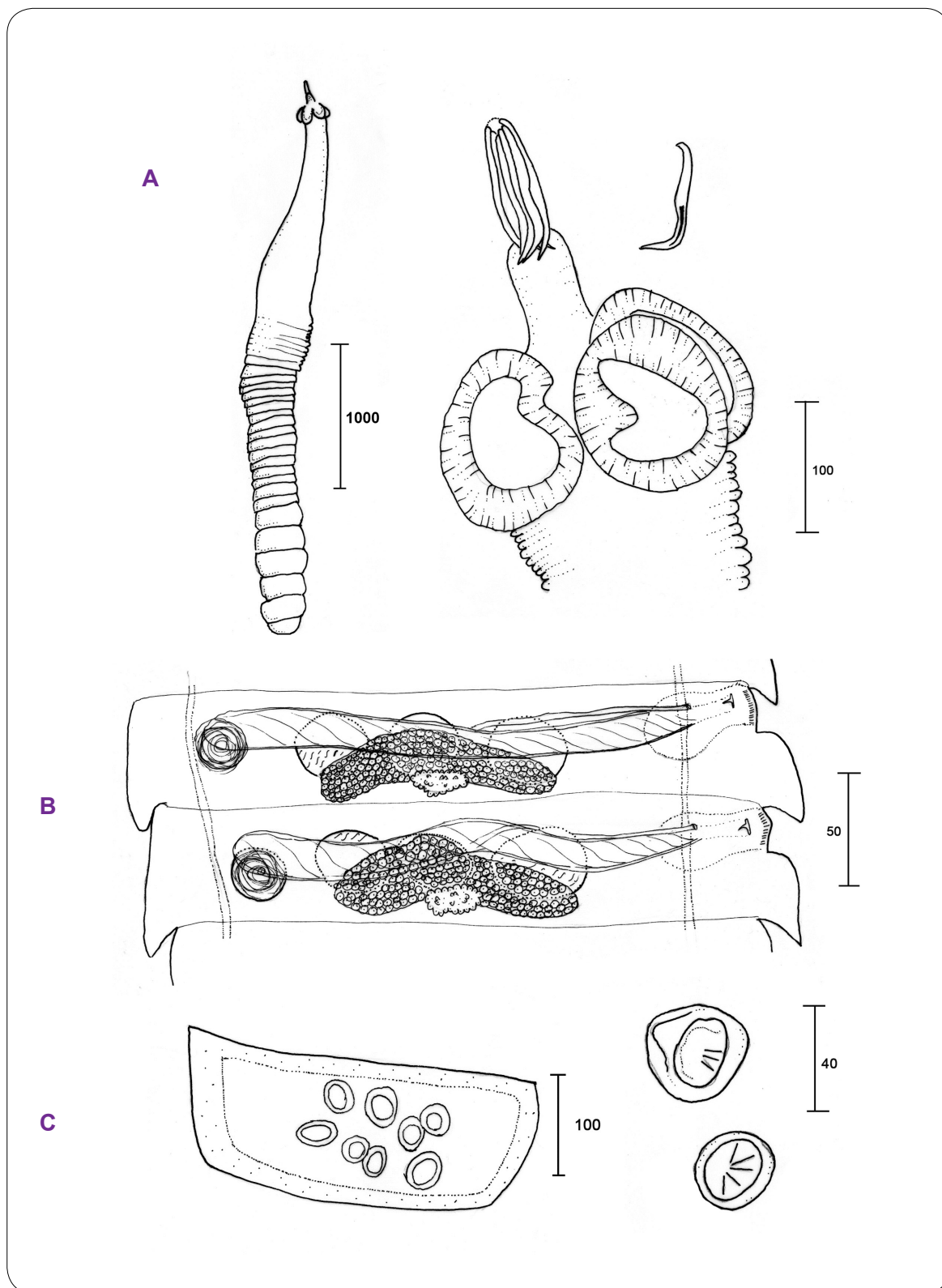


Fig. 3.3.4. *Nadejdolepis* sp.3. A. Vista general de un individuo adulto y detalle del escólex y de los ganchos rostelares. B. Detalle de las proglótides maduras donde se observa la bolsa del cirro, los testículos, el ovario, el vitelario y la vesícula seminal. C. detalle de una proglótide grávida y de los huevos.



### *MICROSOMACANTHUS* LOPEZ-NEYRA, 1942

Individuos pequeños, rostelo retráctil con 10 ganchos muy pequeños del tipo diorcoideos. Ventosas inermes. Tres testículos alineados o en triángulo. La bolsa del cirro puede llegar a la línea media del proglótido o no. El cirro generalmente es armado. Ovario compacto, transversalmente elongado.

#### *MICROSOMACANTHUS* SP. (FIG. 3.3.5)

Los individuos hallados en este trabajo se hallaban inmaduros, por lo cual solo pudieron ser identificados a nivel de género.

Hospedador: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Ea. Ma. Cristina

Sitio de infección: Intestino

P e IM: 4,5% y 5,5 para CB y 2% y 2 para CF

#### **Comentarios**

En otras aves playeras se han registrado dos especies de este género: *Microsomacanthus trichorhynchos* en *Arenaria interpres* y *M. parvula* en *Calidris ruficollis* (Pallas, 1776) ambos en Japón (Yoshino et al., 2009).

Ciclos de vida: Las especies de este género fueron registradas en diferentes especies de aves marinas y patos en Europa (Galaktionov, 1996). Utilizan como HI diferentes grupos de crustáceos (anfípodos, copépodos, ostrácodos) y moluscos gasterópodos (e.g. caracoles del género *Lymnaea*). No existe información acerca de los ciclos de vida de especies de este género en Sudamérica.

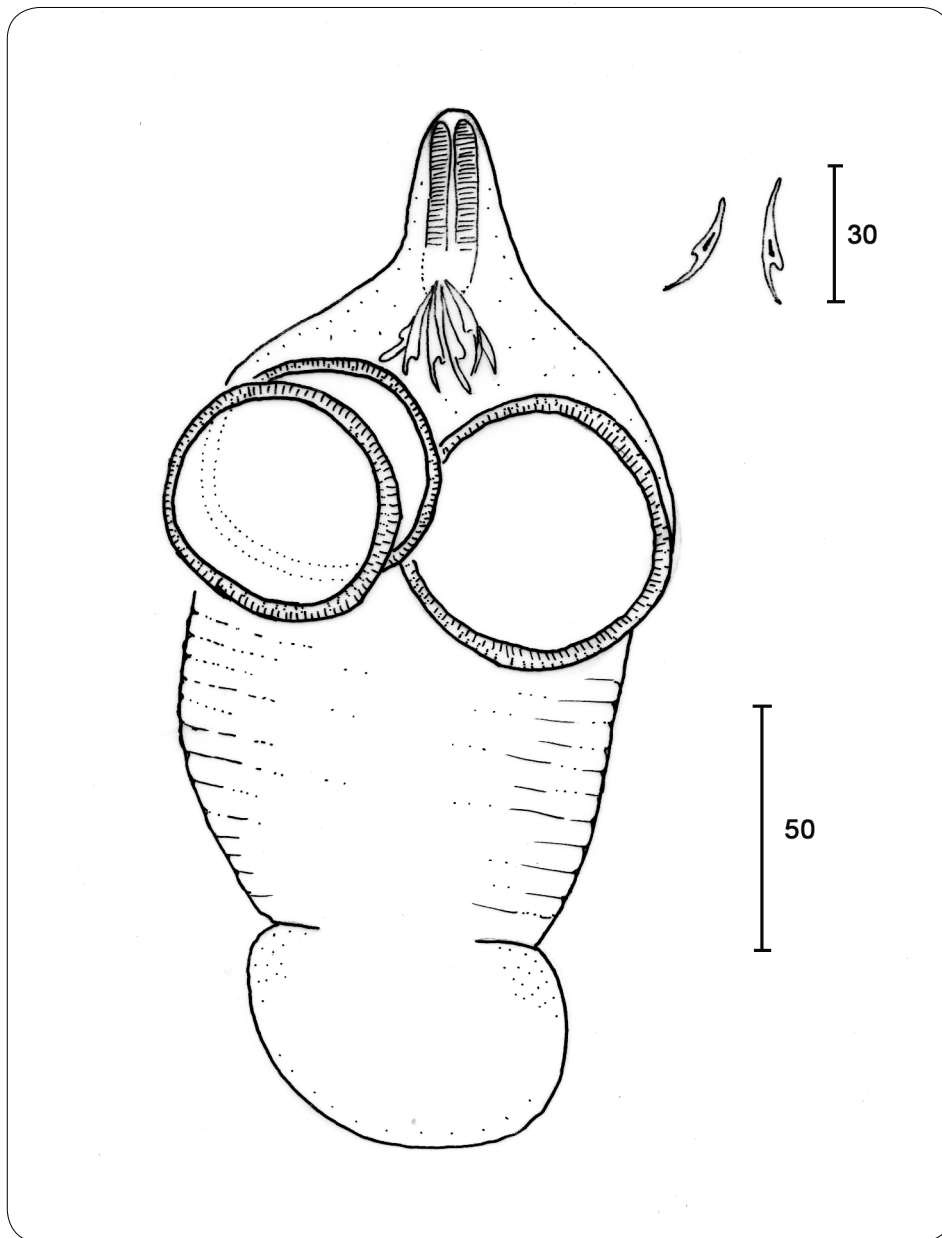


Fig. 3.3.5. *Microsomacanthus* sp. Individuo completo inmaduro y detalle de ganchos rostelares.



## APLOPARAKSIDAE MAYHEW, 1925

Rostelo usualmente presente, armado con una simple hilera de 10 ganchos aploparaksoideos. Un único testículo por proglótido, de posición antiporal al vitelario en relación con el ovario. Conductos genitales situados dorsalmente a los canales osmoregulatorios.

Las características distintivas de los Aploparaksidae no son solo las peculiaridades morfológicas de los estadios adultos y su morfogénesis posembrionaria, sino también el uso exclusivo de los anélidos (no los artrópodos como Hymenolepididae) en sus ciclos de vida. (Este último factor es especialmente importante porque ilustra el antiguo aislamiento filogenético del grupo) (Bondarenko & Kontrimavichus, 2018).

### *APLOPARAKSIS* CLERC, 1903

Rostelo, armado con una hilera individual de 10 ganchos aploparaksoideos. Ventosas inermes. Poros genitales dextrales. Testículos uno, rara vez aparece como 2-3 primordios pequeños que luego se unen en uno sólo. Vesícula seminal interna y externa presentes. Cirro de forma variable, espinoso. Las gónadas femeninas poseen posición variable: ya sea que el ovario y el vitelario estén dispuestos a lo largo del eje del proglótido (el vitelario debajo y ventral al ovario) o dispuesto en fila transversal en el campo medial del proglótido, vitelario compacto, redondeado, o ligeramente lobulado, antiporal al ovario y ventral a los testículos. Receptáculo seminal redondeado. Vagina tubular. Útero sacciforme. Huevos numerosos, solos o encerrados en paquetes que contienen diferentes números de huevos.

### *APLOPARAKSIS (APLOPARAKSIS) BRACHYPHALLOS* (FIG. 3.3.6)

#### **Descripción**

Basada en 5 individuos completos. Escólex de 146 (120-170) de diámetro. Rostelo provisto con una sola fila de 10 ganchos que miden entre 20 y 21 de longitud. Ventosas 48 (40-58) de diámetro. Largo del saco del cirro 198 (187-205). Un único testículo de posición medial o ligeramente antiporal, ovalado de 60 (58-62) de largo por 28 (26-30) de ancho. Vesícula seminal 84 (78-90) de largo por 20 de ancho. Receptáculo seminal 31 (28-38). Las gónadas femeninas están dispuestas a lo largo de la proglótide, el vitelario se encuentra posterior y ventral al ovario. Ovario 94 (85-103) de largo por 25 (20-31). Vitelario 21 (15-30) de diámetro.

Hospedador: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Ea, Ma. Cristina, Laguna Leleque, Laguna Toro, Ea. Quichaura, Laguna del Ornitólogo y Bahía San Sebastián.

Sitio de infección: Intestino

P e IM: 27,2% y 9,9 para CB; 2% y 1 para CF.

### Comentarios

Sólo dos especies de este género fueron registradas para *C. bairdii*. *Aploparaksis (T.) regelae* Bondarenko et Kontrimavichus, 2006 fue hallado Rusia y Alaska (Bondarenko y Kontrimavichus, 2018), que se diferencia de los presentes especímenes por poseer de 29 a 33 ganchos. El otro registro corresponde a la especie identificada en el presente trabajo, *A. brachyphallos* (Krabbe, 1869), que posee una amplia distribución geográfica (e.g. Rusia, Alaska, Canadá, Groenlandia, Islandia y Antártida) y hospedatoria, e.g. *C. alpina*, *C. marítima* (Brunnich, 1764), *C. bairdii*, *C. melanotos* (Vieillot, 1819), *A. interpres*, *Gallinago gallinago* (Linnaeus, 1758), *Limnodromus griseus* Gmelin, 1789, *L. scolopaceus* (Say, 1823), *Phalaropus phulicarius* Linnaeus, 1758, *Ph. lobatus*, *Phylomachus pugnax* (Linnaeus, 1758), *Pluvialis squatarola* (Linnaeus, 1758), *Tringa erythropus* (Pallas, 1764), *T. glareola* Linnaeus, 1758, *T. nebularia* (Gunnerus, 1767), *T. tetanus* (Linnaeus, 1758), *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763, *L. dominicanus* Lichtenstein 1823, *Stercorarius longicaudus* (Vieillot 1819), *Xema sabini* (Sabine, 1819) (Bondarenko y Kontrimavichus, 2018). La comparación de las características morfológicas de *A. brachyphallos* entre poblaciones hospedadoras indica cierta variabilidad morfológica de esta especie (Bondarenko y Kontrimavichus, 2006). No se han encontrado registros de este género en *C. fuscicollis*.

Ciclos de vida: Las especies de este género son el grupo de cestodes dominante entre los Charadriiformes, específicamente aves playeras y láridos. Anélidos oligoquetos de la familia Lumbriculidae fueron reportados como HI (Bondarenko y Kontrimavichus, 2018). No existe información acerca de los ciclos de vida de especies de este género en Sudamérica.

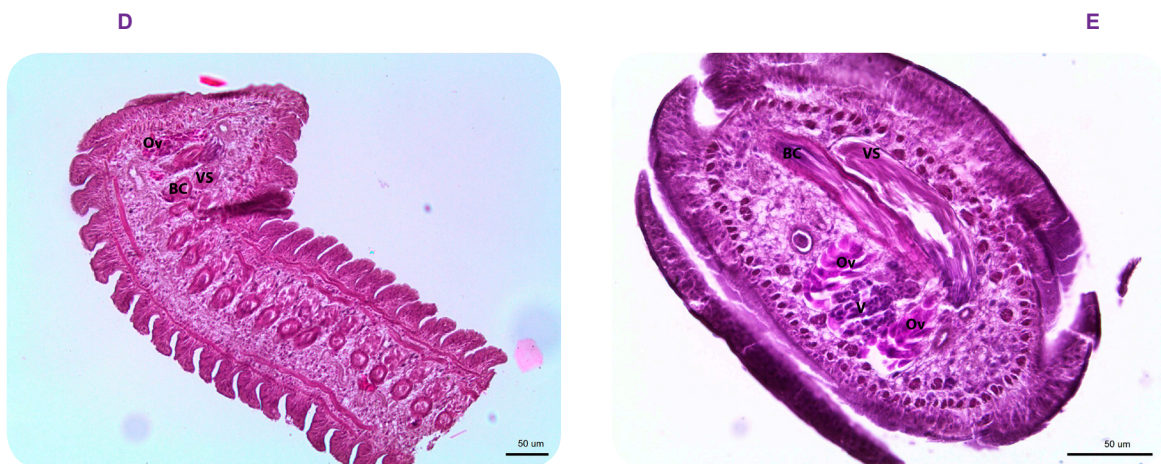
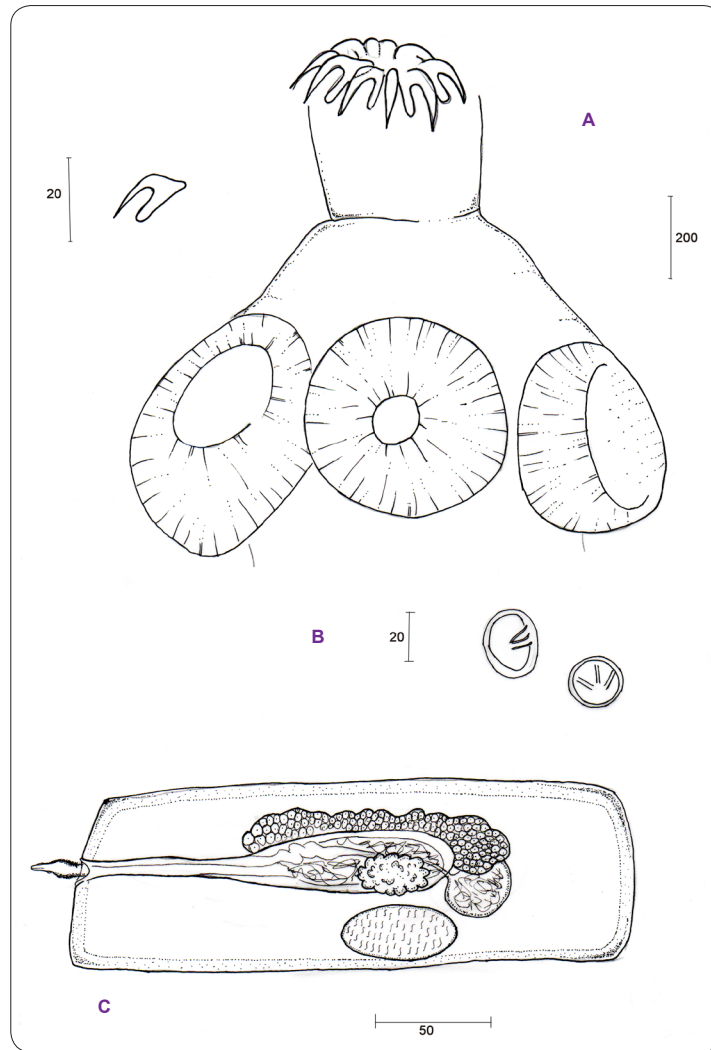


Fig. 3.3.6. *Aploparaksis (Aploparaksis) cf. brachyphallos*. A. Escólex y detalle de los ganchos rostellares. B. Oncósfemas. C. Detalle de una proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, el cirro, el testículo, el ovario, el vitelario y la vesícula seminal. D. corte sagital donde se observa ovario (Ov), bolsa del cirro (BC) y vesícula seminal (VS) E. corte transversal donde se observa bolsa del cirro (BC), vesícula seminal (VS), ovario (Ov) y vitelario (V).

## DILEPIDIDAE FUHRMANN, 1907

Esta familia se caracteriza por poseer un aparato apical con bolsa rostelar y rostelo armado; rara vez ausente y ventosas usualmente desarmadas. Posee ganchos muy diversificados en forma y tamaño, formando una o dos coronas, regulares o irregulares. Suelen tener un único lote de órganos reproductores por proglótido, ovario bilobulado, rara vez compacto, cirro por lo general armado y vitelario postovárico. Útero ventral, excepcionalmente dorsal. Vesículas seminales externas e internas generalmente ausentes.

### *KOWALEWSKIELLA* BACZYNSKA, 1914

Escólex pequeño con ventosas pequeñas e inermes. Rostelo en forma de domo con numerosos ganchos (30-60) dispuestos en dos hileras circulares, pequeños, davainoideos. Las proglótides son más largas que anchas. Poros irregularmente alternados, pueden formar secuencias largas unilaterales. Vagina posterior al saco del cirro con presencia de un embudo espinoso. Ovario bilobulado y pequeño. Testículos numerosos. Vasos deferentes interno y externo dilatados, ya que no hay verdaderas vesículas seminales. Saco del cirro pequeño, cirro espinoso. Receptáculo seminal del lado poral. Útero formando capsulas uterinas monovulares.

### *KOWALEWSKIELLA* CINGULIFERA (FIG. 3.3.7)

#### **Descripción**

Basada en 9 individuos completos. Estróbilos craspédotos. Largo total 5,3 (5,12- 19,8) mm formado por aproximadamente 120 proglótides. Escólex 183 (140-220) de largo por 98,8 (72-120) de ancho; ventosas 43 (30-58) de diámetro, rostelo armado con 46-50 ganchos, 8-10 de largo cada uno. Las primeras proglótides más anchas que largas. Proglótides maduras de 222 (132-320) de largo y 50 (30-80) de ancho. Las proglótides grávidas completamente desarrolladas son más largas que anchas 650 (120-1200) de largo y 245 (40-450) de ancho. Atrio genital irregularmente alternado. Testículos, separados en dos grupos aproximadamente iguales, por el ovario y el vitelario 32 (30-35) de diámetro máximo y 22,5 (20-25) de menor diámetro. Saco del cirro 85 (80-90) de largo por 69 (60-78) de ancho. Cirro armado, 70-90 de largo, con numerosas espinas delgadas. Vasos deferentes interno y externo dilatados a modo de vesículas. Ovario bilobulado, cada lóbulo compuesto por numerosos lóbulos más pequeños, ubicándose a lo largo de casi toda la proglótide, lóbulo poral 110 (90-130) de largo por 45 (40-50) de ancho y lóbulo antiporal

102-(100-105) largo por 45 (40-50) ancho. Vitelario lobulado, localizado cerca de la línea media de la proglótide, 78 de largo por 50 por ancho. Receptáculo seminal 105 (90-120) de largo por 85 (70-100) de ancho, haciéndose más extenso en las proglótides grávidas. Útero efímero, huevos 16-20 de largo por 13-15 ancho.

Hospedador: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Laguna del Ornitólogo, Ea. Ma. Cristina, Laguna Leleque, Sarmiento, Laguna Toro, Ea. Quichaura y Bahía San Sebastián.

Sitio de infección: Intestino

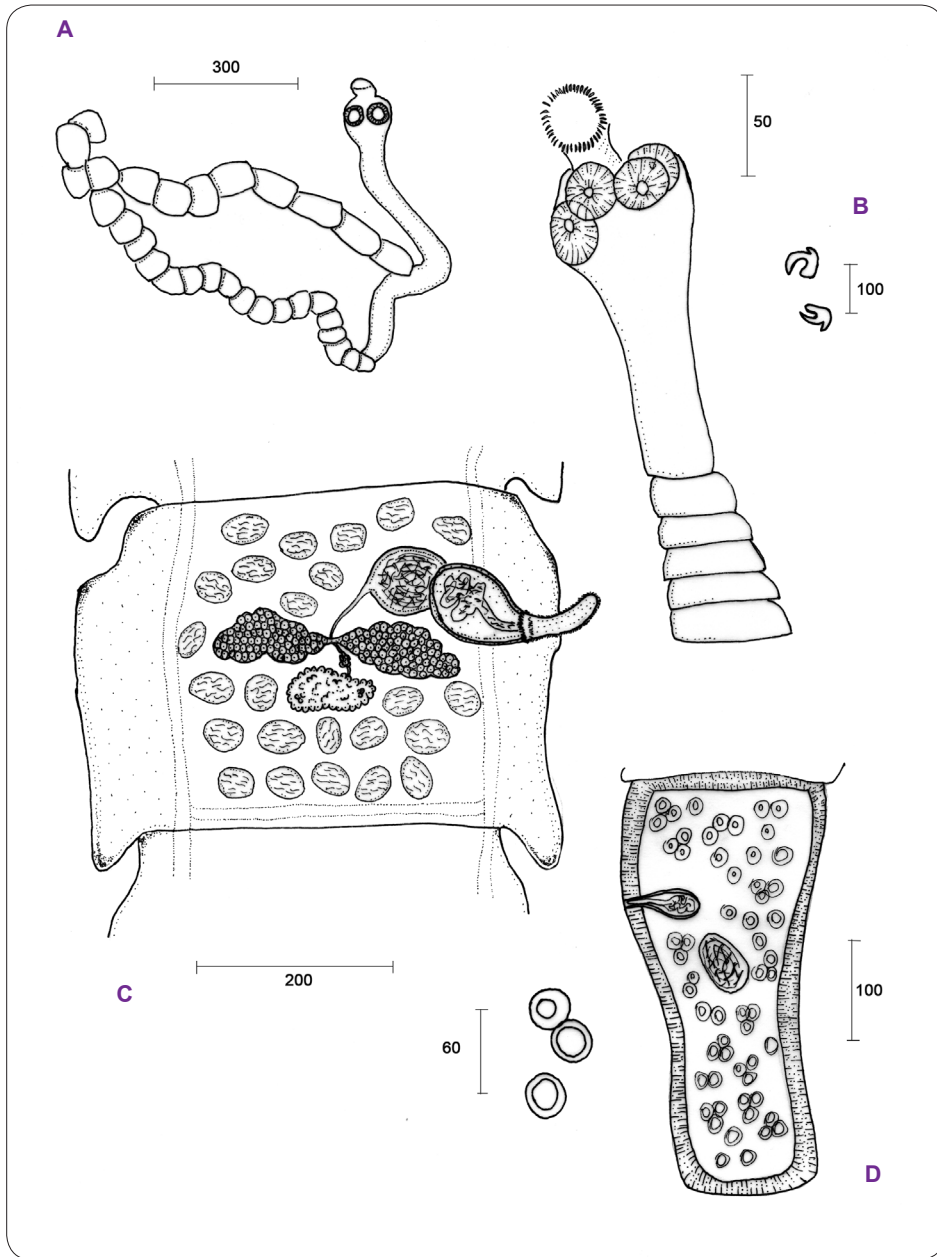
P e IM: 27,2% y 5,2 para *C. bairdii*; 4% y 0,08 para *C. fuscicollis*.

### **Comentarios**

El género *Kowalewskiella* está representado por sólo 8 especies válidas (Dronen et al., 2002). Existen algunas especies de este género registradas para la familia Scolopacidae. Las características morfológicas de los especímenes analizados concuerdan con las descritas para *K. cingulifera*. En particular esta especie fue hallada previamente en *A. interpres* y *C. alpina* en Alaska (Canaris & Kinsella, 2007), en *C. mauri* Cabanis, 1857 en Eurasia y Guadeloupe (Canaris & Kinsella, 2000); y en *T. flavipes* en Guadeloupe (Graber y Euzeby, 1976a).

Ciclos de vida: Las especies de este género utilizan aves como HD, y utilizan sólo un hospedador intermediario en sus ciclos de vida. Generalmente es un artrópodo, aunque también pueden ser anélidos o moluscos. El estadio larval es un cisticercoide y son cosmopolitas (Mariaux et al., 2017). No existe información acerca de los ciclos de vida de especies de este género en Sudamérica.





**Fig. 3.3.7.** *Kowalewskiella cingulifera*. A. Vista general de un individuo adulto. B. Detalle del escólex y de los ganchos rostellares. C. Proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, el cirro espinoso, los dos grupos de testículos, el ovario bilobulado, el vitelario y el receptáculo seminal. D. proglótide grávida y detalle de los huevos. E. detalle de la bolsa del cirro (BC) y vesícula seminal (VS).

### *TRICHOCEPHALOIDIS* SINITSIN, 1896

Aparato rostellar muscular. Rostelo muy largo y estrecho. Ganchos en una fila (8 o 9 en cada semicírculo). Poros genitales anteriores, unilaterales, dextrales. Testículos pocos a numerosos (7-20), posterior, dorsal al ovario. Cirro con espinas largas, fuertemente curvas en su base. Vagina mayormente anterior a la bolsa del cirro; gran cavidad distal unida al atrio por un conducto corto y estrecho; largos y densos "cilios" distales, entre la bolsa del cirro y la vagina. Ovario transversalmente extendido. Útero sacciforme, a veces en forma de herradura.

#### *TRICHOCEPHALOIDIS* SP.1 (FIG. 3.3.8)

##### **Descripción**

Basada en 4 individuos completos. Estróbilos craspédotos. Largo total 12,12 (4,8- 19,4) mm por 625 (600-650) de ancho. Escólex 224 (200-255) de largo por 198 (150-250) ancho; ventosas de 125 (100-145) de diámetro, rostelo 130 (90-170) de largo por 48 (35-60) de ancho; armado con 20 ganchos, 73 (63-90) de largo. Las primeras proglótides más anchas que largas. Proglótides maduras 100-102 de largo y 410-415 de ancho. Las proglótides grávidas completamente desarrolladas son más largas que anchas 173 (170-200) de largo y 340 (270-390) de ancho. Poros genitales unilaterales en la región anterior del proglótido. Testículos en número de 14-15. Bolsa del cirro 90 (70-100) de largo y 48 (40-52) de ancho. El cirro no pudo ser observado. Ovario 176 (172-180) de largo por 30 (30-31) de ancho. Vitelario lobulado, ventral, 80 de largo por 42 de ancho aproximadamente, localizado cerca de la línea media de la proglótide 80 de largo por 42 de ancho. Receptáculo seminal 85 (60-110) de largo por 38 (30-45) de ancho, haciéndose más extenso en las proglótides grávidas.

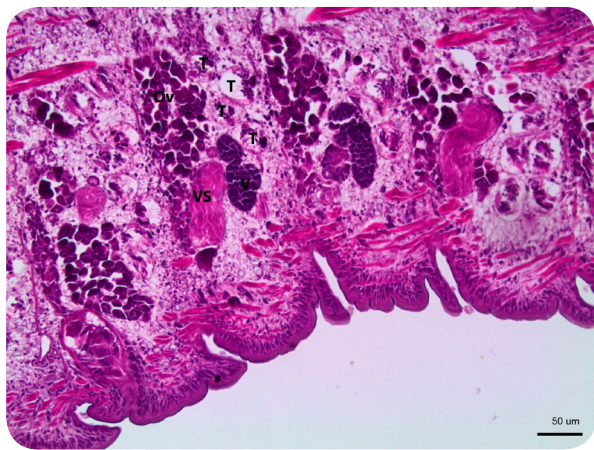
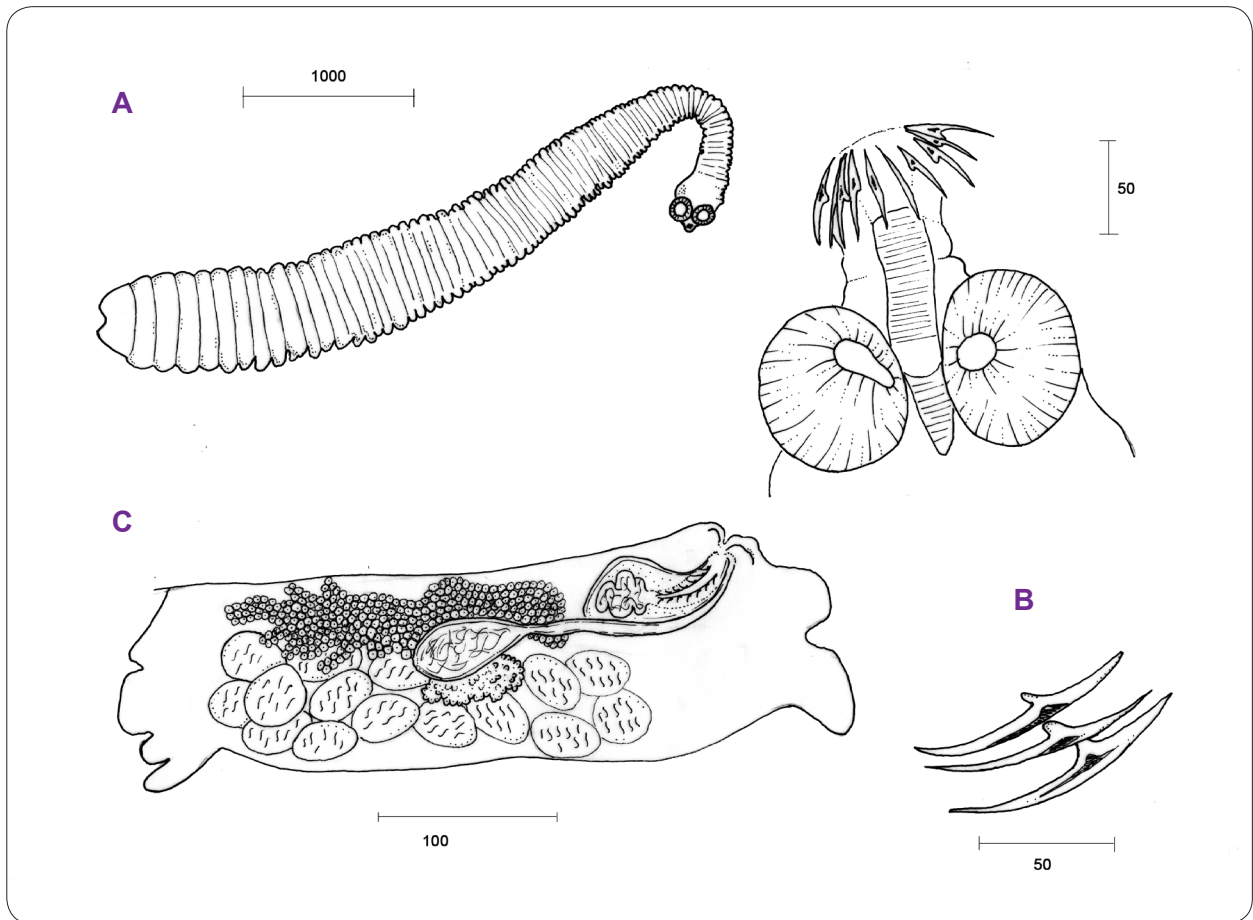
Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Laguna del Ornitólogo, Ea. Ma. Cristina, Laguna Leleque, Laguna Toro, Ea. Quichaura

Sitio de infección: Intestino

P e IM: 20,4% y 10,7





D



E

Fig. 3.3.8. *Trichocephaloidis* sp.1. A. Individuo adulto completo. B. Detalle del escólex y los ganchos rostellares. C. Proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, los testículos, el ovario, el vitelario lobulado y el receptáculo seminal. D. corte sagital donde se observan testículos (T), ovario (Ov) y vitelario (V) y vesícula seminal (VS). E. corte transversal donde se observa el atrio genital (AG), la vagina (Va), ovario (Ov), la bolsa del cirro (BC) y la vesícula seminal (VS).

*TRICHOCEPHALOIDIS* SP. 2  
(FIG. 3.3.9)

### Descripción

Basada en 4 individuos completos. Estróbilos craspédotos. No fue posible medir el largo total ya que no se contó con individuos enteros. Escólex 150 de largo por 190 ancho; ventosas de 82,5 (75-90) de diámetro, rostelo 21 (20-22) de largo por 20-21 de ancho, armado con entre 14 y 16 ganchos muy pequeños, 17,5 (16-19) de largo. Las primeras proglótides más anchas que largas. Proglótides maduras 360 (320-400) de largo y 215 (160-270) de ancho. Poros genitales unilaterales en la región anterior del proglótido. Testículos aproximadamente 14 de posición postovárica. El saco del cirro parece contorneado, 143 (120-160) de largo por 75,6 (72-80) de ancho. El cirro espinoso no pudo ser medido. Ovario 125 (120-130) de largo por 77,5 (75-80) de ancho. Vitelario alargado, ventral, localizado cerca de la línea media de la proglótide 56 (52-60) de largo por 17 (15-20) aproximadamente de ancho. Receptáculo seminal 45 (40-50) de largo por 32,5 (30-35) de ancho, haciéndose más grande en las proglótides más maduras.

Hospedador: *Calidris fuscicollis*

Localidades: Bahía Bustamante y Bahía San Sebastián

Sitio de infección: Intestino

P e IM: 4% y 1,5

### Comentarios

Existen algunos pocos registros de este género en otros representantes de la familia Scolopacidae. *Trichocephaloidis megalcephala* (Krabbe, 1869) fue registrado en *C. alpina* en Alaska (Canaris & Kinsella, 2007) y en Japón (Yoshino et al., 2009) y en *P. lobatus* en Asia y Europa (Canaris & Kinsella, 2000). *T. hamashigi* se reportó para *C. alpina* en Japón (Yoshino et al., 2009). Por último *T. beauporti* Graber y Euzeby, 1976b se halló en *T. flavipes* en Leeward Islands, mar Caribe (Graber et al., 1977). Las especies halladas en este estudio se diferencian de las especies mencionadas en el número y tamaño de los ganchos del rostelo.

Ciclos de vida: Se reportaron varias especies de aves del orden Charadriiformes como HD de las especies de este género. Se ha registrado que las larvas de quironómidos, entre otros insectos, a menudo albergan cisticercoides de *Trichocephaloidis*, actuando como HI (Graber y Euzeby, 1976). No existe información acerca de los ciclos de vida de especies de este género en Sudamérica.

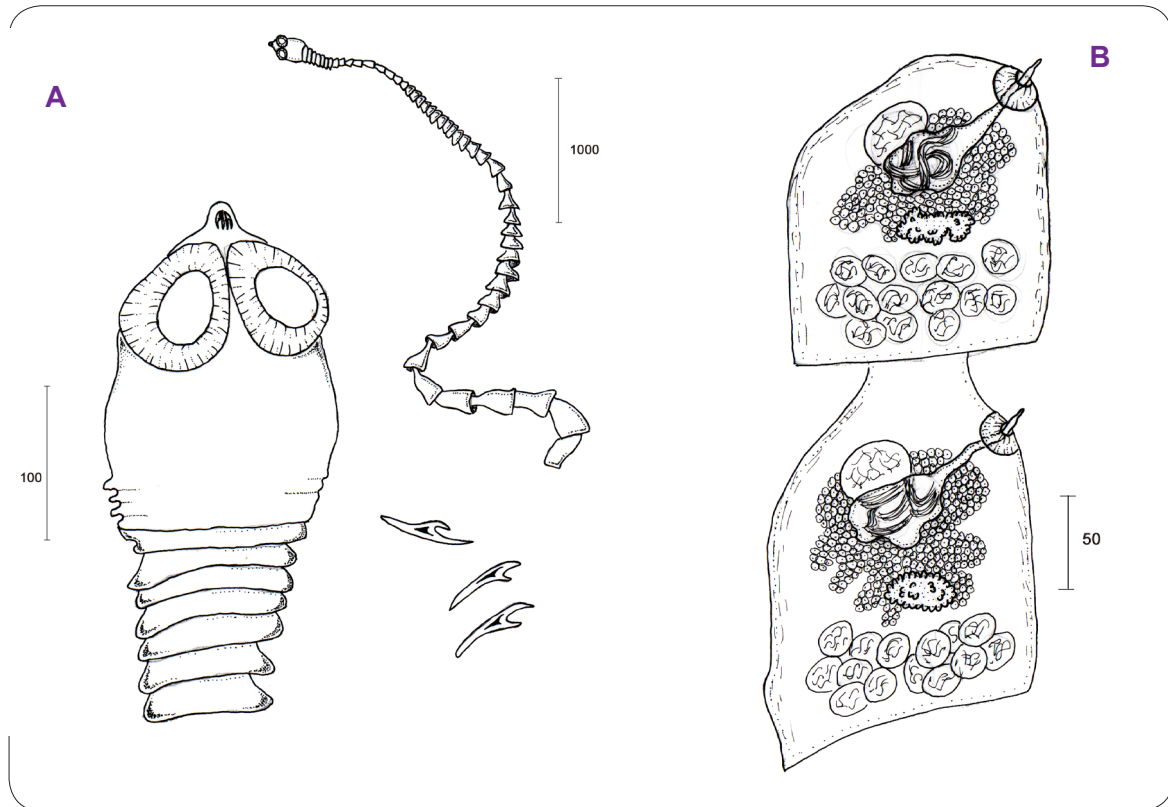


Fig. 3.3.9. *Trichocephaloidis* sp.2. A. Vista general de un individuo, detalle del escólex y los ganchos rostrales. B. Proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, el cirro, los testículos, el ovario, el vitelario lobulado y el receptáculo seminal. C. corte sagital donde se observan ovario (Ov) y bolsa del cirro (BC).

## CESTODE GEN. ET SP. INDET. (FIG. 3.3.10)

### Descripción

Basada en 10 individuos de pequeño tamaño. Largo 24,9 (21,7-28,2) mm. Escólex 124 (60-245) por 154 (90-230) portando cuatro ventosas inermes 67 (65-73), sin rostelo y sin ganchos. Proglótidos más anchos que largos, volviéndose cuadrangulares con la madurez. Poros genitales irregularmente alternados. Proglótides maduras 320 (300-420) de largo y 373 (320-420) de ancho. Las proglótides grávidas completamente desarrolladas son más largas que anchas 475 (450-500) de largo por 375 (350-400) de ancho. Un set reproductor por proglótido. Testículos maduros esféricos posteriores al ovario 43 (36-51) y rodeándolo en parte. Saco del cirro ovalado 351 (283-400) de largo por 41 (30-54). Ovario alargado 51 (42-60) por 190 (160-220), ocupando la mayor parte de la región anterior del proglótido. Vitelario compacto, 83 (80-85) por 33 (25-40), ubicado posterior al ovario. A medida que el proglótido madura el útero crece llegando a ocupar la totalidad del proglótido y formando capsulas uterinas que contienen huevos esféricos 35 (30-40).

Hospedador: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Ea, Ma. Cristina, Laguna Toro, Sarmiento, Golfo San José, Río Gallegos, Laguna del Ornitólogo y Bahía San Sebastián

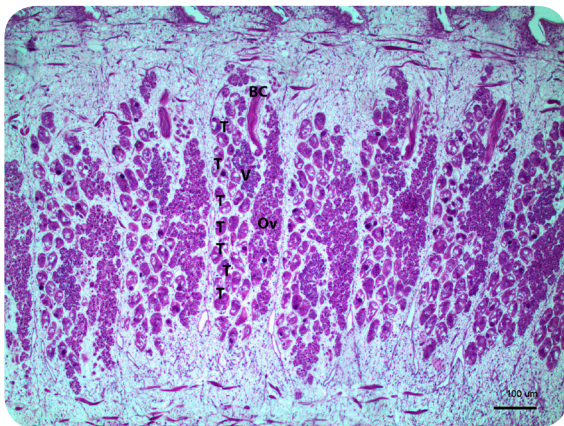
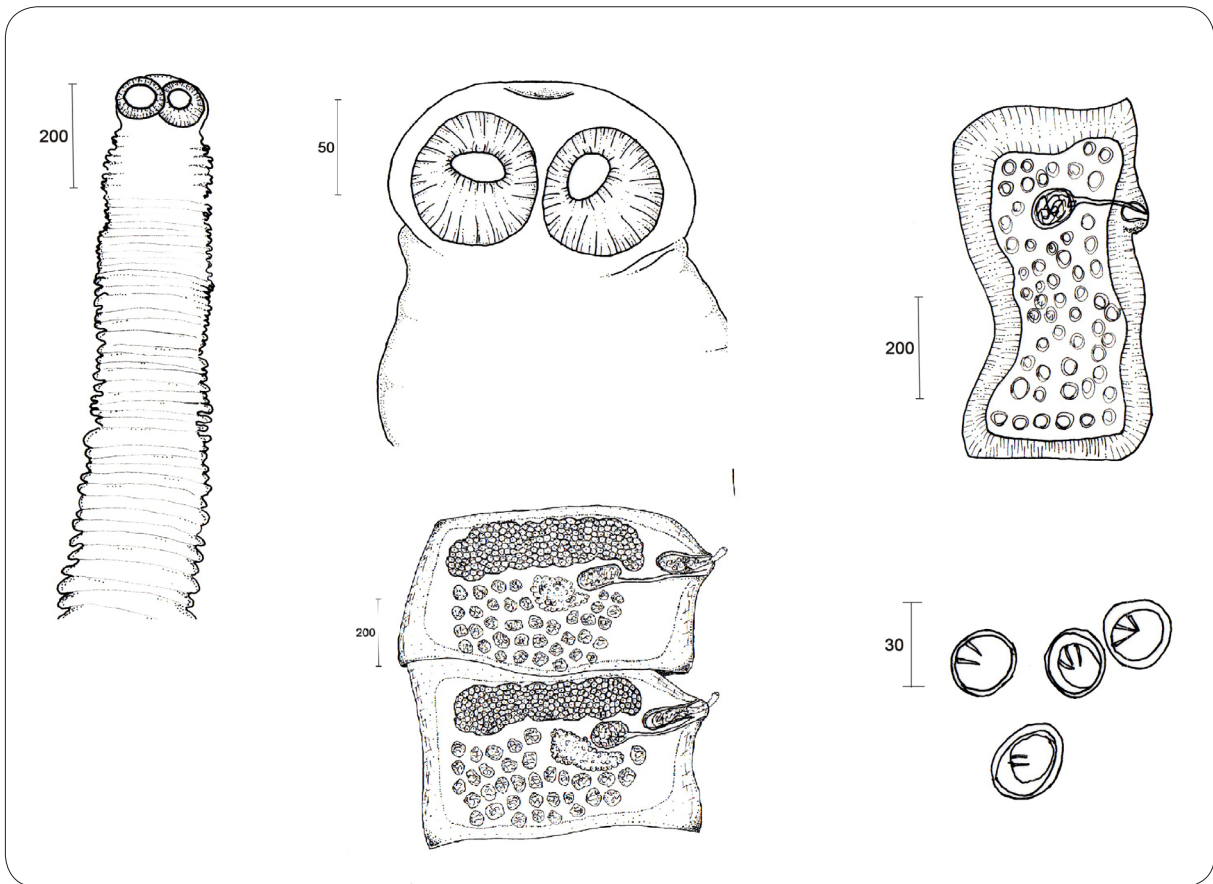
Sitio de infección: Intestino

P e IM: Material estudiado: 9% y 4 para CB y 24% y 6 para CF.

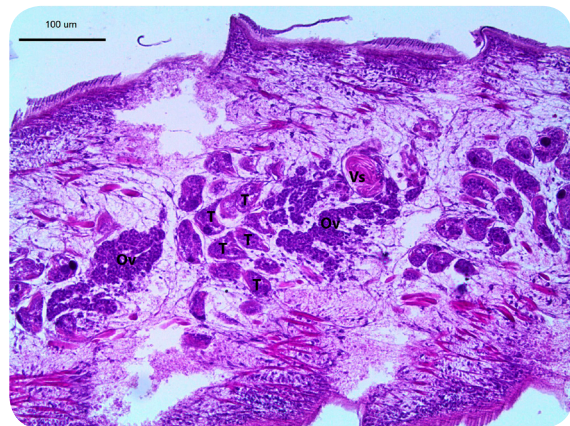
### Comentarios

La presencia de un escólex con 4 ventosas, segmentación del estróbilo conspicua, poros genitales alternados, y vitelario compacto ubica a los presentes especímenes dentro del orden Cyclophillidea. La presencia de un escólex sin rostelo puede observarse en algunos géneros dentro de las familias Anoplocephalidae, Dioecocestidae, Davaneidae, Dilepididae, Hymenolepididae. Sin embargo, ninguno de los taxa sin rostelo parásitos de aves descritos hasta el momento reúne la combinación de características observadas en los presentes especímenes (e.g. único set de organos reproductores, poros genitales irregularmente alternos, numerosos testículos postovaricos, ovario lobulado). Estudios más exhaustivos son necesarios para arribar a la identificación de los especímenes hallados.





D



E

Fig. 3.3.10. Cestode gen. et sp. indet. A. Detalle del escólex y vista general de la región anterior. B. detalle de una proglótide madura donde se observa la bolsa del cirro, el cirro, los testículos, el ovario y el vitelario compacto. C. proglótide grávida y oncósferas. D. corte sagital donde se observan los testículos (T), ovario (Ov), vitelario (V) y bolsa del cirro (BC). E. detalle de los testículos, ovario y vesícula seminal (VS).

## CLASE DIGENEA

PLAGIORCHIIDA LA RUE, 1957

ECHINOSTOMATIDAE POCHE, 1926

*ECHINOPARYPHIUM* DIETZ, 1909

Cuerpo atenuado posteriormente. Collar cefálico reniforme cuyas espinas no se interrumpen dorsalmente y difieren en tamaño alternándose en dos hileras de espinas en la región dorsal. Prefaringe corta. Acetábulo redondeado, más cercano al extremo anterior que a la mitad del cuerpo. Testículos ovales, en tándem cercanos a la región media del cuerpo o bien postecuatorial. Bolsa del cirro anterior o anterodorsal al acetábulo. Cirro sin espinas. Ovario apenas anterior al testículo anterior. Útero corto, huevos comparativamente grandes, poco numerosos (menos de 50). El vitelario se extiende como campos laterales cerca del acetábulo, generalmente no sobrepasa anteriormente el acetábulo y no confluye posteriormente a los testículos.

*ECHINOPARYPHIUM* SP.

(FIG. 3.3.11)

### Descripción

Basada en 5 individuos. Tegumento con pequeñas espinas que llegan casi hasta el nivel del testículo anterior. Largo total 1,6mm (1,38mm-2,23mm). Ancho a nivel del acetábulo 313 (250-380). Collar cefálico 155 (150-160) largo por 260 (250-270) de ancho, portando 33 espinas (33-35), las espinas marginales miden 20-22 las más cortas y 30 las más largas, las espinas angulares (en número de 4 o 5) miden 40-50 de largo Ventosa oral 89 (85-90) en su mayor diámetro por 73 (60-90) en su menor diámetro. No se observó prefaringe. Faringe muscular 59 (50-65) de largo por 43 (35-50) de ancho, solapándose mínimamente con la ventosa oral. Esófago 139 (100-190) de largo, bifurcación preacetabular, los ciegos terminan cerca del extremo posterior del cuerpo. Acetábulo en el primer tercio del cuerpo, mayor diámetro 235 (220-260) y menor diámetro 192 (180-210). Testículo anterior 182 (150-220) por 142 (110-180) de ancho, testículo posterior 176 (140-220) de largo por 124 (80-150) de ancho. Bolsa del cirro semicircular dorsal al acetábulo, contiene a la vesícula seminal, las glándulas prostáticas y el cirro no espinoso. Ovario esférico pretesticular, por debajo del acetábulo, 128 (90-150) de largo por 100 (60-150) de ancho. Folículos vitelínicos pequeños en dos bandas laterales que comienzan a nivel medio del útero y terminan muy por detrás de los testículos, no

confluyentes, banda izquierda 1010 (860-1150) de largo, banda derecha 952 (770-1140) de largo. Utero se extiende posteriormente al acetábulo hasta la región del ovario, limitado lateralmente por el vitelario. Huevos 11 (7-20) en número, 94 (75-103) de largo y 48 (40-58) de ancho.

Hospedadores: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Laguna del Ornitólogo, Laguna del Toro y Ea. Quichaura, provincia de Chubut.

Sitio de infección: Intestino

P e IM: 9% y 3,25 en *C. bairdii*; 2% y 1 en *C. fuscicollis*.

### Comentarios

Existen tres registros de este género en aves de América del Sur, dos de ellos en Argentina. *Echinoparyphium megacirrus* Semenas, Brugni & Ostrowski de Núñez, 1999 cuyo adulto fue obtenido experimentalmente en pollitos y ratones (Semenas et al., 1999) a partir de larvas halladas en su hospedador intermedio *Diplodon chilensis* (Unionacea: Pelecypoda) en el Lago Gutiérrez, provincia de Río Negro; *Echinostoma recurvatum* en *Gallinula galeata* y *Phimosus infuscatus* en la provincia de Buenos Aires (Marcó del Pont, 1926). Este caso es dudoso ya que la especie de Marcó del Pont está muy deficientemente descripta; y *Echinoparyphium singularis* (Lutz, 1924) parasitando a la garza *Nyctanassa violacea* (Linnaeus, 1758) en Río de Janeiro, Brasil (Fernandes et al., 2005).

Los presentes individuos poseen un menor número de espinas en el collar cefálico que *E. megacirrus* y *E. recurvatum* (35 vs 43 y 45 respectivamente). Si bien el número de espinas en el collar cefálico es similar a *E. singularis* (35 vs 33), el resto de las características no son coincidentes (e.g. ventosa oral, acetábulo, testículos y ovario más pequeños, vitelario restringido al último cuarto de cuerpo). Por otra parte, el tamaño de la bolsa del cirro y de los testículos de los presentes especímenes son menores que en *E. megacirrus* (Semenas, Brugni & Ostrowski de Núñez, 1999) y el tamaño del cuerpo es menor que el de *E. recurvatum* (1.9-3.1 mm vs 4-15 mm de largo y 352-416 vs 1-2 mm de ancho).

La determinación a nivel específico de los presentes especímenes no fue posible debido al estado del material. Futuros estudios experimentales o moleculares son necesarios para corroborar su identidad.





Ciclos de vida: Las especies de este género son parásitas gastrointestinales de aves y mamíferos. Gasterópodos pulmonados y prosobranquios actúan como 1°HI, gasterópodos pulmonados y prosobranquios, bivalvos y renacuajos como 2°HI (Jones et al., 2005). En la Patagonia redias y metacercarias de *Echinoparyphium* sp. fueron registradas en el gasterópodo *Biomphalaria peregrina* (Orbigny, 1835) en la Laguna Fantasma, Parque Nacional Nahuel Huapi, provincia de Río Negro (Flores et al., 2010). El turbelario *Temnocephala chilensis* (Moquin-Tandon, 1846) y el bivalvo *Diplodon chilensis* Gray 1828 fueron registrados como el 1°HI y el 2°HI de *E. megacirrus* en lagos y ríos andino-patagónicos (Viozzi et al., 2005). El gasterópodo *Lymnaea viatrix* D'Orbigny 1835 fue registrado como el 1°HI de *Echinoparyphium* sp. en cuerpos de aguas continentales en Cholilla, provincia de Chubut (Prepelitchi & Ostrowski de Núñez, 2007). Ostrowski de Núñez y Quaggiotto (1995) describieron una Echinocercaria en el gasterópodo *Chilina dombeyana* Bruguière, 1789 del Lago Escondido, Parque Nacional Nahuel Huapi. La misma posee 37 espinas cefálicas, lo cual la asemeja a los especímenes hallados en el presente trabajo.

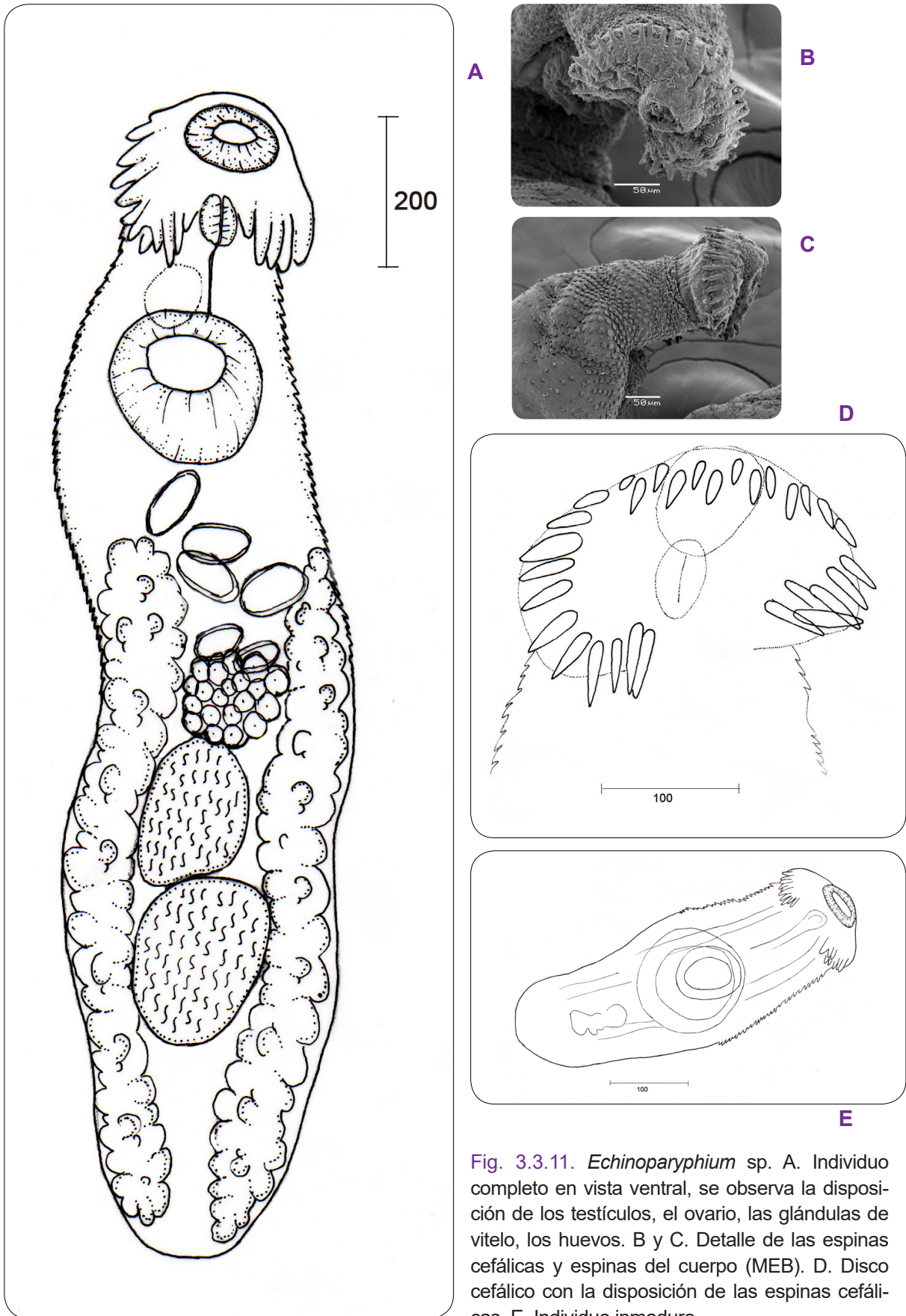


Fig. 3.3.11. *Echinoparyphium* sp. A. Individuo completo en vista ventral, se observa la disposición de los testículos, el ovario, las glándulas de vitelo, los huevos. B y C. Detalle de las espinas cefálicas y espinas del cuerpo (MEB). D. Disco cefálico con la disposición de las espinas cefálicas. E. Individuo inmaduro.

