



Tesis Doctoral

Comunidades parasitarias de pejerreyes  
*Odontesthes bonariensis* y *O. argentinensis* como indicadores  
de su estructura poblacional y del carácter transicional de  
las aguas estuariales de la Laguna Costera Mar Chiquita

Lic. Eugenia Levy  
~ 2022 ~

Director: Dr. Juan T. Timi  
Co-director: Dr. Mariano González-Castro



Facultad de Ciencias  
Exactas y Naturales  
.....  
UNMDP

❧ Tesis Doctoral ❧

**Comunidades parasitarias de pejerreyes  
*Odontesthes bonariensis* y *O. argentinensis* como indicadores  
de su estructura poblacional y del carácter transicional de las  
aguas estuariales de la Laguna Costera Mar Chiquita**

Lic. Eugenia Levy

Director: Dr. Juan T. Timi

Co-director: Dr. Mariano González-Castro



Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UNIVERSIDAD NACIONAL *de* MAR DEL PLATA

2022

## Índice

<b>Índice</b> .....	1
<b>Agradecimientos</b> .....	3
<b>Resumen</b> .....	5
<b>Abstract</b> .....	7
<b>Introducción General</b> .....	10
Breve aproximación a la Ecología Parasitaria.....	10
Comunidades parasitarias como marcadores biológicos .....	12
Acerca de los hospedadores .....	14
Área de Estudio .....	19
<b>Objetivos e Hipótesis</b> .....	22
Objetivo general .....	22
Objetivos particulares.....	22
Hipótesis.....	22
<b>Capítulo I - Los parásitos de <i>Odontesthes argentinensis</i> y <i>O. bonariensis</i></b> .....	24
Introducción .....	24
Materiales y Métodos .....	24
Reseña taxonómica de las especies parásitas halladas .....	25
<b>Capítulo II - Parásitos como indicadores de la estructura poblacional de <i>Odontesthes argentinensis</i> en ambientes marinos costeros</b> .....	76
Introducción .....	76
Objetivos .....	78
Materiales y Métodos .....	79
Áreas de Estudio.....	79
Análisis de los hospedadores.....	80
Estudios parasitológicos.....	81
Análisis de similitud a nivel infracomunitario .....	81
Análisis de similitud a nivel de comunidad componente .....	82
Resultados .....	84
Análisis de similitud a nivel de Infracomunidad.....	86
Análisis de similitud a nivel de Comunidad Componente .....	89
Discusión.....	90
Tablas .....	95
<b>Capítulo III - Ensamblajes de parásitos como indicadores de un proceso de especiación de <i>Odontesthes argentinensis</i> en la Laguna Costera Mar Chiquita</b> .....	102

Introducción .....	102
Objetivos .....	105
Materiales y Métodos .....	106
Sitios de Muestreo .....	106
Análisis de los hospedadores .....	107
Estudios parasitológicos .....	107
Análisis de los datos merísticos .....	107
Análisis de similitud para abundancia y composición parasitarias .....	108
Descriptores de las Infracomunidades .....	109
Resultados .....	110
Análisis de los datos merísticos .....	111
Análisis de similitud de la abundancia y composición parasitaria .....	112
Discusión.....	116
Conclusiones .....	122
Tablas .....	123
<b>Capítulo IV - Parásitos como indicadores de identidad específica en pejerreyes simpátricos de la Laguna Costera Mar Chiquita y ambientes dulceacuícolas asociados.....</b>	<b>129</b>
Introducción .....	129
Objetivos .....	131
Materiales y Métodos .....	131
Hospedadores analizados y área de estudio .....	131
Estudios parasitológicos .....	134
Análisis de similitud a nivel de infracomunidad .....	134
Análisis de similitud a nivel de comunidad componente .....	136
Resultados .....	137
Análisis de similitud a nivel de infracomunidad .....	138
Análisis de similitud a nivel de comunidad componente .....	143
Discusión.....	144
Tablas .....	149
<b>Conclusiones finales .....</b>	<b>153</b>
<b>Bibliografía .....</b>	<b>154</b>

## Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mis directores, por darme la oportunidad de llevar a cabo este trabajo y elegirme como encargada de esta parte de sus proyectos. Gracias por el espacio, el trabajo y la confianza, a ustedes les debo mi doctorado. En particular quiero agradecer a Juan, por ser más que un director, un mentor, un ejemplo a seguir y un amigo. Gracias por abrirme las puertas del lab y de la parasitología, que son como tu casa, y sobre todo gracias por la infinidad de cosas que me enseñaste (parasitológicas y no tanto), sigo aprendiendo! Gracias también a Mariano, por acercarme a la ictiología desde sus queridos “pejes” y por todo lo que pude aprender de peces, de merística, de arroyos, de muestreos y de “Marchi”. Y por los cientos de peces! También a Ale, que a pesar de no ser directora de esta tesis, co-dirigió mi primera beca y estuvo conmigo desde el principio. Gracias Ale, por enseñarme y guiarme en mis primeros pasos parasitológicos muestreando pescaditos y determinando metacercarias que nadie quiere ver... por aconsejarme que “guarde todos los bichos, porque no se sabe si lo vas a necesitar más adelante” y por las muchas charlas, muestreos y consejos compartidos.

En segundo lugar, pero no menos importante, quiero agradecer a mis compas de laboratorio: Ana, Manu, Delfi, Pao, Ale, Vero, Delfi grande y Anita (y Juan); a las nuevas adquisiciones Paz y Paula, y a Mati nuestro “anexo en el ex-illio”. Ustedes hacen que ir a trabajar sea en realidad juntarse con amigos, hacen que el día día sea alegre y divertido, como si no hubiera obligaciones ni deadlines, me guían, me apoyan, me acompañan, me aconsejan y me aguantan! Son lo mejor de lo mejor, gracias infinitas!!! Sobre todo gracias a Ana por ser el corazón del grupo, por su cariño y apoyo incondicional, en lo académico y en lo demás. También a los barbudos del labo de peces, por ser una extensión del nuestro y sumar más buena onda, sobre todo a Tincho que me hace el aguante hace ya un rato largo. Y gracias especiales a Delfi Canel, por ser mi “melliza doctoril”, gracias por estar siempre a la par, siempre con pilas, siempre con buena onda, siempre presente. Gracias por los cientos de horas de cursos y muestreos juntas, por las birritas de los viernes, por los memes y por los miiiiles de kilómetros viajados y los buenísimos momentos compartidos.

Agradezo infinitamente a mi familia y mis amigos, sobre todo a mis papás por su sostén y su apoyo incondicionales. A mis tías Silvia, Elsis, Cristi y Ana, por ser las mejores consejeras y las fans N°

1 aunque no les entre en la cabeza cómo me gustan a mi estos bichos y tanto número; y a Guada, Vero, Ana, Tincho y Manu, por exactamente lo mismo. A todas mis sobris, por alegrarme los días, lejos o cerca. Milllllllones de gracias a Jas y Manu, que están siempre; en las buenas, en las malas y en las ñoñas, me hacen los días felices, los desafíos soportables y los ratos libres un lujo, son los mejores amigos que una pueda tener. Y por supuesto pero j́amas último, gracias a Silvio, mi eterno compañero, mi otra mitad, con vos todo es mejor, todo lo puedo.

Gracias, gracias, gracias, con esta hinchada se llega a cualquier lado!!

Finalmente quiero agradecer a los jurados, revisores de esta tesis: la Dra. Graciela Navone, el Dr. Santiago Barbini y el Dr. Daniel Tanzola, por su dedicación, su interés, su excelente predisposición y su acompañamiento a lo largo de este trabajo. Al Dr. Jesús Hernández-Orts y los sres. Pablo Rizzo, Carlos Martin, Dennis Landete, Héctor Seitune, Julio Mangiarotti, Daniel Giménez, Cristian Di Paolo, Marcelo Pons, Daniel Blanco, Santiago Gaudioso y Juan Pablo Gaudioso por su tiempo y por el valiosos material brindado. A la Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación y el CONICET por el financiamiento de las becas que permitieron llevar a cabo la tesis; y a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad Nacional de Mar del Plata y el Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras por otorgarme el lugar de trabajo para desarrollarla.

## Resumen

Con el objetivo de caracterizar las comunidades parasitarias de *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis* a lo largo de un gradiente de salinidad en la Laguna Costera Mar Chiquita (MCH) y en ambientes dulceacuícolas y marinos adyacentes, a fin de establecer la estructura poblacional de estos hospedadores utilizando los parásitos como indicadores biológicos, se realizó un estudio pormenorizado de sus comunidades parasitarias. Se estudiaron los parásitos de 230 pejerreyes, colectados a lo largo del gradiente salino que caracteriza este sistema, así como también en Mar del Plata y Golfo San Matías, con fines comparativos. Las artes de pesca empleadas fueron una red de arrastre playera, redes monofilamento de enmalle y cañas de pescar. Adicionalmente se obtuvieron muestras provenientes de la pesca comercial y deportiva. Los peces obtenidos fueron identificados taxonómicamente, medidos, pesados, sexados y sometidos a una necropsia parasitológica exhaustiva. Todos los parásitos hallados fueron determinados hasta el menor nivel taxonómico posible, cuantificados y conservados. Con los datos obtenidos se realizaron análisis estadísticos multivariados, teniendo en cuenta la identidad y procedencia de los hospedadores, de manera de evaluar la relación existente entre la composición y estructura de las comunidades parasitarias, y la distribución geográfica de las poblaciones de hospedadores. Se analizaron parámetros a nivel de infracomunidad y de comunidad componente, y se calcularon la abundancia media y la prevalencia de todas las especies. De esta manera, en función de los objetivos generales del plan, se logró caracterizar las comunidades parasitarias de *O. argentinensis* tanto en la zona de influencia de MCH como en áreas marinas y costeras adyacentes, de acuerdo con los objetivos generales del plan. Se identificaron además numerosos parásitos útiles como indicadores de procedencia, ya que una gran proporción de las especies relevadas parasita al pejerrey como estadíos larvales enquistados, de larga permanencia en el hospedador, adecuados para su uso como marcadores geográficos de las poblaciones de sus hospedadores. En cuanto a las poblaciones marinas, se determinó que la estructura de los ensambles parasitarios varía tanto a gran escala (entre regiones biogeográficas) como a pequeña escala (entre sitios próximos entre sí de 15 a 35 km). La composición de los ensambles reflejó los esquemas biogeográficos de la región, demostrando así la gran utilidad de las comunidades parasitarias como indicadoras de la estructura poblacional del hospedador, incluso a muy fina escala y en ausencia de barreras geográficas.

Al comparar los *O. argentinensis* marinos con los que habitan MCH y sus tributarios, teniendo en cuenta sus diferencias morfológicas intraespecíficas, se determinó que las comunidades parasitarias de los pejerreyes de la laguna y los arroyos, difieren claramente de aquellas que habitan las áreas costeras, demostrando el aislamiento entre ambas poblaciones, brindando soporte a las diferencias morfológicas y genéticas halladas por otros autores. Las comunidades parasitarias de *O. argentinensis* capturados en los arroyos y la laguna no difirieron entre si, por lo que se dedujo que se trata de una única población que hace uso extensivo de los diferentes hábitats que conforman MCH. Esto aportó indicios que abren un debate relativo al posible proceso de especiación, actualmente en curso en la población de *O. argentinensis* que habita MCH con respecto a la población marina, así como evidencias sobre el rol de los parásitos como mediadores e indicadores de cambios evolutivos en sus hospedadores, revelando algunos posibles casos de co-especiación entre *O. argentinensis* y al menos uno de sus parásitos. En cuanto al estudio de los ensamblajes parasitarios, entre *O. argentinensis*, *O. bonariensis* y los híbridos entre ambas especies, si bien no se hallaron especies exclusivas de los híbridos, se determinó que su riqueza y diversidad parasitarias son semejantes a las de *O. argentinensis* de MCH, y mayores que las de *O. bonariensis*. También se observó una mayor similitud con *O. argentiensis* en términos de estructura y composición de los ensamblajes. Sin embargo, hubo un grupo de especies dulceacuícolas que presentó mayor prevalencia en los híbridos, lo cual podría evidenciar una preferencia de los híbridos por las zonas menos salobres de la laguna. Aun a pesar que la similitud entre ensamblajes se vio fuertemente influenciada por las diferencias de talla entre hospedadores, el uso del hábitat resultó un determinante principal de los ensamblajes parasitarios.

## Abstract

In order to characterize the parasite communities of *Odontesthes argentinensis* and *O. bonariensis* along the saline gradient typical of Mar Chiquita Coastal Lagoon (MCH) and nearby coastal environments, testing their potential use as biological tags in population structure studies for these hosts, a detailed, thorough analysis of these parasite assemblages was carried out. A total of 230 silversides were studied for this purpose, fish were collected along the saline gradient characteristic of this system. The fishing gear employed included trawls, gillnets and fishing rods. Additionally, samples from commercial and sport anglers were acquired. After captured, the fish were taxonomically identified, measured, weighted and sexed before carrying out a comprehensive parasitological necropsy. All parasites found were taxonomically determined to the lowest possible level, quantified and then preserved. Data gathered from these samplings, were analysed with a set of multivariate statistical tools, considering hosts' species and provenance, in order to assess relations between parasite communities' composition and structure and the geographic distribution of the hosts. Infracommunity and component community parameters were analysed, and prevalence and mean abundance of each species were calculated. Through these studies, parasite communities of *O. argentinensis* were characterized, both in MCH area of influence as well as in marine and coastal adjacent environments according to the main aims of this thesis. Several parasite species were found informative as indicators of their hosts' provenance, as many of the species recorded parasitize silversides as long-lived larval stages, being suitable geographical tags of their host's populations. Regarding marine populations, parasite community structure was found to be variable across sites, both at a wide biogeographic scale, as well as at a very fine scale (across sites 15 to 35 km apart). The composition of these assemblages portrayed the characteristic biogeographical schemes of the study area, thus proving the usefulness of parasite communities as indicators of hosts' population structure, even in absence of geographic barriers. When comparing marine *O. argentinensis* with those from MCH and its tributary streams, considering their morphometric intraspecific differences, parasite communities similarities showed that hosts from oligohaline environments markedly differ from marine coastal dwellers, revealing a clear isolation among populations of these silversides, which supported morphological and genetic differences stated by other authors. Parasite communities of *O. argentinensis*

caught in streams did not differ from those from the lagoon body itself, so a single population is supposed to be exploiting both the lagoon and its tributaries, in all oligohaline environments. This also provided insight into the possible speciation process of these silversides ongoing in MCH, diverging from nearby marine populations. Furthermore, these analyses provided evidence of the crucial role that parasites have as promoters and indicators of evolutionary change in their hosts, additionally revealing possible cases of co-speciation in *O. argentinensis* and at least one of its parasites. As for studies regarding silversides from the three morphogroups present in MCH (*O. argentinensis*, *O. bonariensis* and those specimens with intermediate morphotypes, now known to be hybrids), no specific parasites of hybrids were found, their parasite richness and diversity were similar to that of *O. argentinensis* and greater than that of *O. bonariensis*. Similarities with *O. argentinensis* were also recorded regarding community structure and composition. However, there was a group of parasites, mainly freshwater related species, which displayed higher prevalence in hybrids than in the other hosts. These similarities could imply a preference of these hybrids for freshwater environments. Even in spite the strong effect of host length, habitat use came across as a main determinant of parasite assemblages, which stands out when comparing similarities between *O. bonariensis* and hybrids.

# ❧ Introducción general ❧

---

## Introducción General

---

### *Breve aproximación a la Ecología Parasitaria*

Pese a que la gran mayoría de las disciplinas biológicas ha estado basada históricamente en organismos de vida libre, el parasitismo como modo de vida, es de hecho la estrategia más ampliamente utilizada en la naturaleza (Poulin y Morand, 2004). Si se considera que por cada especie de vida libre conocida existe al menos una especie que la parasita, se desprende fácilmente que en nuestro mundo existen al menos, tantas especies parásitas como de vida libre (Poulin y Morand, 2000; Marcogliese, 2005). Es más, para la gran mayoría de las especies de vida libre se conocen numerosas especies parásitas, por lo que haciendo un cálculo rápido, existirían más especies parásitas que de vida libre. Prácticamente todos los taxa superiores de animales poseen representantes parásitos, al menos en algún estadio de sus ciclos de vida (Dobson et al., 2008). De hecho, existen phyla dominados por formas parásitas, como los platelmintos e incluso otros constituidos exclusivamente por organismos parásitos y no se conocen formas de vida libre, como por ejemplo los acantocéfalos, los apicomplexa, los rombozoos o los microsporidios. Evolutivamente, la estrategia parásita ha aparecido, solo entre los metazoos, al menos unas 60 veces (Poulin y Morand, 2000, 2004; de Meeûs y Renaud, 2002).

Más allá de su relevancia como componentes de la biodiversidad (Gómez y Nichols, 2013; Poulin, 2014), y aunque muchas veces ignorados, los parásitos cumplen un amplio abanico de roles en diversos aspectos de la vida de sus hospedadores así como del ecosistema que habitan (Hudson et al., 2006). Fuera de su conocido efecto “energéticamente negativo”, los parásitos pueden afectar la morfología, la fecundidad y reproducción, el comportamiento y la supervivencia de sus hospedadores (Marcogliese, 2004). Pueden además, modular las relaciones interespecíficas dentro de las comunidades (Mouritsen y Poulin, 2002), modificar las dinámicas poblacionales de sus hospedadores (Hudson et al., 1998), afectar la conectividad de las tramas tróficas (Lafferty et al., 2006) y sus respuestas a cambios en la composición de las comunidades (Dunn, 2009; Dick et al., 2010), y también contribuyen de manera sustancial a los presupuestos energéticos de los ecosistemas (Johnson et al., 2010), pudiendo incluso alterar sus propiedades físicas y químicas (Hatcher et al., 2012). De esta manera, el estudio de los parásitos permite

obtener aproximaciones robustas y confiables, si bien indirectas, de diversos aspectos de la biología, ecología y evolución de sus hospedadores (Williams et al., 1992) por lo que pueden utilizarse como indicadores.

Aun así, a pesar de su relevancia en la naturaleza y su potencial para proporcionar información ecológica importante, los parásitos son habitualmente desestimados en los trabajos ecológicos clásicos, ya sea porque los ecólogos evalúan los sistemas como si estuviesen libres de parásitos o bien porque se ignora su relevancia en los ecosistemas (Timi y Poulin, 2020). A su vez, su reducido tamaño, lo complejo de sus ciclos de vida y los escasos conocimientos taxonómicos al respecto, sumados a la “mala prensa” que tienen por los daños inherentes al hospedador suelen contribuir a que se los excluya del foco de interés (Gómez y Nichols, 2013). Sin embargo, las comunidades parasitarias son sistemas interesantes y útiles como modelos para realizar estudios de estructura comunitaria o interacciones interespecíficas, dados sus límites discretos y permiten contar con réplicas de un mismo hábitat (*i.e.* hospedadores o poblaciones) y cuantificar las riquezas específicas y abundancias totales, lo cual resulta imposible al estudiar comunidades de organismos de vida libre. Por estos motivos, en las últimas décadas, la ecología de comunidades parasitarias ha tenido un gran auge, abarcando cada vez más hospedadores desde diversos aspectos y erigiéndose como una nueva sub-disciplina de la parasitología (Poulin, 2018). Entre las aplicaciones más utilizadas de la ecología de comunidades parasitarias, resaltan su uso como sensores de cambio ambiental y contaminación (MacKenzie et al., 1995; Marcogliese, 2004) y como indicadores poblacionales y geográficos de peces (Cantatore y Timi, 2015) en particular como marcadores de stocks de especies marinas (Timi, 2007; Poulin y Kamiya, 2015).

### *Comunidades parasitarias como marcadores biológicos*

Uno de los aspectos aplicados de la ictioparasitología es el uso de los parásitos como marcadores biológicos para la discriminación poblacional de sus hospedadores (Williams et al., 1992; MacKenzie, 2002; Timi, 2007; Lester y MacKenzie, 2009; Cantatore y Timi, 2015; Timi y MacKenzie, 2015). Desde la óptica de las pesquerías, poder distinguir o delimitar poblaciones o stocks de peces resulta de suma importancia, tanto como base sobre la cual determinar políticas de conservación y manejo, como para identificar posibles evasiones de los permisos de pesca (Evans y Grainger, 2002; Poulin y Kamiya, 2015) ya que permiten determinar la procedencia de las capturas de manera certera y económica (Power et al., 2005). Si bien las determinaciones de stocks suelen realizarse en base a análisis merísticos, morfogeométricos o genéticos, en los últimos tiempos se ha demostrado que es conveniente combinar diferentes enfoques metodológicos para la identificación de los efectivos y se ha promovido la combinación de un amplio espectro de técnicas complementarias (MacKenzie y Abaunza, 2005; Cadrin et al., 2014), incluyendo el uso de parásitos como marcadores biológicos (MacKenzie, 2002; Timi, 2007; Lester & MacKenzie, 2009; Cantatore & Timi, 2015; Timi & MacKenzie, 2015).