## DICROCOELIIDAE ODHNER, 1910

## DICROCOELIINAE LOOS, 1899

*BRACHYLECITHUM* SHTROM, 1940

Cuerpo delgado, elongado a filiforme. Tegumento con o sin espinas. Ventosas en el tercio anterior del cuerpo generalmente similares. Faringe muscular pequeña. Esófago corto. Intestino con dos ciegos que terminan a una distancia corta del extremo posterior. Testículos en tándem continuos o separados, posteriores al acetábulo. Bolsa del cirro preacetabular. Poro genital en general a la altura de la bifurcación del esófago. Ovario separado por el útero del testículo posterior, raramente contiguo a este. Vitelarios formando dos bandas laterales compuestas por unos pocos folículos largos, comenzando a nivel del ovario o algo posterior a este.

*BRACHYLECITHUM* SP.

(FIG. 3.3.12)

**Descripción**

Basada en 4 individuos. Cuerpo elongado sin espinas tegumentarias. Largo total 1623 (1470-1910), ancho a nivel del acetábulo 410 (290-500). Presencia de collar muscular a la altura de la faringe (no post-faríngeo) y aparente ausencia de lóbulo pre-oral. Ventosa oral subterminal 108 (75-130) de largo por 155 (135-170) de ancho. Acetábulo 200 (150-240) de largo por 208 (190-225) de ancho. No se observó prefaringe. Faringe 43 (40-45) de largo por 53 (50-55) de ancho. Testículos en tándem pero nunca contactan entre sí. Testículo anterior 105 (80-121) de diámetro mayor por 85 (75-95) de diámetro menor. Testículo posterior 115 (110-120) de diámetro mayor por 97 (80-110) de diámetro menor. Poro genital a la altura de la faringe o posterior a ella sobre la bifurcación de los ciegos. El saco del cirro no ha podido ser observado. Cirro no espinoso. Bandas vitelínicas llegan a la altura del testículo posterior. Ovario 55 (50-60). Huevos 34 (32-35) de largo por 18 (15-20) de ancho.

Hospedador: *C. bairdii* y *C. fuscicollis*

Localidades: Península Valdés y Laguna Toro, Chubut

Sitio: Ductos biliares

P e IM: 4,55% y 1 en *C. bairdii*; 2% y 3 en *C. fuscicollis*.

## Comentarios

Las especies de la familia Dicrocoeliidae presentan una gran variabilidad morfológica y fenotípica tanto en sus caracteres internos como externos, por eso su clasificación ha sido modificada reiteradas veces (Hildebrand et al., 2016). Hasta el momento no existen registros previos de este género en Scolopacidae. Sin embargo, en América del Sur se han registrado 4 especies: *Brachylecithum grummti* Odening, 1963, *B. lari* (Travassos, 1917), *B. rarum* (Travassos, 1917), y *B. transversum* (Travassos, 1917) parasitando a diversas aves de Brasil, y *B. rarum* en Passeriformes de Ecuador (Fernandes et. al., 2015).

La baja intensidad hallada en este trabajo no permitió realizar una descripción suficientemente detallada que permita efectuar su asignación específica. En la costa de Península Valdés se hallaron individuos asignados a *Brachylecithum* (*B.*) sp. en *Larus dominicanus* (Diaz, 2006), aunque luego fueron asignados al género *Lyperosomum* (Diaz et al., 2011). Es necesaria la obtención de nuevo material para lograr la correcta identificación de estos ejemplares.

Ciclos de vida: Los miembros de este género son parásitos de ductos biliares y vejiga de aves y mamíferos. Sus ciclos de vida se desarrollan en general en ambientes terrestres, aunque existen registros de ciclos acuáticos. En la mayoría de los casos utilizan dos hospedadores intermediarios, caracoles pulmonados y artrópodos (mayoritariamente insectos). No hay registros aún en Argentina sobre estadios intermedios.

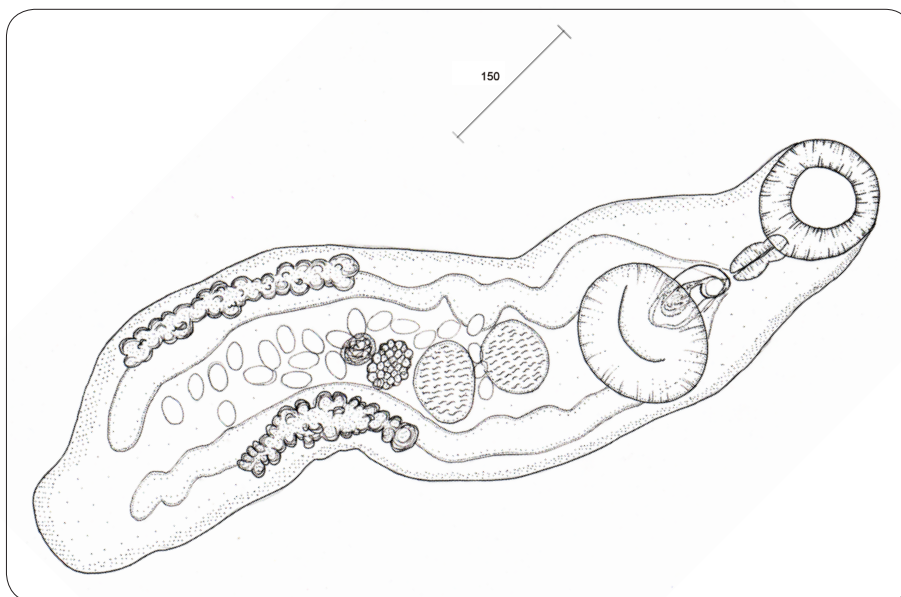


Fig. 3.3.12. *Brachylecithum* sp. Individuo completo en vista ventral, se observa la disposición de los testículos, el cirro, el ovario, las glándulas de vitelo, el receptáculo seminal y los huevos.

**NOTOCOTYLIDAE LÜHE, 1909****NOTOCOTYLINAE KOSSACK, 1911*****NOTOCOTYLUS* DIESING, 1839**

Cuerpo usualmente elongado, adelgazado hacia la parte anterior, con o sin espinas. Glándulas ventrales en tres hileras longitudinales y de número variable. Ventosa oral prácticamente terminal. Esófago generalmente corto. Ciegos terminando cerca del extremo posterior. Testículos extracecales. Vesícula seminal externa tubular. Poro genital medial, inmediatamente sobre la bifurcación del ciego o posterior a esta. Ovario intertesticular, con la glándula de Mehlis ventral a este. Vitelario folicular en en dos bandas laterales pretesticulares. Útero formando espirales transversas entre la glándula de Mehlis y la bolsa del cirro. Metratermo bien diferenciado.

***NOTOCOTYLUS RALLI* BAYLIS 1936****(FIG. 3.3.13)****Descripción**

Basada en 10 individuos. Tegumento liso, sin espinas. Bordes del cuerpo hasta el comienzo del útero festoneados. Largo 3,05-3,39mm, ancho máximo 700-758. Ventosa oral ancha, terminal a subterminal, 311-348 de ancho por 277-258 de largo, esta región anterior presenta dos prolongaciones laterales que continúan con los márgenes laterales del cuerpo. Esófago muy corto, bifurcado inmediatamente debajo de la ventosa oral. Tres hileras de glándulas ventrales, 25 glándulas en cada una de ellas, la fila media con un máximo de 27 glándulas, y hasta 28 glándulas en las hileras laterales. La hilera media, en todos los especímenes comienza con anterioridad a las laterales. Testículos lobulados, alargados en sentido longitudinal del cuerpo, testículo derecho 253-275 de largo por 153-170 de ancho. Testículo izquierdo 180-288 de largo por 123-178 de ancho. Bolsa del cirro alargada, 1028-1104 de largo por 103-111 de ancho, conteniendo a la vesícula seminal interna, seguida de un largo cirro no espinoso, 90-139 de largo por 18 de ancho. Poro genital sobre la bifurcación del ciego. Ovario redondeado, de 128-152 de largo por 168-170 de ancho. Vitelarios laterales, 690-700 de largo, extendiéndose desde la mitad posterior del útero hasta el comienzo de los testículos. Útero largo y sinuoso, presentando entre 24 y 31 divertículos. Poro excretor subterminal, dorsal. Huevos 18-20 de largo por 10-11 de ancho.

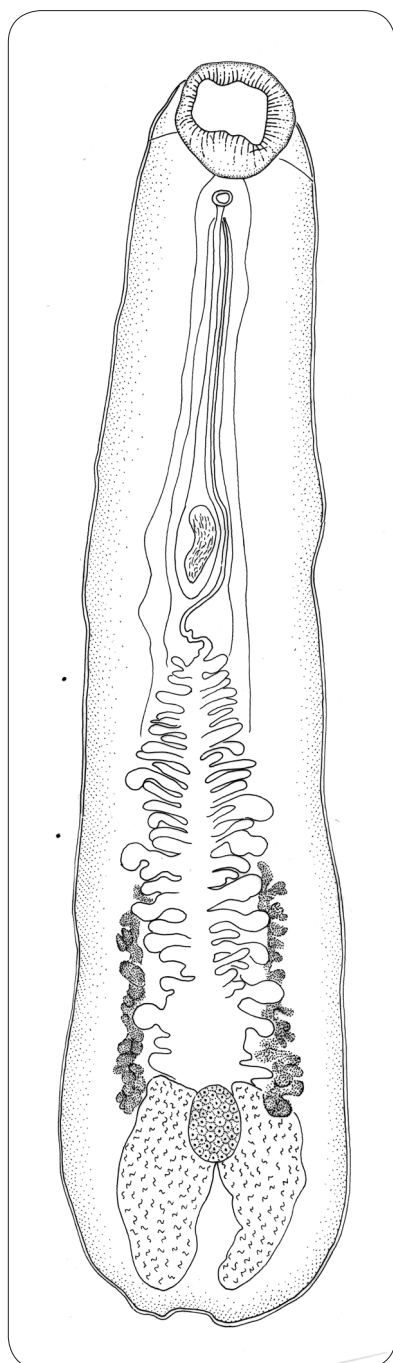


Hospedador: *Calidris fuscicollis*

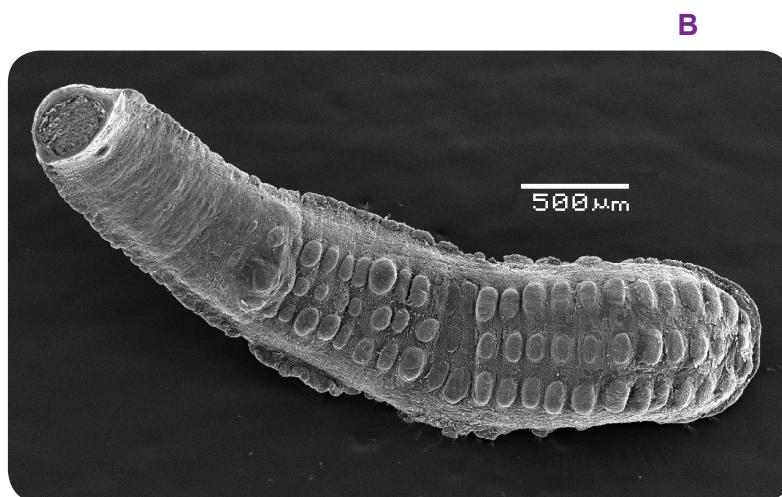
Localidades: Bahía San Sebastián, Tierra del Fuego.

Sitio de infección: ciegos intestinales

P e IM: 10% y 10.8



A



B



C

Fig. 3.3.13. *Notocotylus ralli*. A. Individuo completo en vista ventral, se observan los testículos lobulados, la bolsa del cirro alargada, conteniendo a la vesícula seminal interna, ovario redondeado y el útero. B. Vista general ventral observándose las hileras de glándulas ventrales (MEB). C. Individuo completo en vista ventral (MO).

*NOTOCOTYLUS* SP.  
(FIG. 3.3.14)

### Descripción

Basada en 4 individuos completos. Cuerpo robusto con bordes festoneados y espinas en todo el cuerpo. Largo 3,6mm (3,3-4,1mm), ancho máximo 950 (900-1000). Ventosa oral redondeada, subterminal; 343 (300-430) de ancho por 293 (260-320) largo. Esófago corto, bifurcado debajo de la ventosa oral. Tres hileras de glándulas ventrales, 19 glándulas en la fila media, mientras que en las laterales varía entre 17-19. No se observan más glándulas ventrales por encima del nivel del útero. Testículos lobulados, testículo derecho 353 (240-430) de largo por 203 (150-260) de ancho, testículo izquierdo 350 (250-400) de largo por 207 (150-270) de ancho. Bolsa del cirro alargada, 1237 (1070- 1550) de largo por 237 (200-280) de ancho. Cirro no espinoso 90 (70-110) de largo por 13 (10-15) de ancho. Poro genital casi tocando el borde de la ventosa oral. Ovario redondeado, 233 (150-350) de ancho por 200 (100-250) de largo. Vitelario laterales, 587 (510-650) de largo El útero forma de 20 a 29 divertículos. Huevos 18-22 de largo por 10 de ancho.

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Estancia Ma. Cristina y Sarmiento

Sitio de infección: ciegos intestinales

P e IM: 4.5% y 2.5

### Comentarios

Desde el registro de Stunkard y Dunihue (1931) el conocimiento de las especies del género *Notocotylus* ha crecido sustancialmente. Sin embargo, la determinación de las especies del género es dificultosa debido a que las diferencias puntuales en la morfología son pequeñas y los individuos tienden a ser muy similares. *N. ralli* fue descrita en 1936 en *Rallus aquaticus* Linnaeus, 1758 en Inglaterra (Baylis, 1936), se caracteriza por poseer largas filas de glándulas ventrales; más que en las demás especies conocidas de *Notocotylus*. En diferentes scolopácidos fueron registradas las especies *N. attenuatus* (Rudolphi, 1809) en Texas (Enz & Canaris, 2008) y *Notocotylus* sp. en Alaska (Canaris & Kinsella, 2007). En Argentina se han reportado varias especies del género, entre ellas *Notocotylus gibbus* (Mehlis, 1846) en *Fulica leucoptera* Vieillot, 1817, *N. imbricatus* (Looss 1894) en



*Anas sibilatrix* Poepfig, 1829 (Szidat & Szidat, 1961), y *N. attenuatus* en *Anas versicolor* y *Cygnus melanocoryphus* (Lunaschi et al., 2007). Además, puntualmente en Patagonia se han descrito o registrado *Notocotylus chionis* Baylis 1928 en la paloma antártica *Chionis alba* (Jones y Williams, 1968), *Notocotylus tachyretis* Duthoit en *Tachyeres patachonicus* en los grandes lagos del sur de la Patagonia (Szidat & Szidat, 1961) y más recientemente *Notocotylus biomphalariae* Flores y Brugni, 2005, descrita a partir de adultos obtenidos experimentalmente luego del hallazgo de los estadios intermedios parasitando a *Biomphalaria peregrina* en el Lago Nahuel Huapi y Mascardi (Flores y Brugni, 2005). Los especímenes identificados como *Notocotylus* sp. difieren de las especies mencionadas por la combinación de diferentes caracteres como son la ubicación del poro genital, el número de glándulas ventrales, el comienzo y extensión de las hileras de glándulas, entre otras. La identificación de *N. ralli* fue definida en base a la posición del poro genital (sobre la bifurcación del ciego) y el número de glándulas ventrales (máximo de 27 glándulas en la fila media, y hasta 28 glándulas en las hileras laterales).

Ciclos de vida: Los miembros de esta familia son parásitos principalmente de aves aunque también pueden parasitar mamíferos. Los ciclos de vida de *Notocotylus* incluyen moluscos gasterópodos como “1HI” del cual emergen las cercarias que pueden enquistarse en la vegetación o sobre sustratos duros como el exoesqueleto de caracoles y crustáceos (Flores & Brugni, 2005). Gilardoni (2014) describió metacercarias del género *Notocotylus* (identificado por métodos moleculares) en las lapas *Nacella (P.) magellanica* (Gmelin, 1791) en la localidad patagónica de Puerto Deseado. Por otro lado, Alda (2011) halló una cercaria Notocotylidae en el estuario de Bahía Blanca en *Heleobia australis* (d’Orbigny, 1835), cuya distribución en la Argentina llega hasta San Antonio Oeste. La especificidad hospedatoria de los estadios adultos no es definida ya que las mismas metacercarias pueden madurar en un número diferente de especies hospedadoras (Stunkard, 1959).



A



B



C

Fig. 3.3.14. *Notocotylus* sp. A. Ventosa oral vista ventral (MEB) B. Vista de las glándulas ventrales. C. Individuo completo vista ventral bajo lupa.

## MICROPHALLIDAE TRAVASSOS, 1920

## MARITREMATINAE BELOPOL´SKAIA, 1952

*MARITREMA* NICOLL, 1907

Cuerpo generalmente fusiforme de tamaño pequeño, cubierto de espinas. Extremo posterior redondeado y anterior cónico. Ventosas generalmente son similares y pequeñas, ventosa oral subterminal, esófago corto y ciegos de largo variable. Testículos post-ovaricos, laterales y simétricos. Saco del cirro está ubicado entre los ciegos, generalmente en forma de J, sobre el borde anterior del acetábulo. El cirro es eversible en dedo de guante y puede o no estar armado con espinas, el poro genital generalmente está a la izquierda y lateral al acetábulo. Ovario situado a nivel del acetábulo, medial a dextral. El vitelario rodea los divertículos del útero y testículos en forma circular o en forma de herradura. El útero es postcecal rodeando los testículos o en el lado externo, dependiendo la especie. Vesícula excretora corta posttesticular.

*MARITREMA FORMICAE* DIAZ, GILARDONI & CREMONTE 2011  
(FIG. 3.3.15, TABLA 3.3.2)

**Descripción**

Cuerpo piriforme. Superficie corporal cubierta por espinas multidentadas. Ventosa oral subterminal. Acetábulo en el segundo tercio del cuerpo. Ciegos intestinales alcanzando la mitad del largo del acetábulo. Testículos postováricos, ovales o con bordes ligeramente lobulados. Saco del cirro en forma de J invertida, ubicado entre los ciegos intestinales y el acetábulo. Cirro espinoso, espinas distribuidas irregularmente. Ovario postacetabular, ligeramente lobulado. Poro genital simple a la izquierda del acetábulo. Útero en hindbody, rodeando los testículos. Vitelario con numerosos folículos pequeños formando 2 bandas simétricas, que confluyen posteriormente encerrando el útero y los testículos. Huevos operculados. En la tabla 3.3.2 se brindan las medidas comparativas de *M formicae* a partir de su descripción original y de los individuos hallados en el presente estudio.

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Bahía Bustamante y Laguna del Ornitólogo, Chubut

Sitio: intestino medio y posterior

P e IM: 18.2% y 24.

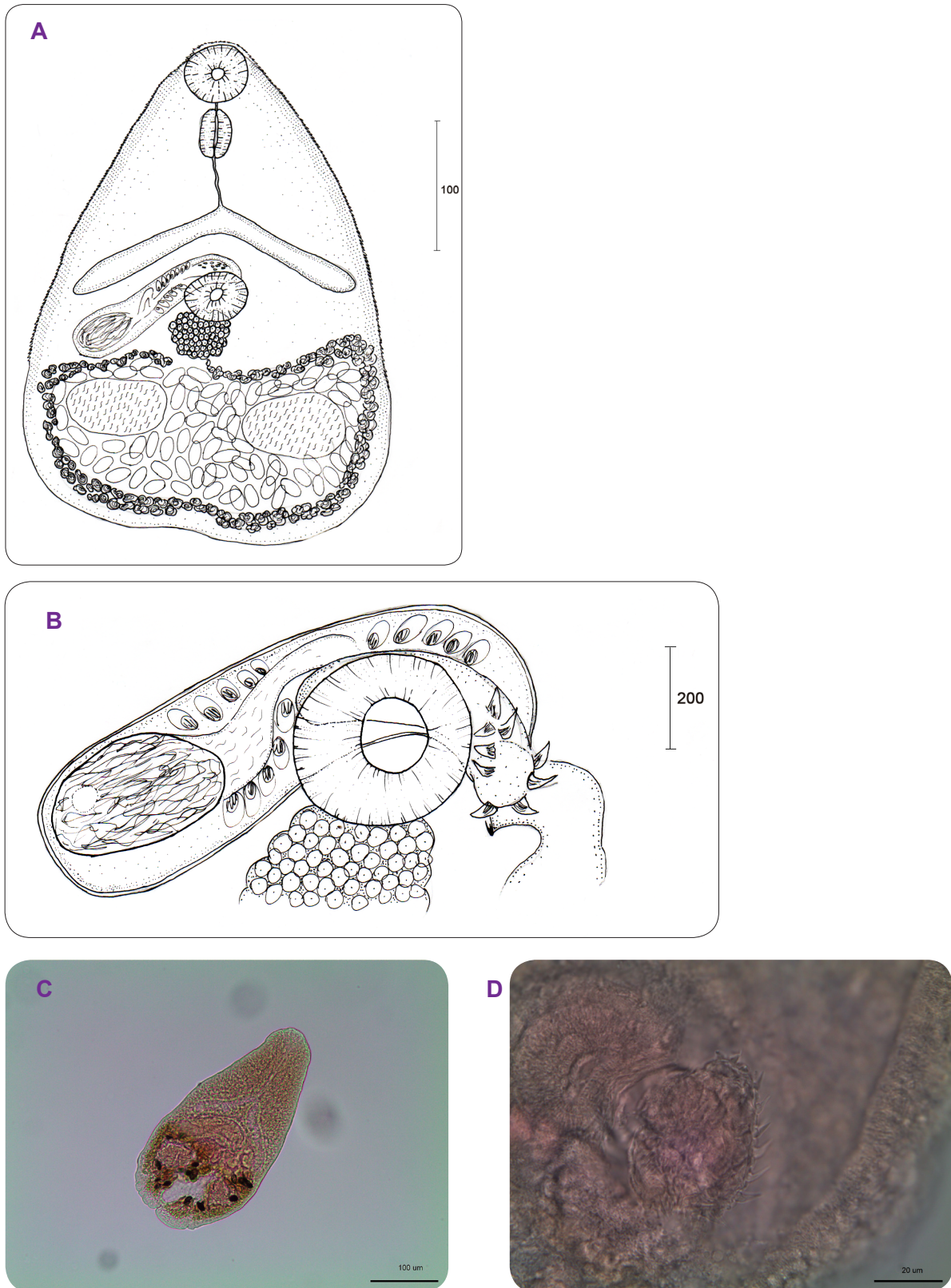


Fig. 3.3.15. *Maritrema formicae*. A. Individuo completo vista ventral, se observan los testículos, la bolsa del cirro, el ovario y el anillo vitelínico. B. Detalle de la bolsa del cirro, donde se detalla la vesícula seminal, las glándulas prostáticas y el cirro espinoso evaginado. C. Individuo completo vista ventral (MO) D. detalle del cirro espinoso evaginado.



*MARITREMA PICH*I SP. NOV.  
(FIG. 3.3.16, TABLA 3.3.2)

### Descripción

Cuerpo pequeño, ovalado, cónico hacia el extremo anterior y redondeado hacia el posterior. Superficie del cuerpo cubierto totalmente por espinas. Ventosa oral subterminal. Acetábulo en el segundo tercio del cuerpo incluido dentro del anillo vitelínico. Los ciegos intestinales llegan al comienzo del anillo vitelínico en los laterales del cuerpo. Testículos simétricos, postováricos, de bordes ligeramente lobulados. Saco del cirro preovárico, levemente arqueado ocupando el lugar entre la bifurcación intestinal y la unión de los conductos vitelínicos. El cirro no presenta espinación. Ovario a la derecha lobulado, ubicado entre el saco del cirro y el anillo vitelínico. Útero ocupando el segundo tercio del cuerpo, rodeando los testículos en su zona más anterior. Huevos visiblemente grandes con relación al tamaño del cuerpo.

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Ea Ma. Cristina y Laguna Leleque, Chubut

Sitio: principalmente intestino medio y parte anterior del posterior.

P e IM: 4.5% y 205.5 respectivamente

### Comentarios

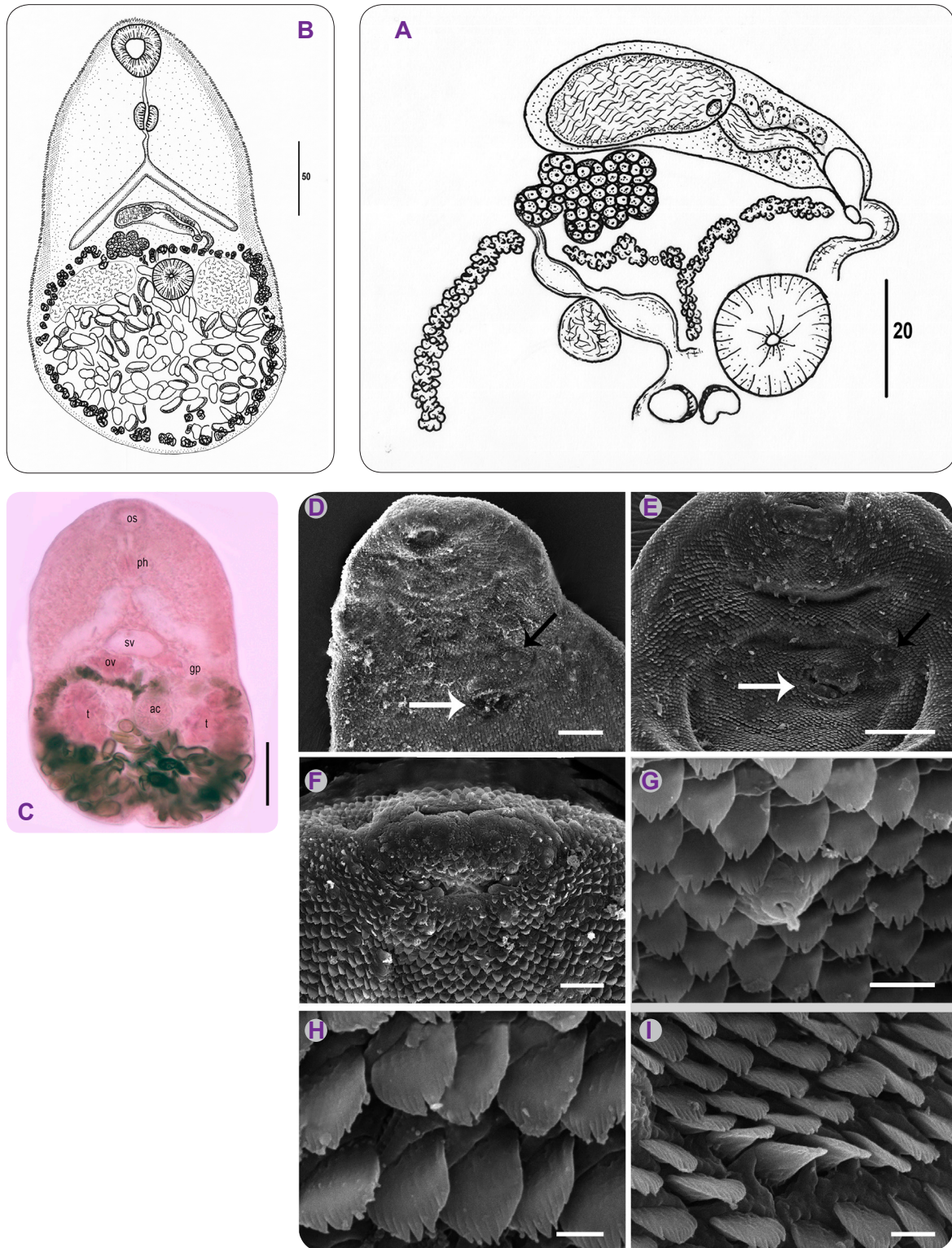
El único reporte de *M. formicae* corresponde a la descripción original realizada por Diaz, Gilardoni & Cremonte (2011) en la gaviota cocinera *Larus dominicanus* en Península Valdés, provincia de Chubut. De acuerdo con la clasificación de la familia propuesta por Deblock (1971; 2008), la nueva especie puede incluirse en el género *Maritrema* Nicoll, 1907, y en el subgénero *M. (Maritrema)* por la presencia de un poro genital simple, superficial y sin espinas. Sin embargo, puede distinguirse fácilmente de todas las especies descritas hasta la fecha por tres características bien conspicuas: la posición del acetábulo que queda incluido dentro del anillo vitelínico, el ovario es anterior al acetábulo, y los testículos son laterales al acetábulo. Esta disposición no se ha observado con anterioridad en ninguna especie de *Maritrema* y son características lo suficientemente fuertes como para apoyar el nombramiento de una nueva especie. Sólo 10 especies de este género han sido registradas hasta el momento en Sudamérica parasitando diferentes especies de aves. *M. bravoae* Caballero e Ibáñez, de Perú; *M. dathei* Odening,



1963 de Brasil; *M. eroliae* Yamaguti, 1939 de Chile; *M. magdalenae* Werding, 1973 de Colombia, y *M. nicolli* Travassos, 1920 de Brasil (Fernandes et al., 2015). En Argentina se notificaron 5 especies: *M. bonaerensis* Etchegoin y Martorelli, 1997 y *M. orensensis* Cremonte y Martorelli, 1998 en la provincia de Buenos Aires; *M. madrynense* Diaz & Cremonte, 2010 y *M. formicae* de la costa patagónica, y *M. patagonica* Rauque, Flores & Brugni, 2013 (experimental) en lagos patagónicos (Fernandes et al., 2015). Todas estas especies tienen el acetábulo anterior al anillo vitelínico y el útero que rodea completamente a cada testículo.

Ciclos de vida: Las especies de este género son parásitos principalmente de aves playeras y marinas. Moluscos gasterópodos actúan como 1HI y crustáceos y gasterópodos como 2HI. A la fecha se conocen algunos HI de otras especies de *Maritrema* presentes en Argentina. *M. madrynense* utiliza como 1HI a los moluscos gasterópodo *Siphonaria lessoni* Blainville, 1824 y como 2HI al cangrejo *Cyrtograpsus altimanus* Rathbun, 1914 (Diaz & Cremonte, 2010). *M. bonaerensis* utiliza como 1HI a *Heleobia australis* y como 2HI a los cangrejos *Neohelice granulata* Dana, 1852 y *Cyrtograpsus angulatus* Dana, 1851 (Etchegoin & Martorelli, 1997), mientras que *M. patagónica* al decápodo *Aegla* spp. (Rauque, Flores & Brugni, 2013).





**Fig. 3.3.16.** *Maritrema pichi* sp. nov. A. individuo adulto completo en vista ventral, se observan los testículos, la bolsa del cirro, el ovario, el anillo vitelínico y la posición del acetábulo. B. Detalle de la bolsa del cirro, donde se detalla la vesícula seminal, las glándulas prostáticas y el cirro invaginado. C. Individuo en vista ventral (MO). D. Parte anterior del cuerpo que muestra el poro genital (flecha negra) y el acetábulo (flecha blanca). E. Detalle del poro genital (flecha negra) y acetábulo (flecha blanca). F. Detalle de la ventosa oral. G. escamas ventrales anteriores, próximas a la ventosa oral. H. Escamas ventrales posteriores. I. Escamas del extremo posterior (MEB).

Especie	Maritrema n. sp.	Maritrema n. sp.	M. formicae	M. formicae	M. madryense	M. novaezealandensis	M. orensensis	M. bonaerensis	M. patagonica
Hospedadores intermedarios					1H: Siphonaria lessoni (Gastropoda: Siphonariidae) 2H: Cyrtograpsus althmanus (Crustacea: Grapsidae)	1H: Zeacumantus subcarinatus 2H: Hemigrapsus crenulatus, Macrophtalmus hirtipes, Hallicarcinus whitei		1H: Heleobia australis (Mollusca: Hydrorhithidae) 2H: Chasmagnathus granulatus y Cyrtograpsus angulatus (Crustacea: Grapsidae)	Aegla spp. (Decapoda: Aegliidae)
Hospedador definitivo	<i>Calidris bairdii</i>	<i>Calidris bairdii</i>	<i>Calidris bairdii</i>	<i>Larus dominicanus</i>	<i>Larus dominicanus</i>	<i>Larus novaezealandiae scopulinus</i>	<i>Larus dominicanus</i>	<i>Larus atlanticus</i> y <i>Larus maculipennis</i>	<i>Gallus gallus domesticus</i> (experimental)
Distribución	Ea Ma Cristina, Chubut	Laguna Leleque, Chubut	Bahía Bustamante y Laguna del Orniblogo, Chubut	Puerto Fracasso, Chubut	Puerto Madryn, Chubut	Orago Harbor, South Island, Nueva Zelandia	Balearno Orense, Buenos Aires	Laguna de Mar Chiquita, Buenos Aires	Río Alumne, Neuquén
Referencias	Presente estudio	Presente estudio	Presente estudio	Díaz, Giardoni & Crenonte, 2012	Díaz & Crenonte, 2010	Martorelli et al., 2004	Crenonte & Martorelli, 1998	Etchegoin & Martorelli, 1997	Rauque, Flores & Brugn, 2013
n	18	9	11	14	10	6	15	10	6
Largo total	183 (140-215)	263 (205-292)	347 (250-440)	269 (230-350)	535 (400-690)	350 (350-470)	380-510	530-740	288 (240-317)
Ancho nivel acetabulo	130 (100-160)	164 (130-190)	198 (160-290)	130 (102-195)	309 (235-390)	130 (130-175)	190-270	270-350	197 (182-211)
Ventosa oral largo	28 (20-35)	32 (27-40)	37 (25-50)	32 (26-43)	53 (40-62)	28 (28-32)	34-53	53-70	30 (25-35)
Ventosa oral ancho	25 (13-50)	29 (20-31)	38 (29-50)	32 (26-40)	48 (35-61)	23 (23-32)	30-50	43-60	35 (32-38)
Acetabulo largo	23 (18-30)	31 (28-40)	40 (29-50)	28 (23-40)	59 (50-75)	30 (28-35)	38-44	43-63	31 (28-35)
Acetabulo ancho	21 (15-29)	28 (20-30)	36 (30-40)	29 (24-40)	51 (43-60)	29 (28-36)	38-44	43-60	33 (28-37)
Pre-faringe largo	10	14 (10-20)	16 (5-40)	13 (6-20)	36 (18-50)	60 (20-60)	11-47	20-43	16 (10-30)
Faringe largo	18 (12-30)	20 (15-22)	31 (15-40)	20 (17-28)	37 (30-40)	22 (22-28)	26-37	23-29	17 (15-20)
Faringe ancho	12 (9-18)	17 (10-20)	21 (10-30)	15 (13-18)	25 (21-30)	18 (18-20)	20-32	23-26	22 (17-25)
Largo esofago	15 (5-30)	21 (10-30)	40 (30-80)	27 (20-35)	48 (25-75)	60 (40-60)	21-42	36-120	17 (10-22)
Testiculo antip. L	43 (35-55)	58 (40-75)	41 (30-55)	29 (25-35)	62 (50-75)	20 (20-40)	27-69	79-120	55 (40-83)
Testiculo antip. A	29 (20-40)	33 (25-42)	50 (35-65)	36 (25-40)	87 (60-120)	39 (39-50)	34-79	60-120	58 (52-60)
Testiculo poral L	43 (30-55)	53 (40-75)	41 (30-55)	29 (23-40)	63 (55-75)	25 (25-45)	27-66	83-120	60 (45-70)
Testiculo poral A	28 (18-40)	31 (20-40)	48 (30-70)	36 (30-45)	84 (60-120)	40 (30-40)	41-95	60-110	63 (58-65)
Saco del cirro L	51 (40-60)	64 (50-75)	110 (90-130)	102 (85-130)	235 (147-300)	175 (150-180)	93-165	160-210	170 (164-173)
Saco del cirro A	13 (10-20)	17 (10-28)	34 (20-50)	23 (18-30)	66 (55-75)		34-77	11-17	36 (31-42)
Cirro L			54 (50-62)	41 (33-55)	126 (100-155)	50 (50-80)	58-74	16-21	64 (64)
Cirro A			22 (15-32)	25 (20-32)	25 (20-25)	20 (20-30)	21-25	11-17	11 (8-15)
Ovario L	27 (20-33)	30 (22-35)	32 (20-50)	28 (23-35)	55 (40-65)		34-79	53-80	37 (25-50)
Ovario A	16 (11-22)	18 (15-22)	36 (18-55)	42 (30-52)	93 (75-110)		34-72	73-85	58 (45-67)
Huevos L	16 (12-19)	16 (15-20)	18 (15-20)	16 (14-18)	20 (18-23)		12-16	17-20	18 (17-18)
Huevos A	9 (5-10)	10 (9-10)	9 (8-11)	8,5 (8-9)	11 (10-12)		7-11	9-12	10 (10-11)

Tabla 3.3.2 *Maritrema pichi* sp. nov. en diferentes hospedadores y localidades.

### *ODHNERIA* TRAVASSOS, 1921

Cuerpo cubierto por espinas. Ventosa oral subterminal seguida por una larga prefaringe. Ciegos cortos preacetabulares. Acetábulo ecuatorial de tamaño similar a la ventosa oral. Testículos elongados postacetabulares. Bolsa del cirro curvada a lo largo del extremo anterior del acetábulo. Ovario ubicado con anterioridad al testículo derecho. Folículos vitelínicos extendiéndose en los márgenes laterales a mitad del cuerpo. Metratermo bien desarrollado.

### *ODHNERIA ODHNERI* TRAVASSOS, 1921 (FIG. 3.3.17, TABLA 3.3.3)

#### **Descripción**

Cuerpo pequeño y elongado. Faringe en forma de barril. Esófago largo. Vesícula seminal elíptica. Ovario entre el vitelario derecho y el acetábulo. Poro genital izquierdo. Folículos vitelínicos grandes extendiéndose desde la zona acetabular hasta los testículos. Útero ubicado entre la zona inter y postesticular. Bordes laterales del cuerpo en general curvados hacia la región ventral formando pliegues. Huevos pequeños.

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Bahía Bustamante y Laguna del Ornitólogo, Chubut y San Antonio Oeste, Río Negro

Sitio de infección: ciegos intestinales

P e IM: 6,8% y 30,3

#### **Comentarios**

Adultos de esta especie fueron registrados en diversas aves costeras en Argentina, como son el biguá *Phalacrocorax olivaceus* (Humboldt, 1905) y la gaviota *L. dominicanus* en la costa patagónica y la gaviota cangrejera *L. atlanticus* Olrog, 1958 en el estuario de Bahía Blanca, (Cremonte & Etchegoin, 2002; Diaz, 2006; La Sala et al., 2009). Si bien la morfología de los especímenes hallados coincide con las descripciones previas para Argentina (ver Tabla 3.3.3), la especie posee una gran variación morfométrica a lo largo de su distribución. Se ha sugerido que *O.*



*odhneri* presenta estacionalidad en cuanto a su infectividad y que estos trematodes viven en sus hospedadores definitivos aproximadamente un año, (Sinclair, 1971). Teniendo en cuenta la longevidad de estos trematodes, *C. bairdii* estaría actuando como un agente dispersor, albergando adultos grávidos capaces de eliminar huevos al ambiente durante su migración hacia el norte y en los sitios de nidificación durante el verano boreal.

Ciclos de vida: El ciclo completo de *O. odhneri* fue descrito por Stunkard (1979) en Massachusetts, USA, en el cual esporocistos y cercarias fueron registrados en *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) y metacercarias en los camarones *Palaemonetes vulgaris* (Say, 1818). Diversas especies de aves, en su mayoría migratorias, actúan como hospedadores definitivos (Sinclair, 1971; Stunkard, 1979). En la Patagonia moluscos gasterópodos, crustáceos y diversas especies de aves que se alimentan en el intermareal estarían manteniendo el ciclo de vida de esta especie de trematode (Capasso et al., 2017). Metacercarias de *Odhneria* sp. fueron halladas en los cangrejos *N. granulata* y *C. angulatus*, en los cirripedios *Balanus amphitrite* Darwin 1854 y *Balanus glandula* Darwin 1854 y en el camarón sergéstido *Peisos petrunkevitchi* Burkenroad 1945 (Alda, 2011). Teniendo en cuenta que la distribución de *B. glandula* y *C. angulatus* alcanza la costa sur de la provincia de Chubut, es probable que dichas especies alberguen la metacercaria de esta especie en el área de estudio. Es necesario realizar una búsqueda exhaustiva en estos y otros crustáceos de la costa patagónica para dilucidar el ciclo de vida de *O. odhneri* en Patagonia.

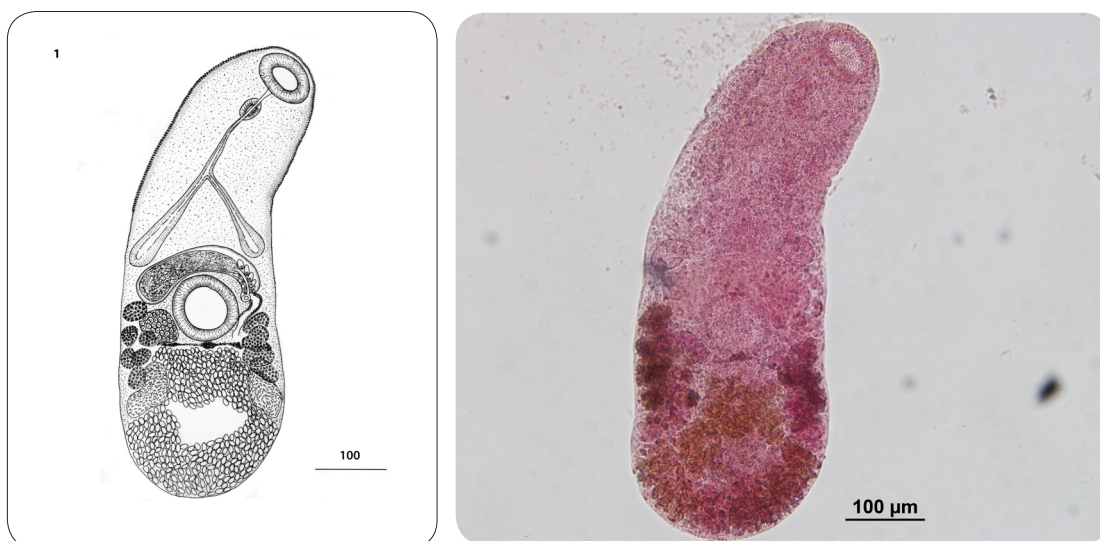


Fig. 3.3.17. *Odhneria odhneri*. Individuo completo vista ventral. Ilustración y fotografía al MO. Se observa la vesícula seminal, los testículos, el ovario entre el vitelario y el acetábulo, los folículos vitelínicos, el útero y los huevos.

Especie	Odhneria odhneri Travassos, 1921					
Especie	<i>Nyctanassa violacea</i> Linnaeus, 1758	<i>Phalacrocorax olivaceus</i> Humboldt, 1805	<i>Larus dominicanus</i> Lichtenstein, 1823	<i>Larus dominicanus</i> Lichtenstein, 1823	<i>Larus atlanticus</i> Olog, 1958	<i>Calidris bairdii</i> Coues, 1861
Distribución	Brasil	Playa Fracasso, Golfo San José, Patagonia argentina	Playa Fracasso, Golfo San José, Patagonia argentina	Playa Fracasso, Golfo San José, Patagonia argentina	Isla del Puerto, Estuario de Bahía Blanca, Argentina	Bahía Bustamante, Patagonia argentina
Referencias	Travassos, 1921	Cremonete & Etchegoin, 2002	Cremonete & Etchegoin, 2002	Diaz, 2006	La Sala et al., 2009	Presente estudio
n	780–950	10	2	20	330–620	10
Largo total		653 (560-800)	628, 719	646 (550-700)		730 (490-910)
Ancho nivel acetabulo	70–80	217 (184-270)	223, 269	266 (240-290)	50x50–60	183 (140-250)
Ventosa oral largo		71 (52-84)	70, 87	66 (60-75)		59 (39-80)
Ventosa oral ancho	90–10	77 (65-88)	68, 77	77 (60-85)	40–90	61 (42-80)
Acetabulo largo		67 (52-84)	100, 108	77 (52-90)		71 (50-88)
Acetabulo ancho		81 (70-90)	58, 62	97 (87-102)		70 (55-105)
Prefaringe largo		41 (34-45)	50	5 (0-20)		43 (15-80)
Faringe largo		54 (50-61)	48, 65	53 (50-60)		41 (31-55)
Faringe ancho	140–160	30 (25-34)	21, 23	33 (26-40)	200–900	27 (15-40)
Largo esofago		113 (100-140)	110, 138	108 (80-130)		164 (103-290)
Testiculo antip. L		79 (60-90)	89, 90	59 (58-65)		78 (40-135)
Testiculo antip. A		45 (32-52)	40, 45	91 (87-95)		40 (27-50)
Testiculo poral L		81 (70-89)	60, 78	60 (58-67)		77 (40-120)
Testiculo poral A		47 (45-50)	40, 48	83 (75-90)		40 (30-60)
Saco del cirro L		152 (120-190)	150, 180	193 (165-210)		157 (108-200)
Saco del cirro A		38 (30-45)	39, 49	41 (32-51)		36 (20-70)
Ovario L		52 (41-61)	56, 58	80 (75-90)		51 (35-95)
Ovario A		56 (39-70)	68, 74	41 (35-50)		37 (27-70)
huevos L		20 (17-22)	19, 21	20 (18-22)		15 (12-20)
huevos A		10 (9-11)	10, 12	11 (10-12)		9 (7-10)
Foliculos (lado poral)		10 (8-11)	9, 10			7 (5-8)
Foliculos (lado aporal)		7 (7-9)	8, 9			7 (6-10)

Tabla 3.3.3. Medidas comparativas de *Odhneria odhneri* a partir de su descripción original y de diferentes hospedadores y localidades de Argentina.

### *LEVINSENIELLA* STILES ET HASSAL, 1901

El género *Levinseniella* se distingue de los otros géneros de microfálidos por la ausencia de un saco del cirro, y la presencia de un atrio genital complejo conteniendo una papila genital pequeña. También suelen presentar unos bolsillos femeninos de pared delgada ubicados entre la ventosa oral y el atrio genital (Ching, 1963)

### *LEVINSENIELLA CRUZI* TRAVASSOS, 1920 (FIG 3.3.18, TABLA 3.3.4)

#### **Descripción**

Cuerpo pequeño, elongado, espinoso. Ventosa oral subterminal, bien desarrollada. Prefaringe larga, faringe ovalada. Los ciegos se bifurcan en la región pre-ecuatorial terminando a nivel de los testículos. Acetábulo pequeño. Testículos simétricos, postacetabulares. Cirro en forma de papila, proyectándose dentro del atrio genital, el cual está provisto de estructuras en forma de dedos de mano llamadas “Jagerskiöld’s bodies” comunicando con la bolsa femenina antes de abrir en el borde izquierdo del acetábulo. Ovario submedial, ubicado frente al testículo derecho. Útero ocupando la mayoría del hindbody, huevos pequeños. Los folículos vitelínicos se ubican en masa detrás de los testículos.

Medidas: Las medidas morfométricas pueden observarse en la tabla 3.3.4. Como peculiaridad en la mayoría de los individuos estudiados se observó la disposición del esófago de manera tortuosa en toda su extensión. Saco del cirro 113 (80-150) de largo por 29 (20-40) de ancho. El número de bolsas femeninas observadas varió entre 5 y 8.

Hospedador: *Calidris bairdii*

Localidades: Laguna del Ornitólogo y Bahía Bustamante, Chubut

Sitio: ciegos intestinales

P e IM: 2.3 y 17.

#### **Comentarios**

Esta especie presenta baja especificidad hospedatoria ya que se la ha registrado en una especie de mamífero (*Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920: Criceti-



dae) y cuatro familias de aves: Anatidae, Podicipedidae, Recurvirostridae y Charadriidae (Martorelli e Ivanov, 1996).

En aves de América del sur se han registrado tres especies de este género: *L. (L.) venezuelensis* Fischthal & Nasir, 1974 en *C. pusilla* en Venezuela; *L. (Monarrhenos) anenteron* (Szidat, 1964) en *Chroicocephalus maculipennis* (Lichtenstein, 1823) y *L. dominicanus* en Argentina, y *L. (M.) cruzi* Travassos, 1920 en *Himantopus melanurus* (Vieillot, 1817); *L. atlanticus*; *Rollandia rolland chilensis* (Quoy & Gaimard, 1824); *Vanellus chilensis lampronotus* (Wagler, 1827) en Argentina, y en *Anas bahamensis* Linnaeus, 1758 y *N. violacea* y Brasil (Fernandes et al., 2015).

Ciclos de vida: si bien ocho especies de *Levinseniella* son reconocidas como válidas, ningún ciclo de vida es conocido por completo (excepto por el de *L. cruzi*). Young (1938) describe experimentos realizados con una especie tentativamente identificada como *L. cruzi*, en donde la cercaria se desarrolla en el molusco *Olivella biplicata* Sowerby, 1825, la metacercaria en *Emerita analoga* Stimpson, 1857 y los adultos en las aves playeras *Limosa fedoa* (Linnaeus, 1758) y *Tringa semipalmata* (Rankin, 1939). En el caso de *L. cruzi* halladas en aves playeras es posible que las infestaciones abundantes de otras especies, limite el número de *L. cruzi*.

En Argentina existen suficientes datos sobre el ciclo de vida de *L. cruzi*. En cuanto al 1ºHI se ha registrado en *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca, *H. conexa* en la laguna de Mar Chiquita y *H. parchappei* en las lagunas de los Talas y Chascomús, provincia de Buenos Aires (Alda, 2011). Como 2ºHI Martorelli y Shuldt (1990) hallaron metacercarias de *L. cruzi* en *Palaemonetes argentinus* Nobili, 1901 (Crustacea: Decapoda), de amplia distribución en el país. Esta especie también se ha registrado en las gónadas de los decapodos *N. granulata* y *C. granulatus* en el estuario de Bahía Blanca (Alda et al., 2011).



Fig 3.3.18. *Levinseniella cruzi*. Individuo completo vista ventral. Ilustración y fotografía al MO. Se observan los testículos, el atrio genital, los “Jagerskiöld’s bodies”, el ovario, el útero, los folículos vitelínicos y los huevos pequeños.

Especie	<i>Levinseniella (M.) cruzi</i>	<i>Levinseniella (M.) cruzi</i>	<i>Levinseniella brachysoma</i>	<i>Levinseniella sp.</i>
Hospedador definitivo	<i>Anas bahamensis</i> Linné	<i>Rollandia rolland chilensis</i> Lesson // <i>Himantopus melanurus</i> Vieillot	(Creplin, 1878) <i>Charadrius hiaticula</i> ; <i>Vanellus vanellus</i> ; <i>Totanus calidris</i> ; <i>Calidris alpina</i> ; <i>Arenaria interpres</i>	<i>Calidris bairdii</i>
Distribución	Rio de Janeiro, Brasil	Buenos Aires, Argentina	Alemania	Laguna del Ornitólogo, Chubut
Referencias	Travassos, 1920	Martorelli, 1988		Presente estudio
n	?			7
Largo total	610-710	760 (500-1130)	560-800	439 (295-510)
Ancho nivel acetabulo	220-310	210-460	240-320	256 (180-380)
Ventosa oral largo	90-110	60-100	70-80	64 (40- 85)
Ventosa oral ancho	90-110	60-100	60-70	60 (40-78)
Acetabulo largo	60-70	50-80	60	54 (35-70)
Acetabulo ancho	60-70	50-80	50	47 (35-60)
Prefaringe largo	14-56	30-140		30 (20-40)
Faringe largo	30-50	30-50	60	35 (20-50)
Faringe ancho	20-30	30-40	30	25 (20-32)
Largo esofago	60-120	80-260		71 (30-110)
Testiculo antip. L	100	110-120		93 (55-130)
Testiculo antip. A		610-690		59 (40-90)
Testiculo poral L	100	100-150		92 (65-140)
Testiculo poral A		480-800		59 (40-90)
Complejo v/p* L		70-110		113 (80-150)
Complejo v/p* A				29 (20-40)
Ovario L	60	90 (70-100)		64 (40-90)
Ovario A	90	60 (40-80)		42 (30-60)
huevos L	21-35	18-24	21-23	20 (19-21)
huevos A	12-14	9-12	12-13	10 (8-13)

Tabla 3.3.4. *Levinseniella cruzi* en diferentes hospedadores y localidades. Referencias: \*=complejo vesícula seminal/pars prostática.

## PHILOPHTHALMIDAE

### *PARORCHIS* NICOLL, 1907

Cuerpo oval, elíptico o elongado, espinoso. Ventosa oral subterminal bien desarrollada, más pequeña que el acetábulo. Collar cefálico rodeando la ventosa oral. Prefaringe corta. Faringe pequeña. Esófago largo. Intestino bifurcado anteriormente al acetábulo. Testículos ovales. Poro genital anterior al acetábulo. Ovario oval, del mismo tamaño que los testículos. Receptáculo seminal presente. Los divertículos del útero llegan al margen posterior del acetábulo, se extienden lateralmente a los ciegos y posteriormente a los testículos. Vitelario lateral a los ciegos, pretesticular, posterior al acetábulo.

### *PARORCHIS* SP. NOV.

(FIG. 3.3.19)

#### **Descripción**

Cuerpo grande estrecho pre-ecuatorialmente y redondeado posteriormente cóncavo ventral y convexo dorsal. Tegumento cubierto ventralmente por espinas en forma de escamas. Ventosa oral subterminal. Collar cefálico con expansiones laterales a modo de hombro portando en total 64-68 espinas. Acetábulo grande, ubicado desde el tercio anterior hasta el tercio medio del cuerpo. Ambas ventosas globulares y fuertemente musculares. Prefaringe ausente. Faringe ovalada. Esófago con paredes formando pequeñas dilataciones, se bifurca inmediatamente anterior al acetábulo. Ciegos largos, generalmente ondulados con paredes dilatadas, llegando casi al final del cuerpo. Testículos opuestos, ubicados cerca del extremo posterior del cuerpo, lobulados. Los testículos no son contiguos. Vesícula seminal dorsal al acetábulo, conectado a un conducto eyaculador largo que se extiende dorsalmente al acetábulo, en su último tercio rodeado de células prostáticas, que termina en un cirro armado. Cirro y pars prostática, encerrados en un saco del cirro, poro genital en la línea media ventral, justo en el borde anterior del acetábulo. Ovario en la línea media a corta distancia del borde anterior de los testículos. Ootipo situado entre el ovario y los testículos. Receptáculo seminal ausente. Vitelario formado por pequeños folículos dispuestos en campos extracecales laterales, que se extienden desde el extremo del acetábulo hasta el borde anterior de los testículos, donde se unen los viteloductos en la línea media. Útero ocupando casi todo el hindbody, metratermo largo y sinuoso que corre dorsalmente al acetábulo a la

derecha del conducto masculino, terminando en el poro genital común. Huevos en la parte posterior del útero.

Hospedador: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Bahía Bustamante, Bahía San Sebastián, Ea. Maria Cristina, Ea. Quichaura, Sarmiento.

Sitio: cloaca

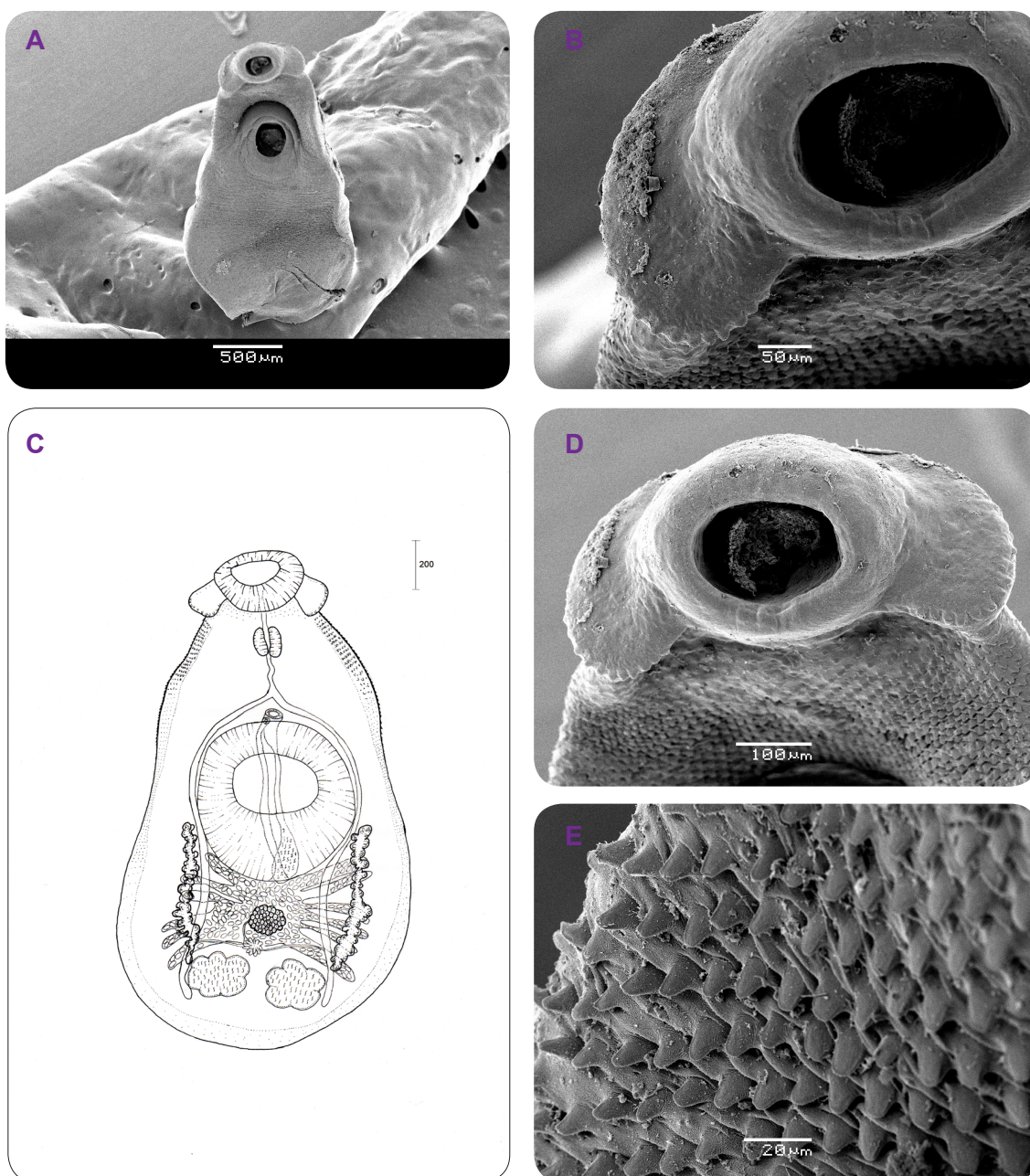
P e IM: 11,36% y 1,2 en *C. bairdii*, 4% y 2 en *C. fuscicollis*

### **Comentarios:**

Las especies del género parasitan principalmente gaviotas y aves playeras. Las especies registradas para el género *Calidris* son *P. gedoelsti* (Skrjabin, 1924) en *C. alpina* y en *C. alba* Pallas, 1764 en Rusia, y *P. chauhani* Fischthal & Kuntz, 1975 en *C. ruficollis* en el norte de Borneo (Dronen & Blend, 2008). En el sur de América del Sur se han registrado las siguientes especies: *P. proctobium* (Travassos, 1918) en diferentes aves ciconiformes en Brasil y *P. pittacium* (Braun, 1901) en *A. interpres morinella* de Brasil. Diaz y col (2011) registraron una especie de *Parorchis* sp. parasitando a la gaviota cocinera *L. dominicanus* en la patagonia Argentina (Travassos et al., 1969, Diaz et al., 2011, Fernandes et al., 2015). Análisis morfológicos detallados y estudios moleculares corroboraron que se trata de la misma especie hallada en el presente trabajo (Diaz et al., datos no publicados).

Ciclos de vida: con respecto al ciclo de vida de *Parorchis* sp. nov., se ha encontrado que en las costas rocosas de la costa patagónica las cercarias emergen del gasterópodo murícido *Trophon geversianus* (Pallas, 1774) y rápidamente se enquistan en el sustrato que podría resultar en alimento para las aves (Gilardoni et al., 2011). Cuando las aves se alimentan ingieren las metacercarias que se desarrollan en un adulto en su cloaca. La madurez de la metacercaria a adulto en especies del género *Parorchis* toma al menos 20 días (Cable & Martin, 1935; Cooley 1962) y el bajo grado de madurez de los helmintos recuperados en el presente estudio, sugiere que las infecciones ocurrieron en sus áreas no reproductivas. Los sitios en donde se encontraron especímenes están muy distantes uno del otro, y cubren gran parte de la costa patagónica y algunos humedales del interior.





**Fig. 3.3.19.** *Parorchis* sp. nov. a. A. Individuo completo en vista ventral (MEB). B. Detalle de la ventosa oral y el collar cefálico. C. Individuo completo vista ventral, se observan los testículos, la vesícula seminal, la bolsa del cirro, el ovario, el vitelario, el útero y el metratermo. D. Ventosa oral y collar cefálico. E. Espinas en forma de escamas cubriendo el tegumento.

## PLAGIORCHIIDAE LÜHE, 1901

*PLAGIORCHIS* LÜHE, 1899

Cuerpo oval a fusiforme, tegumento cubierto de espinas. Ventosa oral subterminal. Prefaringe y faringe presente. Esofago presente o ausente. Los ciegos terminan en la porción terminal del cuerpo. Testículos oblicuos generalmente en la tercera parte del cuerpo, raramente posterior a ella. Saco del cirro generalmente se extiende por detrás del acetábulo, contiene una vesícula seminal bipartita, una pars prostática y un cirro liso. Poro genital inmediatamente anterior al acetábulo. Ovario posterior o postlateral al acetábulo o cerca de la base del saco del cirro. Receptáculo seminal ausente. El vitelario forma dos campos laterales desde la bifurcación de los ciegos hasta el hindbody, generalmente extendiéndose hasta el extremo posterior y generalmente confluyentes. El utero pasa entre el ovario y el testículo anterior o bien entre los testículos llegando casi al extremo posterior. Huevos numerosos.

*PLAGIORCHIS* SP.

(FIG. 3.3.20, TABLA 3.3.5)

Cuerpo oval, cubierto de espinas. Ventosa oral subterminal más grande que el acetábulo. No se observó esofago. Bifurcación intestinal en forebody. Los ciegos terminan en la porción terminal del cuerpo. Testículos oblicuos ubicado en hindbody. Saco del cirro extendiéndose por detrás del acetábulo, contiene una vesícula seminal bipartita, una pars prostática y un cirro liso. Poro genital inmediatamente anterior al acetábulo. Ovario posterior al acetábulo o cerca de la base del saco del cirro. Bandas vitelínicas extendiéndose desde la bifurcación de los ciegos hasta la región terminal del cuerpo. El útero pasa entre el ovario y el testículo anterior o bien entre los testículos llegando casi al extremo posterior. Huevos numerosos.

Hospedador: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Laguna del Ornólogo, Ea. Ma. Cristina, Sarmiento y Laguna Toro, Península Valdés, Ea. Quichaura.

Sitio: Intestino

P e IM: 20,45% y 10,11 en *C. bairdii*; 8% y 3,5 en *C. fuscicollis*



## Comentarios

Hasta el momento no se han registrado especies de este género en Sudamérica. Existen reportes de algunas especies de *Plagiorchis* en diferentes especies de aves playeras de América del Norte. *P. elegans* fue registrada en *T. semipalmata inornata* en Texas y en *L. fedoa* en California (Bush, 1990; Canaris et al., 2012); *P. acanthus* se observó junto a *P. morosovi* en *A. interpres*, *A. melanocephala* y *C. alpina* en Alaska (Canaris y Kinsella, 2007). Canaris et. al. (2012) hallaron que las aves en Texas, que migraban hacia el norte después del período no reproductivo, no presentaban *Plagiorchis*, mientras que las aves en Alaska, que se preparaban para la migración postreproductiva, tenían altas infecciones. Eso también fue observado para *P. lobatus* en Alaska, quienes estaban infestados por *P. morosovi* (Canaris y Kinsella, 2000).

Estos antecedentes sugerirían que las aves se encontrarían parasitadas antes de comenzar su migración hacia el sur. Pero el hallazgo de individuos tanto maduros como inmaduros en la Patagonia, y el hecho que las aves analizadas fueron colectadas en enero y habrían llegado al sur de Sudamérica en octubre-noviembre supone una transmisión local. Será necesario estudiar más en detalle estos individuos para poder alcanzar una identificación más precisa y dilucidar su hallazgo nunca reportado en Sudamérica.

Ciclos de vida: Los moluscos gasteropodos intervienen como 1°HI e insectos como 2°HI. El ciclo de vida de *P. elegans* fue descrito en detalle basándose en observaciones de infecciones tanto naturales como experimentales. *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) actuó como 1°HI y las metacercarias enquistaron en diversas especies de Odonata y Ephemeroptera en condiciones naturales en Europa. Además, diversas especies de Culicidae, Ephemeroptera, Trichoptera, Zygoptera, Nematocera (*Chaoborus*, del tipo *Culex*, Chironomidae), Dytiscidae, y en menor medida crustáceos malacostracos acuáticos (*Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) actuaron como 2°HI en condiciones experimentales (Styczynska-Jurewicz, 1962; Bock, 1984).

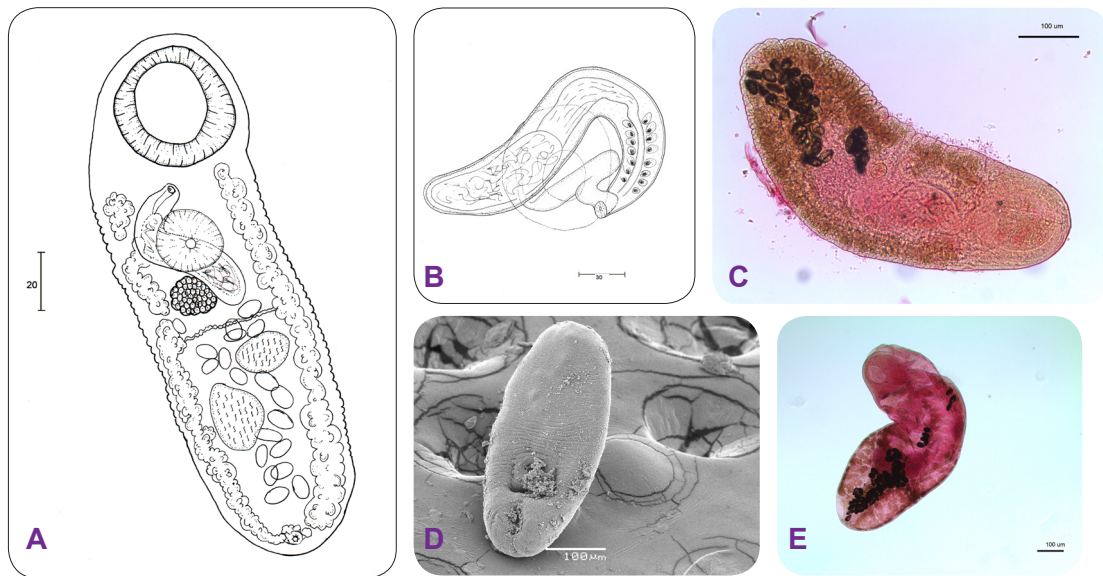


Fig. 3.3.20. *Plagiorchis* sp. A. Individuo completo vista ventral, se observan los testículos, la bolsa del cirro, el ovario, el vitelario y los huevos. B Detalle de la bolsa del cirro, donde se detalla la vesícula seminal y las glándulas prostáticas. C. Individuo completo vista ventral (MO) D. Individuo completo vista ventral (MEB) E. Individuo completo vista ventral (MO).

Hospedador definitivo	<i>Calidris fuscicollis</i>		<i>Calidris bairdii</i>	
Distribución	<i>Ea María Cristina</i>	<i>Sarmiento</i>	<i>Laguna del Toro</i>	<i>Laguna del Ormitólogo</i>
Referencias				
n	6	3	9	31
Largo total	482 (335-630)	493 (425-605)	579 (380-820)	563 (410-850)
Ancho nivel acetabulo	154 (120-220)	167 (155-180)	214 (140-290)	216 (170-400)
Ventosa oral >	120 (100-140)	118 (115-120)	142 (120-180)	121 (75-150)
Ventosa oral <	103 (80-120)	105 (100-110)	123 (110-150)	110 (70-135)
Acetabulo >	82 (70-100)	71 (62-80)	80 (70-90)	80 (45-100)
Acetabulo <	70 (55-90)	70 (60-80)	69 (50-90)	70 (45-85)
Prefaringe largo				
Faringe largo	50 (42-55)	64 (46-82)	61 (55-70)	65 (50-120)
Faringe ancho	49 (40-62)	56 (42-70)	56 (50-70)	55 (40-110)
Largo esofago				
Testiculo 1 >	56 (48-70)	77 (60-105)	92 (70-140)	71 (46-160)
Testiculo 1 <	46 (38-70)	62 (45-90)	65 (45-110)	56 (32-110)
Testiculo 2 >	58 (50-62)	83 (60-100)	92 (62-140)	71 (40-150)
Testiculo 2 <	44 (40-50)	63 (50-80)	69 (50-110)	57 (30-100)
Saco del cirro L	140 (100-190)	130	192 (118-240)	182 (125-240)
Saco del cirro A	36 (28-50)	30	43 (25-68)	35 (20-50)
Cirro L	69 (60-78)	57 (40-68)	51 (35-60)	66 (40-90)
Cirro A	11 (10-12)	12 (9-15)	11 (9-14)	12 (9-18)
Ovario >	57 (70-70)	58 (48-65)	59 (40-85)	58 (40-120)
Ovario <	44 (32-60)	45 (40-55)	46 (30-80)	43 (25-80)
huevos L	29 (28-30)	33 (28-38)	32 (30-36)	30 (25-35)
huevos A	16 (14-18)	16 (13-20)	18 (15-20)	18 (13-20)
huevos L	28 (22-30)	30 (28-32)	29 (25-32)	28 (22-36)
huevos A	17 (16-19)	18 (16-20)	19 (12-21)	17 (12-20)
huevos L	28 (25-30)	30 (25-35)	31 (28-35)	29 (25-32)
huevos A	16 (15-20)	17 (14-20)	19 (15-20)	18 (15-22)
nro de huevos	20 (9-39)	41 (10-90)	49 (12-97)	43 (16-71)

Tabla 3.3.5. Medidas morfométricas de *Plagiorchis* sp. en cada especie hospedadora y en cada sitio de colecta.

## NEMATODA

### SPIRURIDA

#### ACUARIIDAE RAILLIET, HENRY & SISOFF, 1912

#### *ECHINURIA* SOLOVIEV, 1912

Este género está caracterizado por la presencia de cordones cefálicos anastomosados no recurrentes y dos pares de hileras longitudinales de espinas que se extienden desde el extremo anterior hacia el extremo posterior del cuerpo.

#### *ECHINURIA SKRJABINIENSIS* EFIMOV EN SKRJABIN, SOBOLEV, & IVASHKIN, 1965 (FIGS. 3.3.21)

#### Descripción

Cutícula con finas estriaciones transversales. Pseudolabios bien desarrollados. Ánfidos en las bases de los pseudolabios. Ensanchamiento cuticular ventral unilateral bien desarrollado en el extremo cefálico tanto en machos como en hembras. Dos pares de papilas cefálicas a corta distancia, posteriores a los pseudolabios y laterales a los cordones. Los cordones se originan a los lados ventral y dorsal de la abertura oral y se extienden posteriormente, haciéndose ventro-laterales y anastomosándose a la altura del esófago muscular. Cada cordón exhibe marcas transversales festoneadas. Las hileras longitudinales de espinas, que disminuyen en tamaño hacia el extremo posterior, alcanzan la mitad del cuerpo en el macho y la zona de la vulva en la hembra. La hilera dorso lateral comienza más anteriormente que la ventro-lateral. Deirido simple e inconspicuo, localizado entre los cordones y las hileras de espinas a corta distancia del comienzo de estas últimas. Cápsula bucal finamente estriada. Esofago dividido en una porción muscular corta y una glandular más larga. Postdeiridos inconspicuos al final de las hileras de espinas.

Macho (n=3): Largo total 3,18 (3,04-3,30) mm. Ancho a mitad del cuerpo 148 (125-170). Largo de los cordones 250 (230-290), Largo de la cápsula bucal 95 (75-115); largo del esófago muscular 265 (230-300); largo del esófago glandular 1112 (980-1290). Anillo nervioso y deiridos a 123 (105-135) y 94 (72-114) del extremo anterior respectivamente. Extremo posterior curvado ventralmente. Espículas desiguales. Espícula izquierda larga y delgada, 290 (285-300) de largo, con una parte cilíndrica proximal y una parte distal acanalada. La punta de la espícula izquierda

está rodeada por un capuchón cuticular y dividida en dos ramas, siendo la rama derecha bifurcada (Fig. G, H) y (Fig. H). Espícula derecha ancha y curvada 117 (100-130). Cuatro pares de papilas precloacales pedunculadas dispuestas en dos grupos, primero y segundo par y tercero y cuarto par muy cercanas entre ellas respectivamente. Seis pares de papilas postcloacales, primero y segundo par pedunculadas, localizadas justo posterior a la cloaca, tercer par pedunculado localizado a corta distancia de los dos pares previos. Los tres últimos pares de papilas sésiles y localizados en la línea media ventral. Quinto y sexto pares más pequeños y localizados muy cerca de la punta de la cola. Fasmidios ubicados justo posteriormente al sexto par de papilas.

Hembra (n=4): Largo total 3,68 (3,22-4,25) mm. Ancho a nivel de la vulva 214 (210-230). Largo de los cordones 395 (270-550), Largo de la cápsula bucal 125 (110-145), largo del esófago muscular 282 (260-300), largo del esófago glandular 1239 (1035-1390). Anillo nervioso y deiridos ubicados a 170 (150-210) y 111 (100-118) del extremo anterior respectivamente. Vulva ubicada a 866 (720-1000) del extremo posterior del cuerpo. Vagina dividida en vagina vera y uterina. Huevos larvados, 32 (30-34) de largo por 20 (18-21) de ancho. Cola corta y conica, 92 (80-115) de largo.

Hospedadores: *C. bairdii*, *C. fuscicollis*.

Localidades: Estancia María Cristina, Sarmiento y Estancia Quichaura, Caleta Valdés, Bahía Bustamante, y Laguna del Ornitólogo.

Sitio de infección: Estómago

P e IM: 9% y 3,2 en *C. bairdii*; 6% y 1 en *C. fuscicollis*.

### Comentarios

*Echinuria* es un género cosmopolita que incluye especies parásitas del estómago de aves, principalmente del orden anseriformes. La morfología de los presentes especímenes acuerda con la descrita para *E. skrjabiniensis* (Schmidt & Frantz, 1972, Canaris & Kinsella, 2007). Esta especie fue registrada en diferentes aves playeras como *Recurvirostra avosetta* Linnaeus, 1758 en áreas cercanas al Mar Aral (Epimov, 1937), *C. minuta* (Leisler, 1812), y *C. alba* en Asia central y en *C. minuta*, *C. alpina* y *Calidris ferruginea* (Pontoppidan, 1763) en Ucrania (Sultanov et al. 1960, Smogorzhevskaya 1990). En Norteamérica *E. skrjabiniensis* fue ha-

llada en *Phalaropus tricolor* (Vieillot, 1819) y en *C. alpina* (Schmidt & Frantz, 1972; Canaris & Kinsella 2007). A partir de este trabajo se registra por primera vez a *E. skrbjabinensis* en Sudamérica y en *C. bairdii* y *C. fuscicollis*.

Ciclos de vida: Las especies de este género requieren de un artrópodo (e.g: cladóceros, anfípodos, branchiopodos) como hospedador intermediario en donde se desarrolla la L3 infectiva, la cual requiere entre 30 y 50 días para alcanzar el estado adulto (Anderson, 2000). Las aves hospedadoras arriban a Sudamérica a comienzos de octubre y a las áreas de invernada en la Patagonia aproximadamente un mes más tarde. Teniendo en cuenta que en este trabajo se hallaron vermes adultos pero también gran cantidad de juveniles en aves colectadas en el mes de enero, es probable que la infección haya sido adquirida en Sudamérica durante la migración hacia el sur. Sin embargo futuros estudios son necesarios para conocer si el ciclo biológico se completa en las áreas de invernada.

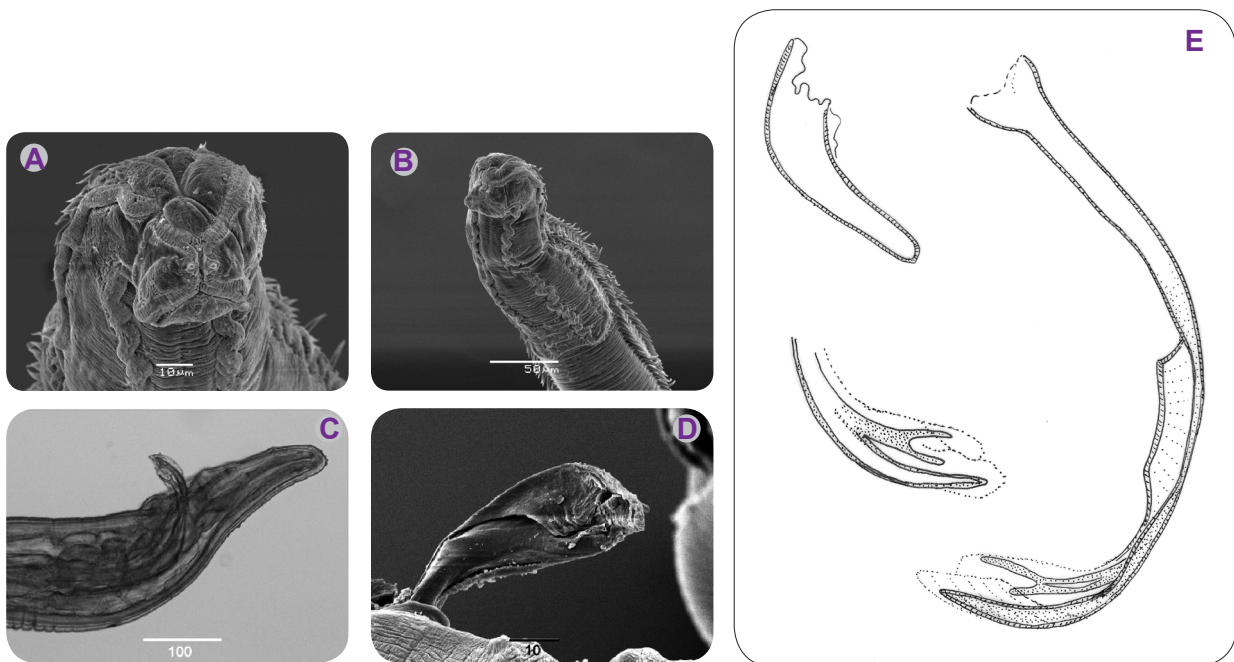


Fig. 3.3.21. *Echinuria skrbjabinensis*. A.B. Detalle del extremo anterior (MO) C. Región posterior del macho. D y E. detalle de la espícula.



## TETRAMERIDAE TRAVASSOS, 1914

*TETRAMERES* CREPLIN, 1846

Este género se caracteriza porque el cuerpo de la hembra es globular o en forma de una espiral cerrada, marcadamente delgado entre la cabeza y la región caudal. En los machos las papilas anales están más o menos atrofiadas. Son parásitos del proventrículo de aves, las hembras se localizan en las glándulas del proventrículo y los machos o bien dentro junto con las hembras o en la superficie de la mucosa glandular.

*TETRAMERES (TETRAMERES) SP.*  
(FIG. 3.3.22)

Macho (n=3): Cutícula con estriaciones transversales finas. Longitud total 1720 (980-2760) mm, ancho máximo 58 (30-95). Boca rodeada por 2 pseudolabios trilobulados laterales, labios ausentes. Un par de papilas cefálicas prominentes y un ánfido en la base de cada pseudolabio. Cápsula bucal 7 (5-11) de largo. Esófago muscular 142 (11-197) de largo; esófago glandular 330 (195-680) de largo. Anillo nervioso y poro excretor a 117 (40-240) y 104 (8-150) del extremo anterior, respectivamente. Deiridos simples, 87 (55-127) desde el extremo anterior, ubicado a nivel de las espinas 4 y 5. Espinas cuticulares en 4 filas, 1 dorsal y una ventral. Las hileras dorsales terminan en 264 (210-384) desde el extremo anterior, las hileras ventrales continúan hasta el extremo posterior. Espícula izquierda 989 (667-1830). Espícula derecha 77 (54-100). La apertura cloacal sobresale fuertemente. Cola 140 (80-290) de largo, dorsal o ventralmente curvada. Espinas poscloacales continuas.

Hospedadores: *C. bairdii*, *C. fuscicollis*.

Localidades: Golfo San José, Bahía Bustamante, Laguna del Ornitólogo, Estancia María Cristina, Estancia Quichaura, Laguna Toro.

Sitio de infección: Proventrículo.

P e IM: 4,5% y 1,5 en *C. bairdii*; 12% y 3 en *C. fuscicollis*.

**Comentarios**

Hay pocos registros de especies de *Tetrameres* en Argentina. Boero y Led (1968) registraron la presencia de hembras no identificadas en *Coscoroba coscoroba* (Molina, 1782) y *Phoenicopterus chilensis* Molina, 1782. Además, *T. (T.)*

*tinamicola* Pence, Mollhagen y Prestwood, 1975 se describió a partir de ejemplares hallados en *Eudromia elegans* (Saint-Hilaire, 1832); *T. (Gynaecophila) aspicula* Digiani, 2000 fue descrita parasitando al cuervillo de cañada *Plegadis chihi* (Vieillot, 1817); *T. (G) spirospiculum* Pinto y Vicente, 1995 se halló parasitando a la espátula rosada *Theristicus melanopis melanopis* (Gmelin, 1789), y *T. (T.) megaphasmidiata* Cremonte, Digiani, Bala y Navone, 2001 fue descrita a partir de especímenes hallados en *Charadrius falklandicus* Latham, 1790 y *C. fuscicollis* (Pence et. al., 1975, Digiani, 2000, Cremonte et. al., 2001). Los especímenes hallados en este trabajo se asemejan a *T. megaphasmidiata*. Sin embargo en *Tetrameres* sp. no se observa un fasmideo tan desarrollado como el descrito para *T. megaphasmideata*. Por otra parte, *T. megaphasmideata* posee una sola espícula mientras que *Tetrameres* sp., posee dos espículas desiguales.

Ciclos de vida: Las especies de este género son parásitas del proventrículo de aves acuáticas o terrestres. Los ciclos de vida incluyen como hospedadores intermediarios diferentes crustáceos (anfípodos y cladóceros) y artrópodos terrestres como insectos o isópodos. La L1 al ingresar al crustáceo atraviesa la pared del intestino y en el hemocele se desarrolla la larva infectiva (L3). Para especies parásitas de anátidos se han reportado como hospedadores intermediarios anfípodos del género *Gammarus*: *Gammarus lacastris* para *T. fissispina*, *Gammarus fasciatus* y *Hyalella knickerbockeri* para *Tetrameres crami* (Swales, 1936; Garkavi, 1949). En los ciclos terrestres se han reportado cucarachas (*Blatella germanica*) y langostas (*Scyllina cyanipes*) como HI de *T. americana* (Cram, 1932; 1937).

No se conoce el ciclo completo de las especies de *Tetrameres* reportadas en Sudamérica.

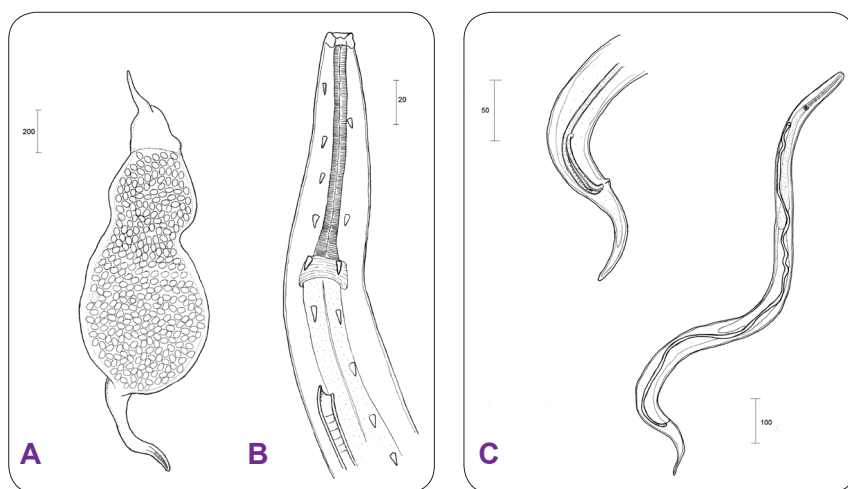


Fig. 3.3.22. *Tetrameres* (*Tetrameres*) sp. A. Hembra madura. B. Detalle del extremo anterior de un macho donde se observan las espinas cuticulares y el comienzo de la espícula izquierda. C. Detalle del extremo posterior de un macho y vista general.

**RHABDITIDA****STRONGILOYDIDAE CHITWOOD & MCINTOSH, 1934*****STRONGYLOIDES* GRASSI, 1879**

Este género de nematodos es muy particular ya que en ocasiones alterna entre generaciones de vida libre y generaciones parásitas. La forma parásita morfológicamente es larga y delgada. La cavidad bucal está reducida, posee labios poco definidos, sin dientes. El esófago es cilíndrico, largo y si bulbo posterior. La cola es corta y cónica. La vulva se ubica en el cuarto posterior del cuerpo donde abren directamente las ramas uterinas opuestas. Las hembras ovíparas depositan los huevos embrionados. Parásitos de anfibios, reptiles, aves y mamíferos.

***STRONGYLOIDES* SP.****(FIG. 3.3.23)****Descripción**

Basada en 10 individuos. En este trabajo se hallaron solo hembras parásitas. Las mismas se caracterizaron por ser pequeñas, 1320 (928-2120) de largo por 35 (26-50) de ancho, con el extremo anterior ahusado. El anillo nervioso se ubica a 130 (110-190) del extremo anterior. Poseen un esófago filiforme 468 (270-678), y una vulva ubicada a 456 (368-803) del extremo anterior del cuerpo. El útero es anfídelfo y contiene 24 (9-54) huevos larvados 45 (30-60) de largo por 24 (20-31) de ancho. La cola es larga y delgada 53 (30-90).

Hospedadores: *C. bairdii*, *C. fuscicollis*.

Localidades: Estancia María Cristina, Sarmiento y Estancia Quichaura, Bahía Bustamante, Laguna Toro, Laguna del Ornitólogo y Laguna Leleque.

Sitio de infección: Proventrículo.

P e IM: 52% y 3.2 en *C. bairdii*; 6% y 1,6 en *C. fuscicollis*.

**Comentarios**

El género *Strongyloides* es de distribución cosmopolita y comprende más de 40 especies (Anderson, 2000). Son nematodes de pequeño tamaño. Algunas especies representativas en aves y halladas en el continente americano son: *S. avium* Cram, 1929 registrada en *Junco hyemalis* (Linneo, 1758) y en *Fulica ameri-*

*cana* Gmelin, 1789 en Estados Unidos y Puerto Rico; *S. cubaensis* Pérez Vigueras, 1942 en *Butorides maculatus* (Linnaeus, 1758) en Cuba, *S. minimus* Travassos, 1930 en *Anas bahamensis* Linnaeus, 1758 en Brasil y *S. oswaldoi* Travassos, 1930 en *Gallus domesticus* Linnaeus, 1758 en Brasil y Puerto Rico.

Ciclos de vida: las especies de este género tienen un ciclo de vida más complejo que el del resto de los nematodos, ya que pueden alternar generaciones de vida libre y generaciones parásitas en la mucosa intestinal de tetrápodos. Las hembras son ovíparas o a veces vivíparas. La forma parásita de *Strongyloides* es una hembra que produce huevos que no poseen membrana vitelínica y se liberan con las heces del hospedador, aunque en algunas especies el primer estadio larval se libera dentro del hospedador definitivo. En el medio ambiente las L1 rhabditiformes maduran a L3 infectiva, filariforme o strongyloide, la cual invade al hospedador definitivo o se desarrolla en una generación de machos y hembras de vida libre. La progenie de esta generación da una larva infectiva. La forma parásita de *Strongyloides* produce solamente huevos genotípicamente femeninos por partenogénesis mitótica (apomixis).

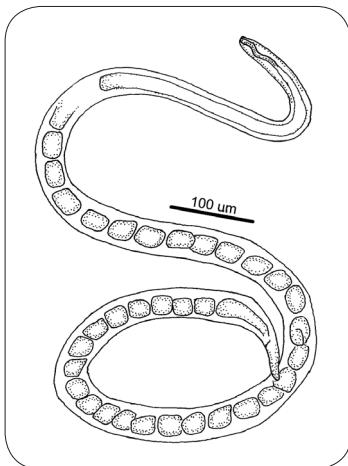
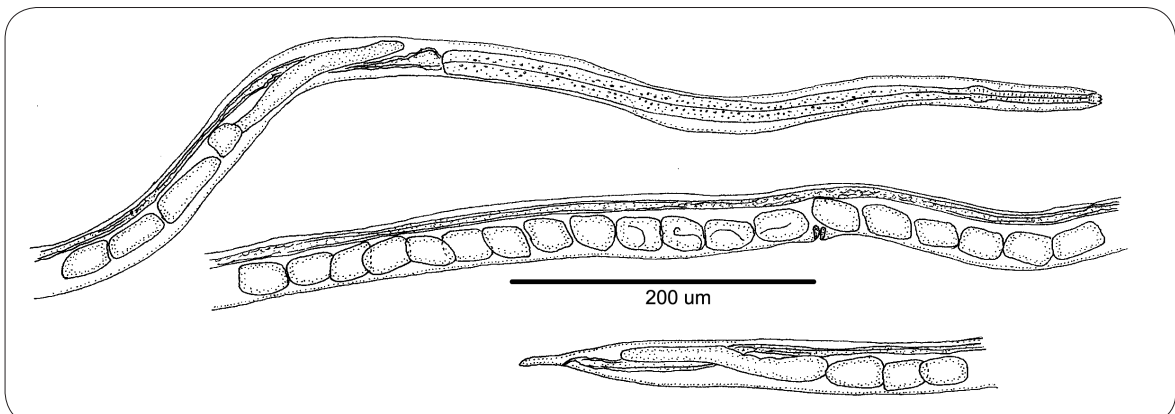


Fig. 3.3.23. *Strongyloides* sp. Individuo completo.



**TRICHURIDA**

CAPILLARIDAE RAILLIET, 1915

CAPILLARINAE RAILLIET, 1915

*EUCOLEUS* DUJARDIN, 1945

Vermes delgados y filiformes con el extremo anterior ahusado. Los machos de este género se caracterizan porque no poseen ala caudal y el extremo distal posee 2 lóbulos pequeños y redondeados, direccionados posteriormente conectados por dos membranas reducidas. La espícula está ligeramente esclerotizada, por lo cual puede ser difícil de observar. La vaina espicular es larga y con espinas. La hembra posee apéndice vulvar no elevado. Son parásitos del sistema respiratorio, esófago y estómago de aves y mamíferos.

***EUCOLEUS* SP.**

(FIG. 3.3.24)

Machos (n=1): Extremo caudal formado por una pseudobursa rudimentaria de forma simple, compuesta por dos procesos dorsolaterales pequeños con una pequeña papila en cada uno (una terminal y una dorsal), unidos por una cutícula membranosa dorsal. La espícula es delgada y ligeramente esclerotizada. En su sección proximal está extendida en el canal espicular. La parte distal de la vaina espicular tiene picos que difieren en forma y tamaño en diferentes partes de la vaina espicular. No hay alas caudales.

Hembras (n=3): La vulva está a cierta distancia del final del esticosoma. No hay protrusión vulvar. Huevos con tapones cuya membrana externa tiene características estructurales para cada especie.

Ambos sexos con una banda bacilar lateral.

**Comentarios:**

Las especies de este género son parásitas del esófago de aves y más comúnmente de mamíferos. Sus ciclos de vida incluyen en general anélidos (e.g. *Allolobophora*, *Bimustus*, *Lumbricus*, *Eisenia*) como HI en donde se desarrolla la larva infectiva, aunque se han registrado casos de ciclos directos. Algunas espe-



cies reportadas en charadriiformes son: *E. vanelli* Rudolphi, 1819 en *Vanellus vanellus* (Linnaeus, 1758) en Europa y *E. trilobus* Linstow 1875 en *V. cristatus* Meyer, 1833 en Europa y Asia (Skjrabin et al., 1957), y varias especies en anatidos. No se conocen registros de este género en aves de la familia Scolopacidae, ni tampoco se conocen datos sobre ciclos de vida en Sudamérica.

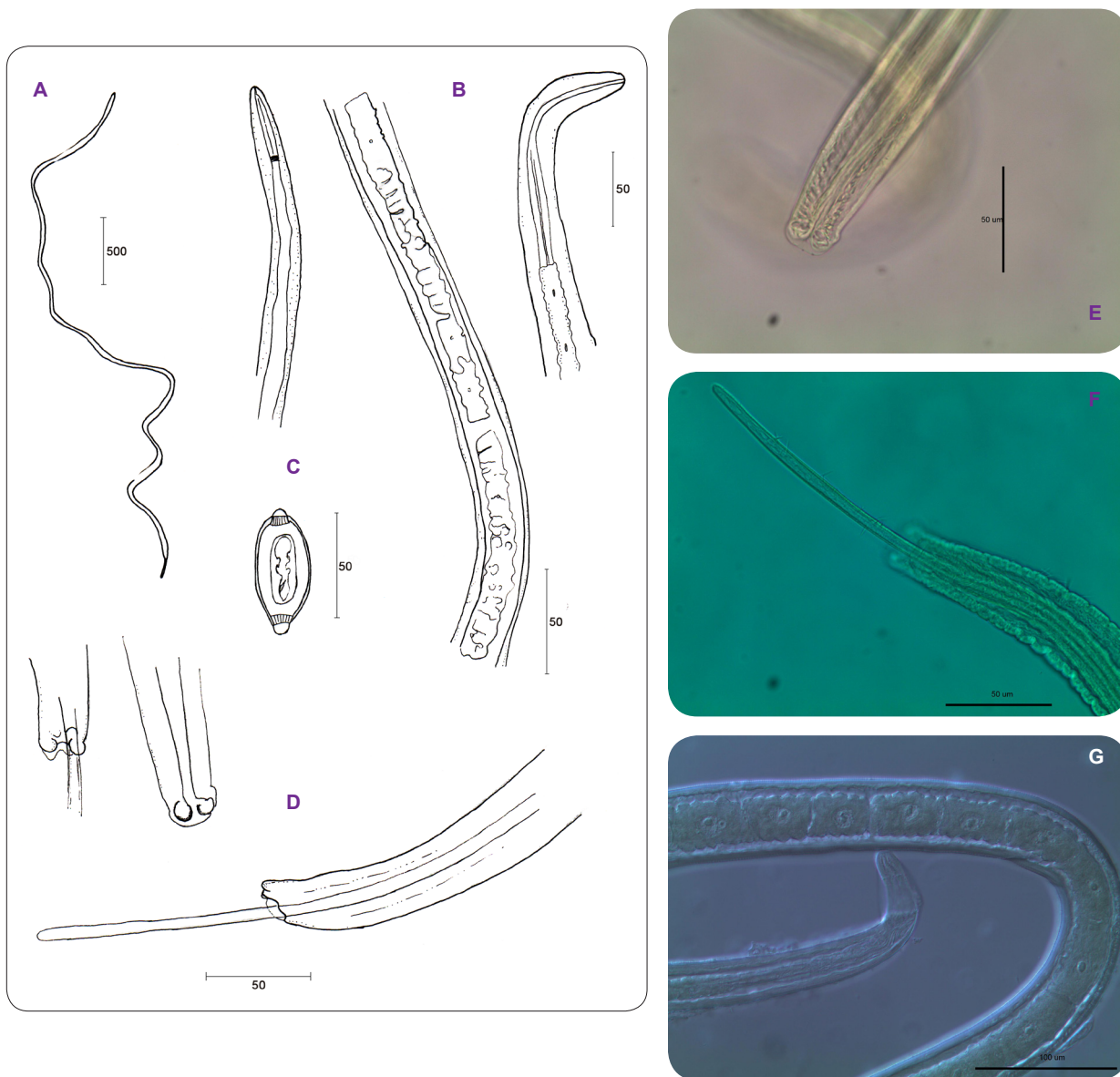


Fig. 3.3.24. *Eucoleus* sp. A. Vista general de un macho maduro. B. Detalles del extremo anterior y del esticosoma de un macho .C. Huevo. D. Detalle del extremo posterior de un macho. E. F. extremo posterior de un macho (MO). G. extremo anterior (MO)

## ACANTHOCEPHALA

### POLYMORPHIDA PETROCHENKO, 1956

#### POLYMORPHIDAE MEYER, 1931

#### *ARHYTHMORHYNCHUS* LÜHE, 1911

Tronco largo, fino, con al menos unas pocas espinas limitadas a la región anterior. La porción posterior del tronco es cilíndrica y puede estar invaginada en la porción anterior. La proboscis está siempre ensanchada en la región media con 13-36 filas longitudinales de 8-22 ganchos cada una. Ganchos ventrales más largos que los dorsales con diferencias variando en las distintas especies, a veces sin diferencias apreciables. Cuello corto o largo. Testículos en tándem desde la región posterior hasta la región espinosa. Glándulas cementantes 2-4 (usualmente 2) muy largas. Huevos elípticos, con prolongaciones polares en la cubierta media.

#### *ARHYTHMORHYNCHUS COMPTUS* VAN CLEAVE & RAUSCH, 1950

(FIG. 3.3.25, TABLA 3.3.6)

#### Descripción

Especímenes adultos: Cuerpo alargado y estrecho. Tronco ensanchado en la región anterior, luego se adelgaza y finalmente se vuelve a ensanchar hacia el extremo posterior. Espinación limitada a una pequeña zona en la parte anterior del tronco. Receptáculo de la proboscide cilíndrica de doble pared y con ganglios en el medio. Lemniscos estrechos. Trompa ensanchada medialmente portando 16 o 17 filas longitudinales de 11 ganchos cada una. Los ganchos más largos (45 – 54) están situados al nivel del ensanchamiento de la trompa. La mayoría de los ganchos de la proboscide poseen raíces, los situados a mitad de la proboscide poseen raíces bien desarrolladas (10-15). Testículos en tándem ubicados en la región ensanchada del tronco. Dos glándulas de cemento. Huevos elípticos con extensiones polares en la cubierta medial.

Especímenes inmaduros: largo del tronco 1085 (900–1270) por ancho máximo: 396 (300–500). Largo de la proboscis 280 (230–350) por ancho 187 (150–250). Proboscis con 14 a 16 filas de ganchos y 6–7 ganchos por fila. Largo de los ganchos de la proboscis 42 (40–50). Largo de las espinas del tronco 25 (20–30). En la mayoría de los especímenes el largo del cuello no pudo ser observado debido que estaban invaginados en el tronco. Largo del receptáculo de la proboscis 473 (280–550) por ancho 121 (60–150).

Hospedadores: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidades: Estancia María Cristina, Laguna del Ornitólogo, Laguna del Toro, Golfo San José y Bahía Bustamante, provincia de Chubut, Argentina.

Sitio de infección: Intestino

P e IM: 25% y 2,4 en *C. bairdii*; 10% y 2,4 en *C. fuscicollis*.

### Comentarios

Si bien las características morfométricas y morfológicas de los acantocefálos adultos estudiados nos permiten identificarlos como *A. comptus*, se observaron leves diferencias en las medidas de algunas características reportadas por otros autores (e.g. longitud total de las hembras, longitud del cuello, longitud de las espinas del cuerpo, número de ganchos por fila). Existen discrepancias en cuanto al número de glándulas de cemento en esta y otras especies del género (Golvan, 1960; Yamaguti, 1963). Según Van Cleave y Rausch (1950) *A. comptus* es la única especie del género con dos glándulas de cemento. Sin embargo, la observación de tales estructuras es muy difícil debido al grosor de la pared del cuerpo. En los presentes especímenes se observaron dos glándulas de cemento después de la disección de algunos machos.

Otras especies de este género se han reportado previamente parasitando aves de la familia Scolopacidae en América del Norte y América Central. En Alaska *A. eroliae* fue registrada en *A. interpres* (Canaris y Kinsella, 2007) y *A. longicollis* (Villot, 1875) en *A. interpres* y en *C. fuscicollis* en Belize (Canaris y Kinsella, 2001). Estas especies se diferencian de *A. comptus* por el número y distribución de los ganchos de la probóscide (ver Tabla 3.3.6).

Ciclos de vida: Los acantocéfalos pertenecientes a este género son parásitos de aves piscívoras. Los 1HL son artrópodos acuáticos, mientras que los 2HL pueden ser peces, anfibios y reptiles (Yamagutti, 1963; Mc Donald, 1988). Atrashkevich (1979) describió de manera experimental el ciclo de vida de *A. comptus*, el cual incluye un isópodo de agua dulce como hospedador intermedio, observando que el desarrollo desde una larva cistacanta infectiva hasta un acantocéfalo adulto requiere entre 30-49 días. Debido a que en este trabajo se hallaron tanto formas juveniles como adultas en el mes de enero

puede inferirse que las aves adquirieron los parásitos en Sudamérica durante la migración hacia el sur o en los sitios no reproductivos.

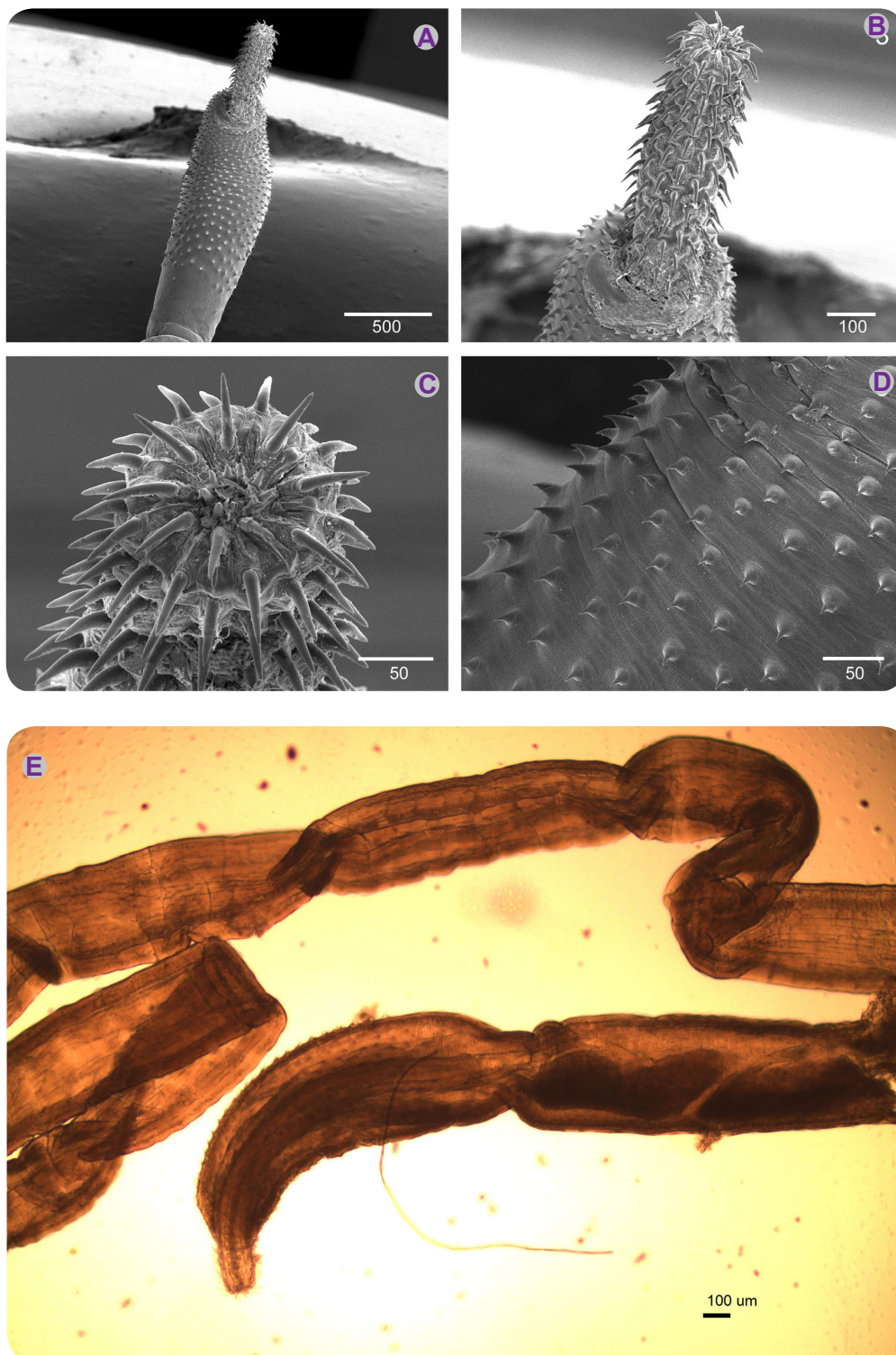


Fig. 3.3.25. *Arhythmorhynchus comptus*. A. Vista general (MEB). B. Probóscide. C. Detalle de los ganchos de la probóscide. D. Espinas anteriores del cuerpo. E. Vista general (MO).



Especie hospedadora	<i>Calidris ptilocnemis couesi/Calidris alpina paciffica/Aphriza virgata/Numenius americanus</i>	<i>Calidris bairdii</i>	<i>Calidris fuscicollis</i>
Distribución	Alaska	Ea. Ma. Cristina/ Ea Quichaura/ B. Bustamante/ Lag. Leleque	Lag. del Toro/ B. Bustamante/ Golfo San José/ Lag. del Ornitólogo
Referencias	Van Cleave & Rausch, 1950	Presente estudio	Presente estudio
<i>machos</i> (n)		4	3
Largo total	23-32 mm	13-28,4 (20.6) mm	19,1-21,6 (20,4) mm
Ancho máximo	635-807	400-700 (513)	500
Proboscis L	320-440	410-500 (453)	450-550 (483)
Proboscis A	170-240	130-200 (183)	120-200 (178)
Receptáculo Proboscis L		700-1300 (1030)	700-1300
Receptáculo Proboscis A		150-500 (288)	120-200 (207)
Fila de ganchos	15-16	16-17	16-17
Ganchos por fila	8-sep	11-dic	11-dic
Ganchos L	44-48	0,04-0,05 (0,05)	0,04-0,046 (0,042)
Cuello L	350-750	325	100-250 (167)
Cuello A		300	120-200 (173)
Espinas del cuerpo L	15	20-30 (25)	25-40 (33)
Espinas del cuerpo A	15-20	20-40 (30)	20-25 (21.6)
Lemniscos L	1,2-1,8 mm	700-1300 (1030)	1.1-1.85 (1.38)mm
Testículo anterior L	1-1,5 mm	370-1100 (668)	300-850 (575)
Testículo anterior A		140-350 (248)	200-250 (225)
Distancia desde el área espinosa	2-3 mm	1,11-3,0 mm	1,4-2,1 mm
Testículo posterior L	1-1,5 mm	550-1200 (738)	320-1000 (660)
Testículo posterior A		190-350 (260)	200-220 (210)
Glándulas cementales L	13-24 mm	12,4-23,1 (14,9) mm	14,1 mm
<i>Hembras</i> (n)		4	3
Total L	40-55 mm	17.7-32,65 (25,01) mm	26,95-30,2 (28,36) mm
Total A	800-1000	450-950 (613)	450-600 (527)
Prosoboscis L	430-480	400-750 (600)	450-600 (517)
Prosoboscis A	250-400	160-190 (150)	200
Receptáculo Proboscis L		1,29-1,75 (1,45) mm	1-1,7 (1,28) mm
Receptáculo Proboscis A		100-300 (213)	200-250 (217)
Fila de ganchos	15-16	16-17	16-17
Ganchos por fila	8-sep	11-dic	11-dic
Ganchos L		0,04-0,05 (0,04)	0,04-0,06 (0,05)
Cuello L	460-800	250-280 (265)	100-300 (158)
Cuello A		200-370 (285)	200-350 (283)
Espinas del cuerpo L		20-30 (27)	20-35 (25)
Espinas del cuerpo A		15-25 (20)	20-25 (22)
Lemniscos L		1.3-2.1 (1.7) mm	1.1-1.2 (1.5) mm
Huevos	93-101 x 22-26	90-100 x 20-25	90-100 x 20-25

Tabla 3.3.6 Medidas comparativas de *Arhythmorhynchus comptus* en diferentes hospedadores y localidades. Referencias: L (largo), A (ancho).



Este género se caracteriza por poseer una probóscide esférica, un cuello muy largo y huevos con membranas concéntricas. El tronco es cilíndrico y espinoso en su mitad anterior. El receptáculo de la probóscide también es de gran longitud. La probóscide está armada con 18-22 hileras longitudinales de 7-8 ganchos cada una. Las especies dentro de este género utilizan crustáceos decápodos como hospedadores intermediarios (Nickol et al., 1999).

*PROFILICOLLIS SP.*  
(FIG. 3.3.26)

### Descripción

Basada en 4 individuos. Los ejemplares hallados en este estudio no presentaron los órganos reproductivos desarrollados con lo cual se identificaron como individuos inmaduros. Tronco corto y fornido, largo 1987 (1500 - 2750) por ancho máximo 825 (700-1000). Longitud de probóscide largo 650 (600-700) por ancho 450 (400-500). Probóscide con 16-20 filas de ganchos de 7-8 ganchos por fila. Longitud de los ganchos de la probóscide 50. Longitud de las espinas del tronco 31 (20 - 50). Cuello largo 975 (600-1800) por ancho 300. Longitud del receptáculo de probóscide 675 (450-800) por ancho 250 (200-300).

Hospedadores: *Calidris bairdii* y *Calidris fuscicollis*

Localidad: Bahía Bustamante, provincia de Chubut, Argentina.

Sitio de infección: Intestino

P e IM: 2,27% y 3 en *C. bairdii*; 2% y 1 *C. fuscicollis*.

### Comentarios

El género *Profilicollis* incluye nueve especies válidas de las cuales sólo cuatro se encuentran en Sudamérica (Amin, 2013). Entre ellas *P. sphaerocephalus* Van Cleave, 1947 ha sido registrado en Uruguay y sur de Australia (Zdzitowiecki, 1985), *P. antarcticus* Zdzitowiecki, 1985 en las Islas Shetland del Sur (Zdzitowiecki, 1985), Islas de Chile (Pulgar et al., 1995), Nueva Zelanda (Brockerhoff y Smales, 2002), y Patagonia (Kreiter y Semenas, 1997). *P. altmani* (Perry, 1942) fue regis-

trado en Perú (Tantaleán y Cárdenas, 2004) y Chile (Oliva et al., 2008). Por último, *P. chasmagnathi* (Holcman-Spector, Mane-Garzon y Dei-Cas, 1978) fue registrada en Brasil (Yamaguti, 1963), Uruguay (Cordero, 1933) y Argentina (Martorelli, 1989; Vizcaino, 1989; La Sala y Martorelli, 2007; Diaz et al., 2011; Lorenti et al., 2018).

Teniendo en cuenta que no se encontraron especímenes maduros no fue posible identificar los especímenes a nivel de especie. Sin embargo en base al número y distribución de ganchos de la probóscide es probable que los especímenes hallados correspondan a la especie *P. chasmagnathi*. Por otro lado al tratarse de formas inmaduras se puede suponer que las aves adquirieron los parásitos en los sitios no reproductivos de Sudamérica. Futuros estudios experimentales y moleculares serán necesarios para confirmar esta hipótesis y corroborar la identidad específica.

Ciclos de vida: Los miembros del género *Profilicollis* infectan como adultos el intestino de mamíferos marinos, gaviotas y aves acuáticas y utilizan crustáceos como HI (Zdzitowiecki, 1985; Rodríguez et al., 2017). El género incluye 9 especies. Para la costa atlántica argentina sólo se han registrado adultos de *P. chasmagnathi* en varias especies de aves en los estuarios de la provincia de Buenos Aires (Martorelli, 1989; Vizcaino, 1989; La Sala et al., 2013) y la gaviota cocinera *L. dominicanus* en la costa de la provincia de Chubut (Díaz et al., 2011). Recientemente se ha confirmado la presencia de larvas de *P. chasmagnathi* en el cangrejo *C. altimanus* en las costas de la Patagonia argentina (Lorenti et al., 2018). Probablemente los especímenes hallados en *C. bairdii* y *C. fuscicollis* correspondan también a esta especie.