El método parasitológico presenta algunas ventajas respecto de las determinaciones de stocks clásicas. En primer lugar, es aplicable a especies pequeñas, frágiles o de aguas profundas para las cuales no son aplicables los métodos de captura, marcado y recaptura tradicionales. A su vez, cada ejemplar muestreado representa una observación válida por sí mismo, evitando la necesidad de recapturar los individuos marcados como única fuente de observaciones válidas. Además, los parásitos suelen permitir diferenciar subpoblaciones de peces, a pesar de que estas mantengan cierto grado de flujo génico. Por otro lado, al ser marcas naturales, no existen riesgos o sesgos relativos al efecto que pueda generar la marca en el hospedador o su comportamiento. Finalmente, al no requerir de técnicas de obtención de las muestras ni de dispositivos de marcado especiales, resulta un método económico que puede valerse de las capturas comerciales o de rutina (MacKenzie y Abaunza, 2005).

Esta metodología se basa en la existencia de variabilidad espacial en la composición y abundancia de los ensambles parasitarios que ocurren en hospedadores de diferentes localidades, lo que permite determinar si las poblaciones a las que pertenecen pueden ser discriminadas por las frecuencias de ocurrencia de determinados parásitos o por la presencia de parásitos ausentes en otras localidades

(MacKenzie & Abaunza, 2005). La idea subyacente es que un hospedador puede infectarse con una especie parásita, sólo si en algún momento estuvo dentro del área endémica del parásito, en la cual están dadas las condiciones adecuadas para su transmisión (Lester, 1990; MacKenzie y Abaunza, 1998). Dicha área está determinada por parámetros ambientales y ecosistémicos, principalmente los perfiles de salinidad y temperatura de las masas de agua y la estructura de las tramas tróficas de la región que contengan a todos los hospedadores necesarios para completar el ciclo de vida del parásito. Al condicionar la dispersión y transmisión de las diferentes especies parásitas, la variabilidad en estos factores determina diferencias en las cargas parasitarias entre poblaciones (Rohde y Heap, 1998; Marcogliese, 2002; Pietrock y Marcoliese, 2003) que pueden utilizarse para diferenciarlas en base a su composición y estructuración. Así, la fauna de parásitos que posea un pez representa un compendio de los lugares que ese pez ha habitado (Lester, 1990), de modo que cuantos más parásitos con diferentes áreas endémicas puedan utilizarse, más información sobre los movimientos del hospedador se logrará (MacKenzie y Abaunza, 1998). En general, los parásitos que resultan mejores marcadores a estos fines son aquellos que presentan largos períodos de permanencia en el hospedador, si bien esta selección dependerá de los objetivos del estudio en cuestión. Las especies de corta permanencia son útiles para estudios a corto plazo, por ejemplo, movimientos estacionales; mientras que los análisis a largo plazo o grandes distancias, requieren especies de larga permanencia en el hospedador, tales como estadios larvales enquistados que permanecen en el hospedador por largos períodos de tiempo o bien a lo largo de toda su vida (Lester, 1990).

En Argentina, esta metodología ha sido aplicada exitosamente en varias especies de peces marinos (Cantatore y Timi, 2015) principalmente para discriminar sus unidades poblacionales, aunque también como indicadores de regiones zoogeográficas (Pereira et al., 2014; Braicovich et al., 2017) y de regiones ecotonales marinas (Lanfranchi et al., 2016, 2018).

### *Acerca de los hospedadores*

Los pejerreyes del nuevo mundo (Fam. Atherinopsidae), son peces que habitan ambientes dulceacuícolas, estuariales y marinos de amplia distribución en América, conformando comúnmente cardúmenes en aguas poco profundas. Son peces esbeltos e hidrodinámicos, rápidos nadadores y en su mayoría planctófagos. En Argentina, el único género de esta familia (*Odontesthes*) está representado por diez especies, comúnmente conocidas como "pejerreyes", incluyendo: *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes 1835), *O. bonariensis* (Valenciennes 1835), *O. hatcheri* (Eigenmann 1909), *O. humensis* de Buen 1953, *O. incisa* (Jenyns 1841), *O. nigricans* (Richardson 1848), *O. perugiae* Evermann & Kendall 1906 (Dyer 2006), *O. platensis* (Berg 1895), *O. retropinnis* (de Buen, 1953) y *O. smitti* (Lahille 1929) (Mancini et al., 2016). Estas especies son recursos valiosos para las pesquerías regionales y la pesca deportiva en lagos, lagunas y zonas costeras marinas de prácticamente todo el país (Cousseau, 2010; Cousseau & Perrotta, 2013; González- Castro et al., 2016).

El pejerrey de mar, *Odontesthes argentinensis*, localmente conocido como ‘escardón’ o ‘pejerrey baboso’ (Figura I a), es una especie eurihalina que se distribuye desde el sur del estado de Espirito Santo en Brasil (21°8'S) hasta el Golfo San Jorge, Argentina (aproximadamente 45°S) (Di Dario et al., 2014; Bovcon et al., 2018). Esta especie es comercialmente explotada por flotas pesqueras tanto artesanales como comerciales en aguas costeras del sur de Sudamérica, siendo también un valioso recurso para la pesca deportiva (Cousseau et al., 2010; Cousseau y Perrota, 2013; González-Castro et al., 2016). Las hembras suelen ser de mayor tamaño que los machos, aunque la talla máxima registrada fue en un macho de 42.1 cm (Haimovici y Velasco, 2000). *Odontesthes argentinensis* habita principalmente aguas marinas someras (Dyer, 2006), estuarios y lagunas costeras salobres, en las que residen poblaciones periféricas (Beheregaray y Levy, 2000; González-Castro et al., 2009). En Argentina se lo comercializa fresco o congelado, en forma de filete común, como tronco (sin cabeza y sin vísceras) y entero. Al presente, es poco lo que se conoce sobre la biología de esta especie (Cousseau y Perrota, 2013). Solo existen estudios puntuales de su biología reproductiva, en el sur de Brasil (Moresco y Bemvenuti, 2006) y en Bahía San Blas (Llompart et al., 2013), que concuerdan en que la temporada reproductiva de extiende desde fines de agosto hasta principios de diciembre, período en el cual la temperatura del agua es inferior a 20°C. No

obstante, se han registrado discrepancias en los períodos reproductivos de las poblaciones estuariales, que indicarían cierto grado de aislamiento reproductivo respecto de las poblaciones marinas de origen (Bemvenuti, 1987; González-Castro et al., 2009). Asimismo, esta especie presenta una amplia plasticidad fenotípica que le confiere gran adaptabilidad y la capacidad de ocupar nichos vacantes, frente a la colonización de nuevos ambientes (Bamber y Henderson, 1988).

El pejerrey bonaerense, *Odontesthes bonariensis* (Figura I b), es la especie de mayor distribución espacial del género y también la de mayores tallas registradas para el orden Atheriniformes (52 cm), por lo que se lo considera una de las especies continentales más importantes en la pesca deportiva. Este pejerrey, conspicuo en lagunas someras, arroyos y canales de la llanura pampeana argentina, habita preferencialmente aguas templadas, actualmente en una gran variedad de ambientes de agua dulce (lagunas, lagos, embalses) ya que su área natural de distribución ha sido alterada por las reiteradas siembras de huevos embrionados, alevinos o juveniles. Según los estudios de Ringuelet (1967), originalmente habitaba el Río de la Plata, el Río Paraná, poco más allá de Corrientes; y las aguas bonaerenses vinculadas a la cuenca del Salado. Dada su amplia distribución, su versatilidad y adaptabilidad y su éxito en la acuicultura y la pesca, la bibliografía acerca de *O. bonariensis* es extensa y abarca diversos aspectos de su biología: alimentación, ecología, crecimiento, condición corporal, reproducción, etc. Existen incluso libros completos específicamente orientados en el estudio de esta especie (Yaniz, J.M.D., 1961; Grosman, 1999; Mancini et al., 2016). La acuicultura de *O. bonariensis* se ha desarrollado en nuestro país desde principios del siglo XX, y en los últimos años ha tenido un gran auge, introduciendo la especie o su cultivo en numerosos países (Bélgica, Bolivia, Brasil, Chile, Colombia, Francia, Israel, Italia, Japón, Marruecos, Perú, Uruguay), en la mayoría de los casos mediante ejemplares provenientes de la estación hidrobiológica de Chascomús (Mancini et al., 2016). Esta especie puede vivir en aguas con un amplio rango de pHs (5,8 – 9,8) y tolera temperaturas de hasta 34°C. Las condiciones óptimas son un pH de  $7,66 \pm 1,56$ , temperaturas de 17°C - 22°C y salinidades de 6,48 - 7,6 g/L, viéndose afectadas la reproducción y el desarrollo por fuera de estos rangos. La temperatura se relaciona con la determinación del sexo y la actividad reproductiva general (Strüssmann et al., 1997a; Miranda y Somoza, 2001), si bien los factores ambientales y genéticos tienen también injerencia.

*Odontesthes bonariensis* presenta además un alto requerimiento de oxígeno disuelto por su gran actividad, lo cual lo hace sensible a fuertes aumentos de la temperatura o floraciones de fitoplancton, registrándose en estos casos grandes mortandades (Toda et al., 1998, Mancini et al., 2006). A su vez, la especie presenta una relativamente baja tolerancia a pesticidas, poluentes y metales disueltos en el agua (Carriquiriborde y Ronco, 2006).

Aunque la mayoría de las especies de *Odontesthes* de Argentina habitan exclusivamente ambientes dulceacuícolas o marinos, *O. argentinensis* y *O. bonariensis* han sido reportados como coexistentes en las aguas salobres de la laguna costera de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina) así como en sus afluentes de agua dulce, siendo de hecho *O. argentinensis* mucho más abundante que *O. bonariensis* (González-Castro et al., 2009, 2016). Sin embargo, la distinción morfológica entre ambas especies no es para nada sencilla y sus relaciones filogenéticas continúan aun en discusión (García et al., 2014; Heras et al., 2011; González-Castro et al., 2016).



**Figura I:** Imágenes de dos de los pejerreyes muestreados para ejemplificar **a:** *Odontesthes argentinensis* y **b:** *Odontesthes bonariensis*

Al respecto, González-Castro et al. (2016) estudiaron los límites específicos entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis* y sus posibles morfos intermedios, así como la población de *O. argentinensis* de la Laguna Costera Mar Chiquita y sus congéneres marinos, integrando análisis merísticos, morfometría geométrica y barcoding. De este modo, pudieron discriminar y caracterizar cuatro morfogrupos: *O. bonariensis* (**O.bon**), *O. argentinensis* de ambientes marinos (**O.arg MAR**), *O. argentinensis* de ambientes oligohalinos (Mar Chiquita) (**O.arg MCH**) y ‘*morfotipos intermedios*’, es decir especímenes que presentaron caracteres merísticos intermedios entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis* (**O.morf**). Sin bien no hallaron haplotipos compartidos entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis*, los **O.morf** compartieron haplotipos con ambas especies y evidenciaron rasgos merísticos y morfométricos distintivos, abriendo nuevas cuestiones en relación su origen. Por otra parte se observaron diferencias merísticas y morfológicas significativas entre especímenes de *O. argentinensis* de Mar Chiquita y sus conespecíficos marinos, lo cual sugirió que podría tratarse de poblaciones bien diferenciadas o incluso especies ecológicas incipientes.

Recientemente, González-Castro et al. (2019), analizaron genéticamente *O. argentinensis* provenientes de tres localidades de Argentina: Laguna Mar Chiquita, costa marina de Mar Chiquita/Mar del Plata y Bahía San Blas. La diversidad y distribución de los haplotipos demostró que las tres localidades comparadas corresponden a diferentes poblaciones de *O. argentinensis*, que podrían estar bajo incipientes eventos de especiación. Cada localidad presentó varias haplotipos exclusivos y distintivos. Por otra parte, en Mar Chiquita predominó un haplotipo muy abundante, casi único, que remarca ciertas diferencias con las demás poblaciones analizadas.

La parasitofauna de *O. bonariensis* es relativamente bien conocida en ambientes dulceacuícolas de la región (Drago, 2012; Flores et al., 2016), mientras que los ensambles de *O. argentinensis* solo han sido caracterizados en la desembocadura de Mar Chiquita (Alarcos & Etchegoin, 2010) y, si bien existen registros de parásitos en ambientes marinos para esta especie (Timi & Etchegoin, 1998; Daniel et al., 2002), la caracterización de sus comunidades parasitarias permanecía pendiente hasta el presente trabajo. La **Tabla I** consigna todos los ejemplares examinados para cumplir con los objetivos de esta tesis, y los sitios y fechas donde fueron obtenidos.

**Tabla I:** Sitios de captura y recuento de ejemplares de cada morfogrupo examinados en cada lugar. Los puntos de muestreo se encuentran ordenados de NNE a SSE de acuerdo a la orientación geográfica de la laguna MCH. **O.argMAR:** *Odontesthes argentinensis* población marino, **O.argMCH:** *Odontesthes argentinensis* población Mar Chiquita, **O.bon:** *Odontesthes bonariensis*, **O.morf:** *Odontesthes* morfotipo intermedio entre ambas especies.

Sitio	Coordenadas	Fecha	O.arg MAR	O.arg MCH	O.bon	O.morf	
Arroyo Las Gallinas	37° 25' 57" S; 57° 14' 29" O	06/09/2019		1			
Canal 5	37° 28' 29" S; 57° 17' 30" O	29/08/2019				1	
Arroyo Grande	37° 31' 14" S; 57° 19' 33" O	03/09/2016			4		
		22/09/2016			2	2	
		31/10/2016					1
		18/11/2016		1			
		22/03/2017		5			
		15/09/2017		9		3	2
		25/11/2017		5			
		14/08/2018		3	1	3	
Canal 7	37° 34' 56" S; 57° 22' 52" O	25/05/2018				1	
Recreo San Antonio	37° 36' 53" S; 57° 23' 25" O	21/04/2018		1			
		17/05/2018		10			
		20/06/2018		5		3	
Recreo Juan y Juan	37° 38' 56" S; 57° 24' 16" O	29/04/2017		2			
		28/05/2017		6		1	
Arroyo de Sotelo	37° 38' 57" S; 57° 25' 46" O	29/03/2018		3			
Recreo San Gabriel	37° 41' 16" S; 57° 25' 04" O	29/07/2017		4			
		01/08/2017		6			
		24/02/2018		3			
Mar Chiquita MAR	37° 45' 13" S; 57° 23' 06" O	30/04/2017	7				
		12/05/2017	19				
		28/05/2017	2				
		02/06/2017	12				
		11/10/2017	2				
Mar del Plata	38° 02' 19" S; 57° 31' 04" O	24/03/2017	2				
		28/03/2017	5				
		12/05/2017	8				
		15/05/2017	7				
		04/06/2017	4				
		08/06/2017	7				
		13/06/2017	4				1
		25/09/2017	2				
Las Grutas (RN)	40° 48' 44" S; 65° 05' 00" O	03/03/2018	36				
Punta Villarino (RN)	40° 48' 00" S; 64° 54' 00" O	22/02/2018	24				

## *Área de Estudio*

La Laguna Costera Mar Chiquita (MCH), ubicada al sudeste de la Provincia de Buenos Aires (Fig. II), es una de las mayores lagunas semiobturadas de Sudamérica y ha sido designada como una Reserva Mundial de Biósfera por el Consejo de Coordinación del Programa el Hombre y la Biósfera (MaB) de UNESCO, desde 1996 (Iribarne, 2001) y como Reserva Natural Provincial en 1999. Esta laguna somera, de aproximadamente 25 km de longitud y un área cercana a los 60 km<sup>2</sup> que puede ser variable, es un cuerpo de agua salobre, alargado, dispuesto paralelamente a la línea de costa en sentido NNO-SSE. Está separada del mar por una barrera medanosa que contornea la costa y que se habría originado durante el Pleistoceno (Marcovecchio et al., 2006; Piccolo y Perillo, 1999).

Hacia el sur, la laguna está conectada con el mar mediante un canal de unos 6 km de largo y 200 m de ancho, caracterizado por deltas de marea altamente variables (Isla, 1997). El agua de mar entra en la laguna por efecto de las mareas, en caudales que varían de acuerdo a la intensidad y dirección de los vientos. Los influjos máximos se registran en sudestadas y los mínimos con vientos oeste o noroeste (González-Castro et al., 2009).

Los influjos de agua dulce provienen de múltiples arroyos y cursos de agua canalizados que son parte de la Reserva de Biósfera y representan el principal aporte de agua al sistema (Marcovecchio et al., 2006, 2019), especialmente durante los períodos lluviosos. Asimismo, la laguna recibe las aguas de una cuenca cuya superficie supera los 10.000 km<sup>2</sup>, dentro de la cual resaltan los principales tributarios de Mar Chiquita, que de norte a sur son: Arroyo De Las Gallinas, Canal 5, Arroyo Grande, Canal 7, Arroyo De Sotelo, Arroyo Dulce, Arroyo Vivotatá y Arroyo El Cangrejo. Además de estos cursos de agua, tanto naturales como artificiales, la laguna recibe aportes de aguas subterráneas y de las eventuales precipitaciones, por lo que el más importante aporte es en realidad, de agua dulce (Marcovecchio et al., 2006). Consecuentemente, la profundidad de la laguna es sumamente variable, con profundidades entre 1,5-2,5 m en el canal de acceso, valores de entre 0,80 y 0,90 m en su zona central y entre 0,35-0,60 m en la zona interna de la laguna (Reta et al., 2001, Perillo et al., 1999; González-Castro et al., 2009).

Esta combinación de influjos genera un gradiente salino horizontal y de disposición noreste-sur, cuya distribución espacial a lo largo de la laguna es extremadamente variable, dependiendo

principalmente de cambios estacionales en las precipitaciones, los vientos y las temperaturas (Marcovecchio et al., 2006, 2019). Las aguas de la laguna presentan temperaturas que oscilan entre 5 y 25 °C y salinidades que fluctúan en un amplio rango entre 0 y 36‰ (Isla, 1997; Reta et al., 2001; González-Castro et al., 2009). Las salinidades más bajas se registran hacia la zona interna de la laguna y las máximas en el canal y las inmediaciones de la boca en su conexión al mar (González-Castro et al., 2009).

La fauna íctica de MCH está compuesta por más de 30 especies pertenecientes a diferentes categorías bio-ecológicas, que hacen uso extensivo de la laguna ya sea de manera permanente, estacional u ocasional. El pejerrey *O. argentinensis* representa la tercera especie más abundante en MCH (9.6% de la captura total con redes de enmalle) en términos de número de individuos adultos capturados (Cousseau et al., 2001; González-Castro et al., 2009, Cousseau et al., 2011).

La región costera en las inmediaciones de la boca de la laguna presenta las características típicas de las playas bonaerenses. Está caracterizada por playas abiertas de régimen micromareal (Isla et al. 2018) y fondos arenosos. El sector de plataforma es de gran extensión y suave relieve, con una cobertura sedimentaria de depósitos arenosos que resultaron como consecuencia del ascenso y descenso del nivel del mar durante la transgresión postglacial del Holoceno superior (Parker et al., 2008). Las aguas en la región de plataforma bonaerense son Aguas de Plataforma Media, y se originan a partir de las aguas australes del Atlántico Sudoccidental, lo cual les confiere sus temperaturas (9° a 20°C) y salinidades (33,5 a 33,7 ups) características. Sin embargo, en las inmediaciones de los estuarios, tales como el del Río de La Plata y Mar Chiquita, estas salinidades pueden verse ampliamente disminuidas por efecto de las grandes descargas de agua dulce, llegando en algunos casos a valores de 0 ups (Martos et al., 2004).



**Figura II:** Mapa del área de estudio. Sudeste de la Provincia de Buenos Aires, en la región de la cuenca de la Laguna Costera Mar Chiquita. **A°:** arroyo. **R°:** recreo de pesca.