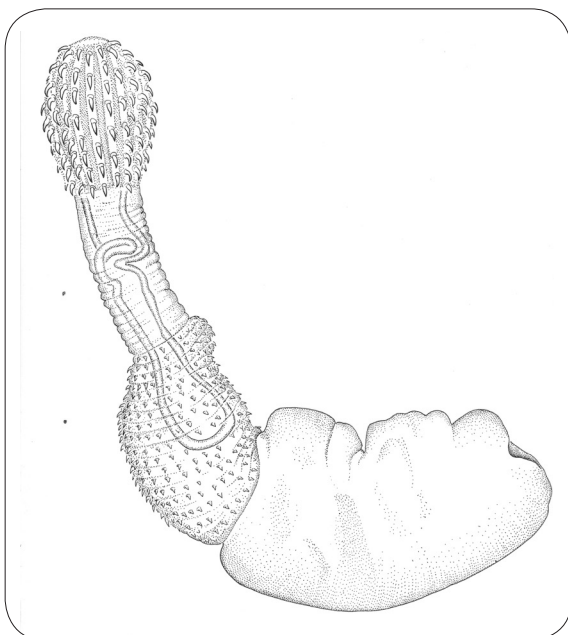


Fig. 3.3.26. *Profilicollis* sp. Individuo inmaduro.

### 3.4 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En el hemisferio norte se han realizado distintos inventarios de parásitos en aves del género *Calidris* (Ching, 1990; Canaris y Munir, 1991; Canaris y Kinsella, 2000; Canaris y Kinsella, 2001; Canaris y Kinsella, 2007; Yoo, 2012; Shutler et al., 2016). En su mayoría, los géneros hallados en el presente estudio coinciden con aquellos registrados para *Calidris* spp. en otras regiones del mundo. Por ejemplo, entre los cestodes, representantes del género *Aploparaksis* fueron previamente reportados en África, Rusia y Japón (Spasski & Yurpalova, 1969; Canaris & Kinsella, 2000; Yoshino et al., 2009) mientras que *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos* (Bondarenko y Kontrimavichus, 2018), especie hallada en el presente trabajo, fue registrado previamente en América del Norte. El género *Trichocephaloidis* y una especie de *Microsomacanthus* poseen registros previos en Japón (Yoshino et al., 2009). Como se mencionó previamente, en América del Sur solo se conocía hasta el momento el registro de *Nadejdolepis litoralis* en Belice, justamente en *C. fuscicollis* (Canaris & Kinsella, 2001).

Sólo un género de cestodes, *Wardium*, que había sido registrado en Europa, Norteamérica y Rusia (Canaris & Kinsella, 2000), no estuvo representado en los hospedadores analizados. Por otra parte, este trabajo aporta el primer registro de 2 géneros de cestodes (*Echinocotyle* y *Kowalewskiella*) para hospedadores del género *Calidris*.

En cuanto a los digeneos, a excepción por el género *Maritrema*, que posee una gran diversidad y distribución a nivel mundial, y ha sido registrado parasitando aves del género *Calidris* (Deblock y Canaris, 1996; Díaz et al., 1999; Chung et al., 2011) no se observa gran coincidencia entre los registros previos de digeneos y los hallados en el presente trabajo. Representes de los géneros *Strigea*, *Himasthla* y *Spelotrema* se hallan ampliamente registrados en Japón (Yoshino et al., 2009; Chung et al., 2011; Yoo et al., 2012), en Europa fueron registrados los géneros *Cyclocoelum* y *Curtuteria* (Iskova, 1972; Underhill et al., 1994), en América del Norte *Lacunovermes* y *Morishitium* (Canaris & Kinsella, 2000; Shutler et al., 2016) y en América del Sur la especie *Pachytrema proximum* justamente en *C. fuscicollis* en Brasil. Ninguno de los géneros mencionados fue hallado en este trabajo. Sin embargo, este trabajo aporta el primer hallazgo de siete géneros de digeneos (*Echinoparyphium*, *Brachylecithum*, *Notocotylus*, *Odhneria*, *Levinseniella*, *Parorchis*, *Plagiorchis*) para hospedadores del género *Calidris*.

Entre los nematodos *Stellocaronema* en Rusia (Wong, 1985), *Eulimdana* en

Islandia (Barlett, 1992) y *Tetrameres* en Siberia (Peresad'ko, 1980) son los únicos registros de nematodos en aves del género *Calidris* en Europa. Sin embargo, una gran cantidad de registros se concentran en América del Norte. Allí se registran los géneros *Viktorocara*, *Stellocaronema* y *Skrjabinoclava* (Wong, 1985; Wong & Anderson, 1990; Wong & Anderson, 1991), mientras que en América del Sur fueron registrados los géneros *Tetrameres* y *Echinuria* en Argentina (Cremonte et al., 2001, Diaz et al., 2011) y *Skrjabinocerca* en Uruguay (Diaz et. al., 2005). En este trabajo se hallaron dos géneros de nematodos (*Strongyloides* y *Eucoleus*) por primera vez para hospedadores del género *Calidris*.

Por último, el único género de acantocéfalos registrado a nivel mundial parasitando aves del género *Calidris* es *Arhythmorhynchus* en Japón y América del Norte (Van Cleave & Rausch, 1950; Yoshino et al., 2009), y también fue hallado en el presente estudio. Este trabajo reporta además el hallazgo de especímenes inmaduros del género *Profilicollis*, aunque se postula que estas aves no serían hospedadores definitivos para de estos acantocéfalos.

En conclusión, en el presente capítulo se describieron 26 taxa parásitos, abarcando 14 familias y 20 géneros. De estos taxa 10 fueron cestodes, 10 digeneos, 4 nematodos y 2 acantocéfalos. Cestodes y digeneos fueron los géneros predominantes.

De los 26 taxa, 9 fueron determinadas a nivel de especie (*Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *Kowalewskiella cingulifera*, *Notocotylus ralli*, *Maritrema formicae*, *Maritrema pichi* sp. nov., *Odhneria odhneri*, *Levinseniella cruzi*, *Echinuria skrjabiniensis*, *Arhythmorhynchus comptus*), 16 fueron determinadas a nivel de género (*Echinocotyle* sp., *Nadejdolepis* sp.1, *Nadejdolepis* sp.2, *Nadejdolepis* sp.3, *Microsomacanthus* sp., *Trichocephaloidis* sp.1, *Trichocephaloidis* sp.2, *Echinopharyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus* sp., *Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp., *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., *Profilicollis* sp.) y 1 fue determinado a nivel de orden (Cestode gen. et sp. indet.)

Se hallaron dos nuevas especies para la ciencia: *Parorchis* sp. nov. y *Maritrema pichi* sp. nov. Dos de las especies se hallaron como larvas o como individuos inmaduros: *Profilicollis* sp. y *Microsomacanthus* sp. Las restantes se hallaron como adultos.

Las especies *Echinocotyle* sp., *Nadejdolepis* sp. 1, *Nadejdolepis* sp. 2, *Nadejdolepis* sp. 3, *Microsomacanthus* sp., *K. cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp. 1, *Trichocephaloidis* sp. 2, *Gen. et. sp. indet.*, *Echinopharyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus* sp., *N. ralli*, *M. formicae*, *O. odhneri*, *L. cruzi*, *Plagiorchis* sp., *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., *A. comptus*, *Profilicollis* sp. constituyen

nuevos registros hospedatorios y geográficos y algunas de ellas probablemente también resulten ser nuevas especies para la ciencia.

La diversidad de helmintos estuvo compuesta mayoritariamente por helmintos con baja especificidad hospedatoria, de ciclo de vida indirecto, tanto acuáticos como terrestres, con dominancia de aquellos cuya transmisión se logra por vía trófica.

Si bien se observó que muchos de los géneros parásitos hallados en este estudio son cosmopolitas, o han sido registrados en América del Norte, otros en general coinciden con una asociación a hospedadores intermediarios con distribución Neotropical o más particularmente del sur de América del Sur. Esto podría explicarse debido a que muchos de los invertebrados acuáticos patagónicos tienen un cierto grado de endemismo y restricciones biogeográficas en cuanto a su distribución (Miserendino, 2001). En este sentido, los digéneos fueron el grupo donde mayormente se observó este patrón. Por ejemplo, las larvas de digéneos parásitos de la familia Echinostomatidae halladas en Patagonia estuvieron asociadas a *Temnocephala chilensis*, comensal de especies de cangrejos de río de la familia Aeglidae, los cuales se distribuyen únicamente en el sur de la Región Neotropical (Martínez-Aquino et al., 2014). Metacercarias del género *Notocotylus* fueron halladas en las lapas *Nacella (P.) magellanica*, especie de molusco que se distribuye únicamente en las costas del Pacífico y Atlántico Sur (Gilardoni, 2014). También se han hallado cercarias de Notocotylidae y de *Levinseniella* en *Heleobia australis* en el estuario de Bahía Blanca, cuya distribución va desde Río de Janeiro en Brasil hasta el noreste de la Patagonia Argentina (Alda, 2011). Metacercarias del género *Odhneria* fueron halladas en los cangrejos *N. granulata* y *C. angulatus*, ambos habitan en ambientes costeros marinos y estuariales del océano Atlántico en América del Sur (Alda, 2011). Las cercarías de *Parorchis* emergen del gasterópodo muricido *Trophon geversianus*, común en las costas marinas intermareles y submareales de Argentina y Chile (Gilardoni et al., 2011). De la misma manera el hallazgo de cistacantas del género *Profillicolis* en cangrejos de la especie *C. altimanus*, tiene que ver con una distribución sudamericana del hospedador intermediario (Lorenti et al., 2018). Debido a estos hallazgos, el presente estudio resulta en un valioso aporte a la biodiversidad parasitaria de aves playeras migratorias de América del Sur, teniendo en cuenta el casi nulo conocimiento previo que existe de la temática.





**CAPÍTULO 4**  
**ECOLOGÍA DE LAS POBLACIONES**  
**Y COMUNIDADES PARASITARIAS**  
**DEL PLAYERITO UNICOLOR**  
**Y EL PLAYERITO DE RABADILLA BLANCA**



## 4.1 INTRODUCCIÓN Y METODOLOGÍA DE ANÁLISIS

La ecología parasitaria ha adoptado ciertos términos propios debido a que muchos conceptos clásicos (como el propio concepto de población y/o comunidad) han sido formulados para organismos de vida libre. Sin embargo, existen grandes diferencias entre el comportamiento y estructura de las poblaciones y comunidades parásitas y aquellas de vida libre. Una de las diferencias más evidentes es que estas últimas aumentan en número a partir del nacimiento, la inmigración de nuevos individuos, o la conjunción de ambos procesos. En cambio, la mayoría de las poblaciones y comunidades de parásitos en un hospedador definitivo aumentan sólo a partir de la inmigración o el reclutamiento de estadios infectivos (Poulin, 2004). Teniendo en cuenta estas particularidades, es que en ecología parasitaria se han definido diferentes niveles de análisis con el fin de comprender la estructura y dinámica de las poblaciones y comunidades parásitas (Bush et al., 1997). El estudio descriptivo de las comunidades incluye, entre otros aspectos, el análisis de su composición taxonómica, la prevalencia y la abundancia de cada una de las especies parásitas presentes, la riqueza específica (número de especies presentes), la diversidad y la equitabilidad. Cada uno de estos descriptores aporta información importante en el estudio de las comunidades y son útiles para analizar distintos aspectos relacionados con los hospedadores, los cuales se expondrán más adelante.

Las **comunidades parasitarias**, entonces, están definidas por el conjunto de especies que viven en una especie hospedadora, las relaciones intra e interespecíficas existentes entre ellas, el grado de asociación parásito-hospedador y los factores ambientales que intervienen en la estructuración de la comunidad parasitaria (Bautista-Hernández et al., 2015).

Aunque se han estudiado diferentes especies dentro de la familia Scolopacidae (Schmidt y Neiland, 1968; Goater y Bush, 1988; Yanez y Canaris, 1988; Secord y Canaris, 1993; Canaris y Kinsella, 1998; Canaris y Kinsella, 2000), existen pocos estudios sobre comunidades de helmintos en aves del género *Calidris* en América del Norte (Canaris y Kinsella, 2007). De estos estudios, se ha observado que, en general, los digeneos son dominantes en los hábitats marinos, mientras que los cestodos lo son en los ambientes continentales o de agua dulce (Bush, 1990; Canaris y Kinsella, 1998; Canaris y Kinsella, 2012). Sin embargo, algunos estudios en ambientes marinos de Alaska en aves playeras muestran que los cestodos son dominantes en las comunidades de helmintos (Schmidt y Neiland, 1968; Canaris y Kinsella, 2000). Diferentes estudios sucesivos en el tiempo mostraron alta diversidad, baja

uniformidad, baja riqueza de especies (<5), y un reclutamiento continuo de pocas especies de helmintos con baja prevalencia y abundancia (Canaris y Kinsella, 2007). Los autores sugieren que estas características estarían reflejando una asociación reciente del hospedador con las áreas de nidificación relacionadas a sitios terrestres (o de agua dulce), la ausencia de hospedadores intermediarios, o ambos. De igual manera, estudios realizados en Texas determinaron que una baja diversidad, una baja dominancia y una baja asociación entre especies son características de las comunidades parasitarias de las aves playeras de esa región (Yanez y Canaris, 1988; Secord y Canaris, 1993). En Canadá, la comunidad de helmintos del zarapito americano (*Numenius americanus*) en sus zonas de nidificación, también está dominada por cestodes, y presenta una baja riqueza de especies. Pero a pesar de ser una comunidad simple, ha mostrado evidencias de ser interactiva (al menos en el intestino delgado anterior, mientras que el patrón en el intestino delgado posterior sugirió una comunidad no interactiva o aislacionista) (Goater y Bush, 1988).

A modo de expandir el conocimiento sobre las comunidades de parásitos de aves migradoras neárticas en tiempo (durante la estadía no reproductiva) y espacio (hemisferio sur), el objetivo de este capítulo es describir la estructura de las poblaciones y comunidades parasitarias del playerito unicolor y el playerito de rabadilla blanca en los sitios de estadía austral en Patagonia. Además, se propone evaluar si estas dos especies hospedadoras exhiben similitud en la composición de sus comunidades parasitarias y si los ambientes frecuentados (costeros marinos y de interior) influyen en su estructuración.

### **Análisis a nivel de comunidades componentes**

El nivel de **comunidad componente** consiste en el análisis de todas las poblaciones parásitas que explotan una población hospedadora en un tiempo dado. Se relacionan con procesos a escala de tiempo evolutivo como invasiones, especiaciones, extinciones y colonizaciones (Poulin, 1998). Por ello su análisis provee una visión global del sistema, en donde la riqueza de la comunidad disminuye a medida que ciertas especies de parásitos se extinguen localmente y aumenta a medida que otras colonizan la población hospedadora. La similitud en las comunidades componentes de diferentes poblaciones hospedadoras dependerá de su proximidad geográfica y de las posibilidades de intercambios de parásitos entre ellas (Poulin, 2004).

A nivel de comunidad componente se consideraron los siguientes descriptores:

**Riqueza específica:** número de especies presentes en el total de los hospedadores examinados en la población hospedadora.

**Diversidad específica (Shannon):** estima la relación entre la riqueza específica y la abundancia relativa de las especies en la comunidad.

$$\hat{H} = -\sum p_i \ln p_i$$

Donde  $\hat{H}$  = diversidad estimada

$p_i$  =  $n_i/N$  proporción de individuos en la  $i$ -ésima especie

$\hat{H}$  se expresa con un número positivo, que generalmente varía entre 0,5 y 5 (Magurran y Gill, 2011):

**Equitabilidad (E):** o uniformidad, es la abundancia relativa de las especies. Si todas las especies en una muestra presentan la misma abundancia este índice debería ser máximo y, por el contrario, debería decrecer tendiendo a cero a medida que las abundancias relativas se hagan menos equitativas.

E: Diversidad real u observada/Diversidad máxima:

$$E = H/D_{\text{máx}}$$

Donde la Diversidad real u observada (H) es el valor calculado anteriormente (Diversidad específica de Shannon) y la diversidad máxima ( $D_{\text{máx}}$ ) es el logaritmo natural de la riqueza observada.

**Dominancia (D):** índice de dominancia simple de Berger-Parker, proporción de la especie más abundante respecto del número de parásitos total de la muestra.

$$D = N_{\text{máx}}/N_t$$

$N_{\text{máx}}$  = número de individuos de la especie más abundante

$N_t$  = Abundancia total

El valor es alto cuando predomina una o pocas especies dentro de la comunidad. Es lo opuesto a diversidad.



**Curva de acumulación de especies:** determina la riqueza parasitaria esperada para los hospedadores estudiados y es útil para verificar la eficiencia del muestreo. Para ello se utilizaron 2 estimadores no paramétricos de la riqueza de especies para evaluar el número de nuevas especies a partir de las especies ya detectadas en el muestreo. El estimador Chao1 se basa en la abundancia o en la incidencia de las especies raras que proporcionan la mayor información que no estaría siendo detectada en la muestra general. El método Jackknife está basado en datos de presencia/ausencia y realiza una estimación más precisa por iteración (recombina los datos omitiendo una muestra alternadamente en cada iteración). Se eliminó el posible efecto del orden en el que se añaden las muestras a la curva mediante un re-muestreo aleatorio de 999 permutaciones en el conjunto de unidades de muestreo de cada especie hospedadora y para cada ruta migratoria. Las curvas fueron realizadas mediante el programa PRIMER6.

**Distribución de frecuencias:** Para caracterizar la distribución de las especies parasitas en una población hospedadora se siguió el protocolo descrito por Bush y Holmes (1986), quienes utilizaron la prevalencia (P) para representar la dispersión a nivel regional, y la intensidad para representar la abundancia a nivel local. Ellos testearon la correlación positiva entre prevalencia e intensidad media y examinaron los modos de distribución. En base a este criterio, identificaron un patrón trimodal. Luego asignaron las especies a tres categorías según ese patrón:

- **especies centrales:** son regionalmente comunes y localmente abundantes, es decir, parasitan a la mayoría de los hospedadores (altas prevalencias) y se encuentran en altas abundancias.
- **especies secundarias:** son poco comunes (prevalencias intermedias) y no son particularmente abundantes.
- **especies satélites:** son regionalmente poco comunes y localmente raras. Parasitan pocos hospedadores (prevalencias bajas) y se encuentran en bajas abundancias.

Esta trimodalidad se representa gráficamente mediante un histograma de barras o mediante un gráfico de correlación. En este trabajo se siguió el criterio de corte utilizado en Leite et. al. (2018) donde define numéricamente a las especies centrales como aquellas encontradas en el 66% o más de los hospedadores; las secundarias encontradas entre el 33% y el 65% de los hospedadores y las especies satélites en menos del 33% de los hospedadores.

Todos los análisis en este nivel fueron realizados usando RStudio versión 1.1.442 utilizando los paquetes readxl, dplyr y ggplot2 (RStudio Team, 2016).

**Similitud cualitativa de Jaccard:** entre comunidades componentes del playérito unicolor (CB) y el playerito de rabadilla blanca (CF).

$$J = c / a + b - c$$

a = número de especies presentes en la comunidad componente de CB

b = número de especies presentes en la comunidad componente CF

c = número de especies presentes tanto en CB como en CF

**Similitud cuantitativa de Sørensen** (entre comunidades componentes CB y CF): otorga más importancia a la doble presencia

$$C_{ss} = 2C / SCB + SCF$$

C = especies comunes a ambas comunidades componentes

SCB y SCF = número de especies presentes (riqueza específica) en la comunidad componente CB (SCB) y en la comunidad componente CF (SCF).

Todos los análisis en este nivel fueron realizados usando RStudio versión 1.1.442 utilizando los paquetes readxl, dplyr y ggplot2 (RStudio Team, 2016).

### **Análisis a nivel de infracomunidad**

En el nivel más bajo y la escala más pequeña de análisis se define la **infracomunidad**, que comprende a todos los individuos de diferentes especies parásitas (infrapoblaciones) dentro de un único individuo hospedador. Este análisis proporciona una visión acotada en el tiempo ya que las infracomunidades son de corta duración y su vida máxima es la del hospedador. Durante ese tiempo, las infracomunidades están en constante intercambio, debido a la adquisición de nuevos individuos parásitos (de la misma o de diferentes especies) y a la muerte de los viejos. A este nivel pueden analizarse el hábitat de cada especie parásita (nicho efectivo y/o realizado), las relaciones inter e intraespecíficas, la afinidad entre especies parásitas. Así, la similitud entre las infracomunidades dependerá del grupo etario

de pertenencia, del sexo, del estado inmunológico del hospedador y de las presas consumidas en la dieta.

El análisis de diferentes hospedadores de la misma población permite el censo de varias infracomunidades (réplicas), a partir del análisis de los siguientes descriptores:

**Número total de parásitos (N):** número total de individuos parásitos en cada hospedador.

**Riqueza específica (S):** Es el número de especies que existen dentro de las infracomunidades, existiendo un valor más frecuente y un rango de riquezas mínimo y máximo

**Diversidad específica (HB):** Describe la composición de especies de la infracomunidad en función de la riqueza y la equitabilidad (abundancia relativa de las especies). Se calculó el índice de diversidad de Brillouin, el que se aplica para comunidades censadas en su totalidad:

$$HB = \ln N! - \sum \ln n_i! / N$$

Raramente excede el valor de 4.5

**Equitabilidad (E):** es una medida de cuán distintas son las abundancias de las especies en una comunidad. Una comunidad es equitativa cuando cada una de las poblaciones que la componen tiene la misma abundancia (Magurran y Gill, 2011):

$$E = H/D_{\text{máx}}$$

Donde H: Diversidad real u observada y  $D_{\text{máx}}$ : Diversidad máxima

0= no equitativa, 1= equitativa

**Dominancia (D):** proporción de la/s especie/s más abundante/s respecto del número total de parásitos en la muestra. Es una medida de cuánto una o más especies dominan numéricamente la comunidad. La dominancia es una característica común de la mayoría de las comunidades. Se utilizó la medida de dominancia relativa de Berger-Parker (Magurran y Gill, 2011):

$$D = N_{\text{máx}}/N_t$$

$N_{\text{máx}}$ = número de individuos de la especie más abundante

$N_t$ = Abundancia total

Para comprobar si los valores observados de los índices indicados anteriormente son significativamente distintos entre las especies de aves se utilizaron las correspondientes pruebas estadísticas de diferencias entre grupos (test de “t” o de permutación de Fisher-Pitman).

Se evaluó la similitud entre infracomunidades según la composición de especies. Para ello se calculó la **similitud cualitativa de Jaccard** (entre pares de infracomunidades) basado en presencias y ausencias. Este índice compara el número de especies compartidas con el número total de especies en ambas infracomunidades (excluye las dobles ausencias) (Magurran y Gill, 2011):

$$J = c / a + b - c$$

a = número de especies presentes en la infracomunidad A

b = número de especies presentes en la infracomunidad B

c = número de especies presentes tanto en A como en B

Por otra parte se evaluó la similitud **cuantitativa de Sørensen**. Este índice compara el número de especies compartidas con la media de especies en una única infracomunidad, e indica la proporción de especies compartidas en cada infracomunidad. Es una medida de superposición de especies, es decir, si las dos infracomunidades tienen el mismo número de especies este índice arroja la proporción de especies compartidas en cada infracomunidad (Magurran y Gill, 2011):

$$CN = 2jN / (aN + bN)$$

jN: suma de las abundancias más bajas registradas en las especies comunes a las infracomunidades a y b

aN= número total de individuos en la infracomunidad a

bN= número total de individuos en la infracomunidad b

Todos los análisis en este nivel fueron realizados utilizando los paquetes readxl y Rmpfr (RStudio Team, versión 1.1.442, 2016).

### **Análisis SIMPER de disimilitud/similitud porcentual**

Este análisis permitió identificar aquellas especies que más contribuyeron a la disimilitud en la composición de especies parásitas, cuando se comparó entre espe-

cies hospedadoras (es decir, entre las comunidades componentes), y aquellas especies que más contribuyeron a la similitud cuando se analizó dentro de cada especie hospedadora (es decir, entre las infracomunidades). Las especies fueron analizadas en orden decreciente de importancia en su contribución al promedio de la similitud entre comunidades hasta alcanzar el 90% de la similitud acumulada (Clarke y Gorley 2001). Para ello a partir de una tabla de abundancia de hospedadores vs. parásitos se transformaron los datos con el algoritmo  $\log(x+1)$ , luego se aplicó el índice de Similitud de Bray Curtis y se obtuvo una matriz de similitud, y a partir de esta matriz de similitud se realizó el análisis SIMPER utilizando el programa PRIMER6 (Clarke & Gorley 2006).

### Análisis ecológicos de las poblaciones parásitas

A nivel poblacional, en el estudio de parásitos también se han definido diferentes niveles de análisis. El término **población componente** se utiliza para describir a todos los individuos de una especie parásita que ocurren en una población hospedadora determinada. Una **infrapoblación** se entiende como todos los individuos de una misma especie parásita hallados dentro de un único individuo hospedador (Bush et al., 1997; Poulin, 2004). En este estudio se realizaron análisis a nivel de infrapoblación y población componente.

Se analizó la distribución de las poblaciones parásitas en el seno de las poblaciones hospedadoras.

Las poblaciones parásitas se distribuyen generalmente siguiendo un modelo ecológico de agregación dentro de sus hospedadores, lo cual explica que su abundancia sea usualmente sobredispersa, contagiosa o agregada. Este tipo de distribución parasitaria se ajusta mejor a un modelo de distribución binomial negativa es decir que, una gran cantidad de hospedadores alberga un número bajo de parásitos mientras que un gran número de parásitos se concentran en pocos hospedadores (Morales y Pino, 1987). Para confirmar el tipo de distribución de las poblaciones parásitas halladas dentro de la población hospedadora se calcularon los siguientes coeficientes e índices:

**Coefficiente de distribución (CD):** establece el tipo de distribución de las frecuencias observadas de cada especie parásita en el hospedador (uniforme, al azar o agregada):

$$CD: S^2 / \bar{x}$$

La agregación es definida por la magnitud de la diferencia entre la varianza ( $S^2$ ) y la media ( $\bar{x}$ ) de la población. En el caso de una distribución agregada, la relación entre el número medio de parásitos por hospedador y la varianza tendrá un valor mayor que 1. En distribuciones al azar será igual a 0 y en distribuciones uniformes será menor que 1 (Morales y Pino, 1987).

**Coefficiente de agregación (k)** evalúa el grado de contagio de una especie parásita en una población de hospedadores. El valor de este índice indica que cuanto menor sea el valor de k, más contagiosa será la disposición espacial de los individuos.

$$K = \frac{\bar{x}}{S^2 - \bar{x}}$$

$K \sim 8$ : poblaciones con dispersión espacial al azar

$K < 8$  poblaciones sobredispersadas

$K (-)$  disposición normal

**Índice de dispersión de Morisita ( $I_s$ ):** Este índice permite establecer el grado de contagio de una población parásita en la población hospedadora. Sus valores fluctúan entre 1 y -1 y es independiente del tamaño de la muestra y de la densidad de la población (Morales y Pino, 1987):

$$I_s = \frac{N * \sum x^2 - \sum x}{(\sum x)^2 - \sum x}$$

$N$  = número de animales examinados

$\sum x$  = sumatoria del número de parásitos de una especie en la muestra examinada

$I_s = 1$  distribuciones aleatorias

$I_s (-)$  para distribuciones normales

$I_s > 1$  distribuciones agregadas

Se estudió la dinámica de las poblaciones parásitas a partir de los índices parasitológicos clásicos detallados a continuación (Bush et al. 1997):



**Prevalencia (P):** número de hospedadores parasitados por una especie parásita determinada sobre el total de hospedadores examinados. Se expresa en porcentaje. Este dato se toma como presencia–ausencia de parásitos en la muestra de hospedadores.

**Intensidad (I):** es el número de individuos de una especie parásita hallados en un único hospedador parasitado. **Intensidad media (IM):** es el número total de parásitos de una especie determinada hallados sobre el total de hospedadores parasitados.

**Abundancia (A):** es el número de individuos parásitos de una especie determinada en un individuo hospedador (a diferencia de la intensidad se incluye tanto a infestados como no infestados). **Abundancia media (AM):** número de individuos parásitos sobre el número de hospedadores analizados.

La distribución de las especies dentro del hospedador se analizó a partir de:

- La identificación de los sitios precisos de fijación de cada especie parásita dentro de cada individuo hospedador.

- El cálculo del índice de amplitud de nicho de Levin (Simková et al., 2000) definido como:

$$B = \frac{\bar{x}}{S^2 - \bar{x}}$$

Donde  $p_j$  = proporción de individuos de una especie en el sector  $j$ .

Para estandarizar este índice y obtener valores en una escala entre 0 y 1 se aplicó la fórmula:

$$BA = B - 1/N - 1$$

Donde  $N$  = número de sectores de intestino

Los valores más cercanos a 1 indican mayor amplitud de nicho, mientras que los valores cercanos a 0 evidencian nichos más restringidos.

El índice de Levin se realizó solo para aquellas especies ubicadas en los intestinos, debido a que allí se encontraron la mayoría de las especies parásitas y en intensidades suficientes para permitir el análisis.

Todos los análisis en este nivel fueron realizados utilizando el paquete readxl (RStudio Team, versión 1.1.442, 2016)

## Interacciones parasitarias

La coexistencia de diferentes poblaciones dentro de una comunidad de parásitos suele estudiarse para explicar las posibles interacciones entre las especies que la conforman, también para determinar si la coexistencia influye en la segregación entre ellas y, en la especialización en cuanto a los sitios de fijación dentro del hospedador (Simková et al., 2000). Una comunidad es un continuo entre interacciones y no interacciones entre poblaciones. La existencia de estas interacciones depende de la disponibilidad de nicho. Se ha propuesto que la interacción entre especies parásitas puede conducir a la exclusión de alguna de ellas, sin embargo, hay varias maneras en que las especies pueden coexistir, por ejemplo, mediante la reducción de la competencia utilizando los recursos de manera fragmentada (Morand et al., 1999). En los extremos del continuo podemos encontrar comunidades saturadas, con gran cantidad de especies (o muy diversas), dispersas en el espacio del recurso, respondiendo a la presencia de otros individuos; o comunidades insaturadas (o aislacionistas) en las cuales las especies resultan en poblaciones pequeñas con reducida probabilidad de interacciones entre sí (Holmes y Price, 1986; Simková et al., 2000). Las interacciones interespecíficas modifican el nicho fundamental de las poblaciones involucradas, influyen en su abundancia relativa y en su distribución. En ecología existe un modelo denominado “nulo” que es útil como referencia para comparar los patrones de interacción entre especies dentro de las comunidades que se observan en la naturaleza. Este modelo supone que las interacciones entre las especies no tienen una influencia significativa en la estructura de la comunidad y que la presencia y abundancia de éstas son el resultado de respuestas independientes al ambiente físico donde se encuentran (Smith y Smith, 2007).

Para evaluar si las interacciones entre las especies no generan una influencia significativa en la estructura de la comunidad se evaluó la respuesta poblacional de una especie cuando se halla sola en una porción del intestino y cuando está acompañada por otras especies.

### a) Evaluación de interacciones parasitarias

- i. se comparó la distribución de cada especie en infecciones mono-específicas y en presencia de otras especies, para evaluar posibles interacciones interespecíficas.
- ii. Se analizó la distribución de cada infrapoblación en situaciones de baja y alta densidad, para evaluar posibles interacciones intraespecíficas.

Si la distribución de una población con infección mono-específica no difiere en presencia de otras especies, se puede suponer que no existe interacción entre ellas.

iii. Evaluación del grado de solapamiento entre pares de especies:

Se denomina solapamiento de nicho cuando dos o más organismos utilizan una porción del mismo recurso al mismo tiempo. Este concepto supone que la cantidad de solapamiento es proporcional al grado de competencia por ese recurso (Smith y Smith, 2007). La superposición de nicho fue estimada utilizando el Índice de solapamiento de nicho de Renkonen (Simková et al., 2000)

$$R_{ij} = 1 - \left\{ \left( \sum_a |p_{ia} - p_{ja}| \right) / 2 \right\}$$

Donde  $p_{ia}$  es la proporción de individuos de la especie k en el sector a.

Y  $p_{ja}$  es la proporción de individuos de la especie j en el sector a.

El valor fluctúa de 0 a 1, siendo  $R_{ij}$  cercano a 1 cuanto mayor es el solapamiento de nicho.

En parasitología el tipo de modelo de heterogeneidad espacio-temporal para explicar la coexistencia de especies más utilizado es el “modelo de agregación de la coexistencia”, y propone que la existencia de una o más especies puede ser favorecida al reducir la intensidad general de la competencia mediante la utilización agregada de recursos particionados, por ejemplo, porciones del intestino. Este modelo postula que, si las especies se distribuyen de manera tal que la agregación interespecífica se reduce en relación con la agregación intraespecífica, entonces se facilita la coexistencia de especies. Para probar esto hay que verificar que la agregación intraespecífica exceda la agregación interespecífica (Simková et al., 2000):

b) Nivel de agregación intraespecífica:

Se midió la agregación intraespecífica como el aumento proporcional en el número de conespecíficos con los cuales un individuo al azar dentro de la población debe competir (Morand et al., 1999):

$$J_1 = \frac{\sum_i^P \frac{n_{1i}(n_{1i}-1)}{m_1} - m_1}{m_1} = \frac{V_1}{m_1} - 1$$

Donde  $n_{1i}$  = número de individuos en el sitio i (P es el número de porción del intestino),  $m_1$ =media de la especie 1 y  $V_1$ = varianza de la especie 1.

Un valor de  $J = 0$  indica que los individuos están distribuidos al azar dentro del hospedador, mientras que un valor de  $J > 0$  indica que existe un incremento en el nivel de agregación esperada en comparación con una distribución al azar.

c) Nivel de agregación interespecífica

Se midió la agregación interespecífica como el aumento proporcional del número de competidores de especies distintas en relación con una distribución al azar (Morand et al., 1999):

$$C_{12} = \frac{\sum_{Pi=1} \frac{n_{1i}n_{2i}}{m_1 P} - m_2}{m_2} = \frac{C_{ov12}}{m_1 m_2}$$

Donde  $C_{ov12}$  = es la covarianza entre un par de especies,  $m_1$ =media de la especie 1,  $m_2$ =media de la especie 2.

Cuando  $C_{12} > 0$  las dos especies están asociadas positivamente, cuando  $C_{12} < 0$  están asociadas negativamente.

La reducción de competencia causada por agregación intraespecífica o la fuerza relativa de la competencia intraespecífica versus la agregación interespecífica para un par de especies se calculó a partir de:

$$A_{12} = \frac{(J_1+1)(J_2+1)}{(C_{12}+1)^2}$$

Si  $A > 1$ , la agregación intraespecífica es más fuerte que la agregación interespecífica.

Todos los análisis en este nivel fueron realizados usando RStudio versión 1.1.442 utilizando los paquetes readxl, dplyr, tidyr y ggplot2 (RStudio Team, 2016).

### **Análisis de comunidades por tipo de ambiente**

Se analizaron las comunidades de parásitos de hospedadores provenientes de ambientes continentales por un lado, y de ambientes marinos por el otro. Se evaluó la prevalencia de parasitismo en general, la prevalencia, abundancia e intensidad media de cada grupo parásito, riqueza, diversidad de Shannon, equitabilidad y do-

minancia para cada tipo de ambiente. Se confeccionó una curva de acumulación de especies, se evaluó la similitud de las comunidades parásitas y se realizó el análisis SIMPER de similitud/disimilitud porcentual entre hospedadores provenientes de cada tipo de ambiente.

## 4.2 RESULTADOS

A partir de esta sección y por una cuestión práctica se referirá al playerito unicolor como CB y al playerito de rabadilla blanca como CF.

Para ambas especies hospedadoras los adultos de las 3 especies del género *Nadejdolepis* en los análisis estadísticos fueron tratadas en conjunto debido a dificultades en su diferenciación bajo lupa.

### Análisis a nivel de comunidades componentes

De las noventa y cuatro aves examinadas (44 CB y 50 CF) setenta y siete estuvieron parasitadas (P total de parasitismo= 82%). La prevalencia total fue mayor en CB (100%) que en CF (66%) (p valor= 0, 000062) (Fig. 4.2.1)

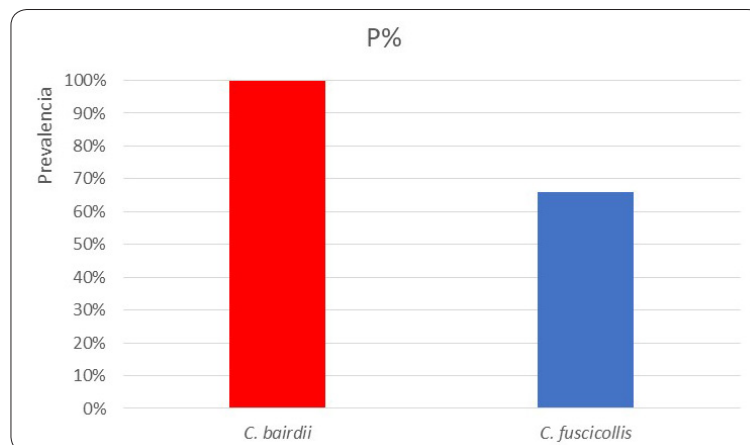


Fig. 4.2.1. Prevalencia total de parasitismo en cada especie hospedadora.

Se hallaron en total 3129 parásitos, correspondientes a los 4 grandes grupos de helmintos: cestodes, digeneos, nematodos y acantocéfalos, los cuales se distribuyeron en el esófago, el estómago muscular, el estómago glandular, el intestino, los ciegos intestinales, la cloaca y el páncreas.

En la tabla 4.2.1 y la figura 4.2.2 se observan la representatividad de los grandes grupos parásitos en ambas especies hospedadoras. El grupo más prevalente en ambas especies hospedadoras fue el de los cestodes, seguido por el de los nematodos. Los cestodes también fueron los más numerosos en ambas comunidades.

Especie hospedadora	Cestodes			Digeneos			Nematodos			Acantocefalos		
	P%	A	IM	P%	A	IM	P%	A	IM	P%	A	IM
CB	84	1471	39.8	52	811	35	61	499	18	27	30	2.5
CF	44	148	7	14	76	9	26	78	6	10	13	3

Tabla 4.2.1: Prevalencia (P%), Abundancia (A) e Intensidad media (IM) de cada grupo parásito para ambas especies hospedadoras.

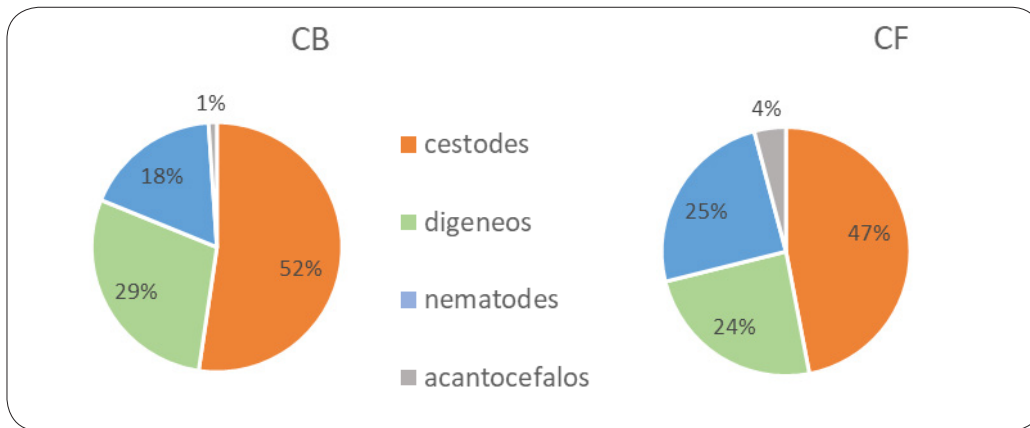


Fig. 4.2.2. Proporción de cada grupo parásito en cada comunidad componente.

La riqueza total relevada fue de 26 taxones endoparásitos. La mayor riqueza se observó en CB con 24 taxa, mientras que en CF la riqueza fue de 17.

En el total de CB examinados se colectaron 2811 helmintos parásitos, la mayoría en estadio adulto. Se hallaron 8 especies de cestodes: *Echinocotyle* sp., *Nadejdolepis* sp. 2, *Nadejdolepis* sp. 3, *Microsomacanthus* sp., *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *Kowalewskiella* *cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp. 1, Cestode gen. sp. indet.; 10 especies de digeneos: *Echinoparyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus* sp., *Maritrema* *formicae*, *Maritrema* *pichi* sp. nov., *Odhneria* *odhneri*, *Levinseniella* *cruzi*, *Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp.; 4 especies de nematodos: *Echinuria* *skrjabiniensis*, *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., y 2 de acantocéfalos *Arhythmorhynchus* *comptus*, *Profilicollis* sp.

En el total de los CF examinados se colectaron un total de 318 helmintos la mayoría de estadio adulto. Se registraron 6 especies de cestodes: *Nadejdolepis* sp. 1, *Microsomacanthus* sp., *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *Kowalewskiella* *cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp. 2, Cestode gen. sp. indet.; 5 de digeneos: *Echinoparyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus* *ralli*, *Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp.; 4 especies de nematodos: *Echinuria* *skrjabiniensis*, *Tetrameres* sp., *Strongyloides* sp., *Eucoleus* sp., y 2 de acantocéfalos: *Arhythmorhynchus* *comptus*, *Profilicollis* sp.

Los valores de riqueza, diversidad de Shannon, equitabilidad y dominancia se indican en la tabla 4.2.2. La diversidad de ambas comunidades componentes fue



similar, obteniéndose un valor medio del índice de Shannon, que fue levemente inferior en CB. La equitabilidad fue alta, indicando que las especies se encuentran uniformemente representadas en la comunidad. Los bajos valores de dominancia indican que no hubo ninguna especie que predomine sobre el resto en ninguna de las comunidades componentes.

	CB	CF
Riqueza Específica	24	17
Diversidad Específica- Shannon	2,16	2,25
Equitabilidad	0,7	0,8
Dominancia	0,33	0,22

Tabla 4.2.2. Valores de Riqueza, diversidad de Shannon, equitabilidad y dominancia parásita para cada especie hospedadora

### Curva de acumulación de especies

La curva de acumulación de especies en CB muestra una tendencia a estabilizarse por encima de los 24 hospedadores examinados (Riqueza observada) (Fig. 4.2.3). A ese nivel se espera encontrar la riqueza máxima de especies parásitas ( $S=24$ ), esto se puede confirmar partir de los valores de riqueza esperada arrojados por los estimadores  $Chao1=22$  especies y  $Jackknife1=24$ . Por esto se sugiere que el inventario observado es fiable.

En el caso de CF, la curva no muestra una clara tendencia a estabilizarse, con lo que se podría inferir que no se ha alcanzado la riqueza máxima de especies parásitas para esta población de hospedadores. Esto coincide con los valores de riqueza esperada arrojados por el estimador  $Chao1=20$  especies y para  $Jackknife1=23$ , mientras que el valor observado fue de 17 especies (Fig. 4.2.4).

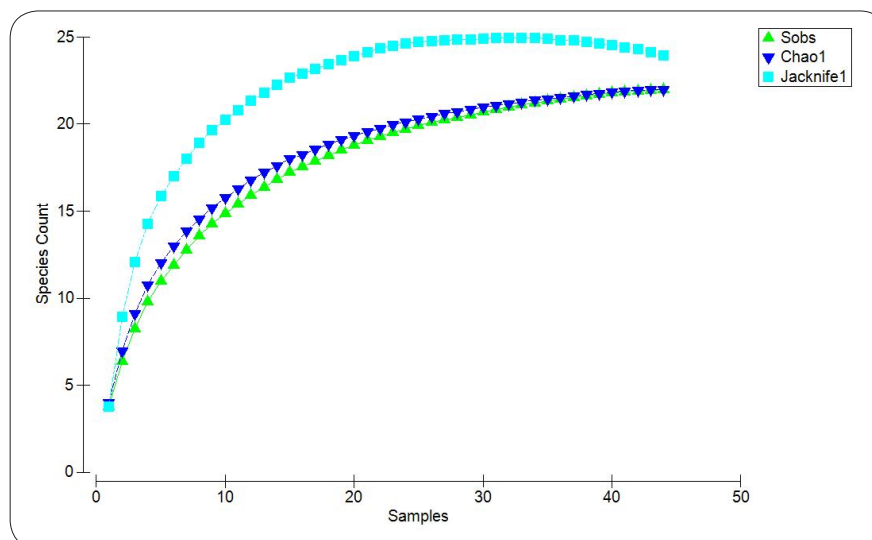


Figura. 4.2.3. Curva de acumulación de especies de CB. En triángulos verdes la riqueza observada (Sobs), en azul la curva estimada por el índice Chao1 y en celeste por el estimador Jackknife1.

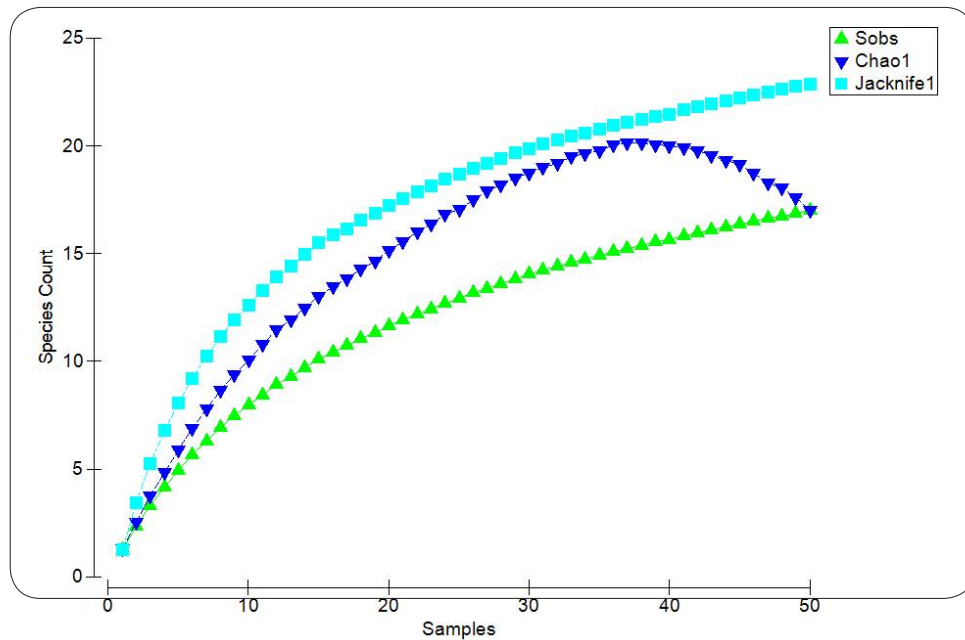


Figura. 4.2.4. Curva de acumulación de especies de CF. En triángulos verdes la riqueza observada (Sobs), en azul la curva estimada por el índice Chao1 y en celeste por el estimador Jackknife1.

### Distribución de frecuencias

La distribución de intensidades medias respecto de las prevalencias en la comunidad componente de CB muestra que no existen especies que alcancen valores elevados en estos dos parámetros. Sin embargo, a partir de las prevalencias se puede determinar la conformación de 2 grupos: aquellas especies con prevalencias menores de 33% (satélites): *Nadejdolepis* sp. 2, *Nadejdolepis* sp. 3, *Microsomacanthus* sp., *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*, *K. cingulifera*, *Trichocephaloidis* sp. 1, Cestode gen. sp. indet., *Echinoparyphium* sp., *Brachylecithum* sp., *Notocotylus* sp., *M. formicae*, *Maritrema* sp. nov., *O. odhneri*, *L. cruzi*, *Parorchis* sp. nov., *Plagiorchis* sp., *E. skrjabiniensis*, *Tetrameres* sp., *Eucoleus* sp., *A. comptus* y *Profilicollis* sp.; y aquellas con prevalencias entre 33 y 65% (secundarias): *Echinocotyle* sp. y *Strongyloides* sp. (Fig. 4.2.5).

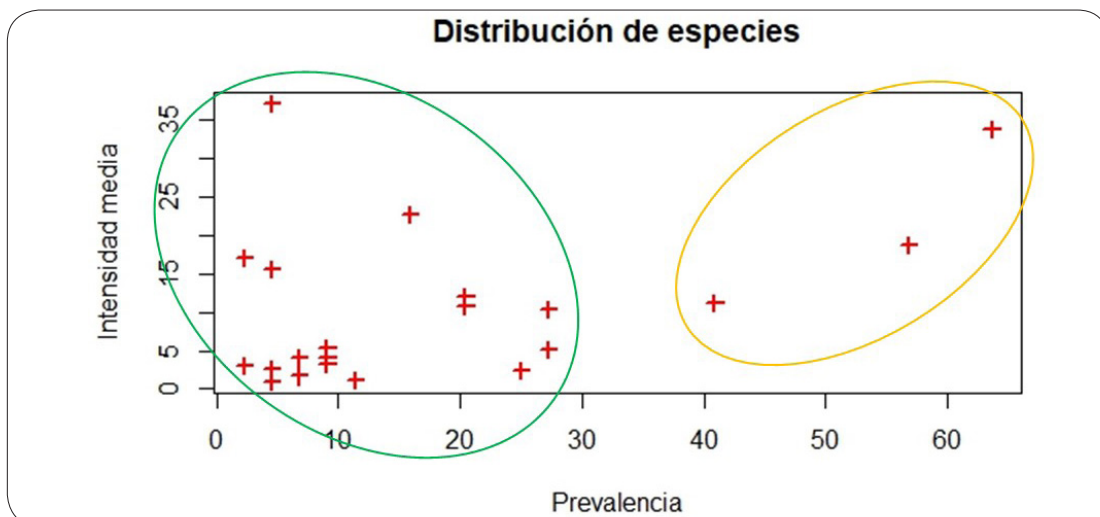


Figura 4.2.5. Distribución de frecuencias de las especies parásitas de CB. El ovalo verde agrupa las especies satélites y el ovalo amarillo las especies secundarias.

Del mismo modo, todas las especies parásitas halladas en la comunidad componente de CF presentaron intensidades medias muy bajas. A partir de las prevalencias se puede determinar la conformación de un único grupo de especies con prevalencias menores al 33% (satélites) (Fig. 4.2.6).

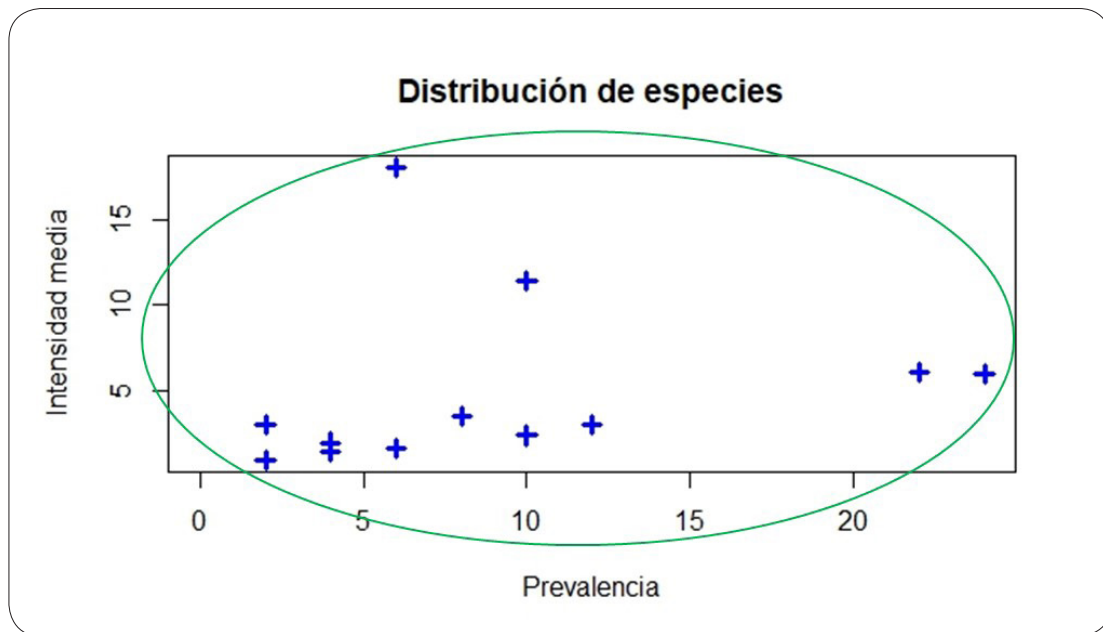


Figura 4.2.6. Distribución de frecuencias de los helmintos de CF. El ovalo verde indica la conformación de un solo grupo de especies satélites.

### Similitud de las comunidades componentes

El valor promedio de la similitud cualitativa de Jaccard entre ambas comunidades componentes fue de 0,6 y el de similitud cuantitativa de Sørensen fue de 0,75.

### Análisis SIMPER de disimilitud porcentual

Las especies que contribuyen a la disimilitud entre ambas comunidades componentes se detallan en la tabla 4.2.3. Las primeras 8 especies detalladas contribuyeron al 70% de la disimilitud entre ambas comunidades componentes (recuadro en verde en la tabla).

Especies	CB	CF			
	Av.Abund	Av.Abund	Contrib%	Cum.%	
<i>Echinocotyle</i> sp.		3,22	0	21,31	21,31
<i>Strongyloides</i> sp.		1,89	0,08	14,6	35,92
<i>Nadejdolepis</i> spp.		1	0,47	9,69	45,61
<i>Plagiorchis</i> sp.		0,56	0,14	7,1	52,71
Cestode gen. sp. indet.		0,18	0,53	6,32	59,02
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>		0,36	0,14	4,51	63,54
<i>Aploparaksis</i> (A.) <i>brachyphallos</i>		0,79	0,02	4,23	67,76
<i>Maritrema formicae</i>		0,67	0	4,17	71,93
<i>Kowalewskiella cingulifera</i>		0,55	0,06	4,14	76,07
<i>Trichocephaloidis sp1</i>		0,55	0	3	79,06
<i>Echinuria skrjabiniensis</i>		0,16	0,2	2,76	81,82
<i>Notocotyllus ralli</i>		0,05	0,32	2,67	84,49
<i>Tetrameres</i> sp.		0,09	0,2	2,48	86,97
<i>Parorchis</i> sp. nov.		0,12	0,05	2,33	89,3
<i>Notocotyllus</i> sp.		0,07	0	2,21	91,51

Tabla 4.2.3. Valores promedio (Av. Abund.), contribución porcentual (Contrib) y contribución porcentual acumulada (Cum) de las especies que contribuyen a la disimilitud entre las comunidades componentes de CB y CF.

### **Análisis a nivel de infracomunidad**

Los valores de diversidad (HB), equitabilidad (E), número total de parásitos (N), riqueza (S) y dominancia (D) calculados para las infracomunidades de cada especie hospedadora se indican en la tabla 4.2.4.

El análisis de las infracomunidades permitió determinar que la diversidad de las infracomunidades fue baja, alcanzando valores superiores a 1 sólo en el 23% de los casos. En el 38% de las infracomunidades se observó una equitatividad elevada (mayor o igual a 0,6). La abundancia de las infracomunidades fue en general baja. La riqueza de especies parásitas en CB varió entre 1 y 10, siendo las más frecuente las infracomunidades constituidas por 3 especies (Fig. 4.2.7). El 69% de las infracomunidades estuvo compuesta por entre 3 y 10 especies parásitas, y sólo el 31% de los CB estuvieron parasitados por 1 o 2 especies. Los valores de dominancia variaron entre 1 y 3,27 siendo 1 el valor más frecuente.

En promedio la diversidad de CF fue menor que la de CB. La equitatividad fue muy baja, siendo mayor o igual a 0,6 solo en un 6% de los casos (para el 62% de las infracomunidades la equitabilidad dio un valor nulo ya que presentaron riqueza 0 o 1). Las abundancias parasitarias fueron muy bajas, y sólo en el 10% de las infracomunidades la abundancia fue mayor a 20.

La riqueza en CF varió entre 1 y 6, aunque 35% de los CF no estuvieron parasitados (riqueza 0) (Fig. 4.2.7). El 58% de las infracomunidades presentó 1 o 2 especies parásitas, y solo el 8% de los hospedadores estuvo parasitado por entre 3 y 6 especies.

Se observaron diferencias significativas entre especies para los indicadores diversidad (p valor 3,41E-06), abundancia (p valor 2,2E-16), riqueza (p valor 2,2E-16) y dominancia (p valor 0,01158926). No se encontraron diferencias entre especies estadísticamente significativas en el parámetro equitatividad.

	HB	E	N	S	D
<b>CB</b>					
media	0,65	0,56	63,89	3,75	1,65
min	0,00	0,16	1,00	1,00	1,00
max	1,48	0,89	415,00	10,00	3,27
moda	0,00	0,66	5,00	3,00	1,00
<b>CF</b>					
Media	0,25	0,49	6,30	1,22	1,34
min	0,00	0,19	0,00	0,00	1,00
max	1,18	0,66	58,00	6,00	3,00
moda	0,00	0,48	0,00	0,00	1,00

Tabla 4.2.4. Valores de diversidad (HB), equitatividad (E), abundancia (N), riqueza (S) y dominancia (D) de las infracomunidades de CB y CF.

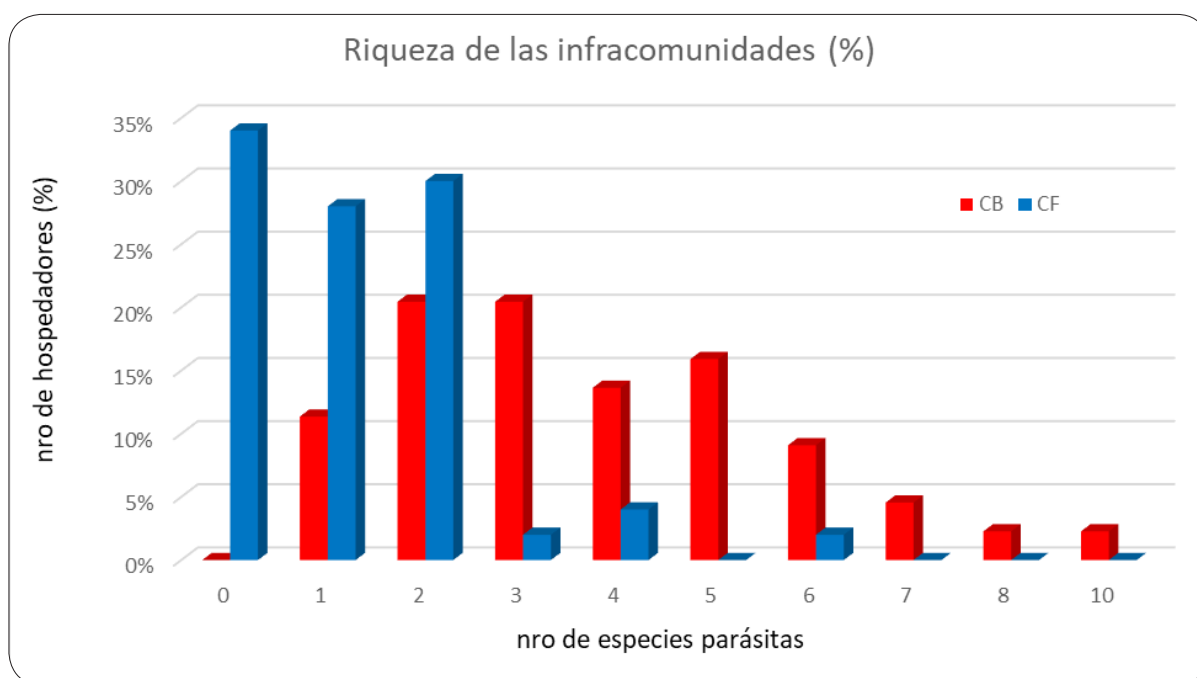


Fig. 4.2.7. Riqueza de las infracomunidades de helmintos de CB y CF

### Similitud entre infracomunidades

Los resultados obtenidos a partir del análisis de similitud de Jaccard para CB se brindan en la figura 4.2.8. Los valores variaron de 0 a 0,75, y sólo el 6% de estos valores estuvo por encima de 0,5 (valor medio del índice de Jaccard). Ninguno alcanzó el máximo valor posible del coeficiente.

Del mismo modo, los valores del índice de Similitud de Sørensen fueron bajos, y sólo el 5% de las comparaciones mostraron un valor por encima de 0,5 (Fig. 4.2.9).

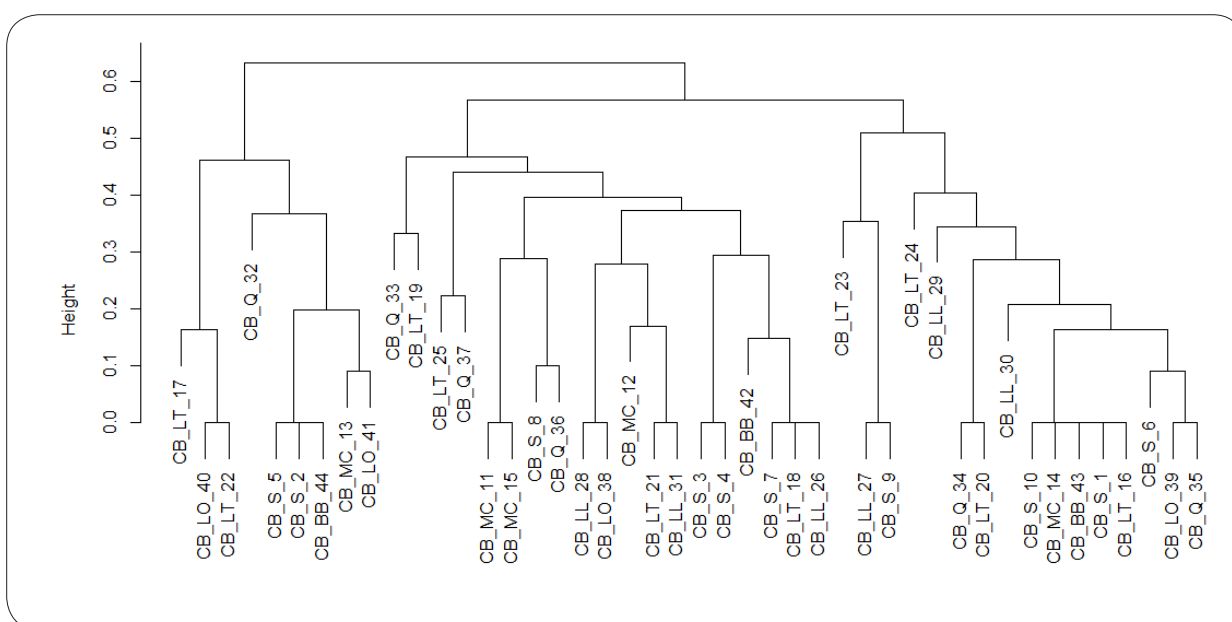


Fig. 4.2.8. Similitud cualitativa de Jaccard para CB en los diferentes sitios de estudio: LL=Laguna Leleque, LT=Laguna toro, LO=Laguna del ornitólogo, Q= Quichaura, S=Sarmiento, MC=Ea. Ma. Cristina, BB= Bahía Bustamante.

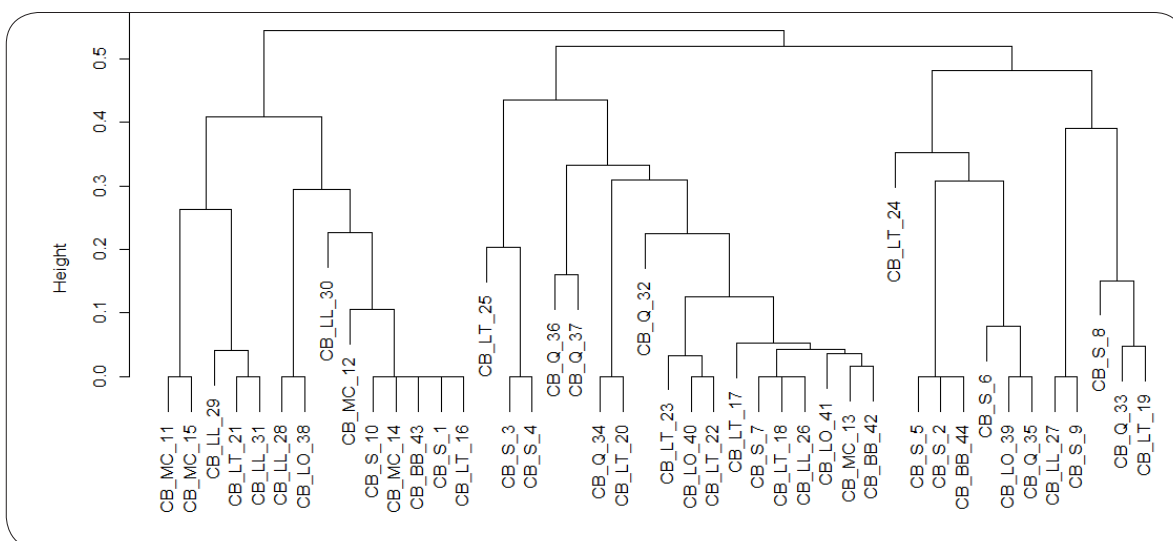


Fig. 4.2.9. Similitud cuantitativa de Sørensen para CB en los diferentes sitios de estudio: LL=Laguna Leleque, LT=Laguna toro, LO=Laguna del ornitólogo, Q= Quichaura, S=Sarmiento, MC=Ea. Ma. Cristina, BB= Bahía Bustamante.



Por su parte, los resultados obtenidos a partir del análisis de similitud de Jaccard para CF se brindan en la figura 4.2.10. Los valores variaron de 0 a 1. Menos del 1% de estos valores estuvo por encima del 0,5 y solo el 16% estuvo entre 0,1 y 0,33. En el 75% de las comparaciones no se observó similitud alguna.

De igual modo, los valores del índice de Similitud de Sørensen fueron muy bajos, variando entre 0-0,8, aunque en la mayoría de los casos no se observó similitud alguna. Sólo el 3% de los valores estuvo por encima de 0,5 (Fig. 4.2.11).

La baja similitud observada entre las infracomunidades determinó que no se definan grupos en el dendograma.

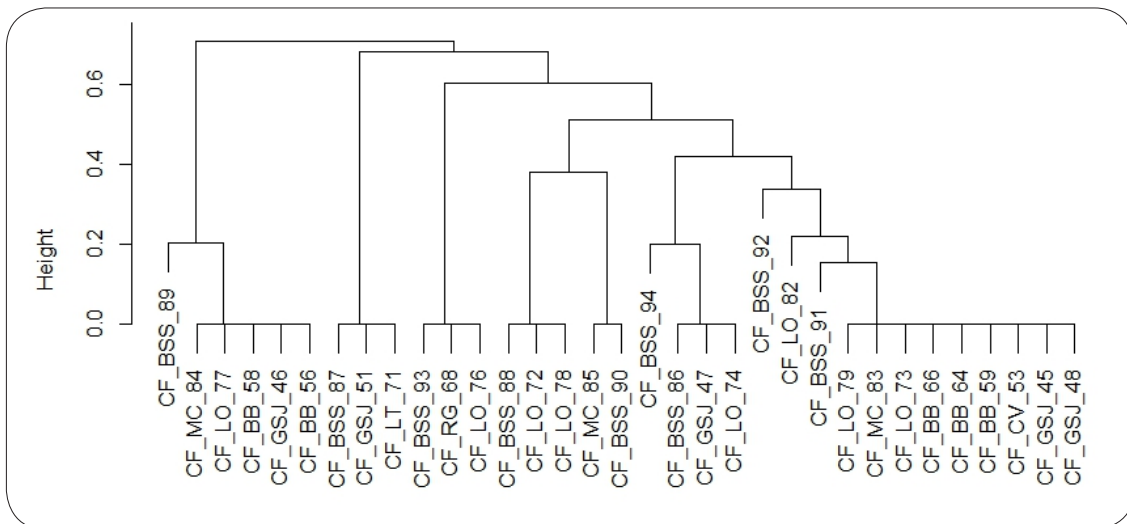


Fig. 4.2.10. Similitud cualitativa de Jaccard para CF. En los nombres de los hospedadores CV= Caleta Valdés, GSJ= Golfo San José, LT=Laguna toro, LO=Laguna del ornitólogo, MC=Ea. Ma. Cristina, BB= Bahía Bustamante, BSS= Bahía San Sebastián, RG= Río Gallegos.

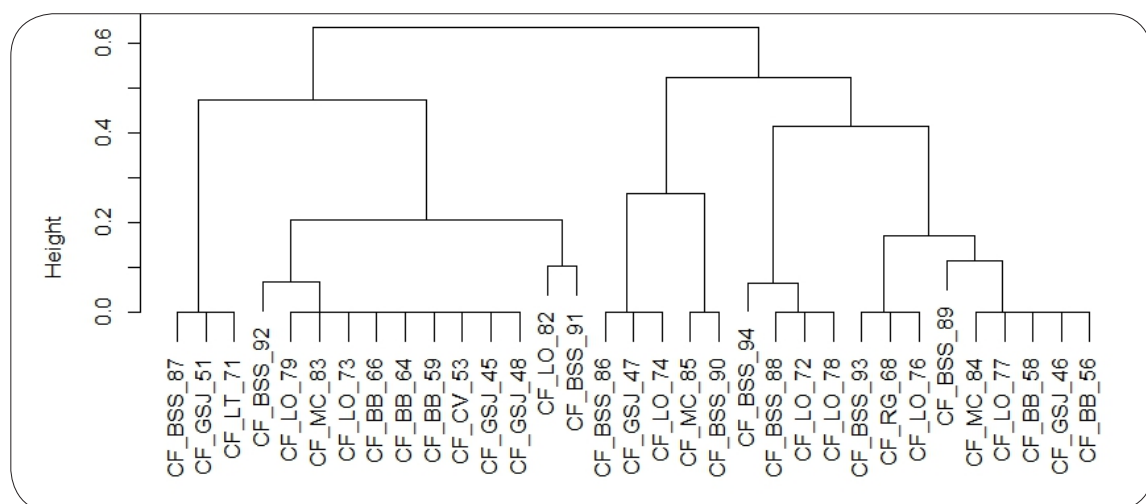


Fig. 4.2.11 Similitud cuantitativa de Sørensen para CF. En los nombres de los hospedadores CV= Caleta Valdés, GSJ= Golfo San José, LT=Laguna toro, LO=Laguna del ornitólogo, MC=Ea. Ma. Cristina, BB= Bahía Bustamante, BSS= Bahía San Sebastián, RG= Río Gallegos.

### Análisis SIMPER de similitud porcentual

Para CB se observó que el grado de similitud promedio entre pares de infracomunidades fue tan solo del 20%. Se identificaron 6 especies que contribuyen al 90,91% de la similitud acumulada (Tabla 4.2.5). Más de dos tercios de la similitud global estuvo representada por las especies *Echinocotyle* sp. y *Strongyloides* sp.

Similitud promedio: 20,09

Especies (CB)	Contribución promedio	Contrib%	Cum.%
<i>Echinocotyle</i> sp.	3,22	46,99	46,99
<i>Strongyloides</i> sp.	1,89	24,75	71,74
<i>Nadejdolepis</i> spp.	1	8,43	80,17
<i>Aploparaksis</i> (A.) <i>brachyphallos</i>	0,79	3,82	83,99
<i>Plagiorchis</i> sp.	0,56	3,5	87,49
<i>Kowalewskiella</i> <i>cingulifera</i>	0,55	3,42	90,91

Tabla 4.2.5. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de cada especie hallada en CB.

Para el caso de CF la similitud promedio entre pares de infracomunidades fue aún más baja, menor al 6%. El 90% de la similitud acumulada estuvo explicada por 5 especies (tabla 4.2.6). Los dos primeros tercios de la similitud global estuvieron representados por los cestodes Gen. sp. indet y por *Nadejdolepis* spp.

Similitud promedio: 5,89

Especies (CF)	Contribución promedio	Contrib%	Cum.%
Cestode gen. sp. indet.	0,53	40,53	40,53
<i>Nadejdolepis</i> spp.	0,47	31,4	71,94
<i>Tetrameres</i> sp.	0,2	10,24	82,18
<i>Notocotyllus</i> <i>ralli</i>	0,32	5,65	87,82
<i>Arhythmorhynchus</i> <i>comptus</i>	0,14	4,05	91,87

Tabla 4.2.6. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de cada especie hallada en CF.

### Análisis ecológicos de las poblaciones parásitas

En la tabla 4.2.7 se indican los valores de los índices de distribución poblacionales para cada especie de helminto. Sólo una de las poblaciones presentó dispersión normal (*Brachylecithum* sp.). Si bien este dato es numéricamente correcto, biológicamente no representa una distribución normal ya que esta especie estuvo presente en muy baja abundancia y únicamente en dos infracomunidades (ver Tabla 4.2.7). Las demás especies se distribuyeron de manera agregada.

	CB			CF			Distribución
	CD	k	Is	CD	k	Is	
<b>CESTODA</b>							
<i>Echinocotyle</i> sp.	55,39	0,39	3,48	-	-	-	Agregada
<i>Kowalewskiella cingulifera</i>	8,62	0,19	6,29	1,96	0,08	16,67	Agregada
<i>Nadejdolepis</i> spp.	60,63	0,08	13,82	12,72	0,11	9,7	Agregada
<i>A. brachyphallos</i>	17,22	0,17	6,91	1	-	-	Agregada
<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	24,17	0,1	11,38				Agregada
<i>Trichocephaloidis</i> sp.2	-	-	-	1,64	0,09	16,67	Agregada
<i>Microsomacanthus</i> sp.	17,93	0,04	25,26	1	-	-	Agregada
Cestode gen. sp. indet.	4,36	0,11	10,63	9,87	0,16	7,12	Agregada
<b>DIGENEA</b>							
<i>Maritrema pichi</i> sp. nov	348,89	0,03	37,49	-	-	-	Agregada
<i>Maritrema formicae</i>	38,02	0,12	9,33	-	-	-	Agregada
<i>Levinseniella cruzi</i>	17	0,02	44	-	-	-	Agregada
<i>Odhneria odhneri</i>	46,12	0,04	27,58	-	-	-	Agregada
<i>Echinoparyphium</i> sp.	6,55	0,05	20,87	1	-	-	Agregada
<i>Parorchis trophoni</i> sp. nov.	1,22	0,61	2,93	2,47	0,05	25	Agregada
<i>Brachylecithum lari</i>	0,98	-1,95	0	3	0,03	50	Normal
<i>Notocotylus</i> sp.	2,54	0,07	17,6	-	-	-	Agregada
<i>Notocotylus ralli</i>	-	-	-	14,28	0,08	13,28	Agregada
<i>Plagiorchis</i> sp.	23,62	0,09	11,81	6,27	0,05	20,88	Agregada
<b>NEMATODA</b>							
<i>Strongyloides</i> sp.	86,21	0,12	8,95	1,73	0,14	10	Agregada
<i>Tetrameres</i> sp.	1,64	0,11	14,67	3,6	0,14	8,5	Agregada
<i>Eucoleus</i> sp.	8,53	0,06	17,18	1	-	-	Agregada
<i>Echinuria skrjabiniensis</i>	3,24	0,13	9,03	46,33	0,02	42,91	Agregada
<b>ACANTOCEFALOS</b>							
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	4,26	0,19	6,39	5,54	0,05	21,21	Agregada
<i>Profilicollis</i> sp.	3	0,03	44	1	-	-	Agregada

Tabla 4.2.7. CD: Coeficiente de dispersión; k: coeficiente de agregación, Is: índice de Morisita para las especies parásitas halladas en los hospedadores examinados.

## Dinámica de las poblaciones parásitas

En la tabla 4.2.8 y en las figuras 4.2.12, 4.2.13 y 4.2.14 se detallan los parámetros poblacionales calculados para cada especie de helminto. En CB el cestode *Echinocotyle* sp. y el nematode *Strongyloides* sp. fueron las especies con mayores prevalencias y abundancias medias. Para el caso de CF los Cestode gen. sp. indet. y *Nadejdolepis* spp. fueron los taxa más prevalentes y con las abundancias medias más elevadas.

	CB				CF				SI
	P%	A	IM±DS	AM±DS	P%	A	IM±DS	AM±DS	
<b>CESTODA</b>									
<i>Echinocotyle</i> sp.	<b>63,6</b>	944	33,7±38,2	<b>21,45±34,4</b>	-	-	-	-	Int
<i>Kowalewskiella cingulifera</i>	27,2	63	5,2±5,1	1,43±3,5	4	4	0,08±0,39	0,08±0,39	Int
<i>Nadejdolepis</i> spp.	40,9	201	11,1±24,9	4,57±16,6	<b>22</b>	67	6,09±7,19	<b>1,34±4,12</b>	Int
<i>A. brachyphallos</i>	27,2	119	9,9±10,2	2,7±6,8	2	1	1	0,02±0,14	Int
<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	20,4	97	10,7±13,5	2,2±7,3	-	-	-	-	Int
<i>Trichocephaloidis</i> sp.2	-	-	-	-	4	3	1,5±0,7	0,06±0,31	Int
<i>Microsomacanthus</i> sp.	4,5	31	15,5±9,1	0,7±3,5	2	1	1	0,02±0,14	Int
Cestode gen. sp. indet.	9	16	4±1,8	0,3±1,2	<b>24</b>	72	6±5,78	<b>1,44±3,77</b>	Int
<b>DIGENEA</b>									
<i>Maritrema pichi</i> sp. nov	4,5	411	205,5±243,9	9,3±57,0	-	-	-	-	Int
<i>Maritrema formicae</i>	18,1	192	24±21,9	4,3±12,8	-	-	-	-	Int
<i>Levinseniella cruzi</i>	2,2	17	17±	0,3±2,5	-	-	-	-	Int
<i>Odhneria odhneri</i>	4,5	74	37±26,8	1,6±8,8	-	-	-	-	ciegos
<i>Echinoparyphium</i> sp.	9	13	3,2±3,8	0,3±1,3	2	1	1	0,02±0,14	Int
<i>Parorchis</i> sp. nov.	11,3	6	1,2±0,4	0,1±0,4	4	4	2±1,41	0,08±0,44	cloaca
<i>Brachylecithum lari</i>	4,5	2	1±0	0,0±0,2	2	3	3	0,06±0,42	Pancreas
<i>Notocotylus</i> sp.	4,5	5	2,5±0,7	0,1±0,5	-	-	-	-	ciegos
<i>Notocotylus ralli</i>	-	-	-	-	10	54	10,8±7,59	1,08±3,92	ciegos
<i>Plagiorchis</i> sp.	20,4	91	10,1±13	2,0±6,9	8	14	3,5±3,69	0,28±1,32	Int
<b>NEMATODA</b>									
<i>Strongyloides</i> sp.	<b>52,2</b>	462	20,1±39,5	<b>10,5±30,0</b>	6	5	1,67±0,57	0,1±0,41	Int
<i>Tetrameres</i> sp.	4,5	3	1,5±0,7	0,07±0,3	12	18	3±1,78	0,36±1,13	Est gland
<i>Eucoleus</i> sp.	9	21	5,2±4,9	0,4±2,0	2	1	1	0,02±0,14	Esófago, Estomago
<i>Echinuria skrjabiniensis</i>	9	13	3,2±0,9	0,3±0,9	6	54	18±27,73	1,08±7,07	Estomago
<b>ACANTOCEFALOS</b>									
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	25	27	2,4±2,5	0,6±1,6	10	12	2,4±3,13	0,24±1,15	Int
<i>Profilicollis</i> sp.	2,2	3	3±	0,07±0,4	2	1	1	0,02±1,14	Int

Tabla 4.2.8: P%: prevalencia; A: número de parásitos; IM: intensidad media; AM: abundancia media; DS: desvío standard; SI: sitio de infección.



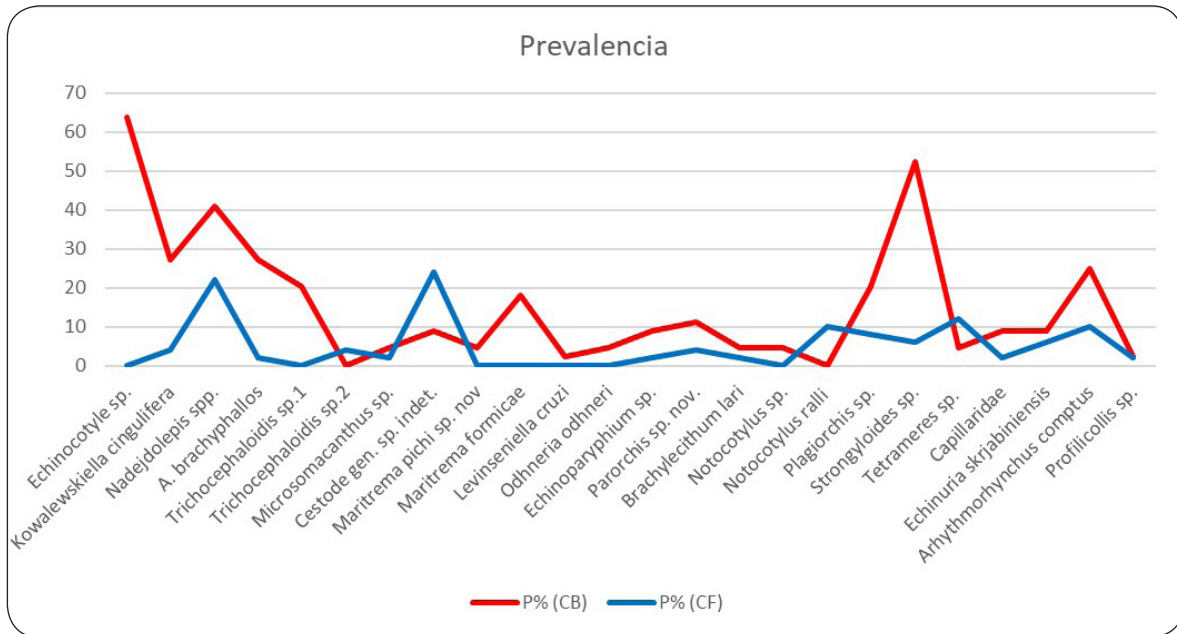


Fig. 4.2.12. Valores de prevalencia de los taxa parásitos de ambas especies hospedadoras

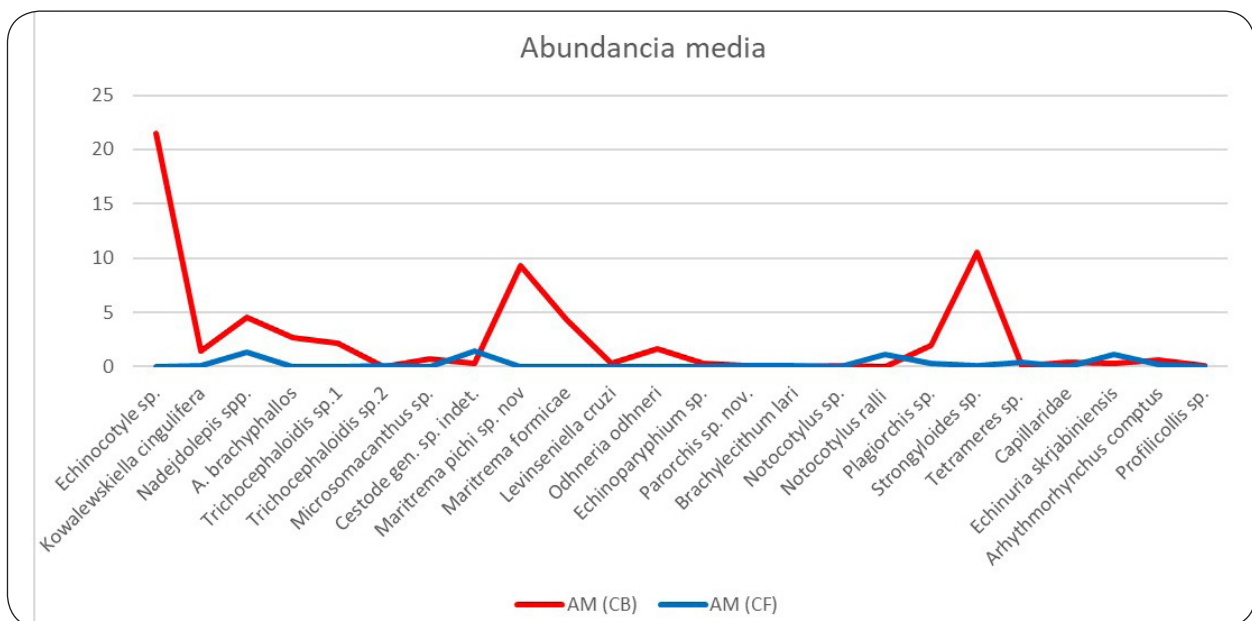


Fig. 4.2.13. Valores de abundancias medias de los taxa parásitos de ambas especies hospedadoras

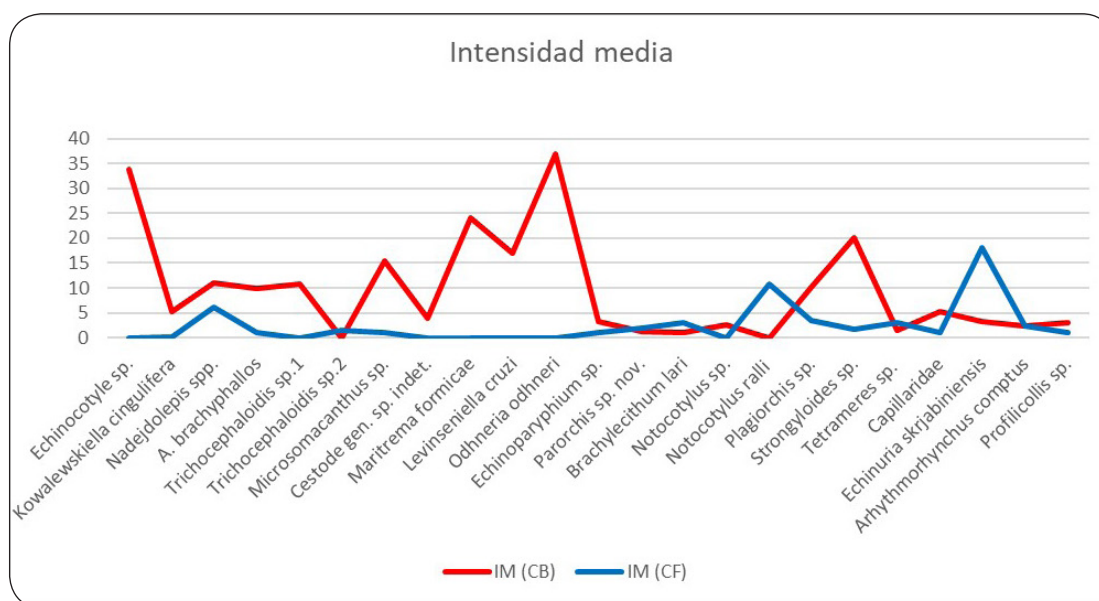


Fig. 4.2.14. Valores de intensidades medias de los taxa parásitos de ambas especies hospedadoras

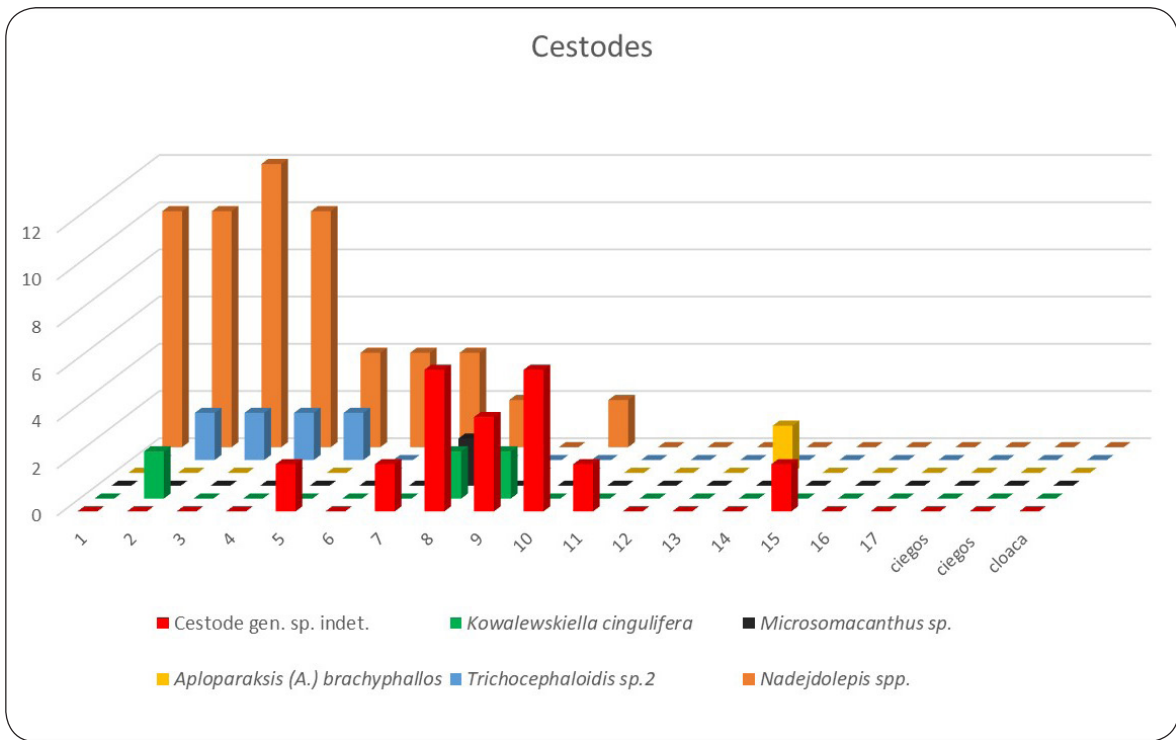
### Distribución de las especies dentro del hospedador

En la tabla 4.2.8 se muestra la localización de cada taxa dentro del hospedador. Se observó que algunas de las especies de helmintos mostraron sitios específicos de fijación en ambas poblaciones hospedadoras. En este sentido *Brachylecithum* sp., ambas especies de *Notocotylus*, *O. odhneri*, *Parorchis* sp. nov., *Eucoleus* sp., *Tetrameres* sp. y *E. skrjabiniensis* tuvieron localizaciones restringidas. El resto de las especies se alojaron en diferentes tramos del intestino.

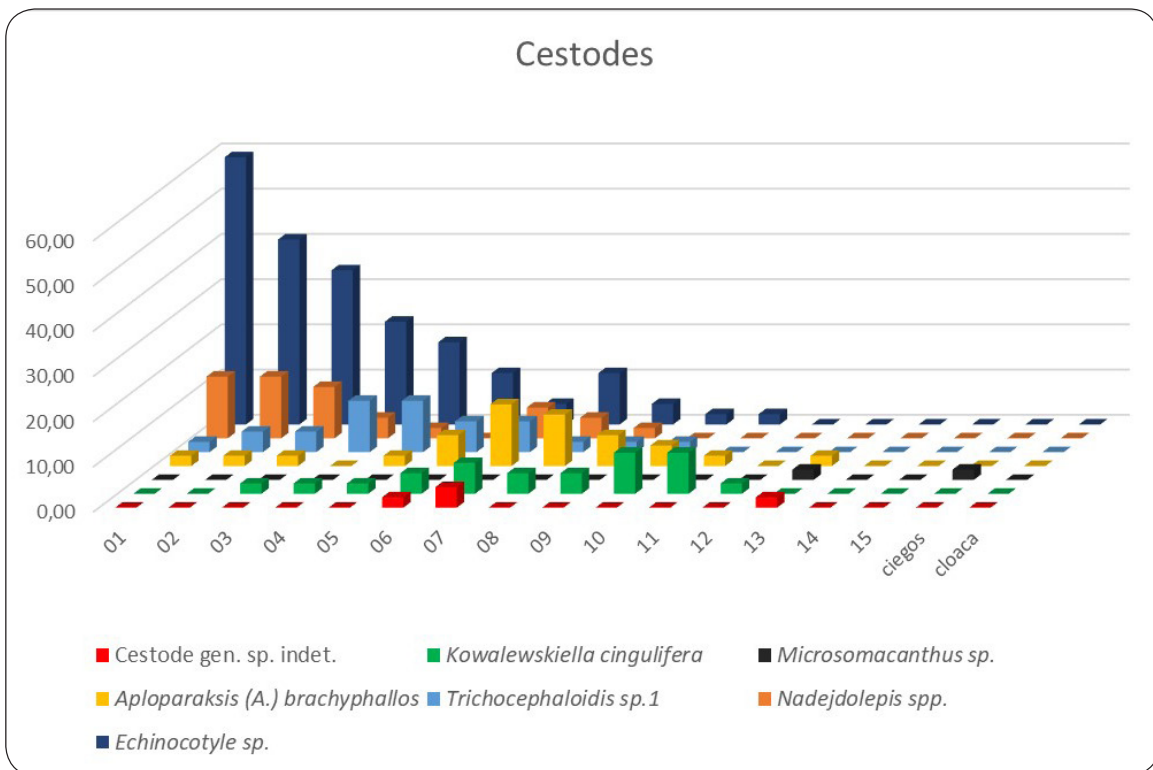
En la figuras 4.2.15 A-H se observa la distribución media de las infrapoblaciones a lo largo del tracto digestivo en ambas poblaciones hospedadoras.

Si bien cada especie mencionada anteriormente presentó una distribución particular, se puede observar que en líneas generales los cestodes se alojaron mayormente en la región anterior (porciones 1 a 5) y media del intestino (porciones 6 a 10), mientras que los digeneos estuvieron presentes en una mayor proporción en las regiones media (porciones 6 a 10) y posterior (porciones 11 a fin). Los nematodos intestinales no mostraron preferencia por algún sitio a lo largo del intestino. Por último, los acantocéfalos se concentraron de la porción media y hacia el final del intestino.

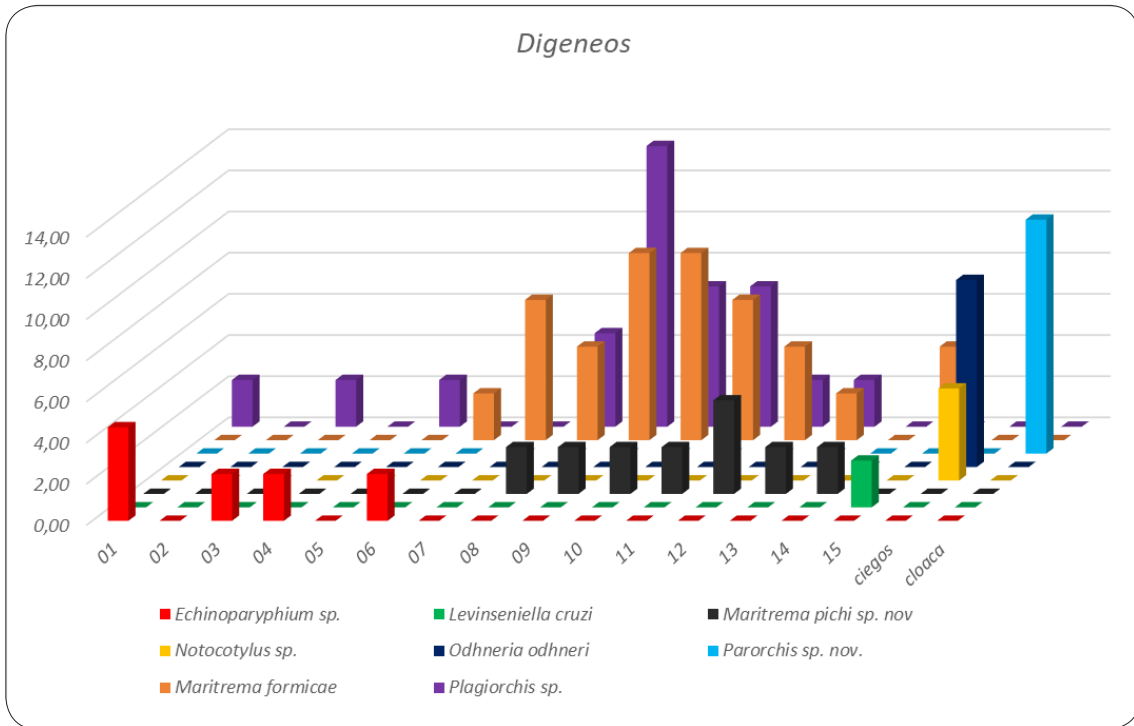




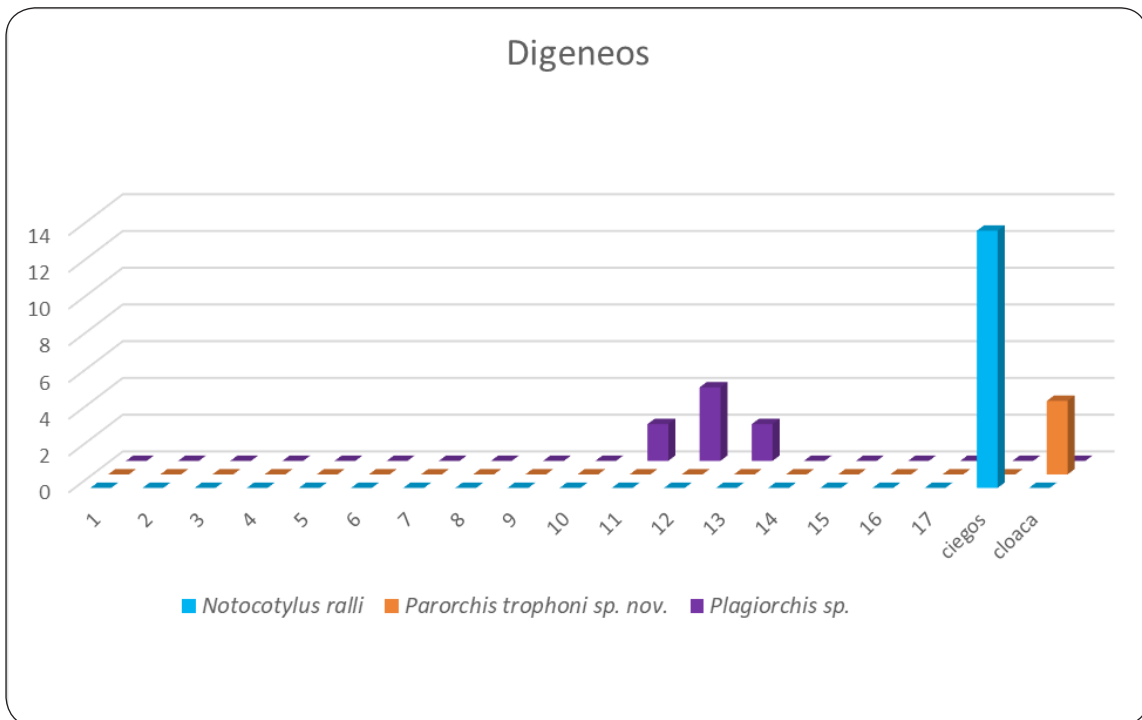
(A)



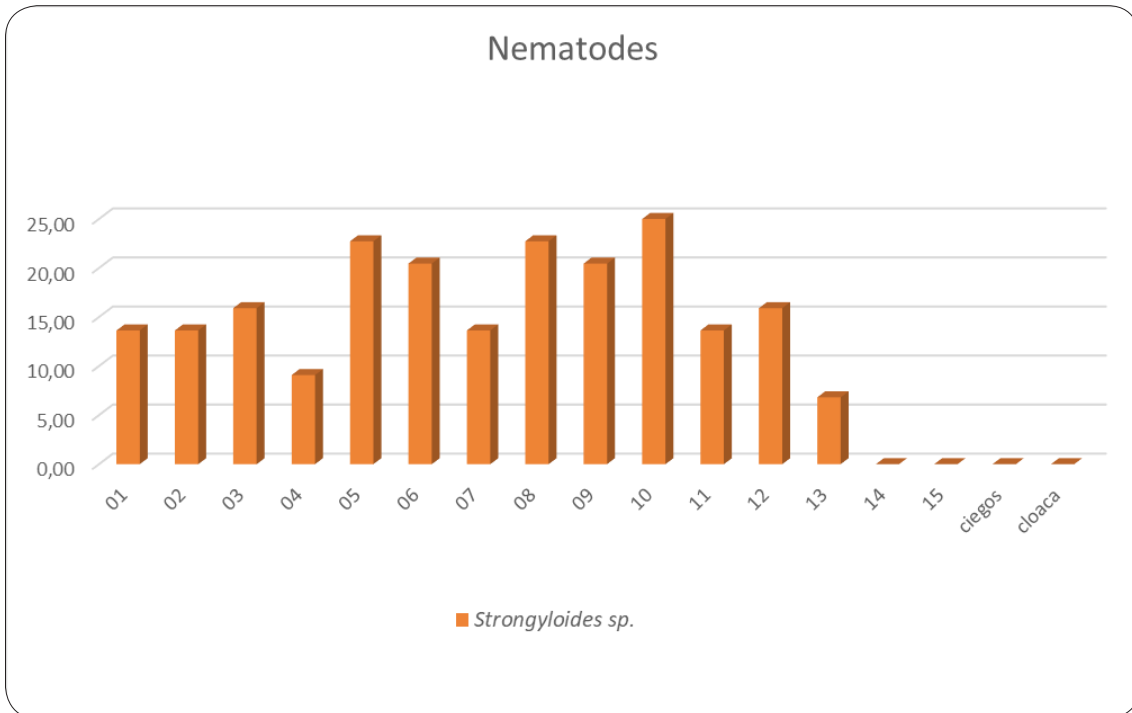
(B)



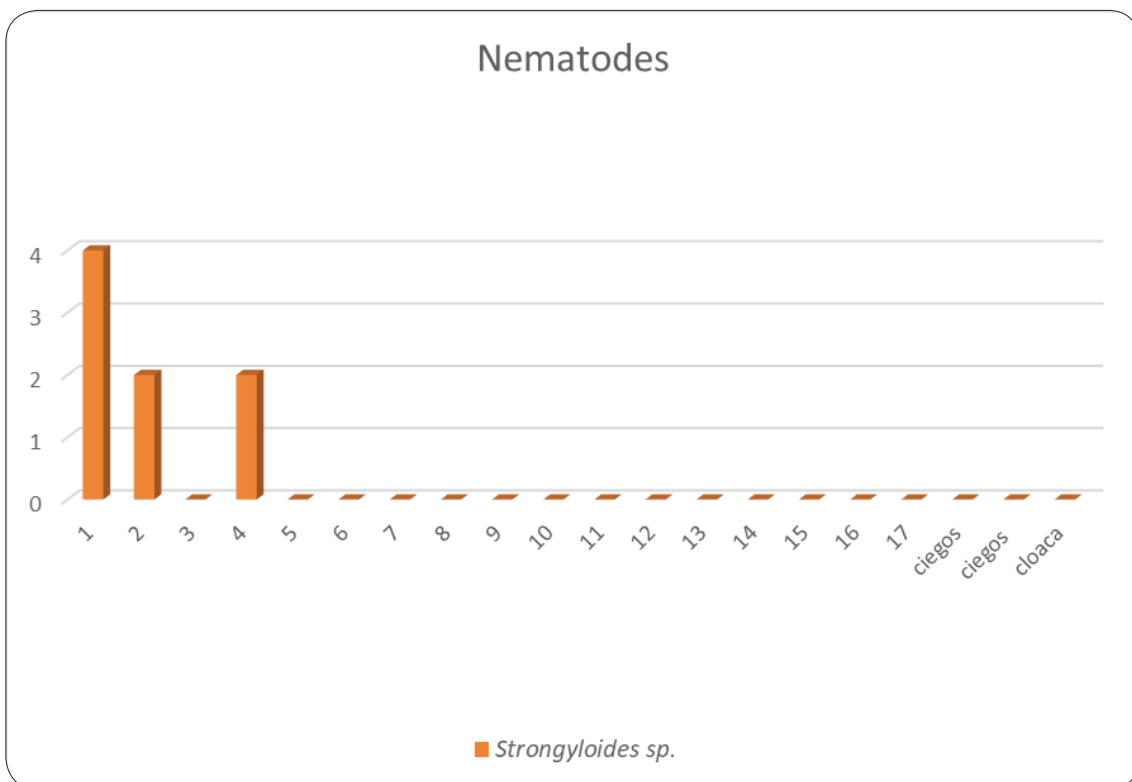
(C)



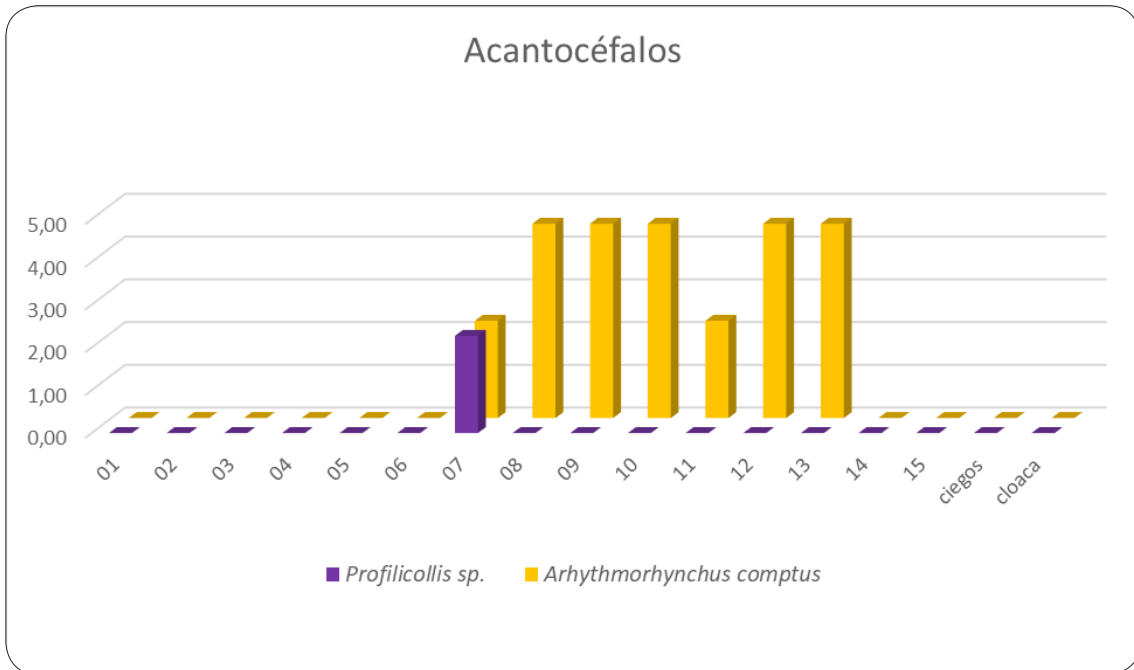
(D)



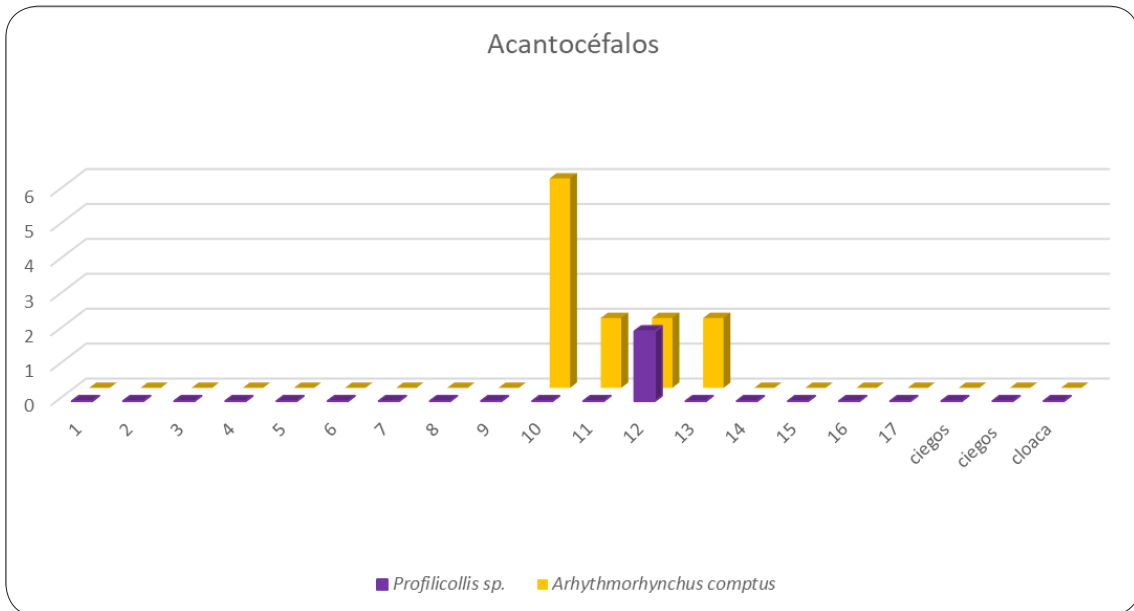
(E)



(F)



(G)



(H)

Fig. 4.2.15. Distribución de las infrapoblaciones parásitas a lo largo del intestino, ciegos y cloaca en ambas especies hospedadoras. En el eje Y se muestra el porcentaje de hospedadores y en el eje de las X las porciones de intestino. En los gráficos A, C, E, G se observa la distribución para CB, y en los gráficos B, D, F, H la distribución para CF.

Los valores de amplitud de nicho a partir del índice de Levin (B) y el valor estandarizado (BA) para cada una de las especies halladas en el intestino se indican en la tabla 4.2.9. Sólo se incluyeron en este análisis aquellos taxa que estuvieron presentes en el intestino.

	CB		CF	
	B	BA	B	BA
<b>CESTODA</b>				
<i>Echinocotyle</i> sp.	1-6,07	0-0,3	-	-
<i>Kowalewsiella cingulifera</i>	1-3,31	0-0,15	1-2	0-0,07
<i>Nadejdolepis</i> spp.	1-3,06	0-0,15	1-4,57	0-0,27
<i>A. brachyphallos</i>	1-2,88	0-0,14	1	0
<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	1-1,44	0-0,26	-	-
<i>Trichocephaloidis</i> sp.2	-	-	1-2	0-0,07
<i>Microsomacanthus</i> sp.	1,77	0,06	1	0
Cestode gen. sp. indet.	1-1,38	0-0,03	1-2,29	0-0,1
<b>DIGENEA</b>				
<i>Maritrema pichi</i> sp. nov	1,7-3,8	0,05-0,21	-	-
<i>Maritrema formicae</i>	1-3,75	0-0,21	-	-
<i>Levinseniella cruzi</i>	1	0	-	-
<i>Echinopharyphium</i> sp.	1-4	0-0,23	-	-
<i>Plagiorchis</i> sp.	1-2,23	0-0,1	1-2,79	0-0,13
<b>NEMATODA</b>				
<i>Strongyloides</i> sp.	1-9,03	0-0,7	2	0,07
<b>ACANTOCEFALOS</b>				
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	1-2	0-0,07	1-2,88	0,014
<i>Proflicollis</i> sp.	1	0	1	0

Tabla 4.2.9. Valores de amplitud de nicho de Levin (B) y valores estandarizados (BA) para cada especie parásita en la población componente, se indica el rango de las infrapoblaciones. (-) significa que la especie no estuvo presente en los hospedadores.

En el caso de CB las especies con nicho moderadamente amplio a nivel de población componente fueron *Echinocotyle* sp., que se concentró en las primeras 4 porciones del intestino y *Trichocephaloidis* sp. 1 que se concentró en las primeras porciones de intestino. Entre los digeneos, las especies de *Maritrema* se distribuyeron en las porciones medias y posteriores del intestino y *Echinopharyphium* sp. en la región anterior. La especie que tuvo una mayor amplitud media fue *Nadejdolepis* spp., seguida por *K. cingulifera* y *A. brachyphallos*, las tres en la región anterior del intestino.

En CF las especies de *Nadejdolepis* spp. tuvieron mayor amplitud de nicho que las demás, ubicándose en las primeras porciones del intestino. El cestode Gen. sp. indet. (región media del intestino) y el digeneo *Plagiorchis* sp. (región posterior) presentaron amplitudes de medias a restringidas.

Las demás especies en ambas especies hospedadoras demostraron poseer una localización muy restringida, reflejado en los valores cercanos a cero en el índice estandarizado de Levin.

### Interacciones parasitarias

#### a) Evaluación de interacciones parasitarias

##### i. Análisis de las interacciones interespecíficas

Para CB se hallaron 5 infracomunidades con infestaciones monoespecíficas (integradas sólo por *A. comptus*, *Strongyloides* sp., *Notocotylus* sp., *Plagiorchis* sp. y por *Echinocotyle* sp.). El resto de las infracomunidades estuvieron integradas por 2 o más especies. De esos 5 casos de infestaciones monoespecíficas se tomaron en cuenta sólo aquellas especies que presentaron altas prevalencias ( $\geq 50\%$ ) para poder evaluar su comportamiento en presencia de otras especies. Estos fueron los casos de *Echinocotyle* sp. y *Strongyloides* sp. Para facilitar el análisis se consideraron 3 regiones intestinales: anterior (porciones 1-5), media (porciones 6-10) y posterior (11-cloaca). En la figura 4.3.16 se observa el comportamiento de *Echinocotyle* sp. cuando se encontró sola y cuando estuvo acompañada por 1 o más especies.

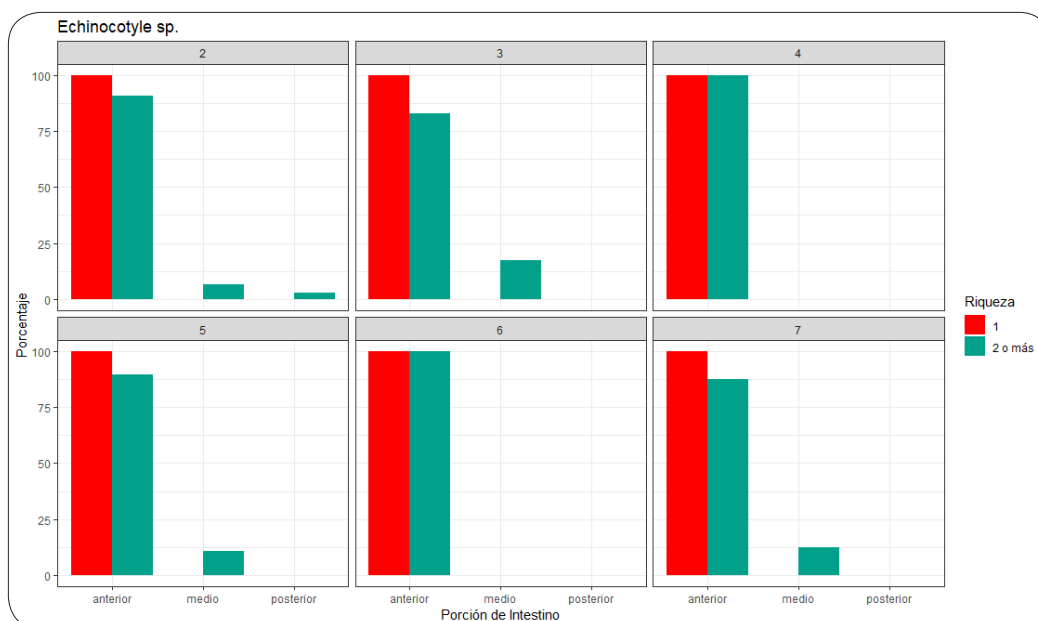


Fig 4.2.16. Distribución espacial de *Echinocotyle* sp. en infecciones monoespecíficas (rojo) y cuando estuvo acompañada por 1 o más especies (verde). Los números arriba de los gráficos indican por cuántas especies estuvo acompañada *Echinocotyle* sp.