## Objetivos e Hipótesis

### *Objetivo general*

Caracterizar las comunidades parasitarias de *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis* a lo largo de un gradiente de salinidad en la Laguna Costera Mar Chiquita y en ambientes dulceacuícolas y marinos adyacentes a fin de establecer la estructura poblacional de estos hospedadores utilizando los parásitos como indicadores biológicos.

### *Objetivos particulares*

1) Establecer la variabilidad espacial en la estructura y composición de las comunidades parasitarias de pejerreyes presentes en la Laguna Costera Mar Chiquita y en ambientes dulceacuícolas y marinos adyacentes.

2) Evaluar la potencialidad de los parásitos para discriminar las poblaciones de pejerreyes presentes a lo largo del gradiente ambiental característico de la Laguna Costera Mar Chiquita y del litoral marino adyacente.

3) Identificar parásitos que puedan utilizarse como marcadores de la identidad específica de pejerreyes simpátricos y de sus morfotipos intermedios.

### *Hipótesis*

1) Existe un gradiente en la composición de los ensambles parasitarios de los pejerreyes de Mar Chiquita representado por una sustitución gradual de especies de estirpes dulceacuícola y marinas.

2) Las cargas parasitarias diferenciales, tanto cualitativa como cuantitativamente, permiten discriminar las poblaciones de pejerreyes presentes a lo largo del gradiente ambiental característico de la laguna Mar Chiquita y del litoral marino adyacente.

3) El hallazgo de parásitos con alto grado de especificidad filogenética permitirá inferir la afinidad de los morfotipos intermedios con las especies de pejerreyes presentes en la laguna.

❧ Los parásitos de *Odontesthes argentinensis*  
y *O. bonariensis* ❧

---

## Capítulo I

## Los parásitos de *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*

---

### **Introducción**

La utilización de los ensambles parasitarios como marcadores biológicos se basa en la existencia de variabilidad espacial y/o temporal en su composición y abundancia, en hospedadores provenientes de diferentes localidades o bien de grupos con características contrastantes. Esto permite determinar si estos “grupos” a los que pertenecen los hospedadores pueden ser diferenciados a través de las frecuencias de ocurrencia de determinados parásitos o por la presencia de parásitos que están ausentes en otros agrupamientos (MacKenzie y Abaunza, 2005). Del mismo modo, pueden aplicarse estos conceptos para la distinción entre entidades biológicas diferentes, como es el caso de los *Odontesthes* aquí estudiados que, pese a pertenecer a diferentes especies o poblaciones, no son fácilmente distinguibles morfológicamente. Consecuentemente, para cumplir con un análisis exhaustivo, que permita caracterizar y describir correctamente cada ensamble, es necesario conocer con el mayor grado de detalle taxonómico posible las especies presentes en estos hospedadores de interés. A estos fines este capítulo presenta un resumen taxonómico de las especies halladas en todos los hospedadores analizados para esta tesis. Se comentan brevemente las características de cada especie, el ambiente y sitio de infección donde fueron encontradas y los hospedadores en los cuales se las ha registrado.

### **Materiales y Métodos**

Los peces (n=230) se mantuvieron congelados a -20 °C hasta ser examinados, preservados en bolsas plásticas individuales, debidamente rotuladas. Luego de ser descongelado, cada pez fue medido, pesado y determinado taxonómicamente, siguiendo las claves de identificación de Dyer (2006) y los trabajos de González-Castro et al., (2016) y (2019). Luego, se llevó a cabo una necropsia parasitológica exhaustiva, bajo microscopio estereoscópico, recuperando todos los parásitos presentes en cerebro, superficie corporal, branquias, cavidad corporal y branquial y vísceras (estómago, intestino, vesícula biliar, gónadas y mesenterios). Los parásitos fueron fijados y preservados, utilizando métodos parasitológicos convencionales para cada grupo en particular (Pritchard y Kruse 1982, Berland 1984) y determinados hasta el mínimo nivel taxonómico posible mediante claves y bibliografía específica.

*Reseña taxonómica de las especies parásitas halladas***Reino** Protozoa Owen, 1858**Phylum** Choanozoa Cavalier-Smith, 1981**Clase** Mesomycetozoea Cavalier-Smith, 1998**Orden** Dermocystida Cavalier-Smith, 1998**Familia** Dermocystidae**Género** *Dermocystidium* Pérez, 1908*Dermocystidium* sp.**Hospedador:** *O. argentinensis***Ambiente:** arroyos y laguna**Estadio de desarrollo:** quiste conteniendo zoosporas**Sitio de infección:** filamentos branquiales y epidermis, principalmente en la membrana interr radial de las aletas.**Descripción:** quistes blanquecinos de forma oval alargada, de aproximadamente 0.7 mm de ancho y 1 a 3 mm de longitud. Los quistes, son de paredes delgadas y aspecto finamente granuloso vistos en lupa binocular, contienen numerosas esporas esféricas de 8  $\mu$ m de diámetro, que presentan un cuerpo central refringente (**Figura 1.1**).**Comentarios:** los integrantes de este género son parásitos eucariotas de taxonomía un tanto incierta (Bruno et al., 2006; Jones y Pang, 2012). En general parasitan la piel, branquias, aletas u órganos de varias especies de peces tanto marinos como dulceacuícolas, incluyendo dos especies de pejerreyes de Norteamérica (McAllister y Cloutman, 2016). Numerosas especies de este género son parásitas de *Cyprinus carpio* (Novotny y Smolova, 2006; Gjurcevic et al., 2008), una especie exótica invasora que recientemente ha sido citada para la zona interna y los tributarios dulceacuícolas de la laguna MCH (González-Castro et al., 2015). *Dermocystidium* fue encontrado aquí, por primera vez y en altas prevalencias, en los pejerreyes que habitan tanto la laguna MCH como sus arroyos tributarios, estableciendo así un nuevo registro en peces silvestres de Argentina. En Sudamérica este género solo ha sido reportado en Brasil (Eiras y Silva-Souza, 2000; Fujimoto et al., 2018) y en peces de cultivo en Argentina (Plaul et al., 2018). Plaul et al. (2018) detectaron infecciones de este parásito en *Paracheirodon axelrodi* criados en acuario, luego de haber incorporado al tanque especímenes salvajes de *Hemigrammus* e *Hyphessobrycon*. Este último género también ha sido reportado en MCH por (Cousseau et al., 2001).

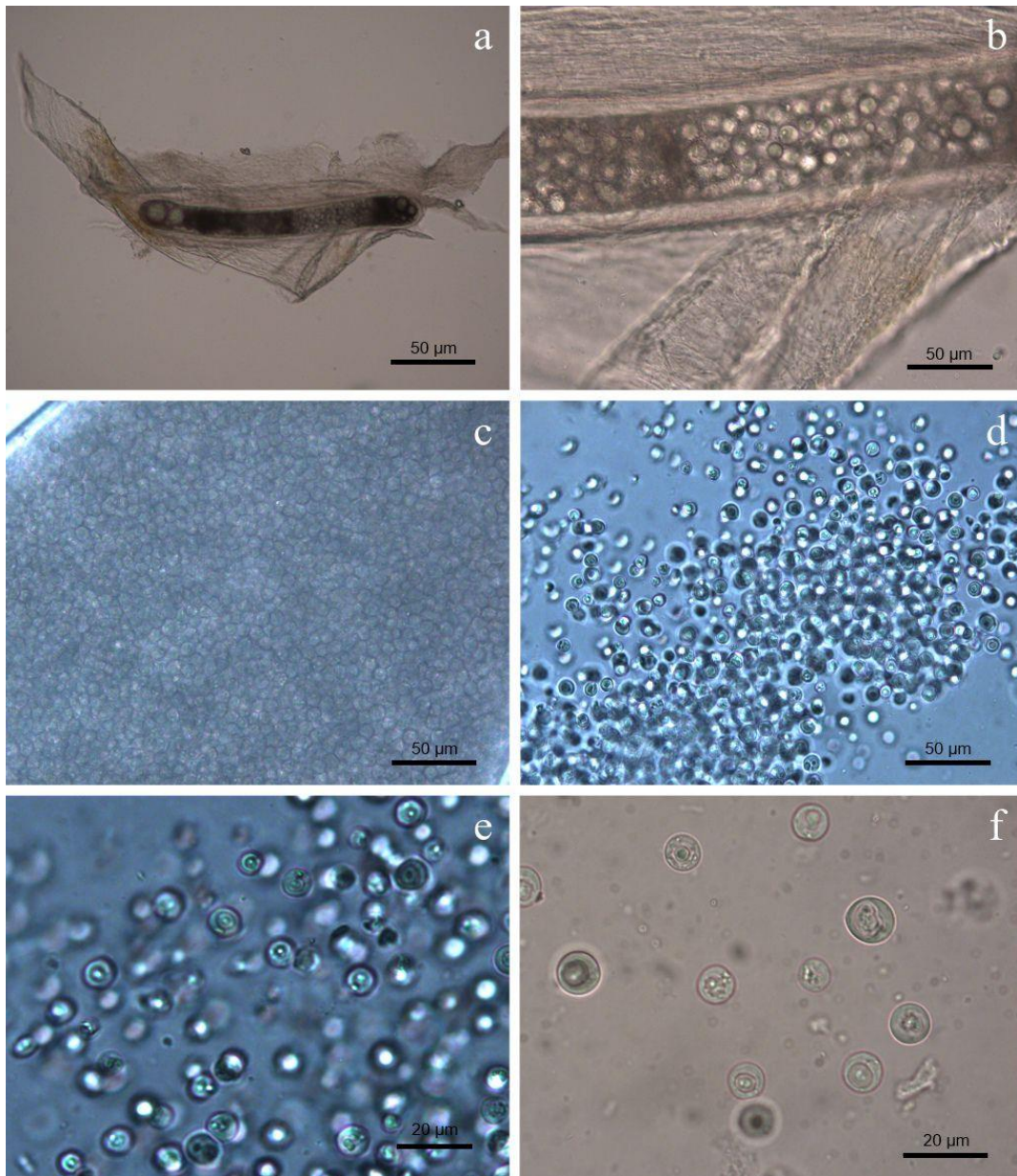
Estas observaciones en conjunto con la presencia de *C. carpio* permiten sospechar un posible caso de “spill-over” (Chalkowski et al., 2018) desde alguno de estos géneros hacia *Odontesthes*, si bien esta afirmación carece de sustento hasta tanto se realicen futuros estudios al respecto.

**Reino Fungi**

**Phylum** Microsporidia (Balbiani, 1882) Weisser, 1977

**Clase** Microsporea Delphy, 1963

Microsporea fam. gen. sp.



**Figura 1.1:** *Dermocystidium* sp.: **a** Quiste extraído de la región interrredial de una aleta caudal (10x). **b** Detalle de las zoosporas dentro del quiste (40x). **c** Detalle de un quiste de aleta pectoral (40x). **d** Zoosporas liberadas del quiste (40x). **e** Zoosporas liberadas del quiste en **c** (100x). **f** Zoosporas liberadas del quiste en **a** (100x).

**Hospedador:** *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos, laguna y mar

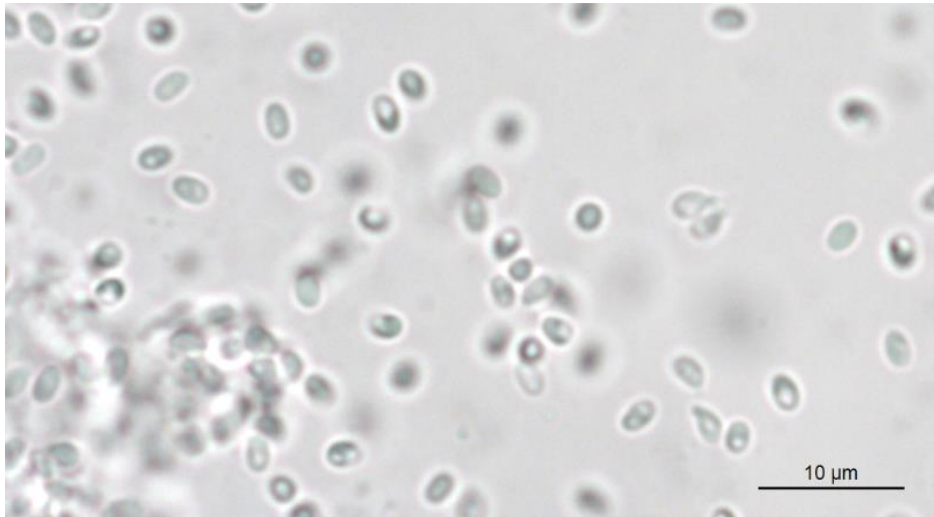
**Estadio de desarrollo:** Xenoma

**Sitio de infección:** filamentos branquiales y epidermis de la zona interrredial de las aletas.

**Descripción:** los xenomas, que corresponden a células hospedadoras hipertrofiadas dentro de las cuales se desarrollan las esporas, se observan como quistes blanquecinos redondeados de 200-300  $\mu\text{m}$  de diámetro. Estas estructuras, constan de dos componentes morfológica y fisiológicamente integrados: la célula hospedadora, cuya estructura es completamente modificada por la acción del parásito, y el parásito proliferando en su interior (Lom y Dyková, 2005). Las esporas son de forma oval y de 1-3  $\mu\text{m}$  de longitud (Figura 1.2).

**Comentarios:** los Microsporidios son organismos unicelulares, parásitos intracelulares obligados, que afectan un amplio rango de animales (Lom, 2002). Si bien existen alrededor de 14 géneros parásitos de peces y más de 150 especies, solo 3 géneros de Microsporidios causan xenomas en las branquias (Lom, 2002): *Glugea* Thélohan, 1891, *Loma* Morrison y Sprague, 1981 ambos pertenecientes a la familia Glugeidae (Sprague, 1992) y *Nosemoides* Vinckier, 1975 cuya posición taxonómica permanece *incertae sedis*. De acuerdo con Lom y Dyková (2005), los Microsporidios formadores de xenomas ingresan en los peces hospedadores a través de la boca, infectando en un principio macrófagos o neutrófilos. Si bien los mecanismos detallados del proceso de infección no son conocidos, se sabe que pueden transmitirse atravesando la piel, el peritoneo, la musculatura o los vasos sanguíneos. A su vez, los representantes del género *Glugea* pueden también utilizar un crustáceo como hospedador de transporte (Olson, 1976) o ingresar a través de lesiones en la piel (Lee et al., 2004) y cuentan con una especie descrita en Atheriniformes (*Glugea atherinae*) (Berrebi, 1979). En este estudio, se hallaron xenomas de microsporidios en todos los ambientes estudiados, con prevalencias mayores en los ambientes continentales que en el mar. Estudios filogenéticos en este grupo, basados en secuencias de la subunidad pequeña del ADN ribosomal, han denotado amplias diferencias entre linajes de microsporidios terrestres, marinos y dulceacuícolas, incluso proponiéndolos como clases diferentes (Vossbrinck y Debrunner-Vossbrinck, 2005). Es posible entonces que se trate de especies o incluso géneros diferentes, para cuya

diferenciación se requieren estudios ultraestructurales y moleculares que, de poder realizarse a futuro, aportarían información relevante para la distinción de grupos poblacionales de ambos hospedadores.



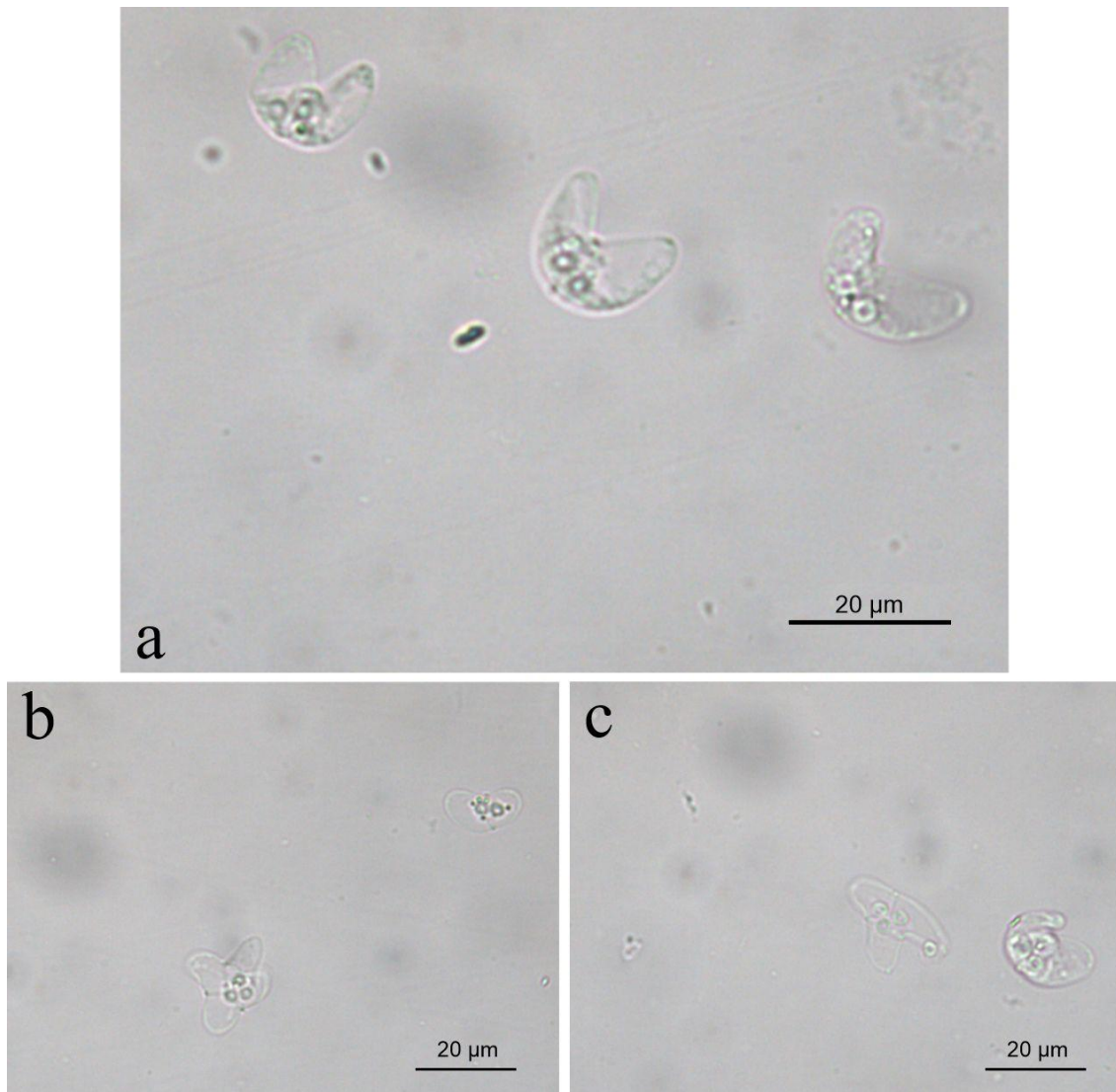
**Figura 1.2:** Microsporea fam. gen. sp.: Esporas extraídas de un xenoma localizado en el tegumento de las aletas (100x).