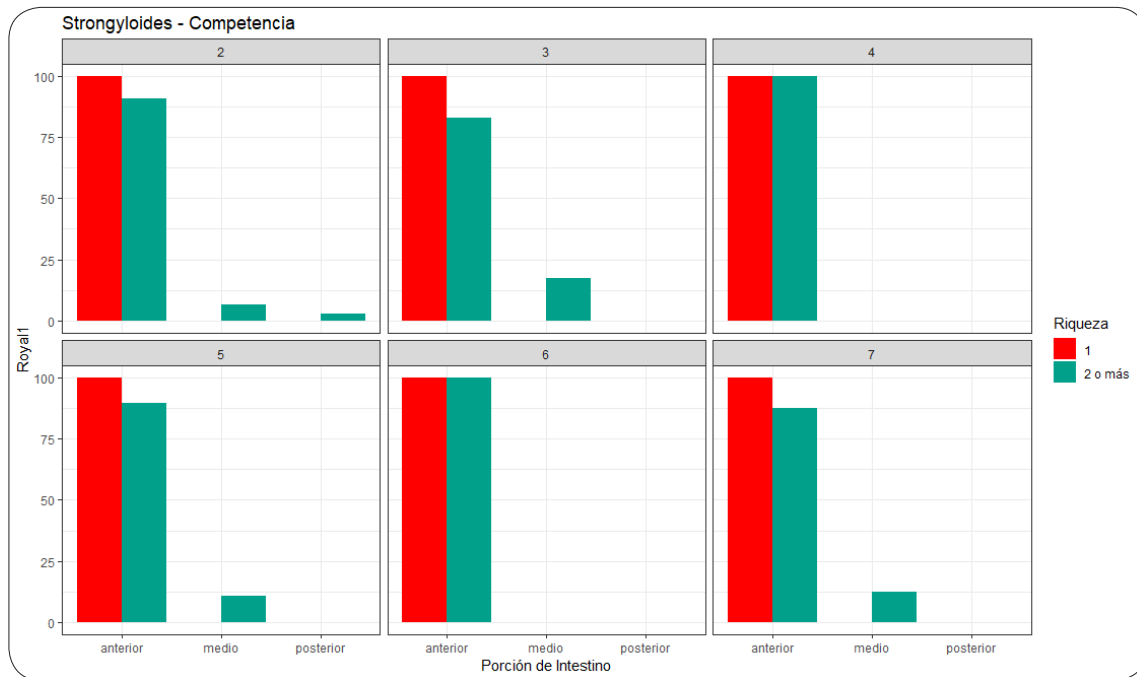


Fig 4.2.17. Distribución espacial de *Strongyloides* sp. en infecciones monoespecíficas (rojo) y cuando estuvo acompañada por 1 o más especies (verde). Los números arriba de los gráficos indican por cuántas especies estuvo acompañada *Strongyloides* sp.

A partir de los gráficos se observa que, en infestaciones monoespecíficas, *Echinocotyle* sp. se alojó en la región anterior del intestino y en presencia de otras especies, algunos especímenes se desplazaron levemente hacia la región media. Una situación similar ocurrió en el caso de *Strongyloides* sp. (Fig 4.2.17). Sin embargo, la diferencia en la dispersión fue tan leve que no se puede afirmar que haya un cambio en el patrón de distribución de *Echinocotyle* sp. o de *Strongyloides* sp. en presencia de otras especies.

#### ii. Análisis de las interacciones intraespecíficas

Para evaluar el efecto de la densidad en la distribución infrapoblacional se comparó la distribución de cada una de las poblaciones en situaciones de baja y alta intensidad. Los resultados se observan en las figuras 4.2.18, 4.2.19 y 4.2.20.

Se analizaron sólo 3 casos (infracomunidades) ya que fueron las únicas especies que se encontraron tanto en bajas ( $n \leq 5$ ) como en altas intensidades ( $n \geq 50$ ). Estas especies fueron *Echinocotyle* sp., *Plagiorchis* sp. y *Strongyloides* sp.

El gráfico de distribución de *Echinocotyle* sp. muestra que en bajas intensidades los individuos se alojan principalmente en la región anterior del intestino y en

menor medida en la región media, mientras que en altas intensidades los individuos se concentraron en la región anterior del intestino (Fig.4.2.18).

Por su parte, *Plagiorchis* sp. mostró un patrón diferente en bajas y altas intensidades. En el primer caso se distribuyó en las regiones media y posterior, mientras que en altas intensidades se lo halló mayormente en la región media y en menor medida en la región anterior (Fig. 4.2.19).

*Strongyloides* sp. en bajas intensidades se alojó tanto en la región anterior como en la media, mientras que en altas intensidades la población se desplazó levemente hacia la región posterior (Fig. 4.2.20).

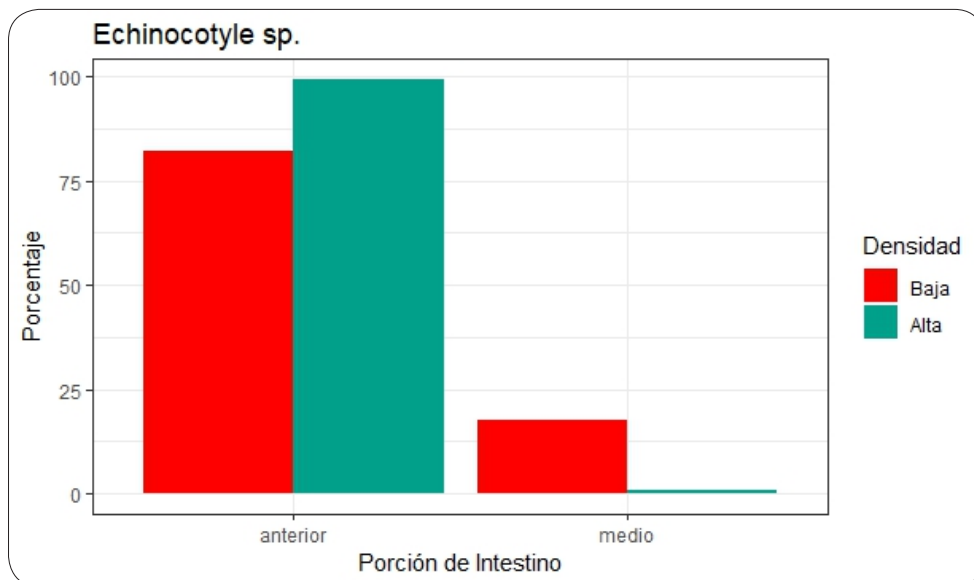


Fig 4.2.18. Distribución de *Echinocotyle* sp. en situaciones de baja y alta intensidad

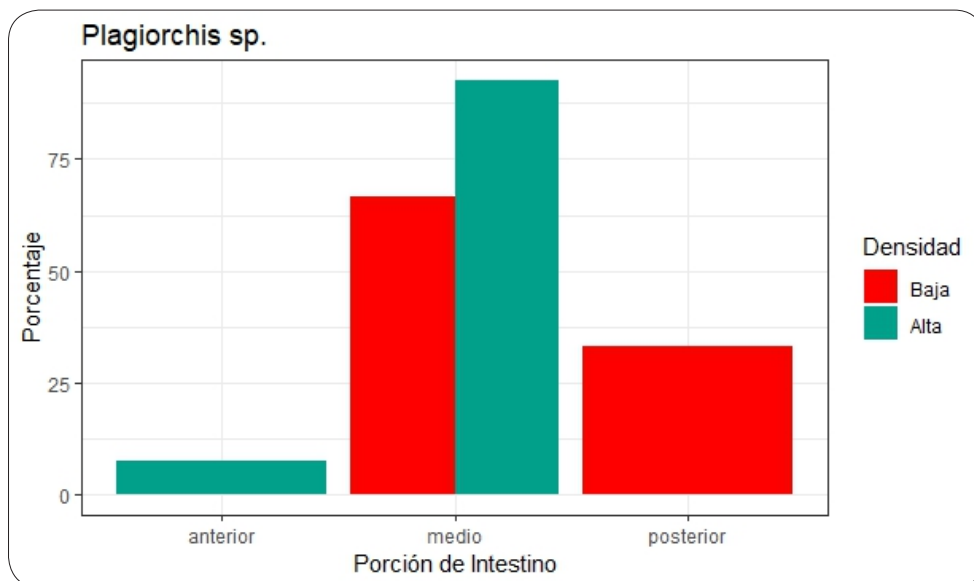


Fig 4.2.19. Distribución de *Plagiorchis* sp. en situaciones de baja y alta intensidad.

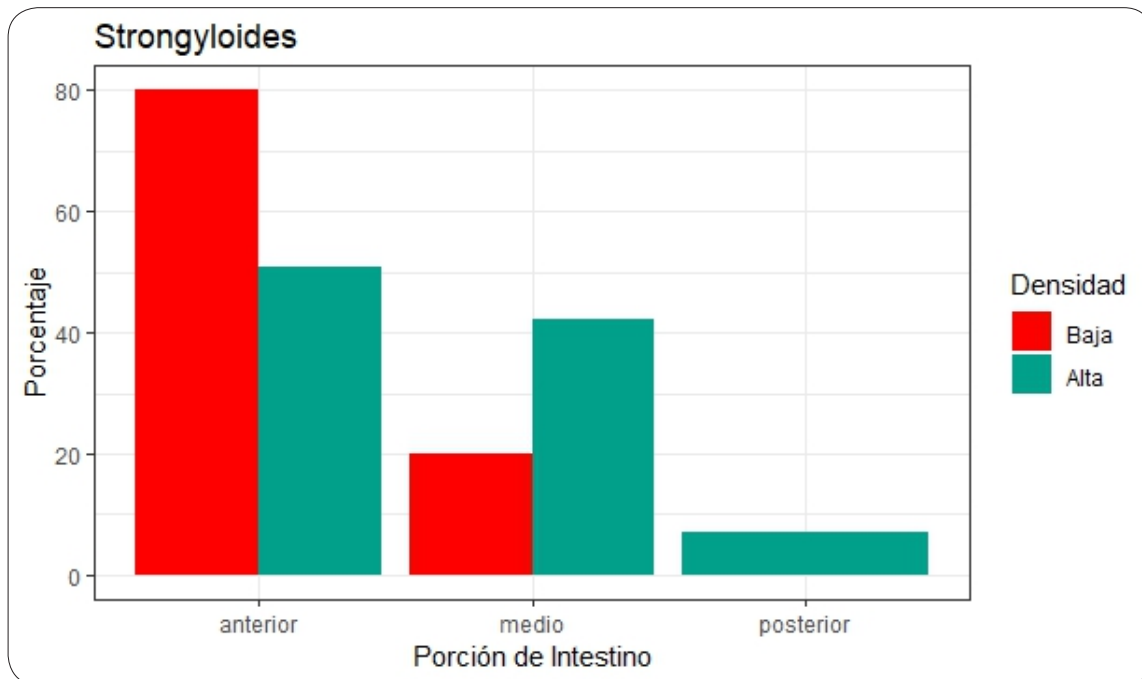


Fig 4.2.20. Distribución de *Strongyloides* sp. en situaciones de baja y alta intensidad.

Para el caso de CF se hallaron 14 ejemplos de infestaciones monoespecíficas por *Nadejdolepis* spp., el resto de las infracomunidades estuvieron integradas por 2 o más especies. Sin embargo, no fue posible evaluar el efecto de la intensidad en la distribución infrapoblacional en situaciones de baja y alta intensidad ya que la abundancia más alta encontrada en esta especie fue de 23 (baja densidad).

### iii. Evaluación del grado de solapamiento entre pares de especies

El índice de solapamiento de nicho de Renkonen en el caso de CB se pudo calcular en muy pocos casos (el 27% de las infracomunidades). De estos, los pares de especies que presentaron algún grado de solapamiento fueron siempre cestodes. Sólo el 2% de las infracomunidades presentaron algún grado de solapamiento de nicho entre las especies *Echinocotyle* sp. y *K. cingulifera*. Lo mismo sucedió entre *Echinocotyle* sp. y *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos*.

En el 4,5% de las infracomunidades, *Echinocotyle* sp. y *Trichocephaloidis* sp. 1 presentaron superposición de nicho. *Trichocephaloides* sp. y *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos* coincidieron en el 7% de las infracomunidades, y de esas coincidencias el 67% arrojó un valor de solapamiento mayor a 0,5. Por último, *K. cingulifera* y *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos* coincidieron en el 5% de las infracomunidades y la mitad de los casos presentaron un valor de solapamiento mayor al 0,5% (Tabla 4.2.10).

	<i>Kowallesiella cingulifera</i>	<i>Trichocephaloidis</i> sp. 1	<i>Aploparaksis</i> (A.) <i>brachyphallos</i>
<i>Echinocotyle</i> sp.	>0,5 (100%)	(-) (50%) >0,5 (50%)	<0,5 (100%)
<i>Kowallesiella cingulifera</i>	-	<0,5 (100%)	<0,5 (50%) >0,5 (50%)
<i>Trichocephaloidis</i> sp. 1	-	-	<0,5 (33%) >0,5 (67%)

Tabla 4.2.10. Índice de solapamiento de nicho de Renkonen entre las especies parásitas intestinales de CB. En paréntesis el porcentaje de los casos en donde fue observado el valor.

Para el caso de CF se pudieron analizar solamente en el 4% de las infracomunidades. Los pares de especies que presentaron algún grado de solapamiento fueron los cestodes *Nadejdolepis* spp., los cestodes Gen. sp. indet. y *Trichocephaloidis* sp. 2. En el 100% de esos solapamientos se encontró un valor alto del índice (>0,5) (Tabla 4.2.11)

	Cestode gen. sp. indet.
<i>Nadejdolepis</i> spp.	>0,5 (100%)
<i>Trichocephaloidis</i> sp. 2	>0,5 (100%)

Tabla 4.2.11. Índice de solapamiento de nicho de Renkonen entre las especies parásitas intestinales de CF. En paréntesis el porcentaje de los casos en donde fue observado el valor.

(b) Nivel de agregación intraespecífica

Los valores promedios de agregación intraespecífica (J) para CB se indican en la tabla 4.2.12. En la mayoría de las infracomunidades no se obtuvieron resultados. Los casos más representativos fueron los de *Echinocotyle* sp. y *Strongyloides* sp. Para la primera especie, el 61% de las infracomunidades arrojó valores de J positivos para el 100% de los casos, indicando agregación intraespecífica. En el caso de *Strongyloides* sp., se observaron valores de agregación J en el 48% de las infracomunidades, siendo positivos en el 57% de los casos. Los datos obtenidos para las demás infracomunidades no resultaron relevantes para este análisis.

Especie	J	% de infracomunidades
<i>Echinocotyle</i> sp.	112,61	61%
<i>Strongyloides</i> sp.	20,82	48%
<i>Nadejdolepis</i> spp.	228,82	39%
<i>Kowalewskiella cingulifera</i>	57,08	27%
<i>Aploparaksis</i> (A.) <i>brachyphallos</i>	98,21	27%
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	32,11	21%
<i>Plagiorchis</i> sp.	98,66	21%
<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	34,62	20%
<i>Maritrema formicae</i>	79,89	18%
<i>Parorchis</i> sp. nov.	11,20	11%
<i>Eucoleus</i> sp.	6,00	9%
Gen. sp. indet.	153,73	7%
<i>Echinoparyphium</i> sp.	58,00	5%
<i>Maritrema pichi</i> sp. nov	104,75	5%
<i>Odhneria odhneri</i>	173,05	4%
<i>Notocotyllus</i> sp.	142,65	4%
<i>Levinseniella cruzi</i>	240,00	2%
<i>Microsomacanthus</i> sp.	132,60	2%
<i>Profilicollis</i> sp.	165,30	2%

Tabla 4.2.12. Valores de agregación intraespecífica (J) de cada especie parásita de CB. Se indican los porcentajes de las infracomunidades donde se observó agregación.

Los valores promedios de agregación intraespecífica (J) para CF se indican en la tabla 4.2.13. En la mayoría de las infracomunidades no se obtuvieron resultados y solo pudieron analizarse en el 40% de las infracomunidades. Los casos más representativos fueron los de *Echinoparyphium* sp. y *Nadejdolepis* spp. Para la primera especie, el 100% de las infracomunidades analizadas arrojaron valores de J negativos, indicando ausencia de agregación entre ellos. En el caso de *Nadejdolepis* spp., se obtuvieron valores de agregación J en el 45% de las infracomunidades analizadas, siendo negativo el 67% de los casos y positivos en el resto. *Plagiorchis* sp. y *N. ralli* fueron las únicas especies en que el valor de J fue positivo en el 100% de los casos. Para los cestodes gen. sp. indet., *Microsomacanthus* sp. y *Parorchis* sp. nov. se obtuvieron valores positivos para el 50% de los casos y negativos para el otro 50%.

Especie	J	% de infracomunidades
<i>Echinoparyphium</i> sp.	-16,00	100%
<i>Nadejdolepis</i> spp.	33,73	45%
Cestode gen. sp. indet.	49,28	30%
<i>Notocotylus ralli</i>	169,28	25%
<i>Microsomacanthus</i> sp.	-16,00	15%
<i>Trichocephaloidis</i> sp.2	47,10	15%
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	6,00	15%
<i>Kowalewskiella cingulifera</i>	-12,00	10%
<i>Parorchis</i> sp. nov	74,65	10%
<i>Plagiorchis</i> sp.	90,70	10%
<i>Eucoleus</i> sp.	-16,00	5%
<i>Aploparaksis</i> (A.) <i>brachyphallos</i>	-16,00	5%
<i>Strongyloides</i> sp.	-8,00	5%
<i>Proflicollis</i> sp.	-16,00	5%

Tabla 4.2.13. Valores de agregación intraespecífica (J) de cada especie parásitas de CF. Se indican los porcentajes de las infracomunidades analizadas donde se observó agregación.

Nivel de agregación interespecífica (C) y reducción de la competencia intraespecífica versus la agregación interespecífica (A).

Menos del 50% de las infracomunidades parásitas de CB arrojaron valores posibles para analizar el nivel de la agregación interespecífica (C), siendo el resultado negativo en la mayoría de los casos. Los pares de especies *Strongyloides* sp. - *Kowalewskiella cingulifera* y *Strongyloides* sp. *Aploparaksis* (A.) *brachyphallos* arrojaron valores positivos para el índice, aunque solo representado en el 17% de las infracomunidades (Tabla 4.2.14).

En la mayoría de los casos el valor de (A) fue menor a 1, exceptuando el par *Echinocotyle* sp.- *Trichicehaloidis* sp. 1 que coincidieron en el 20% de las infracomunidades (Tabla 4.2.14).



	<i>Echinocotyle</i> sp.	<i>Strongyloides</i> sp.	<i>Kowaleskiella</i> <i>cingulifera</i>	<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	A. (A.) <i>brachyphallos</i>
<i>Echinocotyle</i> sp.	-	A < 1	A < 1	A > 1	A < 1
<i>Strongyloides</i> sp.		-	A < 1	A < 1	A < 1
<i>Kowaleskiella</i> <i>cingulifera</i>		C > 0	-	A < 1	50%
<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	C < 0	C < 0	C < 0	-	A < 0
A. (A.) <i>brachyphallos</i>		C > 0	50%	C < 0	-

Tabla 4.2.14. Valores de agregación interespecífica (C) y de reducción de competencia causada por la agregación intraespecífica (A). Se indican los valores observados en el mayor porcentaje de las infracomunidades. Las casillas con "50%" indican que la mitad de los valores se hallaron por arriba y la otra mitad por debajo del valor de referencia del índice. Los valores significativos se muestran en verde y los no significativos en rojo, en amarillo los valores intermedios.

Para CF no fue posible evaluar el nivel de la agregación interespecífica (C) ni el valor de (A) ya que las abundancias fueron demasiado bajas como para permitir dichos análisis.

### Análisis de comunidades por tipo de ambiente

En esta sección CB y CF no pudieron ser analizadas por separado en cada sitio de muestreo debido al bajo N de aves capturadas por sitio. De modo que se decidió analizar en conjunto ambas especies por tipo de ambiente (interior y marino). Sobre el total de aves examinadas, 41 fueron colectadas en ambientes continentales y 53 en ambientes marinos. La prevalencia total de parasitismo fue mayor en los primeros (100%) que en los segundos (68%) ( $p = \text{valor } 0.00018$ ) (Fig. 4.2.21).

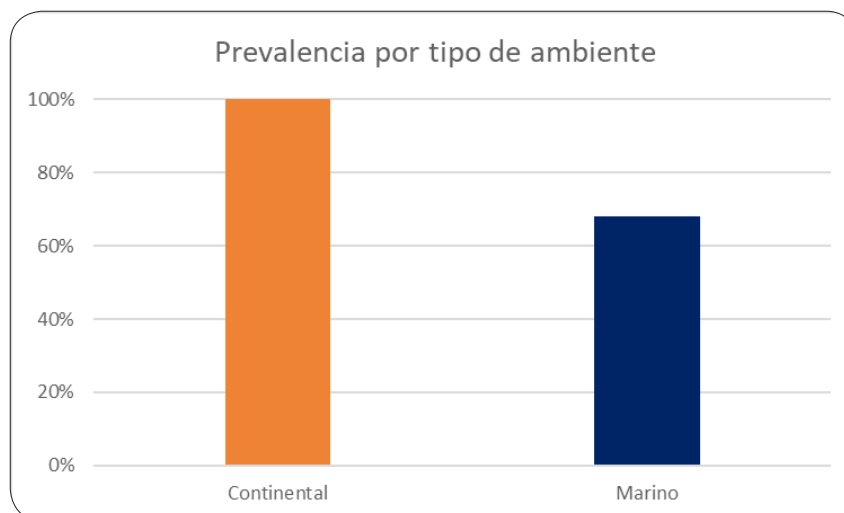


Fig. 4.2.21. Prevalencia de parasitismo por tipo de ambiente.

En la tabla 4.2.15 y figura 4.2.22 se observan la representatividad de los grandes grupos parásitos en ambos tipos de ambientes. Tanto la prevalencia como la abundancia de cada grupo fue mayor en ambientes continentales que en marinos. El grupo más prevalente en ambientes continentales fue el de los cestodes, seguido por el de los nematodos. En ambientes marinos fueron los cestodes seguido por el de los digeneos. En cuanto a la abundancia, el grupo más numeroso en ambientes continentales fue el de los cestodes, los segundos más abundantes fueron digeneos y nematodos. En ambientes marinos los cestodes y digeneos estuvieron igualmente representados, seguidos por los nematodos.

Ambiente	Cestodes			Digeneos			Nematodos			Acantocefalos		
	P%	A	IM	P%	A	IM	P%	A	IM	P%	A	IM
Continental	80	1232	37,3	46	484	25,47	68	496	17,71	27	28	2,54
Marinos	49	392	15,07	28	391	26	25	86	6,61	9	15	3

Tabla 4.2.15: Prevalencia (P%), Abundancia (A) e Intensidad media (IM) de cada grupo parásito para los ambientes continentales y marinos.

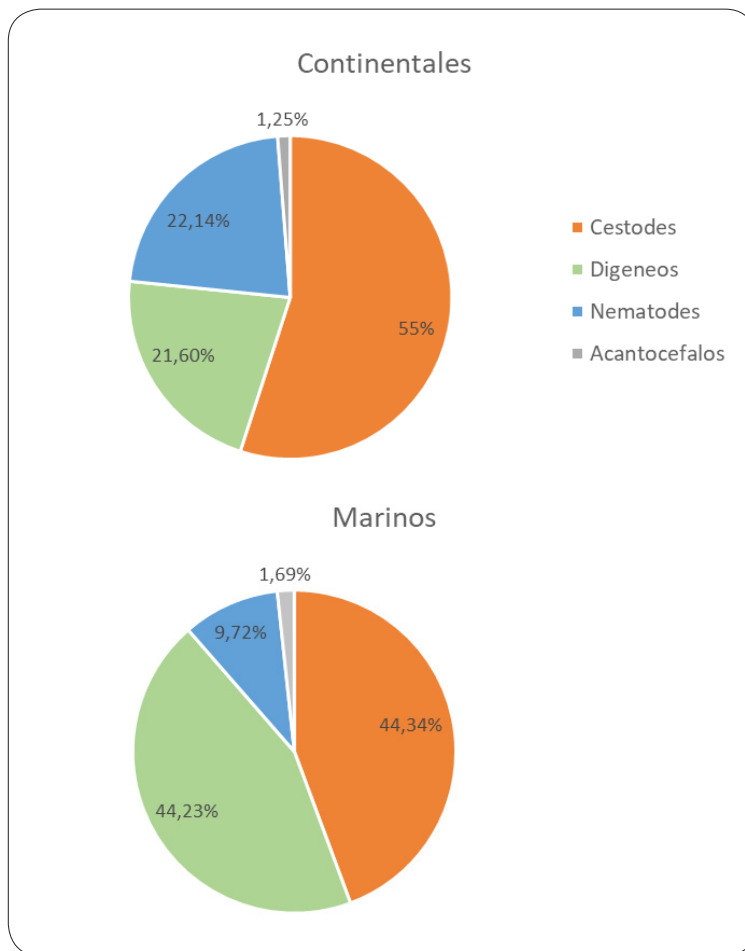


Fig. 4.2.22. Proporción de cada grupo parásito en ambientes continentales y marinos.

Los valores de riqueza, diversidad de Shannon, equitabilidad y dominancia se indican en la tabla 4.2.16. Las riquezas fueron similares, 20 y 21 taxa parásitos en los ambientes continental y marino respectivamente. Los bajos valores de dominancia indican que no hubo ninguna especie que predomine sobre el resto en ninguna de las comunidades componentes.

La diversidad fue mayor en el ambiente marino que en el continental, mientras que la equitabilidad fue igual para ambos ambientes, alcanzando un valor intermedio e indicando que las especies se encuentran uniformemente representadas en ambas comunidades.

	Continental	Marino
Riqueza Específica	20	21
Diversidad Específica- Shannon	1,94	2,47
Equitabilidad	0,65	0,65
Dominancia	0,34	0,21

Tabla 4.2.16. Riqueza, diversidad de Shannon, equitabilidad y dominancia para cada tipo de ambiente.

### Curva de acumulación de especies

La curva de acumulación de especies para los hospedadores colectados en ambientes continentales muestra una tendencia a estabilizarse por arriba de los 20 hospedadores analizados (Fig 4.2.23). A ese nivel se puede esperar encontrar la riqueza máxima de especies parásitas ( $S=20$ ), sugiriendo que el inventario observado es fiable. Esto se puede confirmar a partir de los valores de riqueza esperada arrojados por los estimadores  $Chao1=20$  especies y  $Jackknife1=22$  especies.

En el caso de hospedadores colectados en ambientes marinos la curva tiende a estabilizarse por arriba de los 20 hospedadores analizados. Los valores de riqueza esperada fueron: para el estimador  $Chao1=20$  especies y para  $Jackknife1=24$ , el valor observado fue de 21 especies (Fig. 4.2.24).

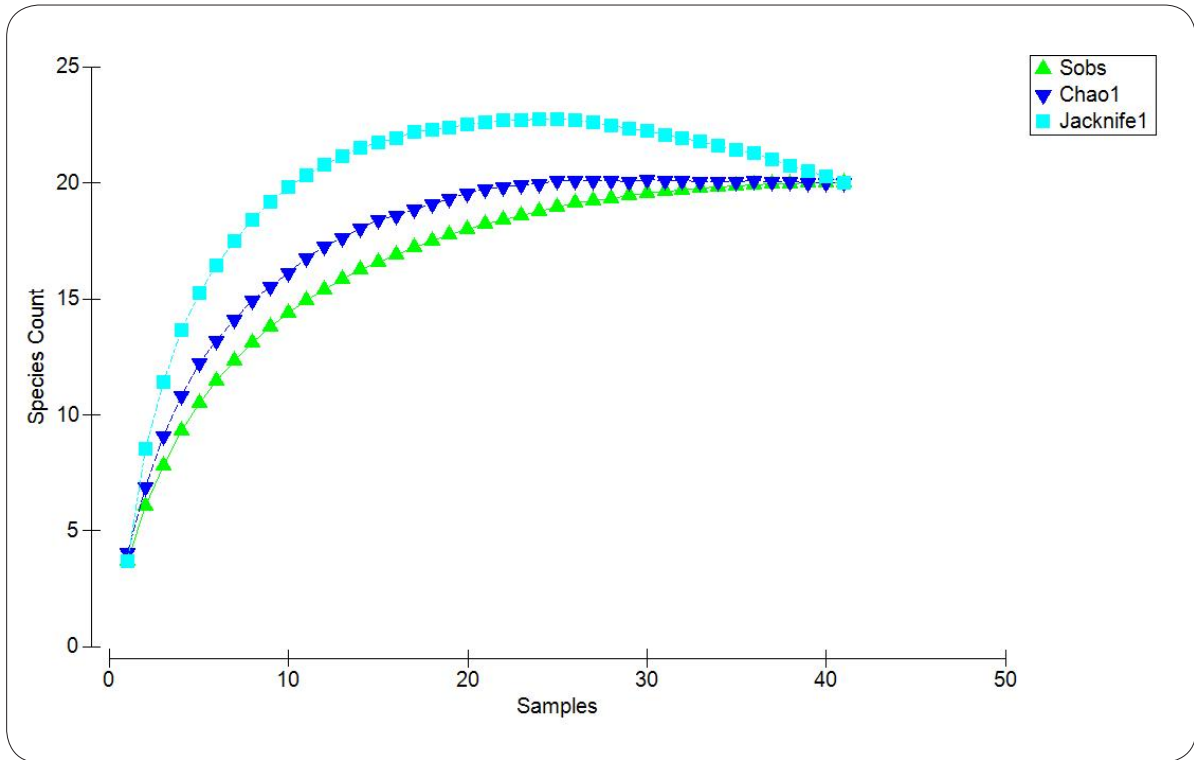


Figura. 4.2.23 Curva de acumulación de especies de hospedadores muestreados en ambientes continentales.

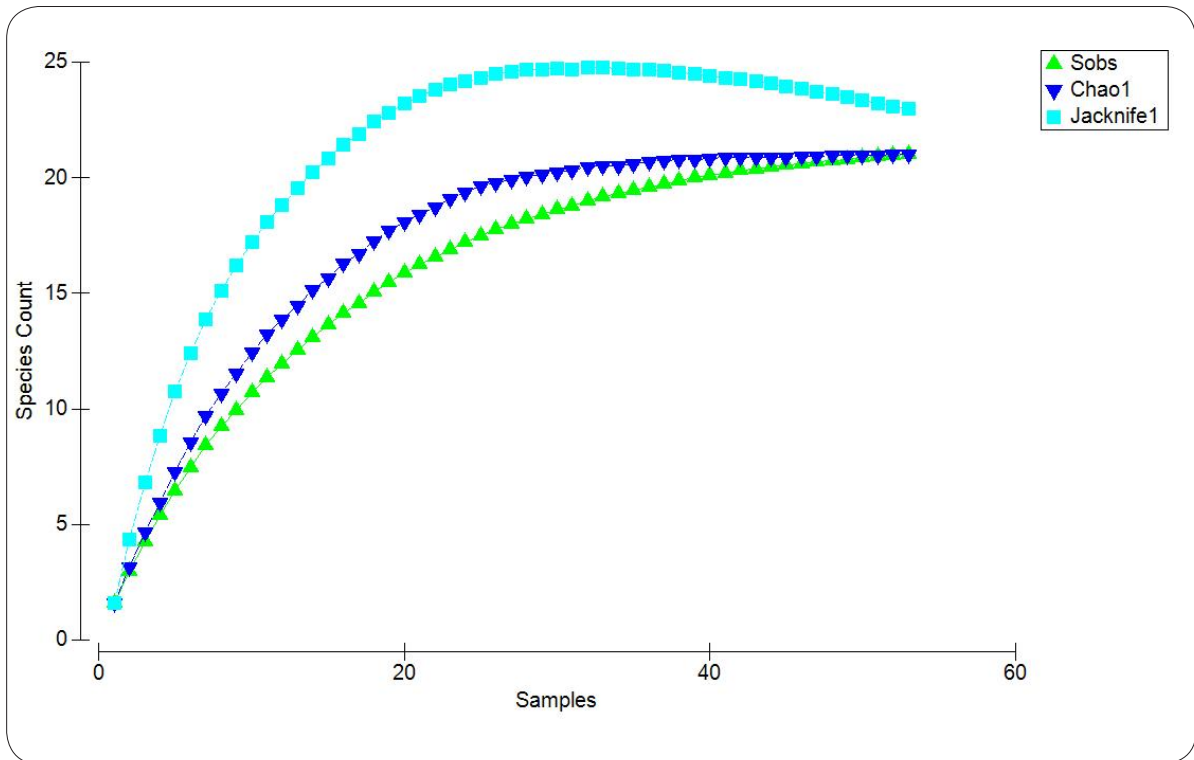


Figura. 4.2.24 Curva de acumulación de especies de hospedadores muestreados en ambientes marinos.

### Similitud de las comunidades parásitas continentales y marinas

Los valores de similitud cualitativa de Jaccard y cuantitativa de Sørensen entre las comunidades parásitas de ambos ambientes alcanzaron la máxima similitud (i.e.=1).

### Análisis SIMPER de disimilitud porcentual

Las especies que contribuyen a la disimilitud entre comunidades se detallan en la tabla 4.2.17. Las primeras 7 especies detalladas contribuyeron casi al 70% de la disimilitud entre ambas comunidades en cuanto a su abundancia promedio. De esas 7 especies la única que fue en promedio más abundante en los ambientes marinos fue el cestode gen. sp. indet., las demás fueron en promedio más abundantes en los ambientes continentales. Los valores altos de abundancia promedio son los que explican su mayor contribución a la disimilitud entre ambas comunidades. Por fuera de estas 7 especies, la segunda que fue en promedio más abundante en los ambientes marinos fue *M. formicae*.

Especies	Continental	Marino	Contrib%	Cum.%
	Av.Abund	Av.Abund		
<i>Echinocotyle</i> sp.	2,79	0,51	19,59	19,59
<i>Strongyloides</i> sp.	2,03	0,06	15,37	34,96
<i>Nadejdolepis</i> spp.	0,97	0,52	9,98	44,94
<i>Plagiorchis</i> sp.	0,41	0,28	7,59	52,53
Cestode gen. sp. indet.	0,23	0,47	7,07	59,6
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	0,41	0,11	5,04	64,64
<i>Kowalewskiella cingulifera</i>	0,51	0,11	4,12	68,75
<i>Aploparaksis brachyphallos</i>	0,66	0,16	3,98	72,73
<i>Tetrameres</i> sp.	0,14	0,16	3,18	75,91
<i>Parorchis</i> sp. nov.	0,15	0,04	2,96	78,87
<i>Echinuria skrjabiniensis</i>	0,17	0,18	2,88	81,75
<i>Notocotylus ralli</i>	0,05	0,3	2,81	84,56
<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	0,42	0,13	2,75	87,31
<i>Maritrema formicae</i>	0,09	0,48	2,59	89,9
<i>Notocotylus</i> sp.	0,08	0	2,23	92,12

Tabla 4.2.17. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de cada especie a la disimilitud entre las comunidades continental vs marina.

### Análisis a nivel de infracomunidades de ambientes dulceacuícolas y marinos

Los resultados de los valores de diversidad (HB), equitabilidad (E), número total de parásitos (N), riqueza (S) y dominancia (D) de las infracomunidades se indican en la tabla 4.2.18. La riqueza de especies parásitas de las infracomunidades en ambientes continentales varió entre 1 y 10, siendo las más frecuentes las infracomunidades formadas por 2 especies (Tabla 4.2.18, Fig. 4.2.25). La riqueza de las infracomunidades en ambientes marinos varió entre 0 y 7 y aunque la mayoría de las aves no estuvo parasitada, el valor de riqueza más frecuente fue 1. Se observaron diferencias significativas entre ambientes para los indicadores diversidad (p valor 0,005672), abundancia (p valor 2,2E-16), riqueza (p valor 2,2E-16) y dominancia (p valor 0,0327). No se encontraron diferencias entre ambientes estadísticamente significativas en el parámetro equitatividad.

	HB	E	N	S	D
<b>continentales</b>					
media	0,60	0,54	54,63	3,59	1,64
min	0,00	0,19	1,00	1,00	1,00
max	1,44	0,89	415,00	10,00	3,33
moda	0,00	0,48	3,00	2,00	1,00
<b>marinos</b>					
media	0,34	0,51	16,68	1,55	1,36
min	0,00	0,19	0,00	0,00	1,00
max	1,48	0,76	168,00	7,00	3,00
moda	0,00	0,53	0,00	0,00	1,00

Tabla 4.2.18. Valores de diversidad (HB), equitabilidad (E), número total de parásitos (N), riqueza (S) y dominancia (D) de las infracomunidades de ambientes continentales y marinos.

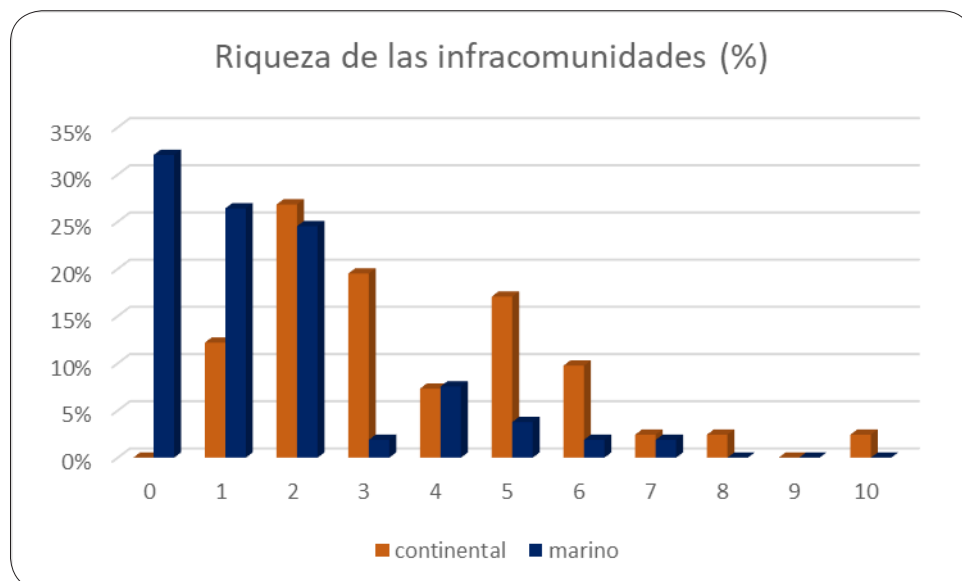


Fig. 4.2.25. Riqueza de las infracomunidades de helmintos en ambientes continentales y marinos.



### Similitud entre infracomunidades

Los resultados obtenidos a partir del análisis de similitud de Jaccard para las infracomunidades provenientes de ambientes continentales se brindan en la figura 4.2.26. Los valores variaron de 0 a 0,8, y sólo el 4% de estos valores estuvo por encima de 0,5 (valor medio del índice de Jaccard). Ninguno alcanzó el máximo valor posible del coeficiente.

Del mismo modo, los valores del índice de Similitud de Sørensen fueron bajos, y sólo el 3% de las comparaciones mostraron un valor por encima de 0,5. El valor más elevado hallado fue de 0, 81 (Fig. 4.2.27).

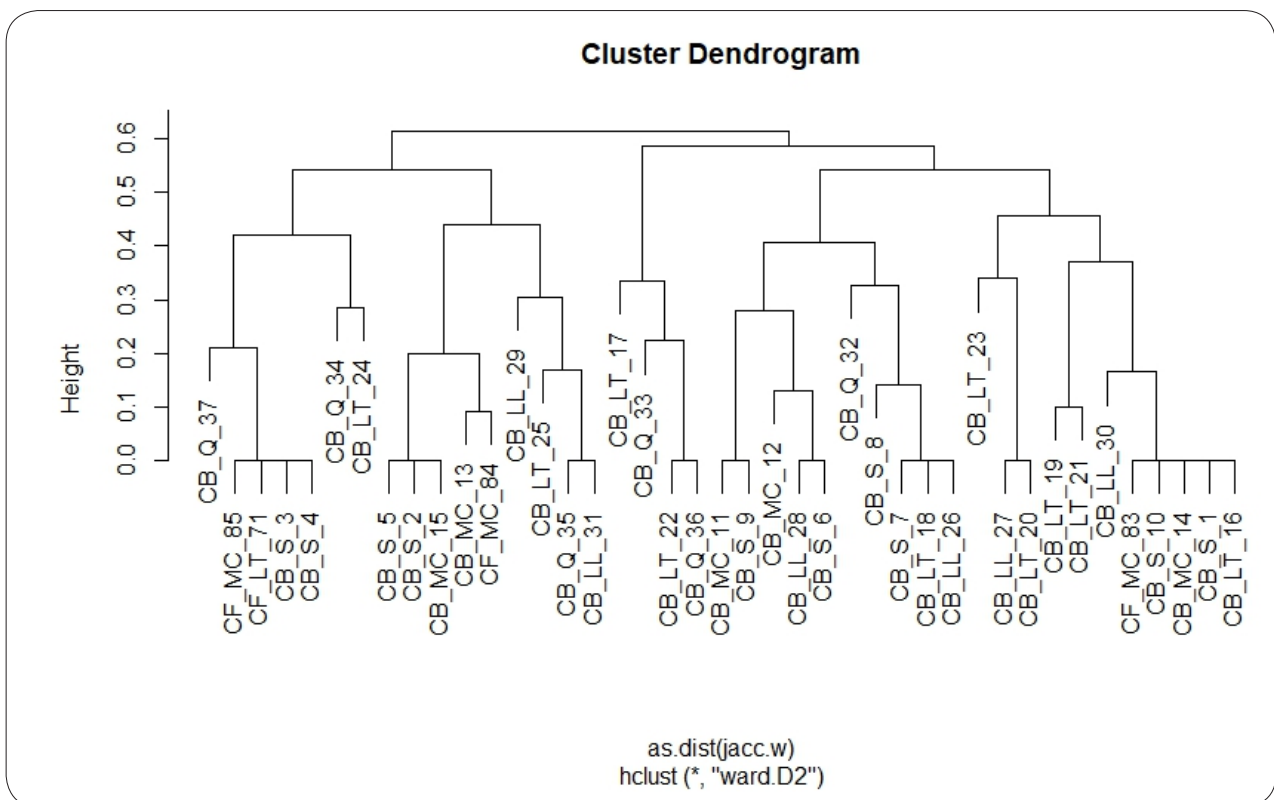


Fig. 4.2.26. Similitud cualitativa de Jaccard para continentales

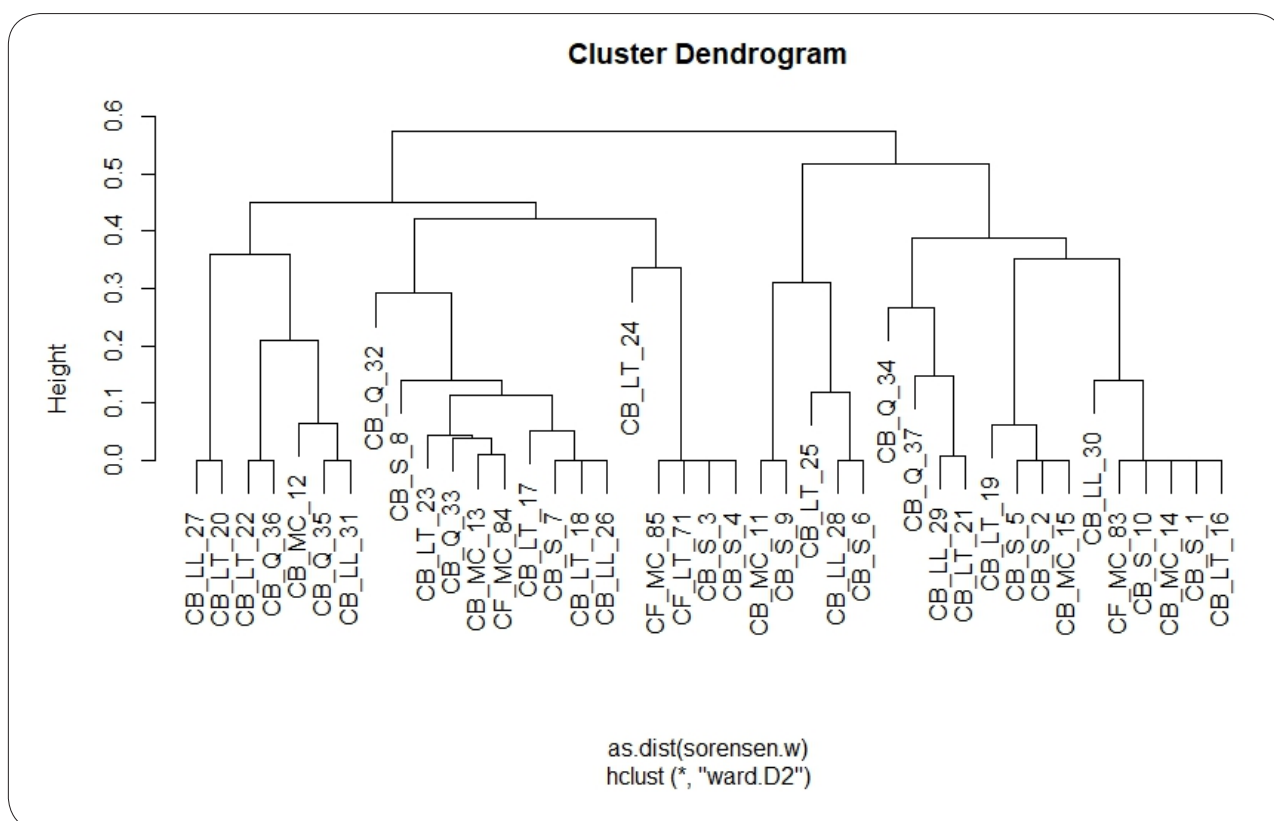


Fig. 4.2.27. Similitud cuantitativa de Sørensen para continentales.

Los resultados obtenidos a partir del análisis de similitud de Jaccard para los representantes marinos se brindan en la figura 4.2.28. Los valores variaron de 0 a 1. Menos del 1% de estos valores estuvo por encima de 0,5 y en la mayoría de las comparaciones no hubo similitud alguna.

Menos del 1% de los valores del índice de Similitud de Sørensen estuvo por encima de 0,5 (Fig. 4.2.27). Los valores variaron entre 0-0,96, siendo la mayoría 0.

La similitud entre las infracomunidades fue en general baja, y por ello no se definieron grupos en el dendrograma.

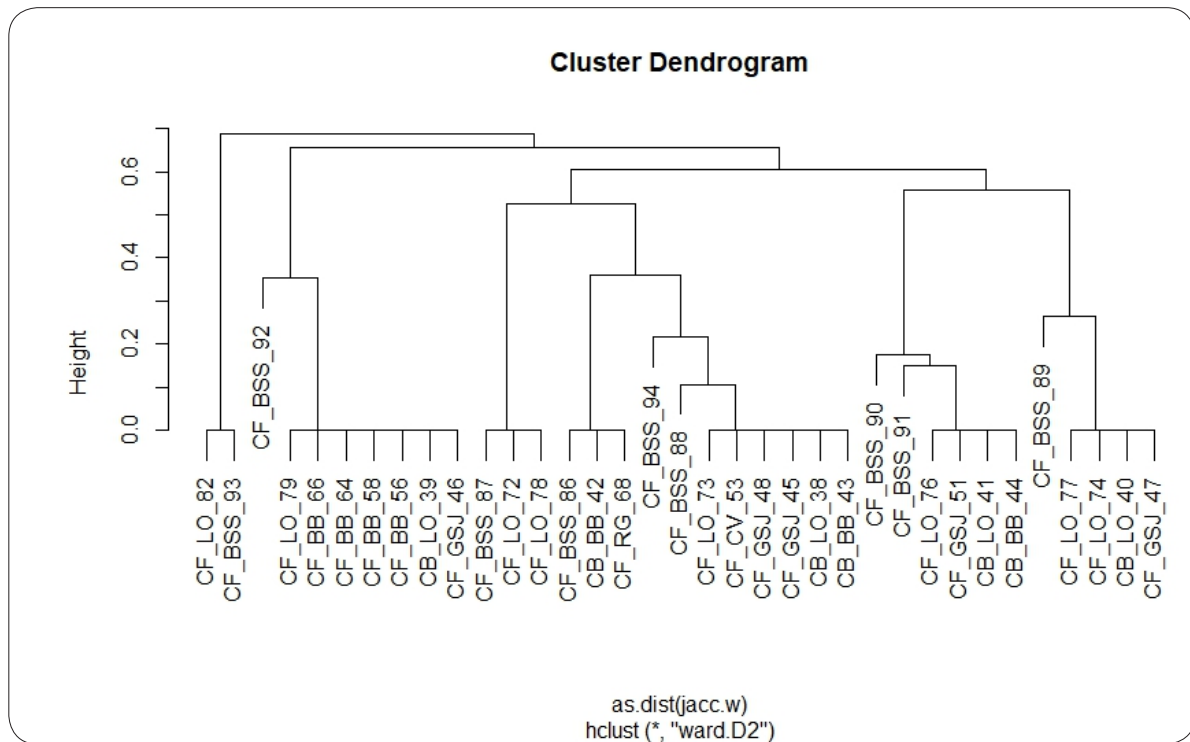


Fig. 4.2.28. Similitud cualitativa de Jaccard para marinos.

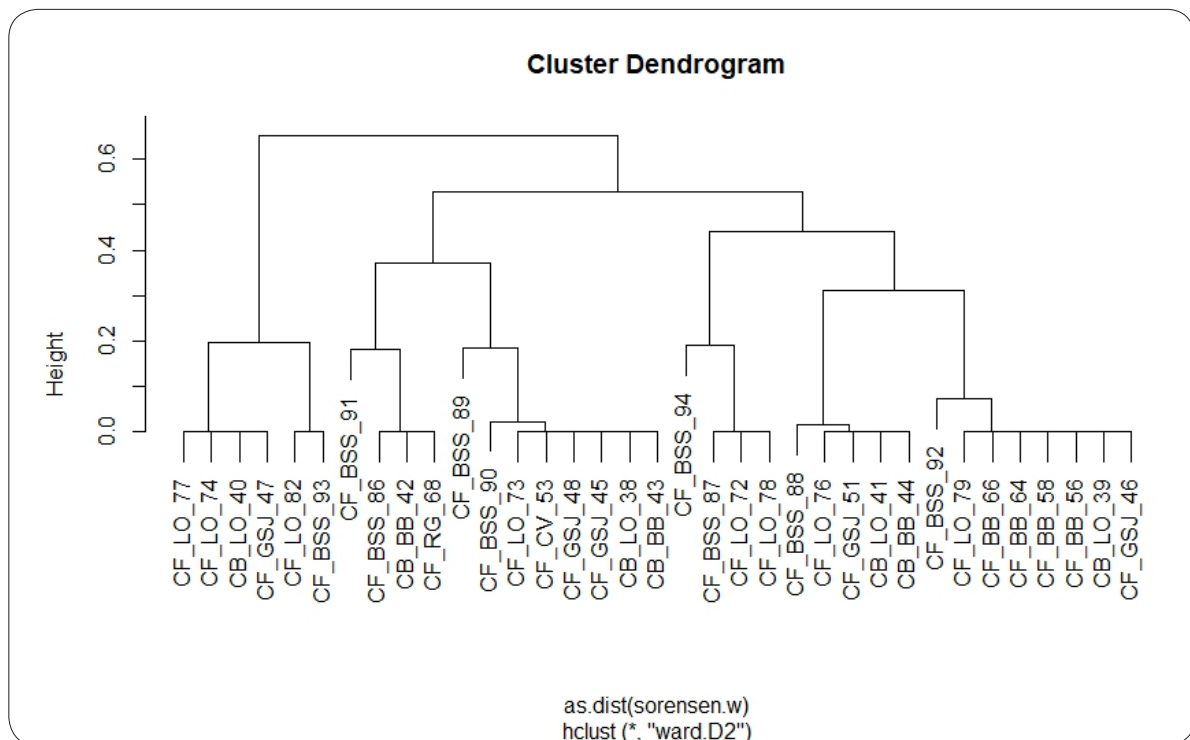


Fig. 4.2.29. Similitud cuantitativa de Sørensen para marinos.

### Análisis SIMPER de similitud porcentual

La similitud entre las infracomunidades de cada tipo de ambiente se muestra en las tablas 4.2.19 y 4.2.20.

Para las infracomunidades continentales se observó que el grado de similitud promedio entre pares fue del 19,52%. A su vez, se identificaron 6 especies contribuyendo a más del 90% de la similitud acumulada (Tabla 4.2.19). Dos tercios de la similitud global estuvo representada por las especies *Echinocotyle* sp. y *Strongyloides* sp.

Especies	Av.Abund	Contrib%	Cum.%
<i>Echinocotyle</i> sp.	2,79	39,47	39,47
<i>Strongyloides</i> sp.	2,03	30,93	70,39
<i>Nadejdolepis</i> spp.	0,97	8,16	78,55
<i>Plagiorchis</i> sp.	0,41	5,45	84,01
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	0,41	4,14	88,15
<i>Kowalewskiella cingulifera</i>	0,51	3,35	91,5

Tabla 4.2.19. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de cada especie hallada en las infracomunidades continentales.

Para el caso de los hospedadores marinos la similitud promedio entre pares de infracomunidades fue del 5%. El 90% de la similitud acumulada fue explicada por 6 especies. Los dos primeros tercios estuvieron representados por los cestodes *Nadejdolepis* spp. y los cestodes gen. sp. indet. (Tabla 4.2.20).

Especies	Av.Abund	Contrib%	Cum.%
<i>Nadejdolepis</i> spp.	0,52	36,79	36,79
Dilepididae gen. sp. indet.	0,47	33,74	70,53
<i>Tetrameres</i> sp.	0,16	6,46	76,99
<i>Notocotylus ralli</i>	0,3	5,76	82,75
<i>Maritrema formicae</i>	0,48	3,94	86,69
<i>Echinocotyle</i> sp.	0,51	2,91	89,6
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	0,11	2,25	91,85

Tabla 4.2.20. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de cada especie halladas en la infracomunidades marinas.

### 4.3 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Estudios realizados en América del Norte en especies de la familia Scolopaciidae muestran riquezas parasitarias similares a las halladas en el presente estudio. En Texas, Canaris y Kinsella (2012) reportaron 16 especies parásitas en el playero grande (*Tringa semipalmata*) tanto durante la época de migración como en época post-reproductiva, siendo la prevalencia del 100% en ambos casos. Sin embargo, se indicaron diferencias en la constitución específica en cada uno de estos períodos, observando que durante la época de migración predominaron los digeneos (9 especies) en la comunidad componente y los cestodes fueron minoría (2 especies), mientras que durante el período post-reproductivo predominaron los cestodes (8 especies), seguidos de los digeneos (5 especies). Los resultados del presente trabajo también fueron similares a los registrados en Bristol Bay (Alaska), en donde se analizaron 6 especies de aves playeras y se hallaron 19 especies parásitas, de las cuales 14 fueron cestodes, seguidos en abundancia por los digeneos. Sin embargo, en dicho estudio no se hallaron ni nematodos ni acantocéfalos (Canaris y Kinsella, 2000). En esa misma área, otro estudio realizado en 2007 sobre 3 especies de aves playeras (el vuelvepedras negro *Arenaria melanocephala*, el vuelvepedras común *A. interpres* y el playero común *Calidris alpina*), durante 4 temporadas reproductivas mostró resultados similares a los hallados en el presente estudio. Así, las prevalencias totales fueron altas (100%, 91% y 98% respectivamente), las comunidades componentes estuvieron compuestas por 21, 25 y 22 especies parásitas respectivamente, siendo siempre los cestodes el grupo dominante. Sin embargo, en las 3 poblaciones de aves analizadas, la riqueza promedio por temporada fue mucho menor (4,4; 2,1 y 2,7 respectivamente) (Canaris y Kinsella, 2007). Los autores describen a estar 3 comunidades componentes como conjuntos predecibles de especies de helmintos, que incluyen una única especie dominante con varias asociadas y un gran número de especies menos predecibles; predominio de cestodes, baja riqueza de especies, alta diversidad, pero baja uniformidad. Además, al igual que en el presente trabajo los autores indican la existencia de un reclutamiento continuo de pocas especies de helmintos, todas las cuales presentan baja abundancia (Canaris y Kinsella, 2007).

En el presente estudio, a nivel de comunidad componente se observó que la riqueza parasitaria fue más alta en CB que en CF. Según la curva de acumulación de especies la riqueza observada en CB fue igual a la esperada. Por el contrario, para CF no se ha alcanzado la riqueza máxima de especies parásitas para el ensamble de hospedadores bajo estudio. El grupo parásito más prevalente en ambas especies hospedadoras fue el de los cestodes, seguido por el de los nematodos. Los cestodes también fueron los más numerosos en ambas comunidades. La diversidad de ambas comunidades componentes fue similar. Los índices de equitatividad y dominancia indicaron que las especies se encuentran uniformemente representadas en cada

comunidad componente. La distribución de las especies parásitas en la población hospedadora permitió caracterizar dos grupos (especies secundarias y satélites) en CB y sólo uno (especies satélites) en CF. En ningún caso se observaron especies centrales, es decir, regionalmente comunes y localmente abundantes. La similitud global entre ambas comunidades componentes fue del 75%.

Probablemente debido a que el comportamiento migratorio es una característica principal de estas aves y, que a lo largo de su migración frecuentan distintos tipos de ambientes, es que estén expuestas a una mayor riqueza parasitaria. La riqueza parasitaria se correspondería con la diversidad de presas de las cuales se alimentan las aves y que están accesibles en cada sitio en el momento de la escala migratoria. Sin embargo, ninguna de las especies parásitas llega a constituirse en especie central (altamente predecibles de encontrar en sus hospedadores). De manera concluyente la estructura y composición de la fauna parasitaria de ambas especies hospedadoras es en general diversa, pero está irregularmente distribuida entre los hospedadores.

A nivel de infracomunidad, la diversidad, equitatividad y abundancia de las infracomunidades en CB fue en general baja, siendo estos valores aún menores en CF. La mayoría de las infracomunidades en CB estuvieron compuestas por más de 3 especies, alcanzando una riqueza máxima de 10 especies parásitas, mientras que en la mayoría de los CF la riqueza no superó las 2 especies. La similitud global de las infracomunidades de CB y de CF fue muy baja. Estos valores son el reflejo del elevado número de especies que parasitan pocos hospedadores (prevalencias bajas) y que se encuentran en bajas abundancias, este fenómeno es lo que desestabiliza la estructura de la comunidad y le confieren baja predictibilidad a las infracomunidades.

En resumen, se observa que las infracomunidades de parásitos en ambas especies hospedadoras son una colección al azar de especies localmente disponibles, no siguen una estructura comunitaria rigurosa, son heterogéneas, desestructuradas e impredecibles. Además, son insaturadas es decir que la riqueza de las infracomunidades no coincide con la riqueza observada a nivel de comunidad componente, sino que suele ser mucho más baja (alcanzando en general la mitad del valor de la comunidad componente).

Existen unos pocos antecedentes sobre el análisis de las infracomunidades en aves playeras en el hemisferio norte. En un estudio realizado sobre el playero grande (*Tringa semipalmata*) en Texas, la riqueza de especies en las infracomunidades varió entre 2 y 10 para la época de migración de primavera, y entre 1 y 4 para el período de post-reproducción. La diversidad y la uniformidad fueron más altas para los migrantes de primavera que para hospedadores en post-reproducción. En Canadá, un estudio realizado sobre el playero manchado (*Actitis macularis*) determinó



infracomunidades con riquezas entre 2 y 7 (la comunidad componente fue de 11), y el 100% de las infracomunidades presentaron cestodes (Didyk et al., 2007). Los resultados del presente estudio coinciden con estos antecedentes en que la riqueza de las infracomunidades siempre fue mucho más baja a la riqueza observada a nivel de comunidad componente, lo cual indicaría que se trata de infracomunidades insaturadas (no coincide con el valor encontrado en la comunidad componente).

En el presente estudio, a nivel poblacional todas las especies presentaron dispersión agregada. En CB el cestode *Echinocotyle* sp. y el nematode *Strongyloides* sp. fueron las especies con mayores prevalencias y abundancias medias. Para el caso de CF los cestodes gen. sp. indet. y *Nadejdolepis* spp. fueron los taxa más prevalentes y con las abundancias medias más elevadas. *Brachylecithum* sp., ambas especies de *Notocotylus*, *O. odhneri*, *Parorchis* sp. nov., *Eucoleus* sp., *Tetrameres* sp. y *E. skrjabiniensis* tuvieron localizaciones restringidas. El resto de las especies se alojaron en diferentes tramos del intestino. En los pocos casos de interacciones interespecíficas. los pares de especies que presentaron algún grado de solapamiento fueron siempre cestodes. Por otra parte, se observó que las tres especies parásitas del intestino que pudieron ser analizadas, *Echinocotyle* sp., *Strongyloides* sp. y *Plagiorchis* sp. mantienen el mismo patrón de localización tanto en bajas como en altas intensidades, indicando que no existirían factores densodependientes ni interacciones intraespecíficas que influyan en su distribución. En cuanto a la agregación interespecífica en CB sólo *Echinocotyle* sp. y *Strongyloides* sp. mostraron valores altos indicando la existencia de este tipo agregación. En el caso de CF muy pocos casos arrojaron interacciones positivas *Nadejdolepis* spp., *Plagiorchis* sp. y *N. ralli*, gen. sp. indet., *Microsomacanthus* sp. y *Parorchis* sp. nov.

En términos generales se trató de pequeñas infrapoblaciones con bajas intensidades donde la competencia no fue significativa, determinando poblaciones no interactivas (o del tipo aislacionistas), que están distribuidas al azar a lo largo del intestino y por ello es que no se observaron patrones de superposición de nicho, es decir que todas las especies pueden coexistir en la comunidad porque el espacio de nicho no está limitado por la abundancia de individuos. Las especies se distribuyeron de manera tal que la agregación interespecífica fue menor o nula en relación con la agregación intraespecífica, eso estaría facilitando la coexistencia de las especies parásitas a lo largo del intestino.

Los ambientes estudiados mostraron diferencias en cuanto a la prevalencia de parasitismo, la cual fue un tercio más alta en los ambientes continentales que en los marinos. El grupo con mayor prevalencia en los ambientes continentales fue el de los cestodes, seguido por el de los nematodes, mientras que en ambien-

tes marinos los cestodos y los digeneos fueron los más prevalentes. Se hallaron diferencias en cuanto a la riqueza de especies y dominancia. No hubo diferencias en cuanto a la equitatividad. En los ambientes marinos la diversidad fue mayor. La similitud de especies parásitas en ambos ambientes fue máxima. La riqueza de especies parásitas de las infracomunidades en ambientes continentales fue en general de 2 especies y en ambientes marinos fue de 1. La similitud de las infracomunidades fue muy baja en ambos ambientes.

En general se observa que las aves provenientes de ambientes continentales (que fueron en su mayoría CB) tienen una mayor prevalencia y una mayor riqueza de la infracomunidades que las aves provenientes de los ambientes marinos (que en su mayoría fueron CF). Esto tal vez tenga que ver con una mayor heterogeneidad en los ambientes continentales (Miserendino, 2001) que les propicia a las aves una oferta mucho más diversa de la cual alimentarse. Esto se explica porque en general estos ambientes que son más heterogéneos espacialmente proporcionan una mayor variedad de microhábitats, mayor variedad de microclimas y más tipos de lugares para esconderse de los depredadores (Begon, 2006). Estudios realizados en humedales de interior en Patagonia han demostrado que estos ambientes actúan como reservorios cruciales de una gran diversidad de invertebrados (Manzo et al., 2019). Esa biodiversidad (potenciales hospedadores intermediarios) parece responder tanto a variaciones espaciales como temporales en la heterogeneidad física. Entonces, probablemente en estos ambientes, aquellas especies con una dieta amplia ingerirán especies que actúan como hospedadores intermediarios para una amplia gama de parásitos y, por consiguiente, albergarán una mayor riqueza entre los hospedadores (Morand, 2015).





CAPÍTULO 5  
DIETA Y FAUNA  
PARASITARIA



## 5.1 INTRODUCCIÓN

Las tramas tróficas representan las relaciones de alimentación entre las comunidades biológicas, sin embargo, la mayoría de los estudios de redes tróficas pasan por alto lo que quizás sea la interacción más frecuente: el parasitismo. Los parásitos transmitidos tróficamente dependen de la depredación para alcanzar a los diferentes hospedadores dentro de su ciclo de vida. Por lo tanto, para este tipo de parásitos, la depredación y el ingreso a un nuevo hospedador están estrechamente relacionados. Desde el punto de vista de los depredadores, cuanto más eurifágica es su dieta (mayor amplitud de dieta o más cantidad de especies presa ingeridas), mayor es la probabilidad de “consumir” una gran variedad de parásitos. Así, los depredadores generalistas podrían parasitarse por más especies transmitidas tróficamente en comparación a depredadores con dietas más especializadas (Thieltges et al., 2013).

Conocer los hábitos alimenticios de los hospedadores aporta información valiosa acerca de la interacción entre la depredación y la transmisión de los parásitos en los sistemas naturales. El análisis del contenido estomacal refleja sólo lo consumido en un corto período de tiempo, mientras que el estudio de los parásitos proporciona información sobre la alimentación a largo plazo y ayuda a aclarar las incertidumbres existentes sobre la dieta del hospedador en los sitios que éste frecuenta e incluso sobre la calidad de los sitios (Marcogliese, 2005).

La mayoría de los helmintos de aves (cestodes, digeneos, nematodos y acantocéfalos) tienen ciclos de vida indirectos y complejos (heteroxenos) y se adquieren por ingestión (Bush, 1990), en donde participan más de un hospedador involucrado, existiendo una secuencia obligada de hospedadores intermediarios (HI) en donde se desarrollan los estadios larvales, y el hospedador definitivo en donde se desarrolla el parásito adulto. La transmisión entre hospedadores puede efectuarse por diversos mecanismos: el estado infectivo del parásito puede ser libre e infectar al siguiente hospedador pasivamente (por ingestión) o activamente (por penetración); o el estado infectivo puede ocurrir en un hospedador intermediario, el cual debe ser ingerido por el siguiente hospedador para continuar su desarrollo (Marcogliese y Cone, 1997). Cada individuo hospedador puede consumir distintas presas cada día y en proporciones variables dependiendo de la oferta (Marcogliese, 2005). Entonces, el estudio de los parásitos y sus ciclos de vida proporciona información importante para la interpretación de las tramas tróficas.



Por lo anteriormente expuesto, dados los mayores valores en los parámetros ecológicos (riqueza, prevalencia y abundancia), así como las elevadas intensidades de infección por cestodes y digeneos, observados en el capítulo 4 de esta tesis, se espera que CB tenga una dieta más eurifágica que CF.

El objetivo de este capítulo fue: en primer lugar, analizar la composición y el tipo de dieta de CB y CF, para luego analizar la relación entre los componentes de la dieta de ambas especies hospedadoras y su parasitofauna asociada, con el fin de aportar información acerca de la biología trófica de los hospedadores e inferir posibles vías de transmisión de los parásitos. Esto último también revelará información en cuanto a los tipos de ambientes frecuentados por las aves.

### 5.2 Análisis de datos, métodos estadísticos

Los contenidos estomacales de las aves fueron analizados bajo lupa (Fig. 5.2.1), todos los fragmentos de presas hallados fueron colectados, cuantificados y conservados en alcohol 70%. Con la ayuda de bibliografía específica (Domínguez y Fernández, 2009) se determinaron en un 70% los diferentes componentes de la dieta al nivel taxonómico más preciso posible; y lo que no se pudo identificar claramente se recurrió a consultas a especialistas (ver Agradecimientos). La información obtenida fue volcada en una tabla de abundancia de ítems presa.



Fig.5.2.1 Observación e identificación de los ítems presa bajo lupa binocular.

Para establecer la contribución de cada clase de alimento a la dieta del ave, se aplicó el *índice de importancia relativa (IRI)*:

$$IRI = \%Fo * (\%N + \%V)$$

Donde:

$\%Fo$ : es la frecuencia de ocurrencia del ítem presa (es decir, el porcentaje de estómagos conteniendo una clase de presa particular).

$\%N$ : es la proporción entre el número de individuos de cada ítem presa y el número total de individuos en la dieta.

$\%V$ : proporción de volumen de cada ítem presa con relación al volumen total de todos los ítems presa.

Los ítems presa con valores de IRI más altos serán los más representativos de la dieta. Luego estos valores fueron graficados transformando los datos numéricos a logaritmo  $\log(x+1)$ .

Se calculó también la diversidad trófica con el **índice de diversidad de Brillouin**:

$$HB = \ln N! - \sum \ln ni! / N$$

Donde:

$N$ : número total de clases taxonómicas halladas en el total de los estómagos,

$ni$ : número total de presas de una clase taxonómica.

La amplitud de nicho se calculará con el índice de amplitud de nicho de Levin definido como:

$$B = \frac{1}{\sum (P^2)}$$

Esto fue calculado tanto para especies hospedadoras como para tipos de ambientes.

Donde:

$P$ = proporción de individuos de una clase taxonómica considerando el total de los estómagos.

Los cálculos se realizaron utilizando RStudio (RStudio Team, 2016), paquetes readxl, dplyr, tidyverse, Rmpfr.

Las diferencias taxonómicas en la composición de la dieta entre especies de aves fueron evaluadas aplicando el análisis del porcentaje de similitud (SIMPER) para examinar la diferencia entre las muestras de estómagos de ambas especies de aves y así evaluar la contribución de cada clase de presa a la similitud total.

### 5.3 Resultados

#### Análisis de dieta

Se obtuvieron contenidos estomacales de 39 CB y 25 CF. El espectro trófico basado en 1158 presas comprendió 25 entidades taxonómicas. Los ítems presa hallados y la contribución de cada clase de alimento a la dieta de ambas especies de aves se puede observar en la tabla 5.3.1.

Los estómagos analizados presentaron una alta proporción de semillas e insectos, (principalmente Coleoptera y Diptera y muchos indeterminados), crustáceos (principalmente Amphipoda, Isopoda y Cladocera) aunque en diferentes porcentajes en cada especie hospedadora y como contribuyente menor, los moluscos.

En la figura 5.3.1 y 5.3.2 se observa el resultado gráfico de los valores del IRI para cada especie de ave.

	IRI	
	CB	CF
Insecta indet	<b>504</b>	<b>156</b>
Fornicidae	4,12	0
Diptera Chironomidae	<b>71,4</b>	<b>50</b>
Diptera ceratopogonidae	0,458	0
Diptera ephydriidae	0,458	0
Diptera indet	<b>51,3</b>	<b>22,2</b>
Diptera psychodidae	0,458	0
Phthiraptera	0,458	0
Coleoptera indet	<b>41,6</b>	13
Coleoptera Staphylinidae	<b>12,4</b>	0
Coleoptera Hydrophilidae	1,83	0
Collembola	0,458	0
Hemiptera	0,458	0
Lepidoptera	0,458	0
Mollusca	<b>22,9</b>	<b>72,3</b>
semillas	<b>3758</b>	<b>4182</b>
restos vegetales	<b>25,6</b>	0
Arachnida	5,49	0
Crustacea Copepoda	3,2	0
Crustacea Amphipoda	0,458	0,927
Crustacea Isopoda	<b>15,1</b>	6,49
Crustacea indet.	4,12	3,71
Crustacea Cladocera	0	<b>18,05</b>
Crustacea Decapoda	0	2,78

Tabla 5.3.1. Valores del IRI para cada especie de ave. CB: playerito unicolor. CF: playerito de rabadilla blanca. En negrita los valores más altos.



Fig. 5.3.1. Resultados de IRI. Las barras representan la contribución de cada categoría de presas a la dieta de CB. Abreviaturas: V=materia vegetal, Ar=Arachnidae, Co=Coleoptera, Cl=Collembola, Cr=Crustacea, Dp=Diptera, Mo=Mollusca e IN=Insecta.

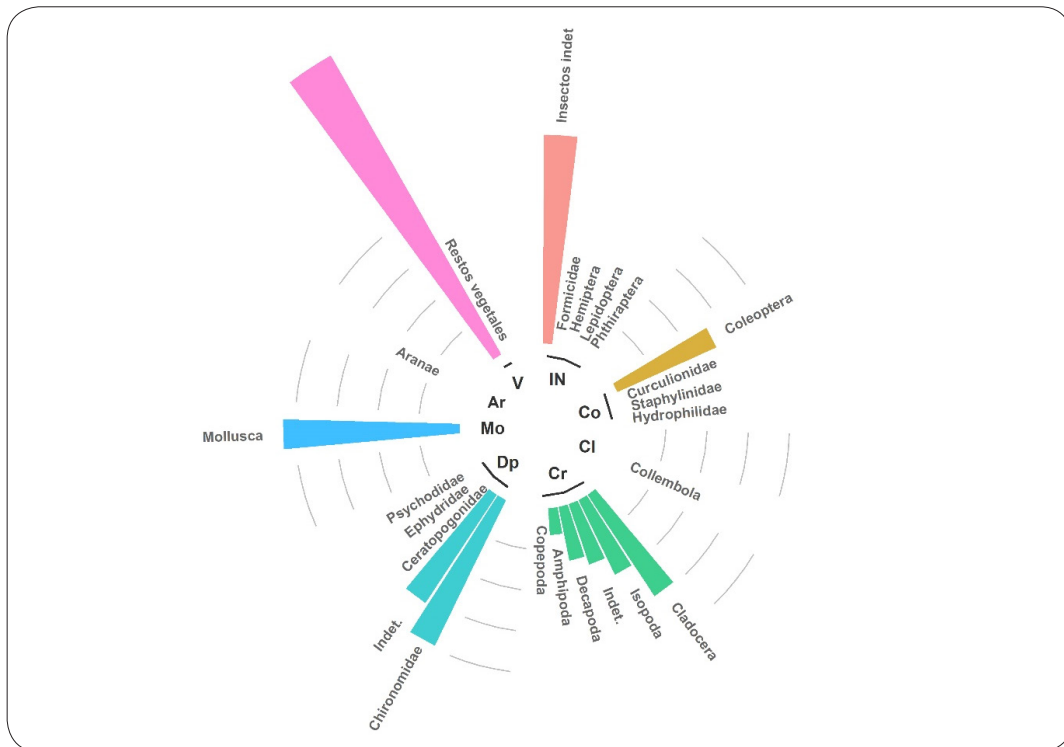


Fig. 5.3.2. Resultados de IRI para CF. Abreviaturas: V=materia vegetal, Ar=Arachnidae, Co=Coleoptera, Cl=Collembola, Cr=Crustacea, Dp=Diptera, Mo=Mollusca, IN=Insecta.

Los valores de diversidad trófica (HB) en cada estómago presentaron valores entre 0 y 1,49 para CB, siendo menores para CF, entre 0 y 0,9. La diversidad media fue de 1,24 en CB y de 0,9 en CF, no se observaron diferencias significativas (p valor 0.08646376). La extensión del nicho trófico (B) fue similar para ambas especies (1,95 en CB y 1,59 en CF).

Por otra parte, la diversidad trófica (p valor 0.04238678) y la amplitud del nicho trófico fue mayor en ambientes continentales interiores que en ambientes costeros marinos (Tabla 5.3.2).

	HB	B
CB	1.24 (0-1.49)	1.95
CF	0.9 (0-0.9)	1.59
Marino	0.65	1.34
Continental	1.66	3.14

Tabla 5.3.2. Índice de diversidad de Brillouin (HB) e índice de amplitud de nicho de Levin (B) para CB y CF y para ambientes marinos y continentales.

Las especies que contribuyen a la disimilitud entre las presas consumidas por ambas especies de aves se detallan en la tabla 5.3.3. Las diferencias observadas estuvieron dadas principalmente por los primeros 5 ítems que figuran en la tabla, los cuales contribuyeron al 70% de la disimilitud entre ambas especies de aves. Estos ítems fueron en general más abundantes en CB que en CF, especialmente los dípteros y coleópteros, excepto los moluscos que fueron más frecuentes en CF.

CB vs CF

Disimilitud promedio = 84,56

ítems presa	CB	CF	%Contrib	%Cum.
	Contribución promedio			
semillas	1,07	1,09	30,58	30,58
insectos indet.	0,57	0,36	15,54	46,12
Mollusca	0,13	0,25	9,48	55,59
Diptera Chironomidae	0,24	0,18	6,99	62,58
Diptera indet	0,16	0,14	5,91	68,49
Coleoptera	0,17	0,1	4,86	73,35
Crustacea Isopoda	0,1	0,08	3,89	77,24
Crustacea Cladocera	0	0,17	3,56	80,8
Crustacea indet.	0,05	0,05	3,09	83,89
restos vegetales	0,14	0	2,34	86,24
Coleptera Staphylinidae	0,1	0	2,2	88,43
Crustacea Decapoda	0	0,05	1,68	90,11

Tabla 5.3.3. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de los ítems presa que contribuyen a la disimilitud entre las dietas de CB y CF.



Para CB se observó que el grado de similitud promedio entre pares de estómagos fue tan sólo del 15,5% (tabla 5.3.4). Los ítems presa que más contribuyeron a la similitud acumulada (90,7%) fueron los insectos indeterminados, las semillas, los moluscos y los insectos quironómidos, los cuales serían elementos comunes a la mayoría de los estómagos analizados.

CB			
Similitud promedio: 15,46			
ítem presa	Contrib prom	%Contrib	%Cum
insectos indet.	0,57	42,54	42,54
semillas	1,07	40,56	83,11
Mollusca	0,13	3,83	86,94
Diptera Chironomidae	0,24	3,75	90,69

Tabla 5.3.4. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de los ítems presa hallados en CB.

Para el caso de CF la similitud promedio entre pares de estómagos fue levemente mayor (16,1%). El 90% de la similitud acumulada estuvo explicada por 3 ítem presa: semillas, insectos indeterminados y moluscos, que serían elementos comunes a la mayoría de los estómagos analizados (Tabla 5.3.5).

CF			
Similitud promedio: 16,09			
Species	Contrib prom	%Contrib	%Cum
semillas	1,09	65,17	65,17
insectos indet.	0,36	14,92	80,09
Mollusca	0,25	13,61	93,7

Tabla 5.3.5. Valores promedio, contribución porcentual y contribución porcentual acumulada de los ítems presa hallados en CF.

### Relación entre la dieta y la fauna parasitaria

A modo de resumen en las siguientes tablas se detallan los tipos de presas halladas en cada especie de ave y en cada tipo de ambiente y las especies de parásitos halladas en cada especie de ave y en cada tipo de ambiente:

presas	continental	marino
CB	Insecta indet.	Insecta indet.
	semillas	semillas
	Mollusca	Crustacea Isopoda
	Crustacea indet.	Crustacea Amphipoda
	Arachnida	Collembola
	restos vegetales	
	Formicidae	
	Diptera ceratopogonidae	
	Diptera ephydriidae	
	Diptera Chironomidae	
	Diptera Psychodidae	
	Coleoptera indet.	
	Diptera indet	
	Crustacea Copepoda	
	Coleoptera Curculionidae	
	Coleoptera Staphylinidae	
	Coleoptera Hydrophilidae	
	Hemiptera	
	Lepidoptera	
CF	Insecta indet.	Insecta indet.
	semillas	semillas
	Coleoptera	Mollusca
		Crustacea indet.
		Diptera Chironomidae
		Diptera indet.
		Crustacea Isopoda
		Crustacea Amphipoda
		Crustacea Cladocera
	Crustacea Decapoda	

Tabla 5.3.6. Tipos de presas halladas en CB y en CF en cada tipo de ambiente

parásitos	continental	marino
CB	<i>Echinocotyle</i> sp.	<i>Echinocotyle</i> sp.
	<i>Nadejdolepis</i> sp. 2	<i>Nadejdolepis</i> sp. 2
	<i>Nadejdolepis</i> sp. 3	<i>Nadejdolepis</i> sp. 3
	<i>Microsomacanthus</i> sp.	<i>Aploparaksis</i> (A.) <i>brachyphallos</i>
	<i>Aploparaksis</i> (A.) <i>brachyphallos</i>	<i>Kowalewskiella cingulifera</i>
	<i>Kowalewskiella cingulifera</i>	<i>Trichocephaloidis</i> sp.1
	<i>Trichocephaloidis</i> sp.1	<i>Echinoparyphium</i> sp.
	Cestode gen. sp. indet.	<i>Maritrema formicae</i>
	<i>Echinoparyphium</i> sp.	<i>Odhneria odhneri</i>
	<i>Brachylecithum</i> sp.	<i>Levinseniella cruzi</i>
	<i>Notocotylus</i> sp.	<i>Parorchis</i> sp. nov.
	<i>Maritrema formicae</i>	<i>Plagiorchis</i> sp.
	<i>Maritrema pichi</i> sp. nov.	<i>Strongyloides</i> sp.
	<i>Parorchis</i> sp. nov.	<i>Eucoleus</i> sp.
	<i>Plagiorchis</i> sp.	<i>Profilicollis</i> sp.
	<i>Echinuria skrjabiniensis</i>	
	<i>Tetrameres</i> sp.	
<i>Strongyloides</i> sp.		
<i>Eucoleus</i> sp.		
<i>Arhythmorhynchus comptus</i>		
CF	<i>Microsomacanthus</i> sp.	<i>Nadejdolepis</i> sp. 1
	Cestode gen. sp. indet.	<i>Aploparaksis</i> (A.) cf. <i>brachyphallos</i>
	<i>Parorchis</i> sp. nov.	<i>Kowalewskiella cingulifera</i>
	<i>Plagiorchis</i> sp.	<i>Trichocephaloidis</i> sp.2
	<i>Tetrameres</i> sp.	Cestode gen. sp. indet.
	<i>Strongyloides</i> sp.	<i>Echinoparyphium</i> sp.
	<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	<i>Brachylecithum</i> sp.
		<i>Notocotylus</i> sp.
		<i>Parorchis</i> sp. nov.
		<i>Plagiorchis</i> sp.
		<i>Echinuria skrjabiniensis</i>
		<i>Tetrameres</i> sp.
		<i>Strongyloides</i> sp.
	<i>Eucoleus</i> sp.	
	<i>Arhythmorhynchus comptus</i>	
	<i>Profilicollis</i> sp.	

Tabla 5.3.7. Especies parásitas halladas en CB y en CF en cada tipo de ambiente

## 5.4 Discusión y Conclusiones

De los resultados obtenidos, se desprende que las semillas fueron el grupo más representado en la dieta de CB. Entre los invertebrados, los dípteros (Chironomidae especialmente) y los coleópteros fueron los grupos más representados, seguidos de los crustáceos (principalmente isópodos). Insectos como los hemípteros y los lepidópteros y crustáceos como los decápodos y los anfípodos fueron grupos muy poco representados en los contenidos estomacales de los CB analizados.

Al presente no se conocen estudios sobre la ecología trófica de esta especie de ave en la Patagonia. Sin embargo en Argentina existen datos sobre la dieta de CB en el área media del río Paraná, provincia de Santa Fé. Beltzer y Lajmanovich (1990) registraron insectos acuáticos (en su mayoría Curculionidae y Coleoptera) y larvas de Lepidoptera y Diptera, semillas (gramíneas acuáticas) y materia vegetal, así como también algunos moluscos Planorbidae en los estómagos de CB analizados. Los valores de diversidad trófica hallados por Beltzer y Lajmanovich (1990) en un ambiente de costa barrosa durante el verano oscilaron entre 0,5-1,58, siendo la media 1,04. Dicha zona se caracteriza por poseer el fondo casi plano sin mayores irregularidades, generando un perfil transversal en forma de bandeja y bancos con una pendiente suave (Beltzer y Lajmanovich, 1990; Beltzer, 1991). El paisaje está representado por islas bajas e inundables, la vegetación está representada por la presencia de bosques y arbustales y en los interiores de isla, pajonales y pastizales. La fauna aquí es particularmente rica debido a la variedad de microambientes y la presencia de refugios naturales (Burkart et al., 1999).

A diferencia del Paraná medio en el centro oeste de Chubut se observa un relieve quebrado, de serranías irregulares y valles aluviales. En el centro-oeste de Río Negro y Chubut, existe un relieve ondulado, atravesado por numerosos cursos de agua superficial con una cobertura de sedimentos areno-gravillosos (López et al., 2011), en donde se han observado diferencias en los conjuntos de macroinvertebrados dependiendo de la vegetación de la cuenca (Miserendino, 2001).

Los valores de dieta obtenidos en el presente estudio y los registrados en el Paraná son similares. Esto puede tener que ver con que los ambientes de interior o dulceacuícolas presentan, en general, una importante heterogeneidad ambiental, con diferencias en abundancia, sustrato, y ubicación de la vegetación acuática y ribereña (Miserendino, 2011). Estos factores hacen que las características estruc-

turales de estos ambientes sustenten una fauna también muy diversa asociada a los distintos tipos de vegetación, generando que las aves tengan una oferta mucho más amplia de la cual alimentarse (siempre manteniéndose dentro de un rango general de presas).

Sobre la dieta de CF se posee más información. Algunos estudios de dieta realizados en la costa patagónica reportan que CF se alimenta principalmente de invertebrados acuáticos, semillas, larvas y adultos de insectos, arañas, moluscos bivalvos (e.g., *Tellina petitiana*, *Darina solenoides*), poliquetos (e.g., *Travisia olens*), y crustáceos (e.g., *Cyrtograpsus altimanus*, Isopoda Anthuridea y anfípodos) (D'Amico et al. 2004; Hernández y Bala, 2007) (tabla 5.4.2). En este estudio, si bien las semillas fueron el grupo más representativo, los insectos y, entre ellos los dípteros, y los moluscos predominaron en los contenidos estomacales de los CF analizados, aunque los crustáceos cladóceros también estuvieron bien representados (Tabla 5.4.2). Estudios realizados sobre CF en la provincia de Santa Fé han registrado larvas de dípteros quironómidos (*Chironomus* sp. y *Polypedilum* sp.) como principal componente en la dieta, seguidos del molusco gasterópodo *Littoridina parchappei* (Hydrobiidae) (Beltzer 1991). En esa zona los valores de diversidad trófica variaron entre 0-3,89, siendo la media 1,13. Estos valores son más altos que los hallados en el presente trabajo. En otro estudio realizado en la costa estuarial de la Bahía Samborombón (provincia de Buenos Aires), el ítem presa más frecuente en la dieta de CF fue el poliqueto *Laeonereis culveri*, seguido por ostrácodos, algunos anfípodos, isópodos e insectos (mayoritariamente Curculionidae) (Martínez-Curci et al. 2015). Al igual que en el presente trabajo, se han registrado gran variedad de semillas en la Laguna del Monte (provincia de Buenos Aires) (Montalti et al. 2003).

Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que en los ambientes continentales se halló una gran diversidad de insectos que fue mayor en CB que en CF, mientras que en los ambientes marinos fueron más frecuentes los crustáceos, siendo éstos más diversos en CF (tabla 5.3.6). Además, se observó que la diversidad de la dieta y su amplitud fue ligeramente mayor en CB que en CF. Es importante entonces señalar que la mayoría de los CF fueron capturados en ambientes marinos mientras que la mayoría de los CB en ambientes continentales. Teniendo en cuenta que el análisis del contenido estomacal refleja sólo lo consumido en un corto período de tiempo, las diferencias halladas podrían ser explicadas por los distintos tipos de ambientes que frecuentaron las aves. Como se mencionó anteriormente, la mayoría de los estudios de heterogeneidad espacial determinan



que la riqueza taxonómica de especies animales está estrechamente vinculada con la diversidad estructural de la vegetación acompañante (Begon et. al., 2006). Además, la latitud y la longitud se consideran factores primarios para determinar la riqueza de especies de diferentes grupos de fauna (Begon et. al., 2006). Teniendo en cuenta, por ejemplo, el estudio realizado en Paraná, tiene sentido que la diversidad de presas haya sido mayor en los sitios de muestreo continentales (más heterogéneo por ser un área estructuralmente más compleja), que la diversidad de presas hallada en la costa marina, donde el ambiente tiende a ser más estable y más homogéneo (Begon et. al., 2006).

Especie ave	item presa	Localidad	Ambiente	Referencia	
CB	Coleoptera	Curculionidae	Santa Fé, LT	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990; presente estudio
		Noteridae	Santa Fé	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990
		Cerambycidae	Santa Fé	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990
		Hidrophilidae	Santa Fé, LL, LT	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990; presente estudio
		Carabidae	Santa Fé	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990
		Staphylinidae	S, LT	continental	presente estudio
		indet	MC, LT, Q, S	continental	presente estudio
	Collembola	indet.	LO	marino	presente estudio
	Hemiptera	indet.	S	continental	presente estudio
	Lepidoptera	Larvas	Santa Fé, S	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990; presente estudio
	Diptera	Larvas	Santa Fé	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990
		Ceratopogonidae	S	continental	presente estudio
		Ephydriidae	MC	continental	presente estudio
		Chironomidae	MC, Q, LT, LL, S, LO	continental y marino	presente estudio
		Psychodidae	MC	continental	presente estudio
		indet	MC, LT, LL, Q	continental	presente estudio
	Insecta	indet	S, MC, LT, BB, Q, LL	continental y marino	presente estudio
		Formicidae	S, MC, LL	continental	presente estudio
	Mollusca	Planorbidae	Santa Fé	continental	Beltzer y Lajmanovich, 1990
		indet.	MC, S, LT	continental	presente estudio
	Mat. Vegetal	Semillas	Santa Fé, S, MC, LT, LO, LL	continental y marino	Beltzer y Lajmanovich, 1990; presente estudio
		restos vegetales indet.	MC, LT, LL	continental	presente estudio
	Crustacea	indet.	MC, S	continental	presente estudio
Isopoda indet.		BB	marino	presente estudio	
Copepoda (Maxillopoda)		S	continental	presente estudio	
Amphipoda (Malacostraca)		BB	marino	presente estudio	
Arachnida		LT, LL, Q	continental	presente estudio	

Tabla 5.4.1. Composición de la dieta de CB según la bibliografía disponible y el presente estudio. Referencias: S=Sarmiento, LO=Laguna del Ornitólogo, MC= Ea. Ma. Cristina, Q= Ea. Quichaura, LT= Laguna Toro, LL= Laguna Leleque, BB= Bahía Bustamante, BSS= Bahía San Sebastián.



Especie ave	item presa	Localidad	Ambiente	Referencia	
CF	Coleoptera	Curculionida	Punta Rasa	marino	Martínez-Curci et al., 2015
	Diptera	Chironomidae	Santa Fé, LO	continental y marino	Beltzer, 1991, presente estudio
		Ceratopogonidae	Santa Fé	continental	Beltzer, 1991
		indet.	Punta Rasa, LO, BSS	continental y marino	Martínez-Curci et al., 2015; presente estudio
	Insecta	indet.	BB, BSS, MC, LO	continental y marino	Presente estudio
	Mollusca	<i>Littoridina parchappei</i> (Gastropoda: Hidrobiidae)	Santa Fé	continental	Beltzer, 1991
		<i>Ardeamya petitiana</i> (Bivalvia: Tellinidae)	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		<i>Darina solenoides</i> (Bivalvia: Mactridae)	PV, Chubut	marino	D'Amico et al., 2004; Hernández y Bala, 2007
		<i>Buccinanops globulosum</i> (Gastropoda: Nassariidae)	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		<i>Olivella plata</i> (Gastropoda: Olivellidae)	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		<i>Tornatina candeii</i> (Gastropoda: Scaphandridae)	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		indet.	BB, BSS	marino	Presente estudio
	Mat. Vegetal	Semillas	Santa Fé, Bs. As., S, MC, LT, LL, LO, BSS	continental y marino	Beltzer, 1991; Montalti et al., 2003; presente estudio
	Crustacea	<i>Cycloleberis pouseni</i> (Ostracoda)	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		Ostracoda indet.	Punta Rasa	marino	Martínez-Curci et al., 2015
		<i>Cyrtograpsus altimanus</i> (Decapoda)	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		Decapoda indet.	BB	marino	presente estudio
		<i>Excirolana</i> sp. (Isopoda)	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		Isopoda Anthuridea	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007
		Isopoda indet.	Punta Rasa, BB	marino	Martínez-Curci et al., 2015; presente estudio
		Amphipoda	PV, Chubut; Punta Rasa, Bs. As.	marino	Hernández y Bala, 2007; Martínez-Curci et al., 2015
		Cladocera (Branchiopoda)	LO	marino	presente estudio
	indet.	BB	marino	Presente estudio	
Polychaeta	<i>Travisia olens</i>	PV, Chubut	marino	D'Amico et al., 2004; Hernández y Bala, 2007	
	<i>Laeonereis acuta</i>	PV, Chubut	marino	Hernández y Bala, 2007	
	<i>Laeonereis culveri</i>	Punta Rasa	marino	Martínez-Curci et al., 2015	
	<i>Glycera americana</i>	PV, Chubut	marino	D'Amico et al., 2004; Hernández y Bala, 2007	
	<i>Neanthes succinea</i>	Punta Rasa	marino	Martínez-Curci et al., 2015	

Tabla 5.4.2. Composición de la dieta de CF según la bibliografía disponible y el presente estudio. Referencias: S=Sarmiento, LO=Laguna del Ornitólogo, MC= Ea. Ma. Cristina, Q= Ea. Quichaura, LT= Laguna Toro, LL= Laguna Leleque, BB= Bahía Bustamante, BSS= Bahía San Sebastián.

Según la información brindada por los helmintos se amplía el espectro trófico conocido hasta el momento para ambas especies de aves (Tabla 5.3.7). En este sentido, CB estaría consumiendo moluscos (e.g. *Trophon gervesianus*, *Biomphalaria peregrina*, *Nacella magellanica*) y/o decápodos (e.g. del género *Neohelice*) que, hasta el momento, no fueron reportados en la bibliografía. Además, es probable que ambas especies hospedadoras hayan consumido insectos tales como Odonatos, Ephemeropteros, Trichopteros y/o Nematoceros, crustáceos anfípodos (e.g. *Gammarus*) y anélidos (e.g. oligoquetos de la familia Lumbriculidae).

En la tabla 5.4.3 se presenta un detalle acerca del conocimiento existente sobre los hospedadores intermediarios de los grupos parásitos hallados en el presente estudio. Estos resultados complementan la información brindada en el capítulo 3.

A partir de la información disponible, de los resultados parasitológicos y de dieta obtenidos en el presente estudio, se pudieron hacer algunas inferencias acerca de las vías de transmisión de los helmintos hallados (Fig. 5.4.1 y Fig. 5.4.2), las cuales se detallan a continuación:

Con relación a los cestodes, que fue el grupo más representado en los dos hospedadores analizados, se conocen los ciclos de vida para alrededor de 230 especies de la familia Hymenolepididae. La mayoría de estos ciclos se caracterizan por ser diheteroxenos. Los HI de taxones terrestres son generalmente artrópodos (e.g., Insecta, Entognatha, Myriapoda, Arachnida) o anélidos. Los HI de taxones acuáticos son generalmente crustáceos, insectos o anélidos acuáticos. Mientras que, los ciclos de vida de los Dilepididae son conocidos para aproximadamente 25 especies. Estos últimos cestodes utilizan sólo un HI que generalmente es un artrópodo, aunque también ciertos anélidos o moluscos actúan como HI (Mariaux et al., 2017). La gran representatividad de cestodes hallada en este trabajo se corresponde con la diversidad de artrópodos hallada en los contenidos estomacales. La presencia de *Echinocotyle* en CB puede relacionarse con la presencia de copépodos en los contenidos estomacales de estas aves mientras que, tanto *Echinocotyle* como los copépodos estuvieron ausentes en CF. La presencia de *Trichocephaloides* en CB y en CF, puede asociarse con la presencia de Chironómidos en los contenidos estomacales de ambas especies de aves. La presencia del cestode *Microsomacanthus* sp. podría estar relacionada a la ingesta de anfípodos tanto en CB como en CF.

En cuanto a los digeneos, se sabe que las especies de *Parorchis* y de *Notocotylus* se desarrollan en ambientes acuáticos, los primeros son exclusivamente marinos y los segundos pueden desarrollarse tanto en ambientes marinos, salobres como dulceacuícolas. Por ello, la presencia de *Parorchis* en algunas aves (CB y CF) capturadas en los ambientes continentales (Sarmiento, Ea. Ma. Cristina y Ea. Quichaura) (Tabla 5.3.7), indica que dichos individuos frecuentaron en algún momento la costa patagónica. En cuanto a los miembros de la familia Microphallidae, los ciclos de vida pueden tener lugar en ambientes de aguas salobres, marinos o dulceacuícolas, en orden decreciente de frecuencia. Los primeros HI suelen ser moluscos gasterópodos mientras que, los gasterópodos y los crustáceos actúan como segundos HI (Gibson et al., 2002). La presencia de una gran diversidad de microfálidos en CB tanto en ambientes marinos como continentales (Tabla 5.3.7) estaría indicando la ingesta previa de moluscos y/o crustáceos por parte de CB. Es sumamente llamativa la ausencia de miembros de esta familia en los CF analizados, ya sean de ambientes continentales como marinos. Su ausencia en CF podría adjudicarse a la ingesta diferencial de presas aún cuando las aves frecuentan ambientes similares. Esta diferencia, por el contrario, podría deberse también a un uso diferencial del ambiente, en donde CF no estaría frecuentando los ambientes donde los hospedadores intermediarios de microfálidos estén disponibles como recursos alimentarios. Estas diferencias también pueden deberse a barreras inmunológicas diferenciales o a algún tipo de especificidad hospedatoria.

Las especies de *Echinoparyphium* reportadas en Patagonia, poseen sus HI en ambientes acuáticos de interior. Los ejemplares hallados en este trabajo fueron justamente hallados en aves capturadas en sitios continentales. Los ciclos de vida de la familia Dicrocoeliidae se completan en ambientes terrestres, en la mayoría de los casos con dos HI: caracoles (principalmente Pulmonata) y artrópodos (principalmente insectos), aunque se conocen algunos pocos ciclos que se completan en ambientes acuáticos. Esta diversidad en los ciclos y el hecho de haber encontrado ejemplares en ambos ambientes no nos permite realizar inferencias (Tabla 5.3.7).

La baja representatividad de nematodos se corresponde con la baja proporción de anfípodos e isópodos hallados en los contenidos estomacales. Los géneros *Echinuria* y *Tetrameres* se desarrollan en ambientes acuáticos como terrestres, y los HI son generalmente crustáceos (anfípodos, isópodos, cladóceros, branchiopodos) (Anderson, 2000). Ambas especies de aves estuvieron parasitadas por estos géneros de nematodos en similar proporción. Del mismo modo, en los contenidos estomacales de CB como CF se hallaron proporciones similares de crustáceos.

En relación con los acantocéfalos, también con baja representatividad, el ciclo de *A. comptus* incluye isópodos de agua dulce como HI (Atrashkevich 1979). Las especies del género *Profilicollis*, presentes en ambas especies hospedadoras, utilizan crustáceos decápodos como HI, y por ello se puede sugerir que tanto CB como CF consumieron crustáceos decápodos, aunque éstos no hayan estado presentes en sus contenidos estomacales de CB.

Grupos parásitos	HI	Hospedador definitivo
<b>CESTODA</b>		
<i>Echinocotyle</i>	artrópodos (e.g. copépodos)	CB
<i>Nadejdolepis</i>	crustáceos	CB,CF
<i>Microsomacanthus</i>	crustáceos (anfípodos, copépodos, ostrácodos) moluscos gasterópodos (e.g. caracoles del género <i>Lymnaea</i> )	CB,CF
<i>Aploparaksis (Aploparaksis) cf. brachyphallos</i>	Anélidos oligoquetos (Lumbriculidae)	CB,CF
<i>Kowalewskiella</i>	artrópodo, anélidos, moluscos	CB,CF
<i>Trichocephaloidis</i>		CB
<i>Trichocephaloidis</i>	larvas de quironómidos, entre otros insectos	CF
<b>DIGENEA</b>		
<i>Echinoparyphium</i>	<i>Biomphalaria peregrina</i> (Mollusca: Planorbidae)	CB,CF
	<i>Temnocephala chilensis</i>	
	<i>Diplodon chilensis</i> (Mollusca: Bivalvia)	
	<i>Lymnaea viatrix</i> (Mollusca: Gastropoda)	
	<i>Chilina dombeyana</i> (Mollusca: Gastropoda)	
<i>Brachylecithum</i>	caracoles pulmonados y artrópodos (mayoritariamente insectos)	CB,CF
<i>Notocotylus</i>	moluscos gasterópodos, <i>Heleobia australis</i> (Molusca: Hydrobiidae)	CF
	<i>Nacella (P.) magellanica</i>	CB
<i>Maritrema</i>	Moluscos gasterópodos actúan como primer HI y crustáceos y gasterópodos como segundo HI. <i>Siphonaria lessoni</i> , <i>Cyrtograpsus altimanus</i> , <i>Heleobia australis</i> (Molusca: Hydrobiidae), <i>Neohelice granulata</i> , <i>Cyrtograpsus angulatus</i> , <i>Aegla</i> spp.	CB
<i>Odhneria odhneri</i>	metacercarias en <i>Neohelice granulata</i> y <i>Cyrtograpsus angulatus</i> , en los cirrpedios <i>Balanus amphitrite</i> , <i>Balanus glandula</i> , <i>Peisos petrunkevitchi</i>	CB
<i>Levinseniella cruzi</i>	<i>Haelobia australis</i> , <i>H. conexa</i> , <i>H. parchappei</i> , <i>Palaemonetes argentinus</i> , <i>Neohelice granulata</i> y <i>C. granulatus</i>	CB
<i>Parorchis</i> sp. nov.	<i>Trophon geversianus</i>	CB,CF
<i>Plagiorchis</i>	Odonata y Ephemeroptera, Trichoptera, Zygoptera, Nematocera	CB,CF
<b>NEMATODA</b>		
<i>Echinuria</i>	artrópodo (e.g. cladóceros, anfípodos, branchiopodos)	CB,CF
<i>Tetrameres</i>	anfípodos del género <i>Gammarus</i> (ciclos acuáticos), cucarachas y langostas (ciclos terrestres)	CB,CF
<i>Eucoleus</i>	anelidos	CB, CF
<b>ACANTOCÉFALOS</b>		
<i>Arhythmothynchus</i>	artrópodos acuáticos	CB, CF
<i>Profilicollis</i> sp.	<i>Cyrtograpsus altimanus</i>	CB, CF

Tabla 5.4.3. Parásitos y HI registrados en la bibliografía (ver Capítulo 3) de CB y CF.



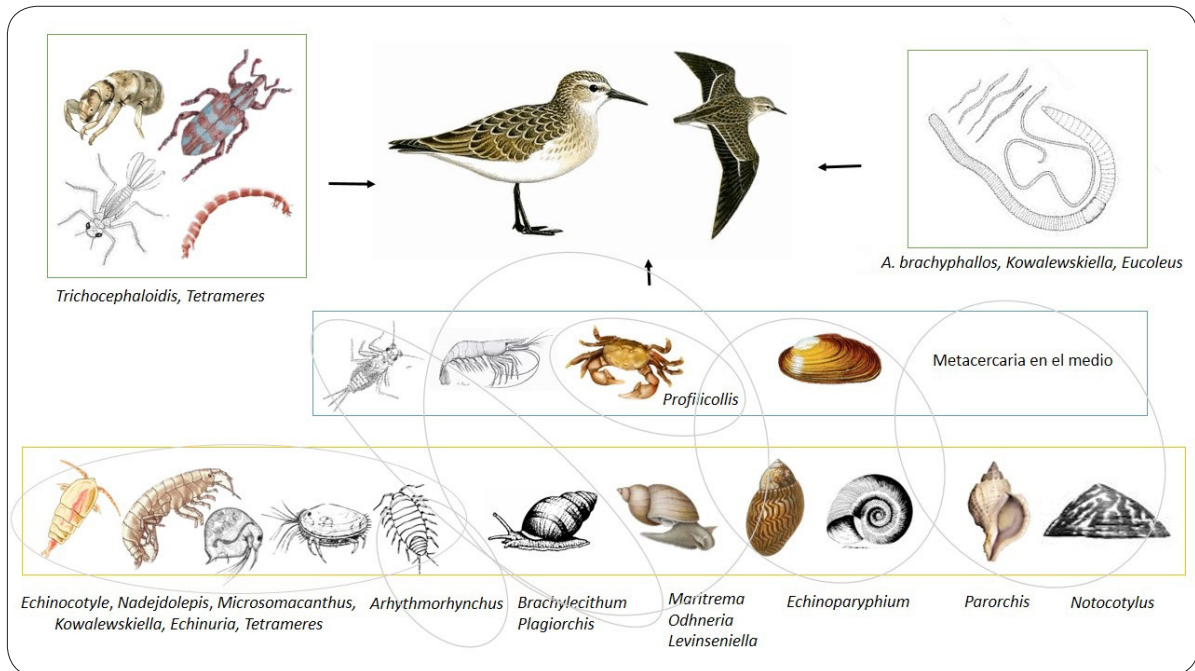


Fig. 5.4.1. Inferencias de transmisión trófica de los helmintos halladas en CB. El nivel inferior muestra los 1ºHI (o únicos HI) y el nivel superior los 2ºHI.

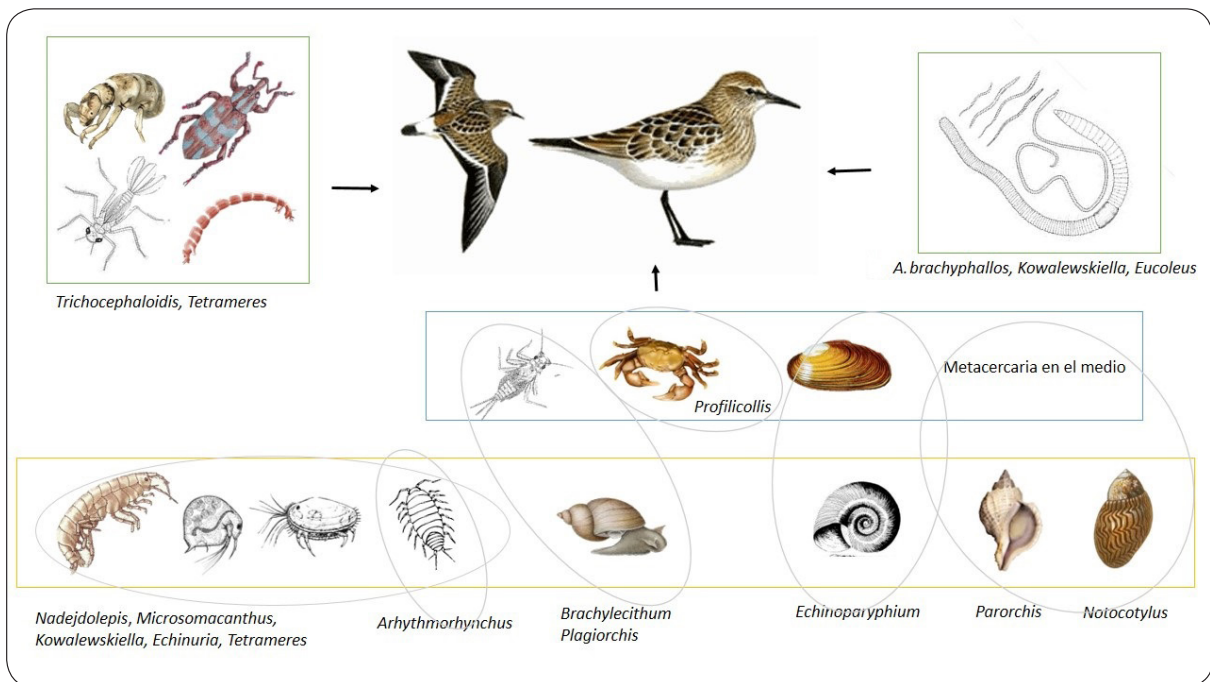


Fig. 5.4.2. Inferencias de transmisión trófica de los helmintos halladas en CF. El nivel inferior muestra los 1ºHI (o únicos HI) y el nivel superior los 2ºHI.

La diversidad hallada en las comunidades parasitarias de ambas especies hospedadoras es el reflejo de la heterogeneidad de la dieta (componentes marinos, continentales y terrestres). En ambas especies de aves, se hallaron parásitos representantes tanto de ambientes terrestres como de ambientes acuáticos (tanto marinos como continentales). La mayoría de los cestodes hallados utilizan como HI artrópodos acuáticos de ambientes continentales, entre los digeneos predominan aquellos con ciclos de vida acuáticos, tanto de interior como marinos. Por su parte entre los nematodes se hallaron representantes tanto de ciclos terrestres como acuáticos. La variedad de insectos y otros artrópodos en la dieta de CB y CF podrían explicar que los cestodes sean el grupo dominante en ambas especies hospedadoras. La mayor abundancia observada en CB probablemente se deba a que esta especie tuvo una mayor amplitud en la dieta, incluyendo una alta proporción de artrópodos (coleópteros y dípteros) entre los ítems presa.

La variedad de ítems presa observada en la dieta de ambas especies hospedadoras indica una gran plasticidad trófica, adaptándose a los recursos disponibles. La gran cantidad de semillas encontradas, sumada a la baja contribución de los representantes de invertebrados de la zona intermareal de los ambientes marinos (ej. oligoquetos, poliquetos, bivalvos) es llamativa. Esto puede tener su explicación en que las aves son capturadas cuando se encuentran en áreas de descanso adyacentes al nivel de marea alta y posiblemente en estas ocasiones aprovechen fuentes alternativas de alimento. Esta explicación es válida también para aquellas aves que se capturaron en ambientes continentales que podrían consumir las semillas durante los períodos de descanso (y momento de captura). Con respecto a la baja representatividad de presas de cuerpo blando, como los anélidos que pueden actuar como hospedadores intermediarios de varios de los grupos parásitos hallados, es importante destacar que al no poseer exoesqueleto su presencia en los contenidos puede estar siendo subestimada.

Los presentes resultados muestran que un amplio espectro alimenticio se corresponde con un aumento de vías de incorporación de parásitos, que se refleja en la alta riqueza específica tanto de ítems presa como de especies parásitas provenientes de distintos tipos de ambientes.





## DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES



El objetivo general de esta investigación fue caracterizar las comunidades de helmintos de aves playeras migratorias neárticas que frecuentan humedales de la Patagonia argentina. Este objetivo se ha cumplido ampliamente contribuyendo al conocimiento de su biodiversidad, presentando los primeros reportes de helmintos parásitos del playerito unicolor *Calidris bairdii* y del playerito de rabadilla blanca *Calidris fuscicollis* en sus áreas no reproductivas en la Patagonia argentina, siendo además unos de los pocos a nivel mundial para estas dos especies hospedadoras. Esto permitió responder la mayoría de las preguntas iniciales que originaron el desarrollo de este trabajo de tesis, por ejemplo ¿Cuáles son las especies de helmintos que parasitan a estas especies de aves? ¿En qué prevalencias y con qué intensidades? ¿Serán comunidades parasitarias ricas o pobres en especies? ¿Qué grupos de helmintos predominan? En este sentido, se hallaron y describieron 26 taxa parásitos, incluidos en 14 familias y 20 géneros, representando los 4 grandes grupos de helmintos: cestodes, digeneos, nematodes y acantocéfalos. Se registraron dos especies de helmintos parásitos que resultaron ser nuevas para la ciencia, mientras que 18 especies constituyen nuevos registros tanto hospedatorios como geográficos y es probable que muchas de ellas también resulten ser nuevas especies para la ciencia. Estos resultados permiten la expansión de la distribución geográfica de los parásitos reportados previamente para estas aves e incrementa el conocimiento de la biodiversidad de helmintos en diferentes hospedadores y ambientes.

A nivel ecológico las preguntas iniciales tales como ¿Serán comunidades parasitarias ricas o pobres en especies? ¿En qué prevalencias y con qué intensidades? ¿Qué grupos de helmintos predominan? también pudieron ser respondidas. Las comunidades componentes de ambas especies hospedadoras se caracterizaron por poseer una alta riqueza de especies, por ser diversas, aunque con bajas abundancias (siendo esto más común en *C. fuscicollis* que en *C. bairdii*) y con especies irregularmente distribuidas entre los hospedadores. La ausencia de especies centrales en ambas poblaciones de aves sugiere que no existe ningún parásito helminto que domine en las comunidades. La baja similitud de las infracomunidades, indica que los componentes parásitos son el reflejo de una colección al azar de especies que se hallan localmente disponibles y que son reclutadas por pocos individuos hospedadores (especies satélites). Las características de las comunidades parásitas estudiadas indican hábitos alimenticios generalistas por parte de las aves, las cuales consumen una amplia variedad de presas. Este fenómeno es lo que desestabiliza la estructura de la comunidad parasitaria y le confieren baja

predictibilidad a las infracomunidades. Se ha postulado que las especies satélites tienen una baja tasa de transmisión y, por lo tanto, un menor potencial para colonizar a sus hospedadores (Thieltges et al., 2013). Esto puede estar relacionado con una menor disponibilidad de hospedadores intermediarios y/o formas infectivas en el ambiente o con una baja selectividad alimenticia por parte del hospedador (Thieltges et al., 2013). Además, las comunidades se caracterizaron por presentar muy bajas interacciones parasitarias ya que la competencia intraespecífica no fue significativa y las interacciones entre especies tampoco fueron importantes, observándose una ausencia de saturación del nicho “espacio” con poblaciones distribuidas a lo largo del tracto digestivo. Estas características definen a las comunidades como no interactivas o aislacionistas.