**Reino** Animalia**Phylum** Cnidaria Hatschek, 1888**Clase** Myxozoa (Grassé, 1970)**Subclase** Myxosporea Bütschli, 1881**Orden** Bivalvulida Shulman, 1959**Suborden** Variisporina Lom y Noble, 1984**Familia** Ceratomyxidae Doflein, 1899**Género** *Ceratomyxa* Thélohan, 1892*Ceratomyxa* sp.**Hospedador:** *O. argentinensis***Ambiente:** mar**Estadio de desarrollo:** mixosporas**Sitio de infección:** vesícula biliar

**Descripción:** Mixosporas maduras arqueadas o con forma de medialuna con extremos redondeados (**Figura 1.3 a**). Ángulo posterior cóncavo, valvas simétricas, línea de sutura recta. Dos cápsulas polares esféricas e iguales situadas en la región media anterior de la espora. Tamaño promedio sobre 14 mixosporas:  $16,18 \pm 1,79$   $\mu\text{m}$  de espesor y  $8,19 \pm 0,73$   $\mu\text{m}$  de largo. Se observan también mixosporas aberrantes (**Figura 1.3 b y c**)

**Comentarios:** Los Myxozoa comprenden a un grupo monofilético de microorganismos eucariotas, endoparásitos multicelulares obligados, con ciclos de vida complejos que alterna entre un invertebrado como hospedador primario o definitivo (**HD**) donde ocurre la fase actinospora y un vertebrado como hospedador secundario o intermediario (**HI**) donde ocurre la fase mixospora (Wolf y Markiw, 1984). Ambas fases resultan en esporas infectivas (actinosporas y mixosporas respectivamente) liberadas al medio. El género *Ceratomyxa* es uno de los géneros con mayor riqueza específica entre los mixozoos, con aproximadamente 285 especies nominales (Eiras 2006; 2018). Son principalmente parásitos celozoicos, hospedador-específicos, de la vesícula biliar y ductos biliares de peces marinos teleósteos (Lom y Dyková 2006). El conocimiento de su diversidad en el mar Argentino aún es limitado, habiéndose registrado hasta el presente solo 4 especies nominales parasitando peces teleósteos en la región: *Ceratomyxa dissostichi* parasitando *Dissostichus eleginoides*, *Ceratomyxa elegans* de *Porichthys porosissimus* (especie que habita los mismos ambientes en las costas argentinas que *O. argentinensis*) y

*Triathalassothia argentina*; *Ceratomyxa flexa* de *Paralichthys patagonicus* y *Ceratomyxa lobata* parásito de *Odontesthes incisa* (Evdokimova, 1977; Brickle et al., 2001; Tanzola et al. 2006).



**Figura 1.3:** *Ceratomyxa* sp.: **a** Mixosporas normales (100x). **b** y **c** Mixosporas aberrantes (100x).

**Phylum** Platyhelminthes Minot, 1876

**Subphylum** Rhabditophora Ehlers, 1985

**Superclase** Neodermata Ehlers, 1985

**Clase** Trematoda Rudolphi, 1808

**Subclase** Digenea Carus, 1863

**Orden** Diplostomida Olson, Cribb, Tkach, Bray y Littlewood, 2003

**Suborden** Diplostomata Olson, Cribb, Tkach, Bray y Littlewood, 2003

**Superfamilia** Diplostomoidea Poirier, 1886

**Familia** Diplostomidae Poirier, 1886

**Género** *Austrodiplostomum* Szidat y Nani, 1951

*Austrodiplostomum mordax* Szidat y Nani, 1951

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

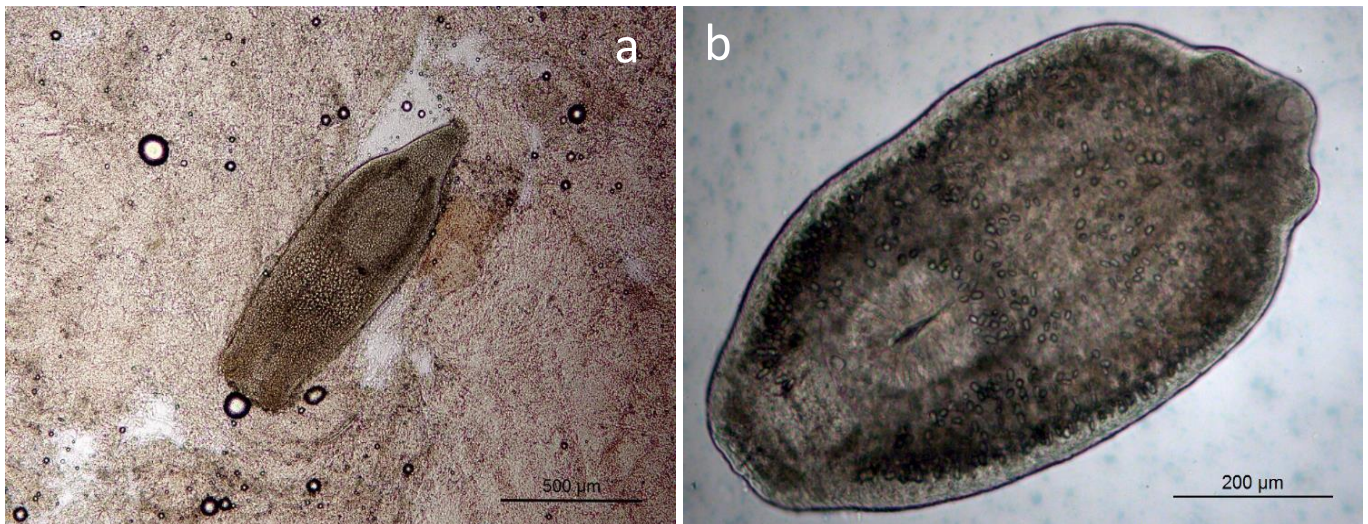
**Estadio de desarrollo:** metacercarias

**Sitio de infección:** cerebro

**Descripción:** grandes metacercarias desnudas (sin quiste) de aproximadamente 1200 µm x 380 µm, al retraer la región posterior del cuerpo, el largo del cuerpo ronda los 800 µm. Cuerpo bipartito, poco evidente en ejemplares muertos, parte anterior de forma espatulada y levemente cóncava. Ventosa oral pequeña y dos pseudoventosas laterales, faringe piriforme de menor tamaño que las ventosas, ventosa ventral ausente. Con numerosas concreciones dispersas por toda la región anterior, probablemente asociadas a los ciegos digestivos, y un gran órgano tribocítico oval. Región posterior del cuerpo pequeña y cónica. (**Figura 1.4**)

**Comentarios:** Esta especie fue descrita por Szidat y Nani (1951) a partir de adultos obtenidos de *Phalacrocorax brasilianus* (Biguá) y de metacercarias de ejemplares de *O. bonariensis*. Luego, Ostrowski de Núñez (1968, 1973, 1977) estudió el ciclo de esta especie y confirmó experimentalmente el ciclo de vida completo (el cual incluye: *Phalacrocorax brasilianus* como **HD**, y posiblemente otras aves ictiófagas, en cuyo intestino se reproducen los adultos, liberando los huevos con las heces del biguá, estos huevos eclosionan en el agua liberando una larva miracidio de vida libre que eventualmente penetra en el cuerpo de un caracol planorbido (*Biomphalaria straminea* o *Biomphalaria peregrina*) (1° **HI**) en el que se diferencia en esporocistos madre y estos en esporocistos hijos. Los esporocistos hijos producen

cercarias que emergen del caracol y nadan libremente hasta penetrar en el cuerpo del 2ºHI que generalmente es *O. bonariensis*, si bien se han detectado infecciones naturales en otros peces de agua dulce: *O. hatcheri*, *O. smitti*, *Percichthys trucha*, *Aplochiton taeniatus*, *Galaxias maculatus*, *G. platei*, *Onchorhynchus mykiss*, *Jenynsia lineata* (Lunaschi et al., 2007). En el 2º HI, las cercarias se alojan en el cerebro, desarrollándose en metacercarias, las cuales maduran en el sistema digestivo de aves piscívoras, reiniciando el ciclo (Lunaschi, 2017; Ostrowski de Núñez, 2017). En Mar Chiquita esta especie fue registrada en ambas especies hospedadoras, por lo que estos hallazgos, publicados en Levy et al., 2021, representarían un primer registro para *O. argentinensis*.



**Figura 1.4:** *Austrodiplostomum mordax*: **a** metacercaria viva, en cerebro (5x). **b** metacercaria muerta, retraída, se distinguen concreciones calcáreas (10x).

**Género** *Tylodelphys* Diesing, 1850*Tylodelphys* sp.**Hospedador:** *O. bonariensis***Ambiente:** arroyos**Estadio de desarrollo:** metacercarias**Sitio de infección:** cavidad próxima al corazón y el bulbo arterioso

**Descripción:** metacercaria sin quiste, libre en la cavidad visceral en las inmediaciones del corazón. Cuerpo lingüiforme no bipartito de extremos agudos, aproximadamente de 1500 µm x 600 µm. Pequeña ventosa oral con un par de pseudoventosas a ambos lados, seguida de una pequeña faringe muscular piriforme. Presencia de ventosa ventral, órgano tribocítico y esbozos de gónadas en la región terminal de la parte anterior del cuerpo (fore-body). Región posterior (hind-body) levemente triangular y poco diferenciada de la región anterior. Con numerosas estructuras de aspecto granuloso en toda la región anterior. Dos ciegos digestivos delgados recorren longitudinalmente casi la totalidad del fore-body.

**Comentarios:** Se encontró un único ejemplar de esta especie pero, dada su ubicación en el hospedador, la presencia de una ventosa ventral diferenciable y la posición levemente ventral de la ventosa oral, es posible que se trate de la especie que Szidat (1969) describe como metacercarias *Tylodelphys cardiophilus* a partir de material colectado en peces *O. bonariensis*, citado como *Basilichthys bonariensis*. Flores et al. (2016), registraron también metacercarias de esta especie en *O. bonariensis*, ya refiriéndose a la misma como *Tylodelphys cardiophilus* Szidat, 1969. Sin embargo, dados los posibles **HD** que se encuentran en el área de estudio, podría tratarse también de *T. adulta* (Lunaschi y Drago, 2004) cuyo **HD** es *Podiceps major*, de *T. brevis* (Drago y Lunaschi, 2008) o de *T. americana* (Dubois, 1937) ambas con *Mycteria americana* como **HD**. De todos modos, dado que los ciclos de vida de las especies de *Tylodelphys* son en general poco conocidos (Drago y Lunaschi, 2008), que *T. cardiophilus* fue solo descrita a partir de metacercarias, y contando con un único individuo, no es posible aún definir con exactitud a qué especie corresponden las metacercarias halladas en este estudio.

**Orden** Plagiorchiida La Rue, 1957

**Suborden** Bucephalata La Rue, 1926

**Superfamilia** Bucephaloidea Poche, 1907

**Familia** Bucephalidae Poche, 1907

**Subfamilia** Bucephalinae Poche, 1907

**Género** *Prosorhynchoides* Dollfus, 1929

*Prosorhynchoides* sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** laguna y mar

**Estadio de desarrollo:** metacercarias

**Sitio de infección:** tejido interradianal de las aletas, filamentos branquiales, eventualmente en corazón.

**Descripción:** quistes ovoides de ~400  $\mu\text{m}$  x 300  $\mu\text{m}$ , metacercarias desenquistadas de ~600  $\mu\text{m}$  x 250  $\mu\text{m}$ , cuerpo elíptico con rhynchus piriforme carente de espinas, de posición anterior y sin asociación al sistema digestivo. Ausencia de acetábulo. Tegumento cubierto de espinas finas y delgadas, con aspecto de pequeñas escamas. Ventosa y abertura oral de posición ecuatorial. Ciego digestivo sacular y elongado, que se extiende hacia la región posterior, típicamente lleno de partículas oscuras de aspecto granuloso.

(Figura 1.5)



**Figura 1.5:** *Prosorhynchoides* sp.: metacercaria desenquistada (10x).

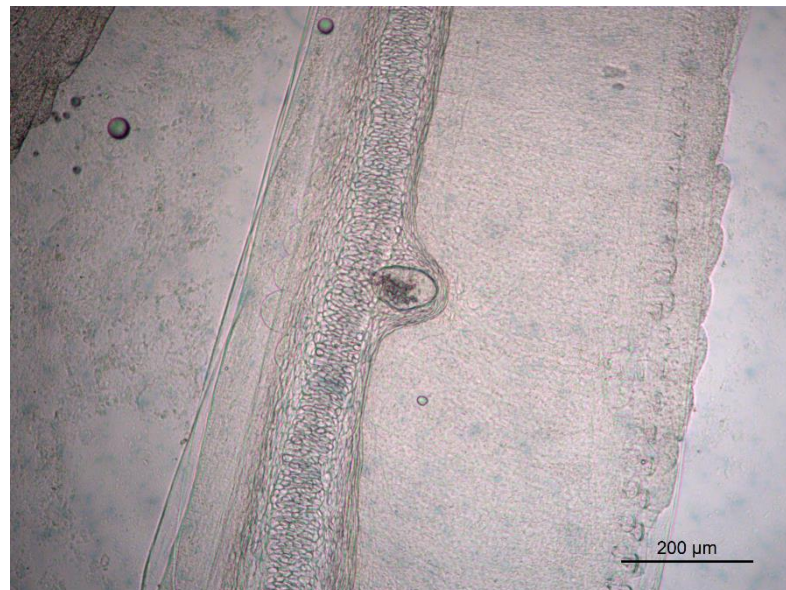
**Comentarios:** Las especies de esta familia son parásitas de peces y sus ciclos, aunque poco conocidos, incluyen un molusco bivalvo como 1° **HI**, en este caso, probablemente un mitílido, ya que se han hallado cercarias de Bucephalidae parasitando mitílidos de la región (Szidat, 1963; Cremonte, 1999). Los 2° **HI** y **HD** son peces teleósteos. Los individuos hallados en *O. argentinensis* fueron identificados como pertenecientes al género *Prosorhynchoides* que se condicen con las descripciones de Carballo (2008) para *O. smitti* y *O. nigricans* en los golfos norpatagónicos, tanto en la morfología del rhynchus y la disposición del sistema reproductor, como como en los diferentes sitios de infección registrados. Hernández-Orts y colaboradores determinaron ejemplares de este género en pejerreyes del Golfo San Matías, determinándolos *Prosorhynchoides cf. carvajali* por su semejanza con los ejemplares hallados en Chile por Muñoz et al. (2015) y debido a que hallaron adultos en lenguados de una zona próxima a Punta Villarino (**comunicación personal**). En base a estos comentarios, podría tratarse de esta misma especie, pero se requerirá de estudios moleculares para verificar dicha identidad.

**Suborden** Echinostomata**Suborden** Echinostomata La Rue, 1926**Superfamilia** Echinostomatoidea Looss, 1902**Familia** Echinostomatidae Looss, 1899

## Echinostomatidae gen. sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis***Ambiente:** arroyos y laguna**Estadio de desarrollo:** metacercarias**Sitio de infección:** filamentos branquiales

**Descripción:** quistes levemente ovales, de muy pequeño tamaño (~100  $\mu\text{m}$ ). La metacercaria presenta una única corona de espinas delgadas, interrumpida. La vesícula excretora se observa llena de grandes gránulos de excreción. El tegumento está cubierto por pequeñas escamas. El reducido tamaño y el sitio de infección dentro del tejido rígido del filamento branquial, no permiten desenquistar las larvas sin dañarlas, por lo que su morfología interna no pudo observarse en detalle. (**Figura 1.6**)



**Figura 1.6:** metacercaria Echinostomatidae dentro de un filamento branquial (10x)

**Comentarios:** En base a la disposición de las espinas de la corona y de acuerdo con Ostrowski de Núñez (1974), estas metacercarias pertenecen a la familia Echinostomatidae. Recientemente se citó *Stephanoprora uruguayense* Holcman y Olagüe, 1989, en *O. argentinensis* (Guerrero et al., 2019), junto con metacercarias del género *Ascocotyle* semejantes a las halladas en el presente estudio (ver más abajo),

y ya había sido citada en *O. nigricans* y *O. bonariensis* (Flores et al., 2016), por lo que las metacercarias aquí reportadas podrían pertenecer a esta especie. De todos modos, se necesita de estudios más detallados para poder sustentar esta afirmación. Los ciclos de vida de los integrantes de la familia Echinostomatidae incluyen: gasterópodos como 1° **HI**, peces o anfibios como 2° **HI** y aves o mamíferos como **HD**. De tratarse efectivamente de *S. uruguayense*, el 1° **HI** es *Heleobia parchappii*, los 2° **HI** *Cnesterodon decemmaculatus* y *O. argentinensis* y *Larus dominicanus* el **HD** (Ostrowski de Núñez, 1999; Guerrero et al., 2019).

**Suborden** Hemiurata Skrjabin y Guschanskaja, 1954

**Superfamilia** Hemiuroidea Looss, 1899

**Familia** Lecithasteridae Odhner, 1905

**Subfamilia** Lecithasterinae Odhner, 1905

**Género** *Aponurus* Looss, 1907

*Aponurus laguncula* Looss, 1907

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** adulto

**Sitio de infección:** estómago, pero suelen encontrarse en la boca, probablemente regurgitados al morir el hospedador.

**Descripción:** Cuerpo pequeño y ahusado, más ancho en la región media-posterior, de tegumento desnudo. Ventosa oral pequeña y globular, subterminal. Ventosa ventral de mayor tamaño, en la región media del cuerpo. Ciegos digestivos poco visibles, cubiertos por el sistema reproductor. Dos testículos en tándem, dispuestos oblicuamente. Ovario redondeado, aproximadamente oval. Vitelario posterior al ovario, dividido en 7 lóbulos. Útero amplio, ocupa toda la región posterior del cuerpo. Los huevos son ovales y levemente curvados. Atrio genital pequeño o ausente. Conductos excretores de disposición lateral, que se unen anteriormente, poro excretor terminal, poco visible. (**Figura 1.7**)

**Comentarios:** Esta es la especie tipo del género, presenta una muy amplia distribución y ha sido registrada parasitando más de 150 especies de peces alrededor del mundo. Solamente en Argentina ha sido reportada en 12 (Eiras et al., 2016): *D. auriga*, *Mullus argentinae*, *Odontesthes argentinensis*, *O. incisa*, *O. smitti*, *Paralichthys patagonicus*, *P. isocetes*, *Percophis brasiliensis*, *Pinguipes brasilianus*, *Porichthys porosissimus*, *Serirolella porosa*, *Trachurus lathami*, *Umbrina canosai* (Szidat 1961; Braicovich et al. 2009, 2012; Lanfranchi et al. 2009; Timi et al. 2008, 2009; Braicovich y Timi 2010, 2015; Guagliardo et al. 2010; Carballo et al. 2011b, 2012; Alarcos et al., 2016; Soares et al., 2018; Canel et al., 2019 a; Levy et al., 2019). La forma característica de los huevos permitió identificar claramente esta especie, de acuerdo con Bray y MacKenzie (1990). No se conoce con exactitud el ciclo de vida de esta especie, pero en todos los integrantes de la familia Hemiuroidea suele darse un ciclo heteroxeno, típico de digeneos (Lunaschi, 2017). Los adultos de esta especie parasitan peces teleósteos (**HD**), alojándose en el estómago. Aquí se da la fecundación, producto de la cual se forman huevos que son liberados al tubo digestivo para finalmente salir al medio externo con las heces del **HD**.



**Figura 1.7:** *Aponurus laguncula*: adulto con huevos, recuperado de cavidad bucal de *O. argentinensis* (10x)

**Suborden** Monorchinata Olson, Cribb, Tkach, Bray y Littlewood, 2003

**Superfamilia** Monorchioidea Odhner, 1911

**Familia** Monorchidae Odhner, 1911

**Subfamilia** Proctotreminae Odhner, 1911

**Género** *Proctotrema* Odhner, 1911

*Proctotrema bartolii* Carballo, Laurenti y Cremona, 2011

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** adulto

**Sitio de infección:** intestino

**Descripción:** cuerpo ovoide alargado, de ~500  $\mu\text{m}$ , ventosas oral y ventral de tamaño similar. Faringe pequeña, muy próxima a la ventosa oral. Ovario único y redondeado, pre-testicular. Testículo posterior, alargado.

**Comentarios:** se encontró un único ejemplar de esta especie en un hospedador de Las Grutas. Lamentablemente, el estado de preservación del mismo no permitió estudiar en detalle su morfología. Sin embargo, fue suficiente para lograr determinar la especie siguiendo la descripción de Carballo et al. (2011 a).

**Suborden** Opisthorchiata La Rue, 1957

**Superfamilia** Opisthorchioidea Looss, 1899

**Familia** Cryptogonimidae Waard, 1917

Cryptogonimidae gen. sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

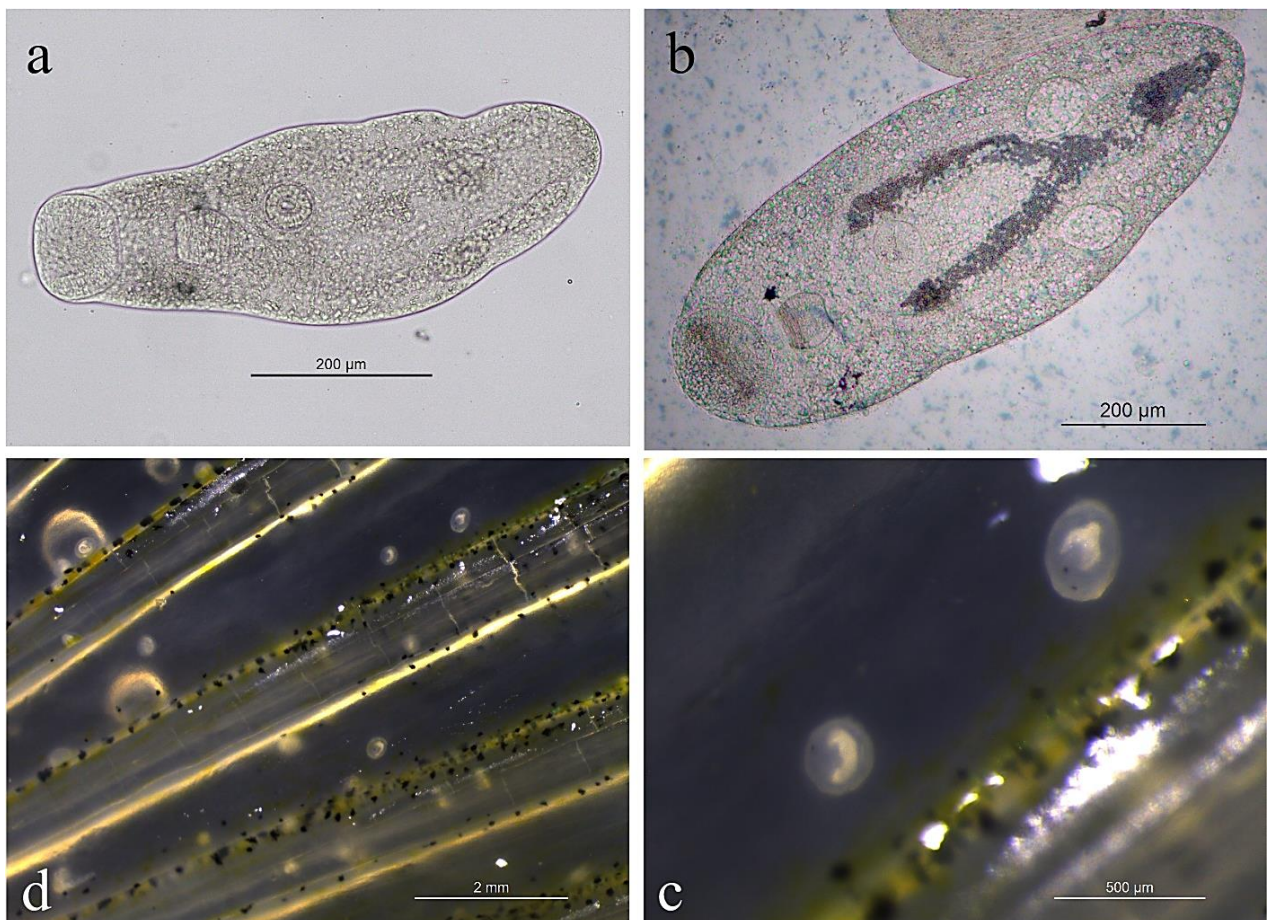
**Ambiente:** arroyos, laguna y mar

**Estadio de desarrollo:** metacercaria

**Sitio de infección:** superficie corporal, membrana interradial de las aletas.

**Descripción:** quistes redondeados, de 250 – 300  $\mu\text{m}$  de diámetro, claramente diferenciables gracias a que se observan las manchas oculares y la característica forma en Y de la vesícula excretora de la metacercaria. Metacercaria alargada, de forma ovoide (850  $\mu\text{m}$  x 350  $\mu\text{m}$ ), más ancha en la región medial, afinándose hacia los extremos. Tegumento cubierto de finas espinas a lo largo de todo el cuerpo. Ventosa oral amplia,

de aspecto rugoso en su interior y de apertura subterminal, internamente seguida de una faringe muscular piriforme, a cuyos lados se observan manchas oculares negras y a partir de la cual parten los ciegos digestivos. Los mismos recorren casi toda la longitud del cuerpo, uno a cada lado del mismo. Vesícula excretora característica, en forma de Y, en el centro de cuyas ramas se observa el acetábulo, de menor tamaño que la ventosa oral y mayor que la faringe. En algunos ejemplares se pueden observar primordios de gónadas (posiblemente testículos), de forma esférica, a cada lado de la vesícula excretora. (**Figura 1.8**)



**Figura 1.8:** Cryptogonimidae gen. sp.: **a** Metacercaria desenquistada capturada en Arroyo Grande (10x). **b** Metacercaria desenquistada mostrando la característica vesícula excretora en Y y las gónadas (10x). **c** Aleta pectoral de *O. argentinensis* mostrando el sitio de infección en el tejido interradial (1.61 x). **d** Detalle de la foto **c**, se observa las metacercarias enquistadas, distinguiéndose la vesícula excretora en Y y las manchas oculares (6.35x)

**Comentarios:** Esta metacercaria es una de las especies que parasitan a *O. argentinensis* con mayor intensidad y presentó una prevalencia del 100% en los ambientes continentales del área de estudio. Si bien no se ha podido lograr una determinación fehaciente más allá del nivel de Familia, las metacercarias observadas se asemejan a las mencionadas por Marcotegui (2011) en su tesis doctoral, obtenidas a partir de la musculatura branquial de *Micropogonias furnieri* en Bahía Samborombón.

**Género** *Acanthostomum* Looss, 1899

*Acanthostomum* sp.

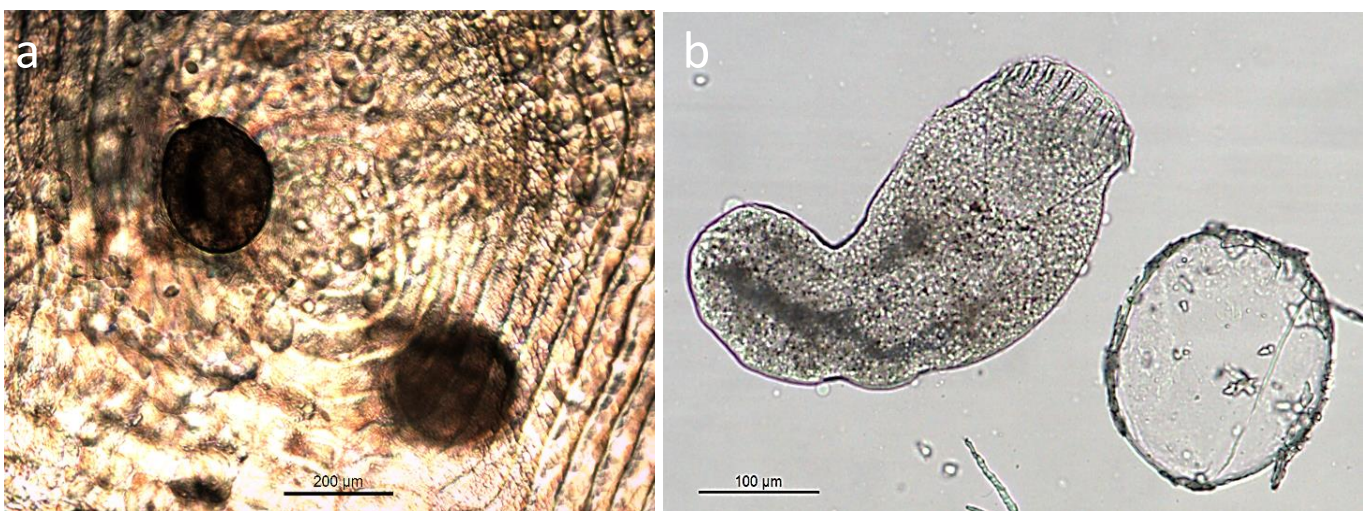
**Hospedador:** *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos

**Estadio de desarrollo:** metacercaria

**Sitio de infección:** escamas

**Descripción:** metacercarias dentro de quistes levemente ovals (227  $\mu\text{m}$  x 195  $\mu\text{m}$ ) de paredes delgadas, adheridos a las escamas del hospedador. Las metacercarias miden aproximadamente 400  $\mu\text{m}$  x 170  $\mu\text{m}$ . Ventosa oral amplia y cónica, con una única corona de 20 espinas, gran faringe muscular alargada, levemente piriforme, de mayor tamaño que la ventosa ventral. Tegumento cubierto de pequeñas espinas. Vesícula excretora en forma de Y, con dos ramas anteriores y una posterior. Ciegos digestivos y vestigios de gónadas no discernibles. (**Figura 1.9**)



**Figura 1.9:** *Acanthostomum* sp.: **a** Escama de *O. bonariensis* portando dos metacercarias (10x). **b** Metacercaria desenquistada y su quiste vacío (10x).

**Comentarios:** Estas metacercarias fueron encontradas en un único ejemplar de *O. bonariensis* capturado en Arroyo Grande, tributario de MCH. Si bien, no todos los caracteres diagnósticos pudieron ser observados en las metacercarias halladas, los ejemplares obtenidos concuerdan con las descripciones de *Acanthostomum gnerii* de Ostrowski de Núñez y Gil de Pertierra (1991), quienes entre otros peces citan a *O. bonariensis* como 2° **HI** en la laguna Chis-Chis. Las autoras demostraron que el ciclo de *A. gnerii* incluye *Heleobia parchappii* (Prosobranchia: Hydrobiidae) como 1° **HI** y *Cnesterodon decemmaculatus*, *Odontesthes bonariensis*, *Astyanax* sp., *Jenynsia multidentata*, *Oligosarcus* sp. como 2° **HI**, y *Ciphocarax gilberti*, *Rhamdia quelen* y *Pimelodella laticeps* como **HD**. Esta especie ha sido determinada parasitando *C. decemmaculatus* en arroyos próximos al área de estudio (Taglioretti et al., 2018), de cuencas que podrían estar relacionadas con la de Mar Chiquita, por lo que es esperable su presencia en los pejerreyes de Arroyo Grande.

**Familia** Heterophyidae Leiper, 1909

**Género** *Ascocotyle* Looss, 1899

Este género es el más prevalente en Sudamérica (Santos y Borges, 2020) y fue el mejor representado en este estudio, en términos de riqueza, registrándose un mínimo de 5 especies. Se caracteriza por presentar la pared de la ventosa oral posteriormente prolongada más allá de la unión con la prefaringe, como un apéndice ahusado (Pearson, 2008).

*Ascocotyle (Ascocotyle) patagoniensis*  
Hernández-Orts, Montero, Crespo, García, Raga & Aznar, 2012

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** metacercaria

**Sitio de infección:** bulbo arterioso

**Descripción:** metacercarias plegadas dentro quistes redondeados de pared gruesa. Desenquistadas presentan cuerpo alargado, en forma de lágrima, de ~400µm de largo. Metacercaria desenquistada de ~800 µm de largo. Tegumento espinoso. Lóbulo preoral largo, bien desarrollado. Ventosa oral con dos coronas de 18 a 21 espinas cada una y con una prolongación cónica larga. Faringe muscular ovalada y fuerte. Vesícula excretora en forma de Y.

**Comentarios:** las metacercarias de esta especie fueron descritas a partir de especímenes de *O. argentinensis* y *O. smitti* de golfo San Matías (Hernández-Orts et al., 2019 a) cuyos adultos fueron hallados en pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y utilizados para redescubrir la especie. La descripción original es también de Hernández-Orts et al. (2012 a), a partir de adultos hallados en intestino del lobo marino de un pelo (*Otaria flavescens*). Guagliardo et al. (2022) determinaron que el bulbo arterioso es el nicho óptimo para esta especie y que los pejerreyes son buenos huéspedes intermediarios para esta especie. Si bien no se conoce las especies particulares de 1° **HI** (que generalmente son caracoles hidrobíidos), el ciclo de esta especie ha sido parcialmente elucidado por Hernández-Orts et al. (2012 a) para las costas del golfo San Matías, constando de pejerreyes costeros (*O. argentinensis* y *O. smitti*) como 2° **HI**, y pingüinos y lobos de un pelo como **HD**, los cuales se alimentan frecuentemente de pejerreyes en esta región. Dado que, se han determinado metacercarias de esta especie en las costas

marplatenses, en las cuales también existe una colonia de *O. flavescens*, el presente estudio implicaría una ampliación del rango de distribución de *A. (A.) patagoniensis*.

*Ascocotyle (Ascocotyle) cf. felipei* Travassos, 1928

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

**Estadio de desarrollo:** metacercaria

**Sitio de infección:** bulbo arterioso, a veces en arterias branquiales

**Descripción:** metacercarias plegadas dentro quistes redondeados de pared gruesa. Desenquistadas presentan cuerpo alargado, en forma de lágrima, de ~500 µm de largo. Tegumento espinoso. Lóbulo preoral largo, bien desarrollado. Ventosa oral con dos coronas de 16 espinas cada una y con una prolongación cónica larga. Prefaringe larga, faringe muscular ovalada y fuerte. Vesícula excretora en forma de X. No pudo observarse la morfología de los gonotilos. (**Figura 1.10**)



**Figura 1.10:** *Ascocotyle (Ascocotyle) cf. felipei*: **a** Metacercarias enquistadas en bulbo arterioso (10x).  
**b** Metacercaria desenquistada, detalle del lóbulo preoral y la doble corona de espinas (40x).

**Comentarios:** esta determinación se aplicó a todas las metacercarias halladas en bulbo arterioso o arterias branquiales que presentaron dos coronas de 16 espinas cada una, siguiendo los trabajos de Ostrowski de Núñez (1974, 1976) en la fauna de la región, citadas por la autora como *A. tenuicollis*. Esta especie fue luego sinonimizada con *A. felipei* (Santos et al., 2007) en base al material depositado por Travassos (1928, 1930) en la Colección Helminológica del Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), Rio de Janeiro, Brasil. Posteriormente se describieron en los mismos ambientes y hospedadores; *A. secunda*, cuyos quistes son

de pared gruesa y *A. tertia* con quistes son de pared delgada (Ostrowski de Núñez, 2001), especies que no pueden diferenciarse de *A. felippei* (= *A. tenuicollis*) sin observar el número de papilas del gonotilo o bien las cercarias correspondientes. Así, cabe la posibilidad de que las metacercarias halladas en *O. argentinensis* puedan pertenecer a alguna de éstas especies, o incluso a más de una de ellas, sobre todo considerando que en algunos ejemplares se registraron quistes de espesores diferentes.

*Ascocotyle (Phagicola) diminuta* (Stunkard y Haviland, 1924)

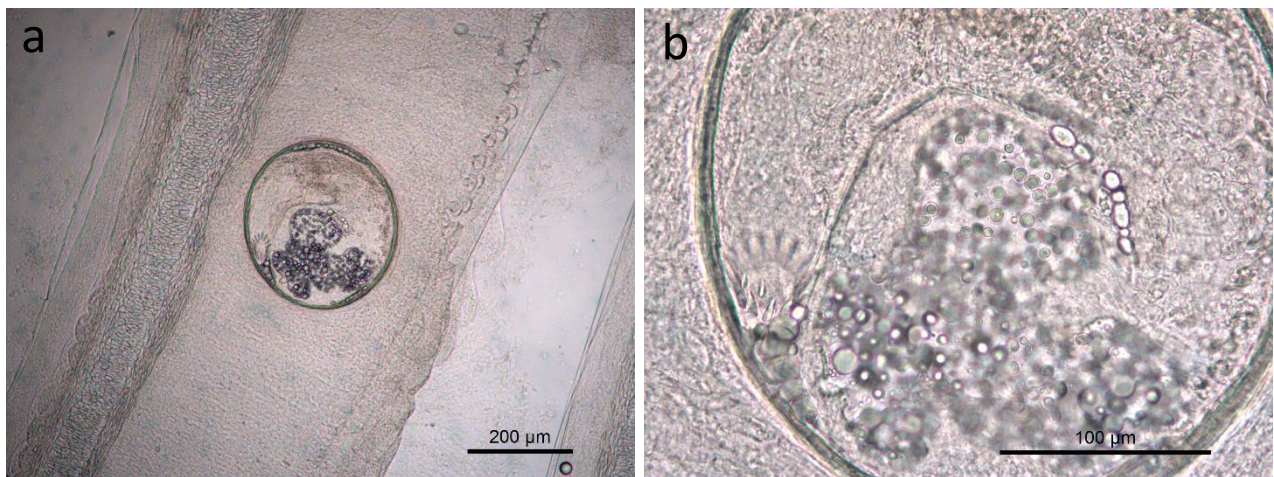
**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

**Estadio de desarrollo:** metacercaria

**Sitio de infección:** branquias

**Descripción:** quistes ovales, de ~200  $\mu\text{m}$ . Metacercarias de ~350  $\mu\text{m}$  de largo, plegadas dentro del quiste. Tegumento espinoso hasta el extremo posterior del cuerpo. Cuerpo ahusado hacia la parte anterior. Lóbulo preoral presente pero pequeño. Prolongación cónica corta. Ventosa oral con una corona de 16 espinas más 2 espinas accesorias, levemente posteriores. Faringe fuerte, oval y anterior, esófago largo y acetábulo muscular bien desarrollado. Vesícula excretora de forma de Y, aproximadamente triangular. (**Figura 1.11**)



**Figura 1.11:** *Ascocotyle (Phagicola) diminuta*: **a** Metacercaria enquistada en el tegumento branquial (10x). **b** Misma metacercaria mostrando detalle de corona de espinas simple con dos espinas accesorias (40x).

**Comentarios:** las metacercarias halladas en las branquias, presentaron tamaños diferentes. En general, cuando el sitio de infección es dentro del filamento branquial, los quistes se observan de menor tamaño, mientras que aquellos alojados en el tejido blando de las laminillas branquiales alcanzan tamaños mayores. Aun así, el número y disposición de las espinas permitió determinar que en ambos casos se trata de *A. diminuta*. El ciclo de vida de esta especie fue descrito por Ostrowski de Núñez (1993), quien a la vez la resucitó de la sinonimia con *A. angrense*, sobre la base de las diferencias en el número de espinas de la corona: 18+2 en *A. angrense* y 16+2 en *A. diminuta*; y la distribución de espinas del tegumento: hasta el extremo posterior del cuerpo en *A. diminuta* y solo hasta el nivel de los ovarios en *A. angrense*. La autora también llama la atención sobre el hecho de que la morfología de las metacercarias de ambas especies es muy similar y las únicas herramientas clave para distinguirlas son estos dos caracteres. Los **HD** de *A. diminuta* son en general aves ictiófagas (*Ixobrychus involucris*, *Egretta thula*, *Ardea alba*) y el mapache boreal (*Procyon lotor*), los 1° **HI** son *Heleobia castellanosae* y *H. parchappii* y los 2° **HI**, peces típicos de cuerpos de agua dulce pampaeanos (*Cnesterodon decemmaculatus*, *Jenynsia multidentata*, *Gambusia affinis* y *Cichlasoma fasciatum*), entre los que se incluye *O. bonariensis* (Ostrowski de Núñez, 1993; Drago, 2012; Drago y Lunaschi, 2015). Sin embargo, el presente es el primer registro para *O. argentinensis*.