Otro de los interrogantes planteados en este trabajo de tesis fue si las dos especies de aves compartirían su fauna parasitaria. Los resultados indican que *C. bairdii* y *C. fuscicollis* comparten su fauna parasitaria en un 75% aunque con prevalencias e intensidades variables. Los cestodes fueron el grupo más prevalente en ambas comunidades componentes, seguidos por los nematodos y los digeneos.

La similitud observada entre las especies hospedadoras probablemente esté determinada por algunos factores intervinientes, tales como: que son especies emparentadas filogenéticamente, que posean un espectro trófico similar, que comparten zonas de nidificación y comparten parcialmente rutas migratorias. Sin embargo, cada una de las comunidades componentes estuvo caracterizada por algunas especies que le fueron propias a cada hospedador, por ejemplo, *C. bairdii* presentó 7 taxa de parásitos que no estuvieron presentes en *C. fuscicollis*. También, existieron algunas diferencias importantes en la distribución parasitaria, observándose en *C. bairdii* mayores valores en los parámetros ecológicos a nivel regional (comunidad componente), así como a nivel local (infracomunidades).

Los resultados alcanzados en este estudio, son en parte coincidentes con los registrados por otros autores para aves playeras migratorias en América del Norte. Canaris y Kinsella (2012) sugirieron que existen ciertas características constantes en las comunidades parasitarias de las aves playeras en esa región: (1) los digeneos son el grupo más abundantes en los hábitats marinos; (2) los cestodes se encuentran en mayor abundancia en hábitats de agua dulce; (3) los nematodos son los más bajos en abundancia y son más abundantes en ambientes marinos; y (4) los acantocéfalos son los menos abundantes o están ausentes. Una excepción a este patrón es el predominio de cestodes registrados para 8 de las 9 especies en aves playeras en época reproductiva en Bristol Bay, Alaska (Canaris y Kinsella

(2000, 2007, 2012). Los autores sugieren que, la escasez de hábitats adecuados para el desarrollo de algunos ciclos directos en nematodos, y la falta de hospedadores intermediarios para acantocéfalos, nematodos y digeneos, es la mejor explicación de su baja abundancia en ambientes continentales (Goater y Bush, 1988; Canaris y Kinsella, 1998). A diferencia de lo observado por estos autores, en el presente estudio cestodes y digeneos tuvieron una igual representación en los ambientes marinos en comparación con los ambientes continentales.

En estudios realizados por Canaris y Kinsella fueron comunes las bajas abundancias, las cuales fueron asociadas por los autores a la escasez de hospedadores intermediarios adecuados para la transmisión de los helmintos (Canaris y Kinsella, 2007). Se describen comunidades componentes conformadas por una conjunción de especies de ciclos de vida marino (63%) en su mayoría, y una menor proporción de especies con ciclo terrestre o de agua dulce. La presencia de helmintos de ciclos terrestres y/o de agua dulce en un muestreo costero marino puede ser el resultado, en parte, de una permanencia anterior de las aves en las áreas de reproducción (Canaris y Kinsella, 2007). En resumen, las comunidades componentes analizadas en el presente trabajo así como las previamente analizadas indican estar constituidas por un conjunto amplio de especies de helmintos, con una o ninguna especie dominante, un elevado número de especies poco predecibles (satélite), predominio de cestodes, infracomunidades con baja riqueza de especies, alta diversidad y distribución agregada. Estas características son atribuibles a un reclutamiento continuo de pequeñas cantidades de especies de helmintos en bajas abundancias (Canaris y Kinsella, 2007) a partir de una dieta oportunista, y permiten sugerir la existencia de un patrón que es común a las comunidades de helmintos de aves migratorias neárticas de la familia Scolopacidae.

A su vez, teniendo en cuenta que los diferentes ambientes soportan una biodiversidad particular, incluidos los hospedadores intermediarios, la composición de la parasitofauna de una población hospedadora estará determinada por la diversidad de ambientes que los hospedadores visitan. Los resultados parasitológicos obtenidos, indican, al igual que lo observado en otros sistemas (Canaris y Kinsella, 2012) que las aves hospedadoras analizadas realizaron un uso combinado de hábitats continentales y marinos costeros. A su vez, se ha observado que especies hospedadoras con una amplia distribución geográfica presentan mayor riqueza parasitaria, en comparación con aquellas especies con rangos geográficos pequeños (Morand, 2000; Morand, 2015). Esto se debe a que una amplia distribución geográfica ofrece más oportunidades para que una especie hospedadora



sea parasitada por varias especies parásitas (Morand, 2000; Morand, 2015). De modo similar, individuos hospedadores con rangos de acción amplios tienen mayor posibilidad de encontrarse con estadios infectivos de especies parásitas que los individuos que poseen un rango de acción menor, lo que lleva a que los primeros presenten una mayor riqueza de parásitos (Lindenfors et al., 2007).

Dicho todo lo anterior y en base a los resultados del presente estudio surgen algunos interrogantes: la menor riqueza y menor prevalencia parasitaria que presenta *C. fuscicollis* ¿tiene que ver con que esta especie posee una dieta más estrecha durante su estadía en Patagonia? ¿O se relaciona a los patrones de distribución y el uso del hábitat según la hipótesis de Gutiérrez et. al., 2017? ¿Se relaciona con características fisiológicas de los hospedadores los cuales estarían realizando vuelos más extensos como postuló Piersma (1997)? ¿o tiene que ver con la condición inmunitaria cómo proponían Møller y Szép (2011)?

La hipótesis de que comunidades parásitas heterogéneas y ricas en especies son el reflejo de un hábito trófico generalista, se sustenta en la diversidad de presas observada en la dieta de ambas especies hospedadoras. Esto indicaría además, que las aves poseen plasticidad trófica, adaptándose a los recursos disponibles en cada sitio que utilizan, tanto en la migración como en el período no reproductivo. Por ello, se puede sugerir que para ambas especies de aves el amplio espectro alimenticio se corresponde con un aumento de vías de incorporación de parásitos. Esto se fundamenta principalmente en que las especies que se encuentran cerca del centro de una red trófica están mejor posicionadas para incorporar y acumular recursos y energía de niveles tróficos más bajos, aumentando su probabilidad de ingerir especies que actúan como hospedadores intermediarios de una amplia gama de parásitos (Anderson y Sukhdeo, 2011). Aun así, los valores de diversidad trófica hallados en el presente estudio fueron menores para *C. fuscicollis* que para *C. bairdii*, y esta diferencia en la dieta podría estar relacionado a que la diversidad de presas fue mayor en los sitios de muestreo continentales (más heterogéneos por ser sitios estructuralmente más complejos), que en la costa marina, donde el ambiente tiende a ser más estable y más homogéneo.

En cuanto a los tipos de ambientes, Piersma (1997) planteó que las especies que se reproducen en altas latitudes en el Ártico y utilizan sitios no reproductivos en las costas marinas estarían menos expuestas a parásitos y, por ende, la inversión inmunitaria sería menor, pero los requerimientos energéticos para alcanzar estos sitios serían mayores. En oposición, aquellas especies que se reproducen en bajas latitudes en el Ártico y utilizan sitios no reproductivos en el interior del continente

estarían más expuestas a parásitos y patógenos, por los que sus requerimientos inmunitarios serían mayores, pero el costo energético para alcanzar estos sitios sería menor. Esta hipótesis ha recibido apoyo empírico de estudios que indican que los ambientes marinos tienen menor presencia y / o diversidad de parásitos sanguíneos (Figuerola, 1999; Mendes et al., 2005; Yohannes et al., 2009; Clark et al., 2016; Soares et al., 2016). Sin embargo, al tratarse de hemoparásitos la distribución de los mismos estará directamente relacionada con la distribución de los vectores. Tal vez, entonces, los hábitats marinos no proporcionen condiciones ambientales compatibles con la distribución de los vectores de parásitos sanguíneos. Sin embargo, aún no se ha probado esta teoría en helmintos parásitos (Gutierrez et. al, 2017). En el presente estudio, la prevalencia de parasitismo fue un tercio más alta en ambientes continentales en comparación con ambientes marinos. La riqueza de especies parásitas en las infracomunidades así como la riqueza de ítems presa encontrados en los ejemplares analizados provenientes de ambientes continentales también fue mayor que en ambientes marinos. En este sentido, los resultados sugieren que, los ambientes continentales podrían ser puntos más “calientes” para la transmisión parasitaria. Estudios realizados en la región continental patagónica (Kutschker et al., 2014; Epele y Miserendino, 2015; Manzo et al., 2019), demuestran que los humedales tienen características ambientales distintivas desde la cordillera hasta la meseta. Los cambios en la composición florística pueden distinguirse bien en los gradientes ambientales. Estos gradientes se relacionan con distintos tipos de humedales y la ubicación y las características hidrológicas de los mismos (profundidad, altitud y temperatura del agua). En estos entornos de agua dulce, se puede observar entonces, una influencia más fuerte de las características locales que las de escala de paisaje. De esta manera, las variables asociadas a la heterogeneidad geográfica y morfológica de los humedales generan la conformación de reservorios de una rica biodiversidad de invertebrados (Kutschker et al., 2014), y en consecuencia de estadios larvales parásitos. Según Morand (2015), este tipo de fragmentación de hábitats y diversidad de ambientes aumentaría los encuentros con una mayor variedad de especies parásitas.

En este sentido los datos coinciden con la propuesta de Piersma (1997), aunque el presente estudio muestra que ambas especies de aves frecuentaron tanto ambientes marinos como acuáticos de interior. También cabe pensar que si estas aves, al ser migratorias de larga distancia pasan una cantidad considerable de su tiempo en vuelo, las posibilidades de infección por helmintos se reducen considerablemente. Otras especies utilizan múltiples sitios de parada a lo largo de la

ruta, donde podrían adquirir más parásitos (Gutierrez et al., 2017). Los resultados parasitológicos hallados podrían indicar que *C. fuscicollis* realiza vuelos migratorios más extensos con un menor número de escalas migratorias que *C. bairdii* hasta llegar a los sitios de estadía no reproductiva, explicando así los menores valores de prevalencia en la infección parasitaria por helmintos.

Por otro lado, habría que considerar que la estructura de la comunidad de helmintos también refleje la capacidad de las especies hospedadoras de tolerar diferente carga parasitaria. Hasta el momento, no se han realizado estudios tendientes a conocer la condición inmunológica de estas dos especies de aves que puedan ayudar a comprender si su parasitofauna se relaciona con factores intrínsecos a cada especie hospedadora y/o a cada individuo en particular. Sólo se conocen valores de los componentes celulares de la respuesta inmune para *C. fuscicollis* en un ambiente marino (Península Valdés, Chubut), que están dentro del rango de los valores normales reportados para las aves en general y las aves playeras en particular (D'Amico et al., 2016). Futuros estudios combinando índices parasitológicos y de inmunidad serán necesarios para determinar si la inversión inmune difiere entre especies hospedadoras y entre poblaciones que frecuentan distintos tipos de ambientes.

Por otra parte, el hecho que *C. bairdii* presente una mayor riqueza parasitaria y *C. fuscicollis* tan bajas abundancias puede estar relacionado con el grado de especificidad hospedatoria. Está ampliamente estudiado que no todos los hospedadores son igualmente adecuados para el desarrollo de una especie parásita, ya que éstas difieren en su grado de especificidad (Poulin, 2007). Por lo tanto, dos hospedadores pueden adquirir diferentes especies de parásitos, incluso si comparten el mismo rango de presas, debido a restricciones filogenéticas (Poulin, 2007). Sin embargo, los eventos ecológicos (e.g. selectividad de presas, recursos alimenticios disponibles, tipo de ambientes frecuentados) pueden llegar a ser tanto o aún mayores determinantes de la composición y estructura de las comunidades de helmintos. Si bien ambas especies hospedadoras están relacionadas filogenéticamente, la comparación parasitaria en relación con el parentesco filogenético no estuvo dentro de los alcances de este estudio. Los resultados de este trabajo sugieren que, tal como proponen Gutierrez et al. (2017), las características de las comunidades parásitas de estas dos especies de aves playeras migratorias neárticas en la Patagonia argentina dependen del modo de transmisión del parásito en los ambientes que las aves frecuentan y, en menor medida, del nivel de especificidad hospedatoria. De esta manera, su estructura está directamente relacionada con las

oportunidades para la transmisión de parásitos tanto en las áreas no reproductivas como en los sitios de escala trófica durante la migración. Se asume, entonces, que a medida que aumenta la diversidad de hábitats frecuentados por la aves, aumenta también la riqueza de sus parásitos (Gutiérrez et al., 2017). Entonces teniendo en cuenta los datos parasitológicos cabría esperar que *C. bairdii* realice mayor cantidad de paradas de descanso y alimentación o frecuente mayor diversidad de sitios que *C. fuscicollis* durante su estadía no reproductiva en Patagonia, y que, a su vez, los sitios que frecuenta *C. bairdii* alberguen una oferta trófica más amplia por sus características ambientales heterogéneas que los sitios frecuentados por *C. fuscicollis*.

En suma, a partir de este estudio se puede inferir que las comunidades de helmintos de las especies de aves analizadas se estructuran sobre la base de similitudes y diferencias. Las similitudes estarían determinadas por el hecho de i) compartir áreas de nidificación, ii) compartir parcialmente rutas migratorias, iii) poseer similares hábitos tróficos (estrategias de alimentación y especies presa) y iv) ser especies emparentadas filogenéticamente. Mientras que las diferencias, podrían atribuirse a una serie de factores intervinientes: i) diversidad de ambientes frecuentados, ii) número de paradas de alimentación y descanso realizadas, iii) amplitud y oferta de la dieta en las paradas migratorias, iv) especificidad entre los parásitos y los hospedadores.

Por último, los estudios de biodiversidad parasitaria que incluyen el análisis de parámetros ecológicos, tales como la riqueza de especies y las medidas de diversidad, proporcionan información sobre la estructura de las comunidades, que son de utilidad para trabajos futuros sobre monitoreo y evaluación tanto de las aves hospedadoras como de la salud ambiental en los ecosistemas, ampliando la base de conocimientos sobre las relaciones parásito- hospedador- ambiente.



## BIBLIOGRAFÍA CITADA





Alda, M. D. P. (2011). Estadios larvales de digeneos parásitos de *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) en el estuario de Bahía Blanca (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo).

Alda, P., La Sala, L., Marcotegui, P., y Martorelli, S. R. (2011). Parasites and epibionts of grapsid crabs in Bahía Blanca estuary, Argentina. *Crustaceana*, 84(5), 559-571.

Altizer, S., Bartel, R., y Han, B. A. (2011). Animal migration and infectious disease risk. *Science*, 331(6015), 296-302.

Amin, O. M. (2013). Classification of the Acanthocephala. *Folia Parasitologica*, 60(4), 273-305.

Anderson, R. C., Wong, P. L., y Bartlett, C. M. (1996). The acuarioid and habronematoid nematodes (Acuarioidea, Habronematoidea) of the upper digestive tract of waders A review of observations on their host and geographic distributions and transmission in marine environments. *Parasite*, 3(4), 303-312.

Anderson, R. C. (2000). Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. Cabi 2nd Edition. CABI Publishing, Wallingford, Oxon (UK). 650 pp.

Anderson, R. C., Chabaud, A. G., y Willmott, S. (Eds.). (2009). Keys to the nematode parasites of vertebrates: archival volume. CABI Publishing, Wallingford, UK, 463pp

Anderson, T. K., y Sukhdeo, M. V. (2011). Host centrality in food web networks determines parasite diversity. *PLoS One*, 6(10), e26798.

Apodaca, J. A., Crisci, J. V., y Katinas, L. (2015). Las provincias fitogeográficas de la República Argentina: definición y sus principales áreas protegidas. El deterioro del suelo y del ambiente en la Argentina, (Ed.) Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura, FECIC, Buenos Aires, Argentina.

Atrashkevich, G. I. (1979). Post-embryonic development of *Arhythmorhynchus petrochenkoi* Schmidt 1969 (Acanthocephala: Polymorphidae). *Ekologiya i morfologiya gelmintov pozvonochnykh chukotki*. Moscow: Nauka, 81-92.

Baker, M. C., y Baker, A. E. M. (1973). Niche relationships among six species of shorebirds on their wintering and breeding ranges. *Ecological Monographs*, 43(2), 193-212.

Bartlett, C. M. (1992). New, known and unidentified species of *Eulimdana* (Nematoda): additional information on biologically unusual filarioids of charadriiform birds. *Systematic Parasitology*, 23(3), 209.

Bartoli, P., y Boudouresque, C. F. (2007). Effect of the digenean parasites of fish on the fauna of Mediterranean lagoons. *Parassitologia*, 49(3), 111.

Bautista-Hernández, C. E., Monks, S., Pulido-Flores, G., y Rodríguez-Ibarra, A. E. (2015). Revisión bibliográfica de algunos términos ecológicos usados en parasitología, y su aplicación en estudios de caso. *Estudios en Biodiversidad*, 1, 11-19.

Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed, Blackwell Pub, Ma, USA. 738pp.

Beltzer, A. H., y Lajmanovich, R. C. (1990). Aportes al conocimiento de la alimentación de algunos chorlos (Aves: Charadriidae y Scolopacidae) en el Paraná Medio, Argentina. *Natura Neotropicalis*, 2(21), 175-182.

Beltzer, A. H. (1991). Aspects of the foraging ecology of the waders *Tringa flavipes*, *Calidris fuscicollis* and *Charadrius collaris* (Aves: Scolopacidae; Charadriidae) in Del Cristal Pond (Santa Fé, Argentine). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26(2), 65-73.

BirdLife International (2018) *State of the world's birds: taking the pulse of the planet*. Cambridge, UK: BirdLife International.

Blanco, D. E., Espinosa, D. G., y Quevedo, D. L. (2012). *Plan de recuperación de aves playeras en la Patagonia*. Manomet Center, UK.

Bock, D. (1984). The life cycle of *Plagiorchis* spec. 1, a species of the *Plagiorchis elegans* group (Trematoda, Plagiorchiidae). *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 70(3), 359-373.

Boero, J.J. y Led, J.E. (1968). El parasitismo de la fauna autóctona. III. Los parásitos de las aves argentinas. *Revista de la Facultad de Ciencias Veterinarias de La Plata* 10, 97-129.

Bondarenko, S., y Kontrimavichus, V. (2006). Cestodes of the genus *Aploparaksis* Clerc, (Cyclophyllidea, Aploparaksidae) reported from gulls, with a description of new species. *Journal of Natural History*, 40(47-48), 2589-2610.

Bondarenko, S., y Kontrimavichus, V. (2018). Revision of *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Cestoda: Cyclophyllidea, Aploparaksidae), with keys to the species of the genus. *Biologija*, 64(1), 1-64.

Brockhoff, A. M., y Smales, L. R. (2002). *Profilicollis novaezelandensis* n. sp. (Polymorphidae) and two other acanthocephalan parasites from shorebirds (Hae-

matopodidae and Scolopacidae) in New Zealand, with records of two species in intertidal crabs (Decapoda: Grapsidae and Ocypodidae). *Systematic Parasitology*, 52(1), 55-65.

Brooks, D. R. y Hoberg, E. P. (2000). Triage for the Biosphere: The Need and Rationale for Taxonomic Inventories and Phylogenetic Studies of Parasites. *Comparative Parasitology*, 67(1), 1-25.

Burkart, R., Bárbaro, N. O., Sánchez, R. O., y Gómez, D. A. (1999). Eco-regiones de la Argentina. Presidencia de la Nación-Secretaría de Recursos Naturales y Desarrollo Sustentable-Administración de Parques Nacionales. Buenos Aires, Argentina. 42pp.

Bush, A.O. (1990). Helminth communities in avian hosts: determinants of patterns. En *Parasite communities: Patterns and Processes*. Ed. Esch G., Bush A. y Aho J. Springer, London, UK, 335pp.

Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M., y Shostak, A. W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of Parasitology*, 83(4), 575-583.

Cable, R. M., y Martin, W. E. (1935). *Parorchis avitus* (Linton, 1914), a synonym of *P. acanthus* (Nicoll, 1906). *Journal of Parasitology*, 21, 436-437.

Cabrera, A. L., y Willink, A. (1973). *Biogeografía de América Latina*. Washington, D.C. (USA). OEA. 120 p.

Canaris, A. G., y Kinsella, J. M. (1998). Helminth parasite communities in four species of shorebirds (Charadriidae) on King Island, Tasmania. In *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 132, 49-58.

Canaris, A. G., y Kinsella, J. M. (2000). Helminth Parasites of Six Species of Shorebirds (Charadrii) from Bristol Bay, Alaska, USA. *Comparative Parasitology*, 67(2), 250-252.

Canaris, A. G., y Kinsella, J. M. (2001). Helminth parasites in six species of shorebirds (Charadrii) from the coast of Belize. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 96(6), 827-830.

Canaris A.G., Kinsella J.M., y Braby R. (2003). Helminth parasite communities in two species of shorebirds (Charadrii) from Namibia. *Comparative Parasitology*, 70, 155-161.

Canaris A.G., y Kinsella J.M. (2007). Helminth communities of three sympatric species of shorebirds (Charadrii) from four summer seasons at Bristol Bay, Alaska. *Journal of Parasitology*, 93, 485-490.

Canaris, A. G., Kinsella, J. M., y Didyk, A. S. (2012). Helminth parasites of the western willet, *Tringa semipalmata inornata*, from Montana and Texas with a checklist of helminth parasites. *Journal of Parasitology*, 98(1), 216-221.

Capasso, S., D'Amico, V. L., y Diaz J. I. (2017). *Odhneria odhneri* Travassos, 1921 (Trematoda: Microphallidae) in Migrant Shorebirds from Patagonia, Argentina. *Revista Argentina de Parasitología*, 6, 15-20.

Carignan, V., y Villard, M. A. (2002). Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental monitoring and assessment*, 78(1), 45-61.

Ching, H. L. (1963). The life cycle and bionomics of *Levinseniella charadriiformis* Young, 1949 (Trematoda: Microphallidae). *Canadian Journal of Zoology*, 41(5), 889-899.

Chung, O. S., Sohn, W. M., Chai, J. Y., Seo, M., & Lee, H. J. (2011). Discovery of *Maritrema obstipum* (Digenea: Microphallidae) from migratory birds in Korea. *The Korean journal of parasitology*, 49(4), 457.

Clark, N. J., Clegg, S. M., y Klaassen, M. (2016). Migration strategy and pathogen risk: non-breeding distribution drives malaria prevalence in migratory waders. *Oikos*, 125(9), 1358-1368.

Clarke, K. R., y Gorley, R. N. (2006). Primer v6: user manual/tutorial Plymouth UK: Primer-E Plymouth Marine Laboratory.

Clarke, K. R. y Warwick, R. (2001). Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 168 pp. Natural Environment Research Council, Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.

Combes, C. (2001). Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions. University of Chicago Press. USA.

Combes, C. (2005). The art of being a parasite. University of Chicago Press. USA. 291pp.

Cooley, N. R. (1962). Studies on *Parorchis acanthus* (Trematoda: Digenea) as a biological control for the southern oyster drill, *Thais haemastoma*. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service*, 62, 77-91.

Cordero, E. H. (1933). Sur quelques acanthocéphales de l'Amérique méridionale, I. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, 11(4), 271-279.

Cornell, H. V., y Lawton, J. H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. Journal of animal ecology, 1-12.

Cram, E. B. (1930). New host records for *Strongyloides avium*. Journal of Parasitology, 17, 55-56.

Cram, E. B. (1932). The cockroach, *Blattella germanica*, as an intermediate host of *Tetrameres americana* of poultry. Journal of Parasitology, 18, 52.

Cram, E. B. (1937). A species of Orthoptera serving as intermediate host of *Tetrameres americana* of poultry in Puerto Rico. Proceedings of The Helminthological Society of Washington, 4(1).

Cremonte, F., Celina Digiani, M., Bala, L. O., y Navone, G. T. (2001). *Tetrameres (Tetrameres) megaphasmidiata* n. sp. (Nematoda: Tetrameridae), a parasite of the two-banded plover, *Charadrius falklandicus*, and white-rumped sandpiper, *Calidris fuscicollis*, from Patagonia, Argentina. Journal of Parasitology, 87(1), 148-151

Cremonte, F., y Etchegoin, J. A. (2002). First report of the microphallid digenean *Odhneria odhneri* Travassos, 1921 parasite of two birds from Patagonian coast, Argentina. Neotrópica, 48, 58-60.

D'Amico, V. L., Hernández, M. A., y Bala, L. O. (2004). Selección de presas en relación con las estrategias de forrajeo de aves migratorias en Península Valdés, Argentina. Ornitología Neotropical, 15, 357-364.

D'Amico, V. L. (2009). Estrategias de migración del playero rojizo, *Calidris canutus rufa*: efecto de los parásitos sobre las inversiones inmunitarias y energéticas en sitios no reproductivos. Tesis Doctoral. UNC. 165pp.

D'Amico, V. L., Hevia, G. D., y Bertellotti, M. (2016). Blood parameters of migratory shorebirds at Peninsula Valdés, Patagonia. Wader study, 123 (3), 1-5. doi:10.18194/ws.00045.

Deblock, S. (1971). Contribution à l'étude des Microphallidae Travassos, 1920. XXIV. Tentative de phylogénie et de taxonomie. Bulletin du Museum d'Histoire Naturelle, 7, 353-468.



Deblock, S., y Vaucher, C. (1995). Les Hyménolépididés de Charadriiformes. 5e note. *Echinocotyle flavipedis* n. sp. (Cestoda), parasite de *Tringa flavipes* au Paraguay. *Parasite*, 2(2), 125-131.

Deblock, S., y Canaris, A. G. (1996). Microphallidae, Trematoda: XLVIII.-Quatre *Maritrema* du groupe *eroliae* parasites d'oiseaux Australiens. *Parasite*, 3(4), 357-361.

Deblock, S., Bray, R. A., Gibson, D. I., y Jones, A. (2008). Family Microphallidae Ward, 1901. Keys to the Trematoda, 3, 451-492.

del Hoyo J., Elliott A. & Sargatal J. (eds). (1996). Handbook of birds of the world, III. Linx Ed. Barcelona, pp. 384- 442.

Díaz, M. T., Ramo, S., y Hemández, L. E. (1999). *Maritrema eroliae* parásito de aves limícolas del complejo lagunar chacopata-bocaripo, estado Sucre, Venezuela. *Saber*, 11(1), 27-30.

Díaz, J. I. (2006). Las comunidades parasitarias como expresión de distinto comportamiento trófico en aves del Mar Argentino (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo).

Díaz, J., Gilardoni, C., y Cremonte, F. (2012). Description of *Maritrema formicae* sp. nov. (Digenea, Microphallidae) parasitic in the kelp gull, *Larus dominicanus*, from the Patagonian coast, Argentina. *Acta Parasitologica*, 57(2), 149-153.

Díaz, J. I., Cremonte, F., y Navone, G. T. (2011). Helminths of the kelp gull, *Larus dominicanus*, from the northern Patagonian coast. *Parasitology Research*, 109(6), 1555-1562.

Díaz, J. I., Panisse, G., Escudero, G., y Kinsella, J. M. (2011). New host and geographical records and morphological details for *Echinuria skrjabiniensis* (Nematoda, Acuariidae) from shorebirds in Argentina. *Acta Parasitologica*, 56(3), 315.

Didyk A. S., Canaris A. G., y Kinsella J. M. (2007). Intestinal Helminths of the Spotted Sandpiper, *Actitis macularius* (L.), During Fall Migration in New Brunswick, Canada, with a Checklist of Helminths Reported from this Host. *Comparative Parasitology* 74, 359-363.

Digiani, M. C. (2000). *Tetrameres (Gynaecophila) aspicula* n. sp. (Nematoda: Tetrameridae), a proventricular parasite of the white-faced ibis *Plegadis chihi* in Argentina. *Systematic parasitology*, 47(2), 111-117.

Domínguez, E., y Fernández, H. R. (2009). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y Biología. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. 307pp.

Dougherty, E.R., Carlson, C.J., Bueno, V.M., Burgio, K.R., Cizauskas, C.A., Clements, C.F., Seidel D.P y Harris, N.C. (2016). Paradigms for parasite conservation. *Conservation Biology*, 30(4), 724-733.

Dronen, N. O., Wardle, W. J., y Bhuthimethee, M. (2002). Helminthic Parasites from Willets, *Catoptrophorus semipalmatus* (Charadriiformes: Scolopacidae), from Texas, USA, with Descriptions of *Kowalewskiella catoptrophori* sp. n. and *Kowalewskiella macrospina* sp. n. (Cestoda: Dilepididae). *Comparative Parasitology*, 69(1), 43-50.

Dronen, N.O. and Blend, C.K. (2008) Observations on the *Parorchis acanthus* complex (Philophthalmidae: Parorchinae) with the description of three new species of *Parorchis* Nicoll, 1907 and the replacement of the preoccupied junior homonym *Paratrema* Dronen & Badley, 1979 with *Stenomeresotrema* nomen novum. *Zootaxa*, 1843, 1-23.

Edwards, D. D., y Bush, A. O. (1989). Helminth communities in avocets: importance of the compound community. *The Journal of Parasitology*, 225-238.

Enz, J. J., y Canaris, A. G. (2008). Metazoan Parasites of Lesser Yellowlegs, *Tringa flavipes* (Charadriiformes) From Southwestern United States and Alaska with a Checklist of Parasites Reported From This Host. *Journal of Parasitology*, 94(2), 548-551.

Epele, L. B., y Miserendino, M. L. (2016). Temporal dynamics of invertebrate and aquatic plant communities at three intermittent ponds in livestock grazed Patagonian wetlands. *Journal of natural history*, 50(11-12), 711-730.

Esch, G. W., & McDaniel, J. S. (1965). A New Cestode from the Least Sandpiper, *Erolia minutilla*. *Transactions of the American Microscopical Society*, 84(2), 252-254.

Esteves, J.L.; Ciocco, N.F.; Colombo, J.C.; Freije, H.; Harris, G.; Iribarne, O.; Isla, I.; Nabel, P.; Pascual, M.S.; Penchaszadeh, P.E.; Rivas, A.L.; Santinelli, N. (2000). The Argentine Sea: the southeast South American shelf marine ecosystem, in: Sheppard, C.R.C. (Ed.) *Seas at the millennium: an environmental evaluation: 1. Regional chapters: Europe, The Americas and West Africa*. pp. 749-771. Pergamon: Amsterdam. 934pp.

Etchegoin, J. A., y Martorelli, S. R. (1997). Description of a new species of *Mariotrema* (Digenea: Microphallidae) from Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina) with notes on its life cycle. *The Journal of Parasitology*, 83(4), 709-713.

Fernandes, B. M. M., Justo, M. C. N., Cárdenas, M. Q., y Cohen, S. C. (2015). South American trematodes parasites of birds and mammals. Rio de Janeiro: Biblioteca de Ciências Biomédicas. ICICT. Fiocruz–RJ, Brazil, 516 pp.

Figuerola, J. (1999). Effects of salinity on rates of infestation of waterbirds by haematzoa. *Ecography*, 22(6), 681-685.

Flores, V., y Brugni, N. (2005). *Notocotylus biomphalariae* n. sp. (Digenea: Notocotylidae) from *Biomphalaria peregrina* (Gastropoda: Pulmonata) in Patagonia, Argentina. *Systematic Parasitology*, 61(3), 207-214.

Flores, V. R., Semenas, L. G., y Veleizán, A. A. (2010). Larval digenean community parasitizing the freshwater snail, *Biomphalaria peregrina* (Pulmonata: Planorbidae), from a temporary pond in Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology*, 96(3), 652-656.

Galaktionov, K. V. (1996). Life cycles and distribution of seabird helminths in arctic and sub-arctic regions. *Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology*, 6, 31-49.

Garkavi, B. L. (1949). Elucidation of the life-cycle of the nematode *Tetrameres fissispina*, parasite of domestic and wild ducks. *Doklady Akademii nauk SSSR*, 66(6), 1215-1218.

Gerritsen, A. F. C., y Sevenster, J. G. (1985). Foraging behaviour and bill anatomy in sandpipers. *Fortschritte der Zoologie*, 30, 237-239.

Gibbons, L. M. (2010). Keys to the nematode parasites of vertebrates: supplementary volume, Vol. 10. CABI. London, UK. 416pp.

Gibson, I. D., Jones, A., y Bray, R. A. (2002). Keys to the Trematoda, vol 1. CABI. The Natural History Museum, London.

Gilardoni, C., Etchegoin, J.A., Diaz, J.I., Ituarte, C. y Cremonte, C. (2011) A survey of larval digeneans in the commonest intertidal snails from Northern Patagonian coast, Argentina. *Acta Parasitologica*, 56(2), 163-179.

Gilardoni, C. (2014). Estrategias de transmisión de digeneos parásitos que utilizan gasterópodos como hospedadores intermediarios en la costa patagónica (Doctoral dissertation, Facultad de Ciencias Naturales y Museo).

Goater, C. P., y Bush, A. O. (1988). Intestinal helminth communities in long-billed curlews: the importance of congeneric host-specialists. *Ecography*, 11(2), 140-145.

Golvan, Y. J. (1960). Le phylum des Acanthocephala. (Troisième note). La classe des Palaeacanthocephala (A. Meyer 1931). Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, 35(3), 350–386.

Graber, M. y Euzeby, J. (1976) a. Deuxième enquête parasitologique en Guadeloupe. Note 2: Les cestodes des oiseaux aquatiques. Bulletin de la Société des Sciences Veterinaires et de Médecine Comparée de Lyon, 78, 153–171.

Graber, M., y Euzeby, J. (1976) b. *Trichocephaloidis beauporti* n. sp. Cestode nouveau des Charadriiformes et de certains Passériformes de la Guadeloupe. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée, 51(2), 189-198.

Graber, W.J. III, Maxwell, T. C., Williams, F. y Arnold, K. A. (1977). Towards a library on Texas birds. Bulletin of the Texas Ornithological Society, 10, 2–7.

Gutiérrez, J. S., Rakhimberdiev, E., Piersma, T., y Thieltges, D. W. (2017). Migration and parasitism: habitat use, not migration distance, influences helminth species richness in Charadriiform birds. Journal of biogeography, 44(5), 1137-1147.

Hildebrand, J., Sitko, J., Zaleśny, G., Jeżewski, W., y Laskowski, Z. (2016). Molecular characteristics of representatives of the genus *Brachylecithum* Shtrom, 1940 (Digenea, Dicrocoeliidae) with comments on life cycle and host specificity. Parasitology research, 115(4), 1417-1425.

Hernández, M. A, y Bala, L. O. (2007). Prey selection and foraging patterns of the White-rumped Sandpiper (*Calidris fuscicollis*) at Península Valdés, Patagonia, Argentina. Ornitología Neotropical, 18, 37-46.

Holmes J. C. y R. D. Price (1986). Communities of Parasites. En: Community Ecology: Patterns and Processes, Andersen y Kikkawa (Eds), Blackwell Scientific Publications, Oxford, 187-213.

Holmes, J. C. (1973). Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. Canadian Journal of Zoology, 51(3), 333-347.

Hudson P. ed. (2005). Parasites, diversity and the ecosystem. Oxford University press.

Jones, A., Bray, R. A., y Gibson, D. I. (2005). Keys to the Trematoda: Volume 2. CABI Publishing.

Jones, N. V. y Williams, I. C. (1968). The Trematode Parasites of the Sheathbill, *Chionis alba* (Gmelin), from Signy Island, South Orkney Islands. *Journal of Helminthology* 42(1-2): 65-80.

Khalil, L. F., Jones, A., y Bray, R. A. (1994). Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB international.

Kinsella, J. M., Didyk, A. S., y Canaris, A. G. (2007). Helminths of Hudsonian godwits, *Limosa haemastica*, from Alaska and Manitoba. *Journal of Parasitology*, 93(3), 716-717.

Kreiter, A. y Semenas, L. (1997). Helmintos parásitos de *Larus dominicanus* en la Patagonia Argentina. *Boletín Chileno de Parasitología*, 52, 39-42.

Kutschker, A. M., Epele, L. B., y Miserendino, M. L. (2014). Aquatic plant composition and environmental relationships in grazed Northwest Patagonian wetlands, Argentina. *Ecological engineering*, 64, 37-48.

Lafferty K.D., Dobson A.P. y Kuris. (2006) a. Parasites dominate food web links. *Proc Nat Acad Sc* 103:6.

Lafferty, K. D., Hechinger, R. F., Shaw, J. C., Whitney, K. L., y Kuris, A. M. (2006) b. Food webs and parasites in a saltmarsh ecosystem, in *Disease ecology: community structure and pathogen dynamics*, Collinge & Ray eds. Oxford Univ Press, Oxford, 119-134pp

La Sala, L. F., y Martorelli, S. R. (2007). Intestinal acanthocephaladiosis in Olrog's gulls (*Larus atlanticus*): *Profilocollis chasmagnathi* as possible cause of death. *Journal of Wildlife Diseases*, 43(2), 269-273.

La Sala, L. F., Martorelli, S. R., Alda, P., y Marcotegui, P. (2009). Some digeneans from Olrog's gull *Larus atlanticus* Olrog, 1958 (Aves: Laridae) from the Bahia Blanca Estuary, Argentina. *Comparative Parasitology*, 76(1), 113-116.

La Sala, L. F., Perez, A. M., Smits, J. E., y Martorelli, S. R. (2013). Pathology of enteric infections induced by the acanthocephalan *Profilocollis chasmagnathi* in Olrog's gull, *Larus atlanticus*, from Argentina. *Journal of helminthology*, 87(1), 17-23.

Leite, L. A. R., Pelegrini, L. S., Agostinho, B. N., Azevedo, R. K. D., y Abdallah, V. D. (2018). Biodiversity of the metazoan parasites of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837) (Characiformes: Prochilodontidae) in anthropized environments from the Batalha River, São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 18(3).

Lindenfors, P., Nunn, C. L., Jones, K. E., Cunningham, A. A., Sechrest, W., y Gittleman, J. L. (2007). Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *Global Ecology and Biogeography*, 16(4), 496-509.

Loehle, C. (1995). Social barriers to pathogen transmission in wild animal populations. *Ecology*, 76(2), 326-335.

López C., Rial P., Ellisalde N., Llanos E. y Behr S. (2011). Grandes unidades de paisaje de la patagonia argentina. *Jornadas Regionales de Información Geográfica y Ordenamiento Territorial 2 (2011): 217-229*. Ministerio Secretaría General de la Gobernación, Proyecto SIT SantaCruz

Diaz B.G. y Calviño P. (Compiladores) / ISBN 13: 978-987-25302-1-1

Lorenti, E., Rodríguez, S. M., Cremonte, F., D'Elía, G., y Diaz, J. I. (2018). Life cycle of the parasite *Profilicollis chasmagnathi* (Acanthocephala) on the Patagonian coast of Argentina based on morphological and molecular data. *Journal of Parasitology*, 104(5), 479-485.

Lunaschi, L.I., Cremonte, F., y Drago, F. B. (2007). Checklist of digenean parasites of birds from Argentina. *Zootaxa*, 1403, 1-36.

Manzo, L. M., Epele, L. B., Grech, M. G., Kandus, P., y Miserendino, M. L. (2019). Wetland genesis rules invertebrate spatial patterns at Patagonian ponds (Santa Cruz, Argentina): A multiscale perspective. *Ecological Engineering*, 126, 43-54.

Marcogliese, D. J. (2005). Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health?. *International journal for parasitology*, 35(7), 705-716.

Marcogliese, D. J., y Cone, D. K. (1997). Food webs: a plea for parasites. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(8), 320-325.

Marcogliese, D. J., & Price, J. (1997). The paradox of parasites. *Global biodiversity*, 7(3), 7-15.

Mariaux, J., V. V. Tkach, G. P. Vasileva, A. Waeschenbach, I. Beveridge, Y. D. Dimitrova, V. Haukisalmi, S. E. Greiman, D. T. J. Littlewood, A. A. Makarikov, A. J. Phillips, T. Razafiarisolo, V. Widmer, y B. B. Georgiev. (2017). Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900. En *Planetary Biodiversity Inventory (2008–2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth*. J. N. Caira and K. Jensen (eds.). University of Kansas, Natural History Museum, Special Publication No. 25, Lawrence, KS, USA, pp. 77–148.



Martínez-Aquino, A., Brusa, F., y Damborenea, M. C. (2014). Los temnocéfalos: simbioses dulceacuícolas. CONABIO. Biodiversitas, 116, 12-14.

Martorelli, S. R. (1989). The role of *Cyrtograpsus angulatus* (Crustacea; Brachyura) in the life cycles of *Microphallus szidati* (Digenea; Microphallidae) and *Falsifilicollis chasmagnathi* (Acanthocephala; Filicollidae): some aspects of their ecological parasitology. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, 84(4), 567-574.

Martorelli, S. R e Ivanov, V. (1996). Host-induced and geographical variation in *Levinseniella cruzi* Travassos, 1920 (Digenea: Microphallidae). Journal of the Helminthological Society of Washington, 63, 1.

Martorelli, S. R., & Schuldt, M. (1990). Encapsulación de dos metacercarias (Digenea: Microphallidae) en *Cyrtograpsus angulatus* y *Palaemonetes argentinus* (Crustacea: Decapoda). Revista de Biología Tropical, 295-304.

Magurran, A. E., y McGill, B. J. (Eds.). (2011). Biological diversity: frontiers in measurement and assessment. Oxford University Press.

Marcó del Pont, A. (1926) Contribución al estudio de los zooparásitos de los animales salvajes. Semana Médica, 16–22.

Marcogliese, D. J., y Cone, D. K. (1997). Food webs: a plea for parasites. Trends in Ecology & Evolution, 12(8), 320-325.

Marcogliese, D. J. (2005). Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? International journal for parasitology, 35(7), 705-716.

Martínez-Curci, N. S., Azpiroz, A. B., Isacch, J. P., y Elías, R. (2015). Dietary relationships among Nearctic and Neotropical migratory shorebirds in a key coastal wetland of South America. Emu, 115(4), 326-334.

McDonald, M. E. (1981). Key to Trematodes reported in waterfowl. Resource Publication US Fish and Wildlife Service 142, 1-157.

McDonald, M. E. (1988). Key to Acanthocephala Reported in Waterfowl. Resource Publication, no. 173, U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, DC, USA.

McNeil, R., Díaz, M. T., Casanova, B., Villeneuve, A., y Thibault, M. (1996). Trematode infestation as a factor in shorebird overwintering: a case study of the greater yellowlegs (*Tringa melanoleuca*). Bulletin of Scandinavian Society of Parasitology, Stockholm, 6(2), 114-117.

Mendes, L., Piersma, T., Lecoq, M., Spaans, B., y E. Ricklefs, R. (2005). Disease-limited distributions? Contrasts in the prevalence of avian malaria in shorebird species using marine and freshwater habitats. *Oikos*, 109(2), 396-404.

Minchella, D. J., y Scott, M. E. (1991). Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trends in Ecology & Evolution*, 6(8), 250-254.

Miserendino, M. L. y Pizzolon, L. A. (2001). Abundance and altitudinal distribution of Ephemeroptera in lotic Andean-Patagonic system (Argentina). In: E. Domínguez (Ed.), *Trends in Research in Ephemeroptera and Plecoptera* (135-142). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers.

Miserendino, M. L., y Brand, C. (2009). Environmental effects of urbanization on streams and rivers in Patagonia (Argentina): the use of macroinvertebrates in monitoring. *Advances in Environmental Research*, 6, 183-220.

Miserendino, M. L., Casaux, R., Archangelsky, M., Di Prinzio, C. Y., Brand, C., y Kutschker, A. M. (2011). Assessing land-use effects on water quality, in-stream habitat, riparian ecosystems and biodiversity in Patagonian northwest streams. *Science of the total environment*, 409(3), 612-624.

Møller, A. P., y Szép, T. (2011). The role of parasites in ecology and evolution of migration and migratory connectivity. *Journal of Ornithology*, 152(1), 141-150.

Montalti, D., Arambarri, A. M., Soave, G. E., Darrieu, C. A., y Camperi, A. R. (2003). Seeds in the diet of the white-rumped sandpiper in Argentina. *Waterbirds*, 26(2), 166-168.

Morales, G., y Pino, L. A. (1987). Parasitología cuantitativa. In *Parasitología cuantitativa*.

Morand, S., Poulin, R., Rohde, K., y Hayward, C. (1999). Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes. *International journal for parasitology*, 29(5), 663-672.

Morand, S., y Poulin, R. (2000). Nematode parasite species richness and the evolution of spleen size in birds. *Canadian Journal of Zoology*, 78(8), 1356-1360.

Morand, S. (2015). (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: From determinants of parasite species richness to host diversification. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 4(1), 80-87.

Morrison, R. I. G. (1984). Migration systems of some New World shorebirds. Pages 125-202 in J. Burger and B. L. Olla, editors. Shorebirds: Migration and foraging behavior. Plenum Publishing, New York.

Nasir, P., Diaz, M. T., & GUEVARA, D. (1970). Some avian digenetic trematodes of eastern Venezuela. *Rivista di parassitologia*, 31(2), 107-112.

Nickol, B. B., Crompton, D. W. T., y Searle, D. W. (1999). Reintroduction of *Proflicollis* Meyer, 1931, as a genus in Acanthocephala: significance of the intermediate host. *The Journal of parasitology*, 716-718.

Niesen, T. M. (2007). Intertidal habitats and marine biogeography of the Oregonian Province. *The Light and Smith manual: intertidal invertebrates from central California to Oregon*. JT Carlton (ed.). University of California Press, Berkeley, CA, 3-17.

Nunes Gomes, S., Cheuiche Pesenti, T., Müller, G. (2016). Helminth parasites of the White-rumped Sandpiper, *Calidris fuscicollis* (aves: scolopacidae), from Brazil. *Neotropical Helminthology*, 10(2), 163-168.

O'Brien, M., Crossley, R., y Karlson, K. (2006). *The shorebird guide*. Houghton Mifflin Harcourt.

Oliva, M.E., I. Barrios, S. Thatje and J. Laudien. (2008). Changes in prevalence and intensity of infection of *Proflicollis altmani* (Perry, 1942) cystacanth (Acanthocephala) parasitizing the mole crab *Emerita analoga* (Stimpson, 1857): an El Niño cascade effect? *Helgoland Marine Research* 62(1), 57.

Oswood, M. W. (1989). Community structure of benthic invertebrates in interior Alaskan (USA) stream and rivers. *Hydrobiologia*, 172, 97-110.

Ostrowski de Núñez y Quaggiotto, E. A. (1995). Trematodes larvales (Digenea) de las familias Diplostomidae, Strigeidae y Echinostomatidae en la Región Patagónica Argentina. *Boletín Chileno de Parasitología*, 50, 28-33.

Owen, J. C., y Moore, F. R. (2006). Seasonal differences in immunological condition of three species of thrushes. *The Condor*, 108(2), 389-398.

Pence, D. B., Mollhagen, T., y Prestwood, A. K. (1975). *Tetrameres* (*Tetrameres*) *tinamicola* sp. n. from the crested tinamou, *Eudromia elegans*, with comments on the subgenus *Petrowimeres* (Nematoda: Tetrameridae). *The Journal of parasitology*, 825-829.

Perez Viguera, I. (1942): *Revista Univ. Habana*, 7, 193 [Yamaguti, S. (1961): *Systema Helminthum*, 3, Pt. 1, 199, New York: Interscience Publishers]

Piersma T. (1997). Do global patterns of habitats use and migration strategies co-evolve with relative investments in immunocompetence due to spatial variation in parasite pressure? *Oikos* 80:623-631.

Piersma T. (2003). "Coastal" versus "inland" shorebird species: interlinked fundamental dichotomies between their life-and demographic histories? *Wader Study Group Bulletin* 100:5-9.

Poulin, R. (1998). Large-scale patterns of host use by parasites of freshwater fishes. *Ecology Letters*, 1(2), 118-128.

Poulin, R. (2004). Macroecological patterns of species richness in parasite assemblages. *Basic and Applied Ecology*, 5(5), 423-434.

Poulin, R. (2007). Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, 134(6), 763-776.

Poulin, R. (2011). *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton university press.

Prepelitchi, L., y Ostrowski de Núñez, M. (2007). Echinostomatid larval stages in *Lymnaea viatrix* (Gastropoda: Pulmonata) from southwest Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology*, 93(2), 323-327.

Pulgar, J., Aldana, M., Vergara, E., y George-Nascimento, M. (1995). La conducta de la jaiba estuarina *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) en relación al parasitismo por el acantocéfalo *Profilocollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985) en el sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 68, 439-450.

Rauque, C. A., Flores, V. R., y Brugni, N. L. (2013). *Maritrema patagonica* n. sp. (Digenea: Microphallidae) cultured from Metacercariae from Freshwater Anomuran, *Aegla* spp. (Decapoda: Aeglididae), in Patagonia. *Comparative parasitology*, 80(2), 196-202.

RStudio Team (2016). *RStudio: Integrated Development for R*. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Rohde, K. (1991). Intra-and interspecific interactions in low density populations in resource-rich habitats. *Oikos*, 91-104.

Rodríguez, S. M., D'Elía, G., y Valdivia, N. (2017). The phylogeny and life cycle of two species of *Profilocollis* (Acanthocephala: Polymorphidae) in marine hosts off the Pacific coast of Chile. *Journal of helminthology*, 91(5), 589-596.

Roesler, I., e Imberti, S. (2015). Abundance and habitat use of Nearctic shorebirds in the highland lakes of western Santa Cruz province, Argentinean Patagonia. *Waterbirds*, 38(1), 86-91.

Schmidt, G. D., y Frantz, D. W. (1972). Helminth parasites of Wilsons Phalarope, *Steganopus tricolor* Vieillot, 1819, in Montana and Colorado. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 39(2), 269.

Sinclair, N. R. (1971). A review of *Odhneria odhneri* Travassos, 1921 (Trematoda: Microphallidae). *The Journal of parasitology*, 980-982.

Schmidt, G. D., & Neiland, K. A. (1968). *Hymenolepis (Hym.) deblocki* sp. n., and records of other helminths from charadriiform birds. *Canadian Journal of Zoology*, 46(5), 1037-1040.

Secord, M. L., & Canaris, A. G. (1993). The metazoan parasite community of migrating greater yellowlegs, *Tringa melanoleuca*, from the Rio Grande Valley, Texas and New Mexico. *The Journal of parasitology*, 79(5), 690-694.

Semenas, L., Brugni, N. y Ostrowski de Núñez, M., 1999. Metacercaria of Echinostomatidae in *Diplodon chilensis* (Unionacea, Pelicycypoda) and description of *Echinoparyphium megacirrus* sp. n. in Patagonia (Argentina). *Acta Parasitologica*, 44 (1), 63-67.

Simková, A., Desdevises, Y., Gelnar, M., y Morand, S. (2000). Co-existence of nine gill ectoparasites (Dactylogyrus: Monogenea) parasitising the roach (*Rutilus rutilus* L.): history and present ecology. *International journal for parasitology*, 30(10), 1077-1088.

Smith, T. M., y Smith, R. L. (2007). *Ecología* (No. 574 S658e6). Pearson.

Smogorzhevskaya, L. A. (1990). Nematodes, Part 3, Acuarioidea (Vol. 32, No. 3). Naukova Dumka.

Skrjabin K. I., Shikhobalova N. P. y I. V. Orlov. (1957). Trichocephalids and capillariids of animals and man and the diseases caused by them. *Osnovy nematodologii* 6. Izd. AN SSSR, Moscow, pp. 587.

Soares, L., Escudero, G., Penha, V. A., y Ricklefs, R. E. (2016). Low prevalence of haemosporidian parasites in shorebirds. *Ardea*, 104(2), 129-142.

Stock, T. M., y Holmes, J. C. (1988). Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae): the evidence for interactive communities. *The Journal of parasitology*, 214-227.

Stunkard, H. W., y Dunihue, F. W. (1931). Notes on trematodes from a Long Island duck with description of a new species. *The Biological Bulletin*, 60(2), 179-186.

Stunkard HW (1959). Studies on the morphology and life-history of *Notocotylus minutus* n. sp. a digenetic trematode from ducks. *The Journal of Parasitology*, 46(6), 803-809.

Stunkard, H. W. (1979). The morphology, life-history, and taxonomic relations of *Odhneria odhneri* Travassos, 1921 (Digenea: Microphallidae). *The Biological Bulletin*, 156(2), 234-245.

Styczynska-Jurewicz, E. (1962). The life cycle of *Plagiorchis elegans* (Rud., 1802) and the revision of the genus *Plagiorchis* Lühe, 1889. *Acta Parasitologica Polonica*, 10(21/27), 419-445.

Sultanov, M. A., Ryzhikov, K. M., & Kozlov, D. P. (1960). On the nematode fauna of wild birds from the mouth of the Amu-Darya. *Uzbekskiy Biologicheskii Zhurnal*, 1, 58-63.

Swales, W. E. (1936). *Tetrameres crami* Swales, 1933, a nematode parasite of ducks in Canada.: morphological and biological studies. *Canadian Journal of Research*, 14(10), 151-164.

Szidat L y Szidat U (1961) Die Trematoden der Gattung *Notocotylus* Diesing 1839 (Notocotylidae Lühe 1909) aus Südamerika bzw. Argentinien und Daten ihrer Entwicklungsgeschichte. *Parasitology Research*, 21(2), 169-180.

Tantaleán, V.M. and J. Cárdenas. 2004. Consideraciones sobre *Profilicollis altmani* (Perry, 1942) Van Cleave, 1947 en el Perú. *Revista Peruana de Biología*, 11(1), 109-111.

Thieltges, D. W., Amundsen, P. A., Hechinger, R. F., Johnson, P. T., Lafferty, K. D., Mouritsen, K. N., Preston, D. L., Reise, K., Zander, D., y Poulin, R. (2013). Parasites as prey in aquatic food webs: implications for predator infection and parasite transmission. *Oikos*, 122(10), 1473-1482.

Travassos, L. (1921). Trematodeos novos. IV. *Brazil-Med.*, (35), 2, p. 337.

Travassos, L. (1928) Fauna helminthologica de Mato Grosso. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 21(2), 309-372.

Travassos, L., Freitas, J. T. D., y Kohn, A. (1969). Trematódeos do Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 67(1), 1-886.

Underhill, L. G., Earlé, R. A., Piersma, T., Tulp, I., y Verster, A. (1994). Knots (*Calidris canutus*) from Germany and South Africa parasitised by trematode *Cyclocoelum mutabile*. *Journal für Ornithologie*, 135(2), 236-239.



Van Cleave, H.J. y R.L. Rausch. 1950. A new species of the acanthocephalan genus *Arhythmorhynchus* from sandpipers of Alaska. *Journal of Parasitology*, 36, 278–283.

Viozzi, G., Flores, V., y Rauque, C. (2005). An ectosymbiotic flatworm, *Temnocephala chilensis*, as second intermediate host for *Echinoparyphium megacirrus* (Digenea: Echinostomatidae) in Patagonia (Argentina). *Journal of Parasitology*, 91(1), 229-231.

Vizcaino, S.I. 1989. Acanthocephalan parasites of Argentine birds I. Morphological complements to the knowledge of *Polymorphus (Profilicollis) chasmagnathi* comb. nov. (Polymorphidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 24(4), 189–192.

Wobeser GA. 2009. Parasitism: Cost and Effects. In: Atkinson, C. T., Thomas, N. J., & Hunter, D. B. (Eds.). (2009). *Parasitic diseases of wild birds*. John Wiley & Sons.

Wong, P. L., y Anderson, R. C. (1987). New and described species of *Skrjabino-clava* Sobolev, 1943 (Nematoda: Acuarioidea) of the proventriculus of nearctic waders (Aves: Charadriiformes) with a review of the genus and a key to species. *Canadian Journal of Zoology*, 65(11), 2760-2779.

Yamaguti, S. (1963). *Systema helminthum*. Volume V. Acanthocephala, Intersci. JohnWiley y Sons Inc., New York, 423p.

Yanez, D. M., & Canaris, A. G. (1988). Metazoan parasite community composition and structure of migrating Wilson's phalarope, *Steganopus tricolor* Vieillot, 1819 (Aves), from El Paso County, Texas. *The Journal of Parasitology*, 754-762.

Yohannes, E., Križanauskienė, A., Valcu, M., Bensch, S., y Kempnaers, B. (2009). Prevalence of malaria and related haemosporidian parasites in two shorebird species with different winter habitat distribution. *Journal of Ornithology*, 150(1), 287-291.

Yoshino, T., Nakamura, S., Endoh, D., Onuma, M., Osa, Y., Teraoka, H., Kuwana, T. y Asakawa, M. (2009). A helminthological survey of four families of waterfowl (Ardeidae, Rallidae, Scolopacidae and Phalaropodidae) from Hokkaido, Japan. *Journal of the Yamashina Institute Ornithology*, 41 (1),42-54.

Young, R. T. (1938). The life history of a trematode (*Levinseniella cruzi?*) from the shore birds (*Limosa fedoa* and *Catoptrophorus semipalmatus inornatus*). *The Biological Bulletin*, 74(2), 319-329.

Zdzitowiecki, Z. (1985). Acanthocephalans of birds from South Shetlands (Antarctic). *Acta Parasitologica Polonica*, 30(2), 11–24.