*Ascocotyle (Phagicola) longa* Ransom, 1920

**Hospedador:** *O. argentinensis*

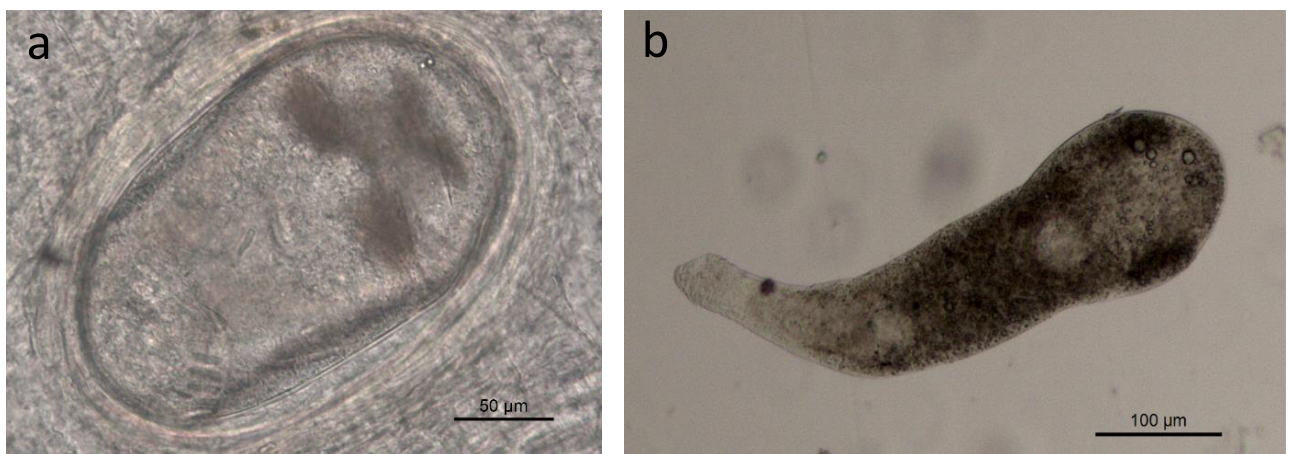
**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** metacercaria

**Sitio de infección:** branquias

**Descripción:** quistes ovoides de pared muy delgada, ~300 µm de diámetro. Metacercaria plegada dentro del quiste. Cuerpo alargado y ahusado, con tegumento espinoso hasta el extremo posterior del cuerpo. Ventosa oral con una corona única de 16 espinas cortas y gruesas, con lóbulo preoral cónico. Prolongación cónica ahusada, muy alargada. Prefaringe delgada y muy larga. Faringe pequeña y circular, ciegos digestivos cortos. Acetábulo redondeado ubicado hacia la región posterior del cuerpo. Vesícula excretora de forma de X irregular. (**Figura 1.12**)

**Comentarios:** los adultos de *A. longa* han sido reportados en una amplia variedad de mamíferos y aves a lo largo de todo el mundo, por lo que esta especie puede considerarse generalista y cosmopolita (Scholz, 1999). Entre los **HD** citados se encuentran, *Otaria flavescens* y *Spheniscus magellanicus*, hospedadores que comparte con *A. patagoniensis* y que suelen consumir *O. argentinensis* (Hernández-Orts et al., 2012 a) por lo que podrían ser parte del ciclo de *A. longa* en nuestra región. Los 2° **HI** suelen ser peces de la Familia Mugilidae y los registros en *O. argentiensis* son escasos (Huanto et al., 2017), por lo que los hallazgos en el marco de esta tesis implican el registro de nuevo hospedador para este parásito.



**Figura 1.12:** *Ascocotyle (Phagicola) longa*: **a** Metacercaria enquistada en el tegumento branquial (10x). **b** Metacercaria desenquistada y extendida (40x).

#### *Ascocotyle* sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

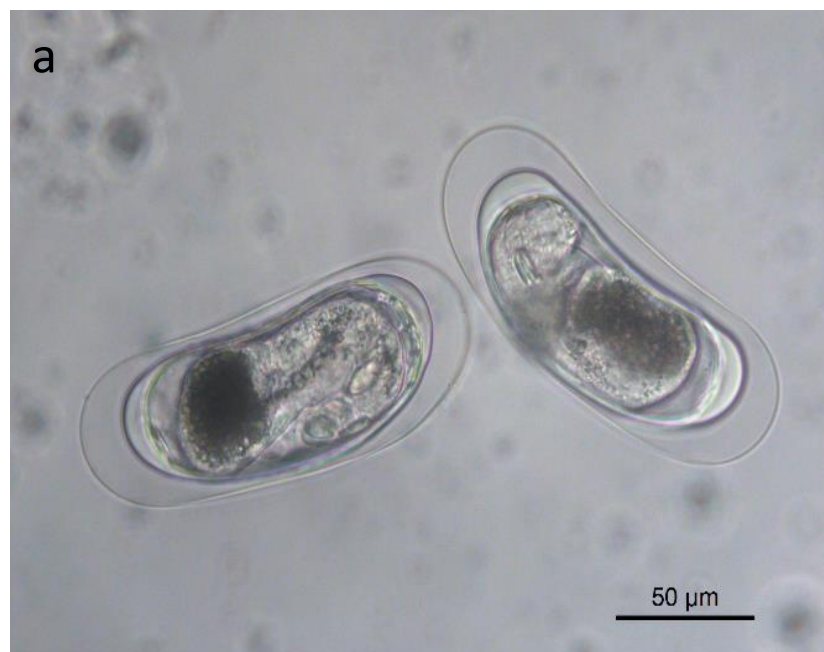
**Estadio de desarrollo:** metacercaria

**Sitio de infección:** riñón, bazo, hígado, mesenterios y cerebro.

**Descripción:** quistes ovalados muy alargados, de 145 µm x 60 µm y pared doble: la externa muy delgada y la interna muy gruesa. Metacercaria plegada dentro del quiste. Cuerpo ahusado de ~150-200 µm de largo. Tegumento cubierto de finas espinas. Lóbulo preoral corto y romo. Ventosa oral poco musculosa, con una única corona de 18 espinas, largas y delgadas, boca terminal. Prolongación cefálica cónica, ancha y corta. Faringe circular, próxima a la ventosa oral. Presencia de inclusiones discoidales en los ciegos

digestivos. Acetábulo circular de posición ecuatorial. Vesícula excretora redondeada, ocupa 2/3 partes del cuerpo. (Figura 1.13)

**Comentarios:** esta especie, a pesar de la característica forma del quiste no pudo relacionarse con ninguna de las especies descritas para este género en la región. De acuerdo al número y disposición de las espinas de la ventosa oral, podría tratarse de *A. camelia*. Es posible entonces que se trate de una especie nueva para la ciencia o bien, que se conozcan otros estadios del ciclo de vida pero no las metacercarias.



**Figura 1.13:** *Ascocotyle* sp.: **a** Metacercaria dentro del quiste, oval y de pared gruesa (40x).  
**b** Metacercaria desenquistada, viva (40x).

**Suborden** Xiphidiata Olson, Cribb, Tkach, Bray & Littlewood, 2003

**Superfamilia** Gorgoderoidea Looss, 1901

**Familia** Gorgoderidae Looss, 1899

**Subfamilia** Gorgoderinae Looss, 1899

**Género** *Phyllodistomum* Braun, 1899

*Phyllodistomum mugilis* Knoff y Amato, 1992

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

**Estadio de desarrollo:** adulto

**Sitio de infección:** vías urinarias

**Descripción:** cuerpo alargado y aplanado de 2,03 mm de largo y 0,39 mm de ancho. Tegumento liso. Ventosa oral grande, circular y terminal. Faringe ausente. Acetábulo muy muscular, redondo, del mismo diámetro que la ventosa oral, ubicado en el tercio anterior del cuerpo y que sobresale levemente de la superficie corporal. Esófago corto, ciegos intestinales que se extienden hasta el extremo posterior del cuerpo, dispuestos lateralmente. La genitalia es de disposición intercecal. Se observan dos glándulas vitelógenas ovaladas, de contorno liso, próximas al acetábulo. Posteriormente a éstas se localiza el ovario único, de contorno redondeado y diámetro levemente mayor a estas últimas, seguido de dos testículos también redondeados, dispuestos diagonalmente. El útero ocupa la región central del cuerpo y se extiende, a lo largo de todo el cuerpo, desde la bifurcación de los ciegos hasta el extremo posterior. Los huevos son ovales de 50  $\mu\text{m}$  x 30  $\mu\text{m}$ . No se distinguieron vesícula seminal, pars prostática ni bolsa del cirro. (**Figura 1.14**)



**Figura 1.14:** *Phyllodistomum mugilis*: adulto extraído de vías urinarias, obtenido *O. argentinensis* de Arroyo Grande (5x).

**Comentarios:** esta especie fue descrita por Knoff y Amato (1992) a partir de 4 ejemplares hallados en lisas de la especie *Mugil platanus* (= *Mugil liza*) de Río de Janeiro y solo se ha registrado desde entonces en otros mugílidos (Montes). El hallazgo en *O. argentinensis* representa una ampliación del rango de hospedadores para esta especie y una nueva especie de parásito para *O. argentinensis*.

**Clase** Cestoda

**Subclase** Eucestoda

**Orden** Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900

Cyclophyllidea fam. gen. sp.

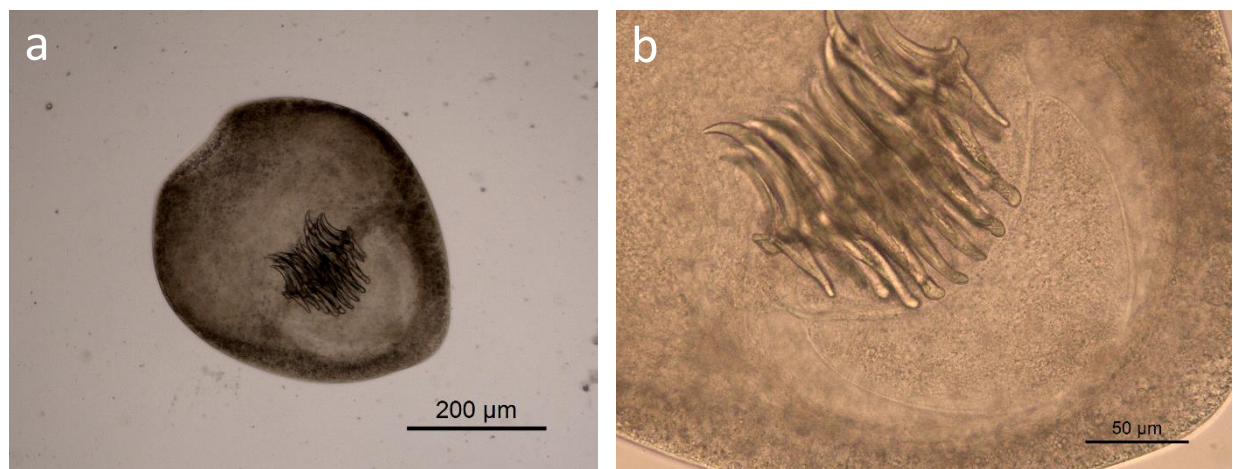
**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

**Estadio de desarrollo:** cisticerco

**Sitio de infección:** cavidad corporal

**Descripción:** larvas pequeñas, de aproximadamente 450  $\mu\text{m}$  x 400  $\mu\text{m}$ . Scolex invaginado portando una corona de ganchos de 125  $\mu\text{m}$  de largo, ventosas poco evidentes (**Figura 1.15**).



**Figura 1.15:** Cyclophyllidea fam. gen. sp.: **a** Cisticerco completo, invaginado (40x). **b** Detalle de la corona de ganchos (40x).

**Comentarios:** las larvas halladas fueron determinadas como pertenecientes al orden Cyclophyllidea dada la presencia del anillo de ganchos rostellares. Este orden es el de mayor diversidad, contando con más de 400 géneros y más de 3000 especies, de distribución cosmopolita. Presentan ciclos heteroxenos, con 3 o 4 hospedadores, en los que los intermediarios pueden ser tanto vertebrados como invertebrados y los hospedadores definitivos son en general aves y mamíferos (Drago y Núñez, 2017; Mariaux et al., 2017). Lamentablemente, no fue posible lograr mayor resolución taxonómica a partir del material encontrado.

Sin embargo, los estadios observados no se condicen con ninguna de las especies registradas para este hospedador (Alves et al., 2017).

**Orden** Onchoproteocephalidea Caira, Jensen, Waeschenbach, Olson & Littlewood, 2014

**Familia** Proteocephalidae La Rue, 1911

Proteocephalidae gen. sp.

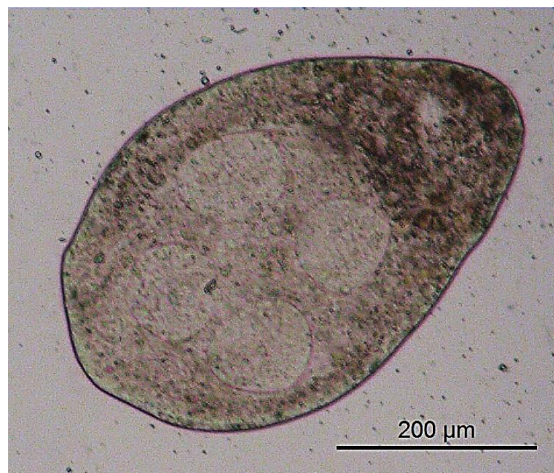
**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos

**Estadio de desarrollo:** plerocercoides II

**Sitio de infección:** cavidad corporal

**Descripción:** larvas de ~500  $\mu\text{m}$  x 340  $\mu\text{m}$ , con escólex invaginado. Cuerpo piriforme, conteniendo numerosos corpúsculos calcáreos. El escólex presenta cuatro ventosas con forma de taza, de 100  $\mu\text{m}$  de diámetro. (Figura 1.16)



**Figura 1.16:** Proteocephalidae gen. sp: plerocercoides (10x)

**Comentarios:** estas larvas no se asemejan a ninguna de las especies registradas para este hospedador (Alves et al., 2017) y a partir del material hallado no fue posible lograr mayor resolución taxonómica. En general, los proteocefalídeos son parásitos intestinales de peces dulceacuícolas, anfibios y reptiles. Es un orden cosmopolita con alrededor de 400 especies, distribuidas en 64 géneros, de los cuales 42 han sido registrados en Sudamérica (Drago y Núñez, 2017). Sus ciclos incluyen copépodos como 1° **HI**, en los cuales se desarrollan las plerocercoides. Pueden contar, como en este caso, con peces como 2° **HI**, los

cuales desarrollarán las plerocercoides II luego de ingerir copépodos infectados. Finalmente, en el intestino de los **HD** que ingieran estos peces, se desarrollarán los adultos, que liberan las proglótides con las heces del hospedador. En el medio acuático, los huevos se liberan de las proglótides y son ingeridos por copépodos, reiniciando el ciclo.

**Orden** Tetrphyllidea

**Familia** Tetrphyllidea *incertae sedis*

**Género** *Scolex* Müller, 1787

*Scolex polymorphus* Rudolphi, 1819

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Estadio de desarrollo:** plerocercoides

**Sitio de infección:** intestino

**Descripción:** larvas alargadas, escólex dividido en 4 botridios de bordes irregulares.

**Comentarios:** las metacestodes del orden Tetrphyllidea son generalmente difíciles de determinar dado que carecen de las estructuras diagnósticas en sus escólex (Chambers et al., 2000), las cuales irán surgiendo a medida que se desarrolle la larva. Debido a esto, históricamente se han asignado bajo los nombres *Scolex polymorphus* (= *S. pleuronectis* Mueller, 1788), diversos ejemplares de tetrphyllidea no determinables, por lo cual actualmente, *S. polymorphus* es un complejo de especies de identificación dudosa que ha sido registrado en una amplia variedad de especies marinas (Alves et al., 2017). Los adultos de este orden son generalmente parásitos de la válvula espiral de elasmobranquios y si bien no se conocen los ciclos completos, se estima que pueden contar con tres a cinco hospedadores entre los que se incluyen teleósteos, moluscos, crustáceos y mamíferos marinos (Drago y Núñez, 2017). En *O. argentinensis*, este taxón ha sido previamente citado por Alarcos y Etchegoin (2010) en ejemplares de MCH.

**Orden** Trypanorhyncha**Suborden** Trypanoselachoida Olson, Caira, Jensen, Overstreet, Palm & Beveridge, 2010**Superfamilia** Gymnorhynchoidea Dollfus, 1935**Superfamilia** Lacistorhynchoidea Guiart, 1927**Familia** Lacistorhynchidae Guiart, 1937**Subfamilia** Grillotiinae Dollfus, 1942**Subfamilia** Lacistorhynchinae Guiart, 1937**Género** *Callitetrarhynchus* Pintner, 1931*Callitetrarhynchus* sp.**Hospedador:** *O. argentinensis***Ambiente:** mar**Estadio de desarrollo:** plerocercus**Sitio de infección:** mesenterios

**Descripción:** quiste blanquecino semejante a una vesícula. En su interior se observa la larva, de escólex muy alargado, dividido en tres regiones. *Pars botridialis* con dos botridios aplanados en forma de corazón de los cuales emergen los 4 tentáculos, los cuales son finos y alargados y están armados con ganchos. *Pars vaginalis* dentro de la cual se observan las vainas de las trompas en forma helicoidal. *Pars bulbosa* con bulbos cortos, se observan levemente ovalados. La región posterior del cuerpo es alargada y aplanada.

**Comentarios:** el género cuenta con solo dos especies aceptadas, *Callitetrarhynchus gracilis* y *C. speciosus*. En nuestro país existen solamente registros de *C. gracilis*, en los cuales se la ha encontrado parasitando teleósteos: *Cynoscion guatucupa* (Pereira y Boeger, 2005; Timi et al., 2005, 2010), *Percophis brasiliensis* (Braicovich y Timi 2008, 2010), *Trachurus lathami* (Braicovich et al., 2012), *Umbrina canosai* (Canel et al., 2019 a) y *Urophycis brasiliensis* (Pereira et al., 2014), por lo que el ejemplar hallado podría pertenecer a esta especie. El ciclo de vida de los Trypanorhyncha incluye elasmobranquios como **HD**, en los cuales suelen alojarse dentro de la válvula espiral o el estómago, copépodos como 1° **HI** y peces teleósteos como 2° **HI**, contando en algunos casos con un 3° **HI**. Los adultos de *C. gracilis* han sido registrados principalmente en Carcharhiniformes y sus plerocercos en una gran diversidad de peces teleósteos (Alves et al., 2017; Palm, 2004).

**Phylum** Annelida

**Clase** Clitellata

**Subclase** Hirudinea Savigny, 1822

**Infraclase** Euhirudinea Lukin, 1956

**Orden** Rhynchobdellida Blanchard, 1894

**Familia** Piscicolidae Johnston, 1865

Piscicolidae gen. sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

**Estadio de desarrollo:** adulto

**Sitio de infección:** branquias

**Descripción:** Cuerpo cilíndrico de color verdoso, de 5 a 10 mm de largo. Traquelosoma y urosoma poco diferenciados, urosoma de diámetro levemente mayor. Ventosa anterior discoidal, pequeña, con el poro bucal en posición central. Probóscide cónica de extremo redondeado. Presenta un par de ocelos posteriores a la ventosa. Por transparencia se observan las glándulas salivales y los ovarios, que son alargados y se pliegan sobre sí mismos. A lo largo del cuerpo se distinguen poros nefridiales en los laterales de cada segmento y bandas verdosas de mayor pigmentación. Ventosa posterior de mayor tamaño a la anterior, cupuliforme. Branquias ausentes. (**Figura 1.17**)



**Figura 1.17:** Piscicolidae gen. sp. (3,32x)

**Comentarios:** Existen más de 150 especies de Piscicolidae distribuidas en 17 géneros (Burreson 2007; Sket y Trontelj, 2008). Son en general parásitas de peces, existiendo registros aislados de parasitismo en pulpos y crustáceos, así como de consumo de huevos de peces (Oceguera-Figueroa et al., 2021). Presentan ciclos monoxenos, depositando sus huevos, envueltos en cápsulas quitinosas, cementados al cuerpo del hospedador. Es poco lo que se conoce de hirudineos parásitos de peces en Argentina, contando sólo con los trabajos de Ringuet (1944; 1947; 1978; 1985), Tanzola y Botté (1998) y Gullo (2014), en base a los cuales no se ha logrado determinar los ejemplares encontrados más allá del nivel de Familia.

**Phylum** Acanthocephala Rudolphi, 1802

**Clase** Palaeacanthocephala Meyer, 1931

**Orden** Polymorphida Petrochenko, 1956

**Familia** Polymorphidae Meyer, 1931

**Género** *Andracantha* Schmidt, 1975

*Andracantha* sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** cistacanta

**Sitio de infección:** cavidad corporal, asociadas a mesenterios

**Descripción:** quistes de pared translúcida conteniendo larvas invaginadas. Luego de remover la larva del quiste y evertir su probóscide manteniendo la larva unos minutos en agua destilada, se observa el cuerpo completo, de ~5mm de largo total. El cuerpo está dividido en probóscide, cuello y tronco. La probóscide es de 0.9 mm de largo, presenta 16 filas de 9 a 11 ganchos cada una, siendo los 4 – 5 basales, de menor tamaño y carentes de raíz. La base del cuello es trapezoidal y no presenta espinas. El tronco presenta áreas con diferente grado espinación. La región anterior, próxima al cuello presenta pocas espinas muy dispersas y en algunos ejemplares hay zonas ventrales sin espinas. Posteriormente se observa una banda de gran densidad de espinas, como un collar alrededor de la región más ancha del cuerpo. El resto del tronco sólo presenta espinación en la región ventral, si bien éstas no alcanzan la zona posterior, próxima a los gonoporos.

**Comentarios:** *Andracantha* sp. es muy semejante a *Corynosoma australe* y ambas están presentes en los pejerreyes del Golfo San Matías. De hecho, cuando están enquistadas en el pez son morfológicamente indistinguibles. De acuerdo con Hernández-Orts, en Bahía San Antonio sus prevalencias no son tan altas como las de *C. australe*, apenas superan el 20%, en *O. argentinensis* y el 30% en *O. smitti* (**comunicación personal**). Los acantocéfalos de esta familia son parásitos intestinales de mamíferos marinos y aves piscívoras (**HD**) y presentan crustáceos como **HI** (Schmidt, 1985). Las especies de *Andracantha* utilizan aves piscívoras como **HD**.

**Género** *Corynosoma* Lühe, 1904*Corynosoma australe* Johnston, 1937**Hospedador:** *O. argentinensis***Ambiente:** laguna y mar**Estadio de desarrollo:** cistacanta**Sitio de infección:** cavidad corporal, asociadas a mesenterios

**Descripción:** larvas invaginadas, contenidas en quistes de pared translúcida. Una vez liberadas del quiste y extendidas, el largo total es de ~3 mm. Probóscide de 0,65 mm de largo, con 18-20 filas de 12-14 ganchos cada una, de los cuales los primeros 9-11 presentan raíces fuertes dirigidas hacia atrás y los últimos 2-3 son de menor tamaño y sus pequeñas raíces se dirigen hacia adelante. Cuello aproximadamente trapezoidal y posteriormente al mismo, el tronco se ensancha en una zona anterior globosa. La misma se angosta hacia el extremo posterior cónico. Tronco cubierto por pequeñas espinas en la parte anterior, las cuales se extienden ventralmente hacia la región posterior, cubriendo el 80% de la superficie en los machos y casi el 90% en las hembras. A su vez, presentan 18-35 espinas genitales triangulares distribuidas en filas irregulares rodeando el poro genital. Éstas son de mayor tamaño en hembras que en los machos.

**Comentarios:** Sardella et al. (2005) revisaron el status taxonómico de las especies de *Corynosoma* más prevalentes en peces de la región. Entre las especies de este género, *C. australe* es una de las especies más ampliamente distribuidas en el Hemisferio Sur (Zdzitowiecki, 1984; 1989). Su ciclo incluye mamíferos marinos como **HD**, de los cuales se liberan huevos con las heces, conteniendo larvas acantor. En Argentina, esta especie se ha registrado en *Hydrurga leptonyx*, *Mirounga leonina*, *Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis*, aunque también existen registros en un ejemplar de delfín oscuro (*Lagenorhynchus obscurus*) (Dans et al., 1999) y en pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) (Hernández-Orts et al., 2017). Al ser consumidos los huevos por crustáceos (generalmente anfípodos como 1° **HI**), las larvas acantor se liberan y se alojan en el hemocele, donde se desarrollan en acantelas, las cuáles pueden infectar a los **HD** de ser ingeridas. Sin embargo, si los **HI** son consumidos por peces teleósteos, éstos actúan como hospedadores paraténicos (**HP**) albergando las larvas cistacantas (juveniles para algunos autores) de *C. australe* facilitando el acceso a los **HD**, los cuáles son generalmente piscívoros

(Aznar et al., 2006). Así, se han registrado al menos 37 especies de peces en la región que son **HP** de *C. australe* (Canel et al., 2019 b; Hernández-Orts et al., 2019 b), algunos con muy elevadas cargas parasitarias (Canel et al., 2019 a). Gracias a esta baja especificidad por los hospedadores teleósteos y al sitio de infección que hace de estas larvas parásitos de larga permanencia en los peces, esta especie es uno de los mejores marcadores geográficos de grupos poblacionales de peces (Cantatore y Timi, 2015; Alarcos et al., 2016; Canel et al. 2019 a; Levy et al., 2019; 2021)

*Corynosoma cetaceum* Johnston & Best, 1942

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** cistacanta

**Sitio de infección:** cavidad corporal, asociadas a mesenterios

**Descripción:** Cuerpo globoso, de ~5 mm de largo. Probóscide de 1,1 mm de largo con 20-21 filas de 13-15 ganchos. Los 11-13 anteriores con raíces dirigidas hacia adelante, los 2-3 posteriores de menor tamaño y con las raíces dirigidas hacia atrás. Cuello trapezoidal de tegumento liso. Tronco anterior cubierto de espinas. Región posterior con espinas sólo en la región ventral, dispuestas en dos parches en las hembras por la presencia de dos pliegues transversales libres de espinas. Las mismas cubren el 70% del tronco en machos y el 95% en hembras. Sin espinas genitales. Machos con extremo posterior cónico ahusado. Hembras de mayor tamaño, más robustas y con extremo posterior romo.

**Comentarios:** esta especie, se considera de distribución cosmopolita, si bien su taxonomía está aún en discusión (Aznar et al., 1999; García-Varela et al., 2005; Sardella et al., 2005). Su ciclo de vida es muy similar al de *C. australe* con la salvedad que no se conoce claramente cuáles son los **HI**, los **HD** son principalmente cetáceos odontocetos (*Pontoporia blainvillei*, *Delphinus delphis*, *Tursiops truncatus* y *Phocoena spinipinnis*) habiéndose registrado también en *Otaria flavescens* y *Arctocephalus antarcticus* (Hernández-Orts et al. 2019 b). A su vez, comparte los 20 **HP** en los que ha sido citado con *C. australe*, si bien suele encontrarse en prevalencias mucho menores (Canel et al., 2019 b; Hernández-Orts et al., 2019 b). El registro durante el desarrollo de esta tesis corresponde al primer registro de *C. cetaceum* para *O. argentinensis*.

**Género** *Profilicollis* Meyer, 1931*Profilicollis chasmagnathi* (Holcman-Spector, Mane-Garzon & Dei-Cas, 1978)**Hospedador:** *O. argentinensis***Ambiente:** arroyos y laguna**Estadio de desarrollo:** cistacanta**Sitio de infección:** intestino, lumen y pared

**Descripción:** larvas invaginadas, en quistes translúcidos. Cuerpo dividido en probóscide, cuello y tronco, largo total  $5882,94 \pm 322,33 \mu\text{m}$ . Probóscide globosa, casi esférica, de  $668,83 \pm 53,11 \mu\text{m}$  de largo y  $512,88 \pm 67,02 \mu\text{m}$  de ancho, con 18 filas de 8 ganchos cada una. Ganchos distales levemente menores que los proximales ( $86,23 \pm 7,87 \mu\text{m}$  vs.  $61,70 \pm 6,65 \mu\text{m}$ ). Cuello largo, delgado, de  $1633,35 \pm 116,99 \mu\text{m}$  de largo y  $312,90 \pm 41,51 \mu\text{m}$  de ancho y tegumento liso. Tronco dividido en presoma y metasoma. Presoma delgado, de diámetro levemente mayor al del cuello y cubierto de espinas. Metasoma globoso, ovoide y de aspecto anillado, de  $1999,20 \pm 173,27 \mu\text{m}$  de largo por  $994,28 \pm 47,90 \mu\text{m}$  de ancho (medidas reportadas como media  $\pm$  desvío standard, sobre un total de 4 ejemplares). (**Figura 1.18**)



**Figura 1.18:** *Profilicollis chasmagnathi*, larva cistacanta (2x)

**Comentarios:** esta especie presenta un ciclo heteroxeno con dos hospedadores. Los **HD** son aves acuáticas: *Fulica armillata*, *Larus atlanticus*, *Larus dominicanus*, *Plegadis chihi* y *Rollandia rolland* (Martorelli, 1989; Vizcaíno, 1989; Díaz et al., 2011; La Sala et al., 2013; Lorenti et al., 2018; Hernández-Orts et al., 2019 b). Los huevos de *P. chasmagnathi*, son liberados al agua con las heces del **HD**, portando larvas acantor. Cuando estos huevos son consumidos por crustáceos decápodos (*Cyrtograpsus altimanus*, *Cyrtograpsus angulatus* o *Neohelice granulata*, Hernández-Orts et al., 2019 b), las larvas se alojan en el hemocele de los mismos (**HI**) y se desarrollan en cistacantas. Las mismas madurarán en el sistema digestivo de aves acuáticas, que se alimenten de crustáceos infectados, reiniciando el ciclo. Dado que en áreas costeras y ambientes estuariales como Mar Chiquita estos **HI** suelen ser presa de otras especies carcinófagas que no son **HD**, es común hallar *P. chasmagnathi* en los sistemas digestivos de especies como *Micropogonias furnieri*, *Odontesthes argentinensis*, *Pogonias cromis*, *Paralichthys orbignyanus* o *Sympterygia bonapartii* (Alarcos y Etchegoin, 2010; Tanzola et al., 1998). Estos registros son en su mayoría parasitosis “en tránsito”, hallando cistacantas de *P. chasmagnathi* asociadas a restos de cangrejos en el intestino. Sin embargo, en los muestreos de esta tesis, se detectaron *O. argentinensis* que presentaban indicios de penetración de las cistacantas en la pared del intestino, encontrando lesiones melanizadas con restos de probóscides compatibles con la morfología de *P. chasmagnathi*, así como ejemplares con las antedichas parasitosis “en tránsito”. Frente a estos hallazgos, se compararon los ejemplares hallados en *O. argentinensis* con cistacantas presentes en *Oligosarcus jenynsi* de ambientes dulceacuícolas asociados a Mar Chiquita, que son hospedadores habituales de otro acantocéfalo de la misma familia, *Polymorphus* sp. Se encontró que los *O. jenynsi* de estos ambientes, además de ser parasitados por *Polymorphus* sp., pueden actuar como hospedadores paraténicos de *P. chasmagnathi* (Levy et al., 2020). Este no solo es el primer registro de la incorporación de un hospedador paraténico al ciclo de vida de un miembro del género *Proflicollis*, sino que también implica un posible mecanismo de colonización de ambientes y hospedadores de agua dulce por parte de un género que se considera “exclusivo” de ambientes marinos y salobres y específico de decápodos. Esta transición podría haber sido promovida por las condiciones ampliamente variables, propias de ambientes ecotonaes como la Laguna Costera Mar Chiquita (Levy et al., 2020).

**Phylum** Nematoda**Clase** Chromadorea Inglis, 1983**Subclase** Chromadoria Pearse, 1942**Orden** Rhabditida Chitwood, 1933**Suborden** Spirurina Railliet & Henry, 1915**Infraorden** Ascaridomorpha De Ley & Blaxter, 2002**Superfamilia** Ascaridoidea Baird, 1853**Familia** Anisakidae (Railliet & Henry, 1912) Skrjabin & Karokhin, 1945**Subfamilia** Anisakinae Railliet & Henry, 1912**Género** *Anisakis* Dujardin, 1845*Anisakis* sp.**Hospedador:** *O. argentinensis***Ambiente:** mar**Estadio de desarrollo:** larva III**Sitio de infección:** pared del intestino

**Descripción:** larvas encapsuladas, enrolladas en espiral. Cuerpo vermiforme, delgado y blanquecino, de 2-3 cm de largo, de aspecto anillado. Extremo anterior con primordios labiales poco conspicuos y un único diente ventral. Poro excretor anterior, en la zona interlabial ventral. Anillo nervioso de posición anterior. Esófago dividido en una región anterior muscular que se continúa en un ventrículo glandular posterior, de diámetro levemente mayor, que da paso al intestino. Extremo posterior con un pequeño mucrón terminal.

**Comentarios:** este género es tal vez una de los parásitos de peces más conocidos dada su importancia económica en la industria pesquera, alimentaria y su potencial zoonótico (Chai et al., 2005; Mattiucci et al., 2018; Menghi et al., 2020; Rahmati et al., 2020; Falla-Zuñiga et al., 2021). Se trata de un género con al menos 12 especies reconocidas alrededor del mundo (WoRMS, 2022), cuyos integrantes sin embargo no suelen poder diferenciarse morfológicamente, sobre todo cuando se trata de estadios larvales, por lo que se requiere de estudios moleculares a tales fines (Mattiucci y Nascetti, 2008; Mattiucci et al., 2014). En el Mar Argentino se ha determinado, la presencia de larvas de *A. berlandi*, *A. pegreffii*, *A. typica* y *A. cf. paggiae* parasitando una amplia diversidad de peces teleósteos y elasmobranquios, entre los que resaltan *Atlantoraja castelnaui* (Irigoitia et al., 2018), *Conger orbignianus* (Timi y Lanfranchi, 2013),

*Cynoscion guatucupa* (Timi et al., 2005), *Engraulis anchoita* (Timi et al., 2001), *Merluccius hubbsi* (Sardella y Timi, 2004), *Micropogonias furnieri* (Alarcos y Etchegoin, 2010), *Nemadactylus bergi* (Rossin y Timi, 2010), *Odontesthes argentinensis* (Levy et al., 2019), *Odontesthes nigricans* (Carballo et al., 2011 b), *Odontesthes smitti* (Carballo et al., 2011 b), *Pagrus pagrus* (Soares et al., 2018), *Paralichthys orbignyanus* (Alarcos y Etchegoin, 2010), *P. patagonicus* (Alarcos y Timi, 2012), *Percophis brasiliensis* (Braicovich y Timi, 2008), *Pinguipes brasilianus* (Timi et al., 2008), *Pseudopercis semifasciata* (Timi y Lanfranchi, 2009), *Seriolella porosa* (Guagliardo et al., 2014), *Sympterygia bonapartii* (Irigoitia et al., 2018), *Trachurus lathami* (Braicovich et al., 2012), *Umbrina canosai* (Canel et al., 2019 a), *Zearaja chilensis* (Irigoitia et al., 2018), *Zenopsis conchifer* (Lanfranchi et al., 2016). Se ha determinado también, que los *Anisakis* de la región presentan ciertos patrones biogeográficos, los cuales, junto con su larga permanencia en los peces, los convierten en excelentes marcadores para el estudio de patrones de distribución geográfica y migraciones de sus hospedadores (Cantatore y Timi, 2015; Irigoitia et al., 2018; Lanfranchi et al., 2018). El ciclo de vida de estos parásitos, al igual que los demás anisákidos es heteroxeno, presentando mamíferos marinos como **HD**, pequeños crustáceos planctónicos (principalmente eufáusidos) como 1° **HI**, y una muy amplia diversidad de peces, así como también ciertas especies de cefalópodos tétidos como 2° **HI** (Anderson, 2000). El registro de *Anisakis* sp. en los muestreos para esta tesis es el primero para *O. argentinensis*.

#### Género *Pseudoterranova* Mozgovoi, 1953

*Pseudoterranova cattani* George-Nascimento & Urrutia, 2000

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** laguna

**Estadio de desarrollo:** larva III

**Sitio de infección:** músculo

**Descripción:** larvas encapsuladas. Cuerpo vermiforme y delgado, rojizo-amarronado, de 2-3 cm de largo y cutícula de aspecto anillado. Extremo anterior con primordios labiales poco conspicuos, con un diente entre los labios ventro-laterales. Poro excretor anterior, en la zona interlabial ventral. Anillo nervioso de posición anterior. Esófago dividido en una región anterior muscular que se continúa en un ventrículo posterior, de diámetro levemente mayor. Intestino con un ciego dorsal dirigido anteriormente.

**Comentarios:** esta especie es otro de los anisákidos con potencial zoonótico (Menghi et al., 2020; Falla-Zuñiga et al., 2021) y también se caracteriza por su baja especificidad en peces, habiéndose registrado en numerosos teleósteos y elasmobranquios del Mar Argentino (Timi et al., 2014; Irigoitia et al., 2018). Timi et al. (2014) determinaron que muchos de los registros en aguas Argentinas que fueron publicados como *Pseudoterranova* sp. corresponden a *P. cattani*, por lo cual se incluirían también *O. smitti* y *O. nigricans* estudiados por Carballo et al. (2011 b), entre otros. Si bien su ciclo de vida no se conoce en detalle, se supone que mantiene el esquema de la familia anisakidae, con un ciclo heteroxeno semejante al del género *Anisakis*. Además de peces, que utiliza como 2° **HI**, se ha citado la presencia de adultos de *P. cattani* en el intestino de *O. flavescens* y *Arctocephalus australis* (Hernández-Orts et al., 2012 b). Otro representante del género, *P. decipiens*, cuyo ciclo sí es conocido (McClelland, 2002) presenta pinnípedos como **HD**; copépodos, isópodos, gamáridos y caprélidos, mysidos, poliquetos como 1°**HI** y peces teleósteos como 2° **HI**.

**Subfamilia** Contraeaeinae Mozgovi & Shakhmatova, 1971

**Género** *Contraeaeum* Railliet & Henry, 1912

*Contraeaeum* sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos, laguna y mar

**Estadio de desarrollo:** larva III

**Sitio de infección:** cavidad corporal, mesenterios, hígado y pared del intestino

**Descripción:** larvas encapsuladas, blanquecinas. Cuerpo cilíndrico, delgado, de 1 - 4 cm de largo y superficie de aspecto anillado. Extremo anterior ahusado, primordios labiales poco desarrollados y un pequeño diente ventral. Poro excretor próximo a la boca. Esófago muscular con apéndice ventricular ventral dirigido posteriormente e intestino con ciego dorsal anterior. Cola cónica.

**Comentarios:** este es un género muy diverso que cuenta con al menos 65 especies aceptadas alrededor de todo el mundo (Nemys eds., 2022). Posee tanto representantes de agua dulce como estuariales o marinos, cuyos **HD** pueden ser aves piscívoras o mamíferos marinos dependiendo de la especie. Los 1° **HI** con generalmente copépodos y otros invertebrados planctónicos y los 2° **HI**, peces (Moravec, 1998; Anderson, 2000). En la región Neotropical, este género ha sido reportado en una amplia diversidad de

peces dulceacuícolas (Moravec et al., 1993), así como en numerosas especies marinas, la mayoría compartidas con otros anisákidos (ver arriba). Sin embargo, dado que las larvas no presentan los caracteres necesarios para su identificación a nivel de especie (Moravec, 1998), no suele ser posible determinarlas inequívocamente sin estudios moleculares. Existen además larvas de tres tipos morfológicos diferentes (Moravec et al., 1993), que suelen tener diferentes hospedadores. En los muestreos de esta tesis, se hallaron ejemplares que podría corresponderse con los diferentes tipos, por lo que probablemente se trate de más de una especie en ambientes de agua dulce. A su vez, este género también fue detectado en pejerreyes marinos, lo cual implicaría al menos una de las especies marinas. En ambientes de agua dulce de Argentina, se han citado *C. jorgei* y *C. multipapillatum* (Navone et al., 2000; Biolé et al., 2012; Luque et al., 2020). De éstas, se ha detectado *C. multipapillatum* parasitando *Ardea alba*, citada como *Egretta alba* (Navone et al., 2000) en Mar Chiquita, por lo que se puede asumir que al menos parte de los ejemplares registrados en las zonas internas de la laguna corresponden a esta especie. Asimismo, en los ambientes costeros que habita *O. argentinensis* se han registrado *C. australe*, *C. chubutensis*, *C. mirounga*, *C. ogmorhini*, *C. osculatum* y *C. pelagicum* en ambientes costeros, asociados a aves piscívoras y mamíferos marinos (Timi et al., 2003; Garbin et al., 2007, 2008, 2011, 2013, 2014, 2019; Hernández-Orts et al., 2012 b), asociados a aves piscívoras y mamíferos marinos, los cuales podrían a su vez, estar presentes en los pejerreyes marinos aquí analizados.

**Superfamilia** Seuratoidea Hall, 1916

**Familia** Cucullanidae Cobbold, 1864

**Subfamilia** Cucullaninae Cobbold, 1864

**Género** *Cucullanus* Müller, 1777

*Cucullanus marplatensis* Daniel, Timi & Sardella, 2002

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** arroyos, laguna y mar

**Estadio de desarrollo:** adulto

**Sitio de infección:** lumen del intestino

**Descripción:** cuerpo finamente estriado, de ~1 cm de longitud. Extremo anterior redondeado y aplanado, dorsoventralmente expandido. Cavidad pseudobucal amplia, externamente papilas cefálicas prominentes, un par de anfidios, e internamente tres pares de pequeñas papilas labiales. Boca como una hendidura, rodeada un collarite de pequeños dientes. Esófago muscular fuerte, largo y angosto, que se ensancha hacia los extremos. Anillo nervioso localizado en el tercio anterior del esófago. Deiridios situados lateralmente, cerca del punto medio del esófago. Poro excretor a nivel de la terminación del esófago. Machos con dos espículas largas y curvas, de igual tamaño. Hembras con vulva poco evidente y útero anfidélfico. Huevos ovoides de cáscara delgada. Cola cónica. (**Figura 1.19**)



**Figura 1.19:** *Cucullanus marplatensis*, extremo anterior con detalle de la boca (40x)

**Comentarios:** como su nombre lo indica, esta especie fue descrita en *O. argentinensis* de las costas marplatenses (Daniel et al., 2002) y posteriormente fue citada en *O. smitti* y *O. nigricans* por Carballo et al. (2011 b). Si bien su ciclo de vida no se conoce, se sabe que otros integrantes del mismo género presentan ciclos heteroxenos con poliquetos, copépodos y gobios u otros peces como posibles **HI**s (Moravec, 1979; Køie, 2000 a y b) y peces como **HD**.

**Infraorden** Spiruromorpha De Ley & Blaxter, 2002

**Superfamilia** Habronematoidea Ivaschkin, 1961

**Familia** Cystidicolidae Skrjabin, 1946 FOTO 0221

Cystidicolidae gen. sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** arroyos, laguna y mar

**Estadio de desarrollo:** larva III

**Sitio de infección:** hígado – cavidad corporal

**Descripción:** nematodes pequeños y delgados, de 2,5 mm de largo y 7 µm de ancho. Superficie corporal finamente estriada. Extremo anterior redondeado, con pseudolabios pequeños, que se proyectan anteriormente en dos elevaciones laterales triangulares que dan aspecto cónico en vista lateral. No se observan dientes. Esófago muscular simple, de ~330 µm de longitud. Anillo nervioso levemente anterior al punto medio del esófago. Poro excretor levemente posterior al mismo. Extremo posterior cónico, ahusado y terminación redondeada. (**Figura 1.20**)

**Comentarios:** los ejemplares hallados se asemejan a representantes de los géneros *Ascarophis* y *Cystidicoloides*. Sin embargo, el sitio de infección de éstos en peces suele ser el estómago o intestino (Anderson, 2000; Martorelli et al., 2000), en los cuales se hallan como adultos (**HD**) por lo que probablemente se trate de otro género. A su vez, al tratarse de larvas, la ausencia de caracteres diagnósticos no permitió una resolución taxonómica mayor.



**Figura 1.20:** Cystidicolidae gen. sp. (40x)

**Superfamilia** Spiruroidea Oerley, 1885

**Familia** Spirocercidae Chitwood & Wehr, 1932

Spirocercidae gen. sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

**Estadio de desarrollo:** larvas

**Sitio de infección:** cavidad corporal – mesenterios – hígado

**Descripción:** nematodes blancuzcos, de ~2 mm de largo. Cutícula finamente estriada, aspecto densamente anillado. Extremo anterior redondeado, con dos pequeñas proyecciones y cuatro pequeñas papilas. Boca en forma de hendidura transversal. Esófago largo, dividido en una región anterior muscular y una región posterior de aspecto glandular. Extremo posterior cónico con proceso en forma de botón con numerosas y pequeñas proyecciones en forma de espinas. (**Figura 1.21**)

**Comentarios:** estos ejemplares fueron determinados siguiendo a Moravec (1998) y pese a tratarse de larvas, las particulares características del extremo posterior permiten suponer que se trataría de *Physocephalus sexalatus*, único representante de la familia Spirocercidae citado para la Región Neotropical. Esta especie parasita principalmente a suidos tanto silvestres como domésticos, aunque también ha sido registrada en otros vertebrados (**HD**) como pecaríes, tapires, equinos, bóvidos y lagomorfos (Moravec, 1998). Existen algunos registros también en reptiles de norteamérica. Las larvas se desarrollan en insectos (**HI**), principalmente escarabajos estercoleros, pero pueden utilizar otras especies como **HP**, entre ellas peces, anfibios, aves y reptiles (McAllister et al., 2004). En peces, se han registrado larvas en bagres de cenotes en México (Moravec et al., 1995), siendo el presente registro el primero tanto para *O. argentinensis* como para la Argentina. En el área de estudio, su ciclo podría completarse utilizando escarabajos como **HI** y cerdos salvajes que habitan la reserva Mar Chiquita como **HD**. Los pejerreyes son por lo tanto **HP** en los cuales probablemente se trate de vías muertas, aunque cabe la posibilidad de que esta especie pueda desarrollar adultos en aves ictiófagas (Moravec, 1998).



**Figura 1.21:** Spirocercidae gen. sp.: **a** extremo anterior con detalle de la boca (40x). **b** extremo posterior con detalle de las pequeñas espinas (40x)

**Clase** Enoplea

**Subclase** Dorylaimia

**Orden** Trichinellida Hall, 1916

**Suborden** Trichinellina

**Superfamilia** Trichinelloidea Ward, 1907

**Familia** Trichosomoididae Yorke & Maplestone, 1926

**Género** *Huffmanella* Moravec, 1987

*Huffmanella moravecii* Carballo & Navone, 2007

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** arroyos, laguna y mar

**Estadio de desarrollo:** adulto

**Sitio de infección:** superficie corporal – opérculo – branquias

**Descripción:** nematodes pequeños y muy delgados, de ~10 mm de largo y ~100 µm de diámetro. Cutícula finamente estriada. Dos bandas bacilares laterales a lo largo de todo el cuerpo. Extremo anterior redondeado con numerosas pequeñas papilas. Esófago largo y delgado, región anterior muscular y esticosoma posterior, células grandes con núcleos evidentes. Dos células cuadrangulares de gran tamaño previas a la unión esófago-intestino. Anillo nervioso a nivel de la región posterior del esófago muscular.

**Comentarios:** esta especie fue descrita a partir de adultos hallados en *O. nigricans* y *O. smitti* (HD), dos pejerreyes marinos habituales en los golfos norpatagónicos (Carballo y Navone, 2007). Hasta los muestreos llevados a cabo esta tesis, solo había sido citada para estos dos hospedadores y para la provincia magallánica, por lo cual estos registros implican tanto un nuevo hospedador como una ampliación de la distribución geográfica de esta especie. A su vez, se la ha determinado tanto en pejerreyes marinos como de ambientes oligohalinos de Mar Chiquita (Levy et al., 2019, 2021), demostrando su tolerancia a un amplio rango de salinidades. Los ciclos de vida de las especies de *Huffmanella* son poco conocidos y la mayoría de las especies solo han sido descritas a partir de huevos (Gillett-Kaufman y Wilson, 2021). En el caso de *H. moravecii*, la descripción original incluye adultos y huevos, depositados sobre el mismo hospedador. En base a esto se asume que la dispersión de los huevos se daría mediante la renovación de los tejidos del hospedador o bien que estos lograrían soportar el paso por el sistema digestivo de sus predadores (Carballo y Navone, 2007). En otras especies de este género se conocen HI, que suelen ser

crustáceos u otros peces (Worsham et al., 2016), por lo que es probable que existan **HI** de *H. moravecii*. No obstante, no se ha estudiado aún su ciclo completo en el Mar Argentino.

**Phylum** Arthropoda von Siebold, 1848

**Subphylum** Crustacea Brünnich, 1772

**Superclase** Multicrustacea Regier, Shultz, Zwick, Hussey, Ball, Wetzer, Martin & Cunningham, 2010

**Clase** Copepoda Milne Edwards, 1840

**Infraclase** Neocopepoda Huys & Boxshall, 1991

**Superorden** Podoplea Giesbrecht, 1882

**Orden** Cyclopoida Burmeister, 1834

**Suborden** Cyclopida Khodami, Mercado-Salas, Tang & Martinez Arbizu, 2019

**Familia** Lernaecidae Cobbold, 1879

**Género** *Lernaea* Linnaeus, 1758

*Lernaea cyprinacea* Linnaeus, 1758

**Hospedador:** *O. argentinensis* y *O. bonariensis*

**Ambiente:** arroyos y laguna

**Estadio de desarrollo:** adultos

**Sitio de infección:** superficie corporal, ancladas a la musculatura

**Descripción:** cuerpo alargado de ~1 cm de longitud. Cefalotórax ensanchado lateralmente, con cuatro procesos dorsales, con aspecto de cuernos. Los dos anteriores de mayor tamaño que los posteriores y en forma de T, posteriores cónicos. Procesos ventrales también cónicos y de menor tamaño que éstos últimos. Cabeza muy reducida, como un pequeño promontorio central. Primer par de apéndices en la región posterior del cefalotórax. Tórax cilíndrico, muy alargado, portando ventralmente el 2º, 3º y 4º par de apéndices birramosos, los cuales están muy reducidos. Abdomen levemente más ancho que el tórax, portando 5º y 6º par de apéndices y en caso de estar presentes, ambos ovisacos.

**Comentarios:** esta especie, vulgarmente conocida como “gusanos ancla”, es un ectoparásito actualmente cosmopolita, originario de Asia y África (Avenant-Oldewage, 2012), que ha sido citado en una inmensa diversidad de peces de agua dulce (más de 300), y algunos anfibios (Salinas et al., 2016). Este copépodo, se ha distribuido alrededor del mundo al introducirse la carpa común (*Cyprinus carpio*), su principal **HD**, y el pez dorado (*Carassius auratus*). En Argentina se la ha registrado en *Astyanax bimaculatus* *Astyanax*

*eigenmanniorum*, *Astyanax hermosus*, *Astyanax hermosus*, *Astyanax* sp., *Bryconamericus iheringii*, *Carassius auratus*, *Cheirodon interruptus*, *Corydoras paleatus*, *Cyphocharax voga*, *Cyprinus carpio*, *Hoplias malabaricus*, *Hypostomus plecostomus*, *Jenynsia multidentata*, *Jenynsia* sp., *Odontesthes bonariensis*, *Odontesthes hatcheri*, *Oligosarcus jenynsi*, *Oncorhynchus mykiss*, *Parapimelodus valenciennis*, *Percichthys trucha*, *Poecilia* sp., *Prochilodus lineatus*, *Rhamdia quelen* y *Rhamdia sapo* (Waicheim et al., 2019). El presente registro es el primero para *O. argentinensis*. Su ciclo de vida es monoxeno, presentado numerosos estadios larvales (Nauplius y Metanauplius) de vida libre, y juveniles (copepodito V) y adultos parásitos.

**Suborden** Ergasilida Khodami, Mercado-Salas, Tang & Martinez Arbizu, 2019

**Familia** Bomolochidae Claus, 1875

**Género** *Bomolochus* Nordmann, 1832

*Bomolochus globiceps* (Vervoort et Ramirez, 1968)

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** adultos

**Sitio de infección:** branquias

**Descripción:** cuerpo redondeado, en forma de gota afinándose hacia atrás, de 2-3 mm de longitud. Cefalotórax muy ensanchado lateralmente y corto, de contorno curvo, cóncavo en vista lateral. En hembras presenta un surco anterior en forma de V, mientras que en machos la placa rostral se extiende, sobresaliendo entre las anténulas. Anténulas cortas y anchas en los segmentos basales, afinándose hacia el extremo distal. Portando numerosas setas dispuestas hacia adelante, las cuales un par en cada anténula son más esclerotizadas y prominentes. Segmentos pedígeros anchos y cortos, cuadrangulares y progresivamente más pequeños hacia el extremo posterior del cuerpo, el cual termina en dos ramas caudales con 6 setas. De aspecto telescópico. Somito genital rectangular en hembras y cuadrado en machos. Los ovisacos son ovoides, muy alargados, y los huevos no presentan ordenamiento alguno. Finalmente, esta especie presenta otras características, sexualmente dimórficas, que no fueron comentadas en detalle ya que exceden los objetivos de la tesis.

**Comentarios:** esta especie fue descrita como *Parabomolochus globiceps* para *O. smitti* (citado como *Austroatherina smitti*) en aguas marplatenses (Vervoort y Ramírez, 1968). Luego el género fue desestimado y sus especies transferidas a *Bomolochus* (Vervoort, 1968). Posteriormente Timi y Etchegoin (1998) redescubrieron la especie a partir de ejemplares de *O. smitti* y *O. argentinensis* de la localidad tipo, brindando nuevos detalles sobre la morfología de la especie y agregando *O. argentinensis* como nuevo hospedador. Más recientemente, incorporó *O. nigricans* en los golfos Nuevo y San Jorge (Carballo et al., 2011 b). En los pejerreyes estudiados en esta tesis, solo se determinó *B. globiceps* en ejemplares marino, por lo que probablemente esta especie sea exclusivamente marina y no tolere grandes cambios en la salinidad. El ciclo de vida de esta especie es monoxeno, con pejerreyes como único **HD** y estadios larvales de vida libre.

**Familia** Ergasilidae Burmeister, 1835

**Género** *Ergasilus* von Nordmann, 1832

*Ergasilus* sp.

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** arroyos, laguna y mar

**Estadio de desarrollo:** adultos

**Sitio de infección:** branquias

**Descripción:** cuerpo ciclopoide, cóncavo en vista lateral, de 750 µm de longitud y 360 µm en su parte más ancha (anterior). Cefalotórax alargado, con escotaduras laterales en el tercio posterior, otorgando forma de guitarra. Cabeza fusionada a los primeros dos segmentos torácicos, el último portando el 1º par de patas. Tórax de 5 segmentos, de contorno aproximadamente oval, haciéndose de menor tamaño hacia el extremo posterior. Abdomen de 3 segmentos, sin apéndices, el 2º con un surco central que lo divide en dos y el 3º doble. Últimos con ramas caudales, portando dos setas muy largas y esclerotizadas, y un par de setas curvas y pequeñas en cada rama. Anténulas pequeñas de 6 segmentos cada una y numerosas setas. Anténulas de 4 segmentos, muy desarrolladas y fuertes, en forma de pinzas. Con una seta corta y cónica en el borde del segmento distal, próxima a la articulación con el segmento anterior. Patas 1 a 4 birramosas,

con numerosas setas en el último segmento. Pata 5 unirramosa, reducida a un único segmento. (**Figura 1.22**)

**Comentarios:** El género *Ergasilus* es extremadamente diverso, con alrededor de 180 especies aceptadas, en su mayoría neotropicales (Boxshall y Defaye, 2008; Walter y Boxshall, 2022). Dada la morfología del cefalotórax y de la antena, y la presencia de una seta entre el 1° y 2° segmento de la misma, los ejemplares encontrados se asemejan a *E. lizae*, una especie habitual en costas y estuarios de todo el mundo que ha sido citada para más de 80 hospedadores (Walter y Boxshall, 2022). Estos copépodos presentan un ciclo de vida particular, en el cual solo las hembras ya fecundadas son parásitas, alojándose en las branquias de peces, mientras que los machos y todos los estadios larvales son de vida libre (Boxshall y Defaye, 2008). En el área de estudio se ha determinado previamente la presencia de *E. versicolor* en *Mugil liza* y de *Ergasilus* sp. en *O. argentinensis* (Alarcos y Etchegoin, 2010) que podría tratarse de este mismo *E. lizae*, dado que *m. liza* cumple gran parte de su ciclo de vida en la laguna. Sin embargo se requerirá de un estudio más detallado, en particular respecto de la distribución de setas en los apéndices, para poder precisar la o las especies presentes en Mar Chiquita, más allá de género.



**Figura 1.22:** *Ergasilus* sp.: hembra con sacos ovígeros (40x)

**Orden** Siphonostomatoida Burmeister, 1835

**Familia** Caligidae Burmeister, 1835

**Género** Caligus Müller, 1785

*Caligus rogercresseyi* Boxshall & Bravo, 2000

**Hospedador:** *O. argentinensis*

**Ambiente:** mar

**Estadio de desarrollo:** adultos y larvas Chalimus

**Sitio de infección:** superficie corporal

**Descripción:** cuerpo redondeado y aplanado, levemente ovoide, de ~5 mm de largo, con dos hendiduras laterales posteriores y lúnulas en el margen anterior de la placa frontal. Cefalotórax redondeado, aproximadamente oval, comprometiéndolo los primeros 3 segmentos torácicos. El margen posterior se extiende sobre el resto de los segmentos. Somito pedígero 4, libre, rectangular. Complejo genital ovalado, lateralmente dilatado en hembras ovígeras, más angosto y largo en machos. Abdomen con 1 segmento en hembras y 2 en machos. Corto y delgado, cuadrangular, portando ramas caudales oblicuas al eje del cuerpo, cada una con 3 setas. Ovisacos delgados y cilíndricos, con huevos monoseriados.

**Comentarios:** esta es una especie exclusivamente marina y en Argentina ha sido citada para *Cynoscion guatucupa*, *Odontesthes argentinensis*, *Odontesthes nigricans*, *Percophis brasiliensis*, *Salmo trutta* y *Umbrina canosai* (Timi et al., 2005; Bravo et al., 2006; Cantatore et al., 2012; Flores et al., 2016; Braicovich et al., 2017; Canel et al., 2019 a). El ciclo de vida de esta especie es monoxeno, con peces como únicos hospedadores. Presentan 3 estadios larvales de vida libre, Nauplius I y II, y Copepodito (infectiva). Los siguientes estadios larvales, Chalimus I a IV y los adultos viven anclados en la superficie corporal del hospedador y se alimenta de mucus, piel y sangre, siendo sus actividades de adhesión y alimentación las responsables del daño directo que ocasionan sobre los peces (Johnson et al., 2004). Esta especie es capaz de generar grandes pérdidas económicas en las especies de cultivo, tal como ocurre en la salmonicultura chilena.

❧ Parásitos como indicadores de la estructura poblacional de *Odontesthes argentinensis* en ambientes marinos costeros ❧

---

## Capítulo II

## Parásitos como indicadores de la estructura poblacional de *Odontesthes argentinensis* en ambientes marinos costeros

---

### *Introducción*

Las estrechas relaciones coevolutivas entre hospedadores y parásitos, que son resultado de presiones selectivas recíprocas, hacen de los parásitos excelentes herramientas para el estudio y la comprensión de diversos aspectos de la biología de sus hospedadores. En ese sentido, los parásitos de peces se han utilizado ampliamente, aplicándose cada vez con mayor frecuencia, como marcadores biológicos para revelar la estructura poblacional de los hospedadores (Williams et al., 1992; MacKenzie y Abaunza, 2005; Timi y MacKenzie, 2015). Mediante esta metodología se compara la composición y/o abundancia de los ensambles parasitarios entre hospedadores de diferentes localidades, a fin de establecer si sus poblaciones pueden ser discriminadas a través de diferencias en la ocurrencia o frecuencia de ciertos parásitos (MacKenzie y Abaunza, 2005). Este tipo de estudios se ha llevado a cabo globalmente a escalas espaciales grandes, incluso a nivel zoogeográfico (Cantatore y Timi, 2015; Lanfranchi et al., 2016; Braicovich et al., 2017).

Asimismo, existen trabajos respecto del uso de parásitos como marcadores en peces del Atlántico sudoccidental (Timi, 2007; Cantatore y Timi, 2015), en los cuales se ha demostrado que varias especies de interés comercial alojan ensambles parasitarios relativamente homogéneos dentro de extensas áreas, posiblemente como consecuencia de su vagilidad y de la homogeneidad de las condiciones ambientales y biológicas circundantes. Sin embargo, no se han realizado estudios que revelen la utilidad de los parásitos como indicadores de stocks a escalas espaciales reducidas. La detección de diferencias poblacionales requiere al menos de dos factores: en primer lugar, una heterogeneidad en la distribución de los estadios infectivos de los parásitos a igual escala y, en segundo lugar, una fidelidad por el sitio de origen por parte de los hospedadores, ambas lo suficientemente fuertes como para lograr revelar diferencias en las cargas parasitarias. Tales patrones se han observado en algunas especies de arrecifes (Grutter, 1998; Cribb et al., 2000) así como en comparaciones entre poblaciones de áreas protegidas y explotadas geográficamente cercanas (Isbert et al., 2018).

El pejerrey de mar o “escardón” (*Odontesthes argentinensis*), reúne todas las condiciones necesarias para evaluar la utilidad de los parásitos como indicadores de estructuras poblacionales a pequeña escala. En primer lugar, esta especie exhibe una plasticidad fenotípica notable que ha resultado en una rápida divergencia adaptativa entre poblaciones marinas y de ambientes estuariales (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2001; García et al., 2014; González-Castro et al., 2016). Sumado a esto, las estrategias reproductivas de esta especie son no dispersivas. Los adultos despliegan comportamientos de homing y desoves demersales de ovocitos que poseen filamentos coriónicos capaces de adherir los huevos al substrato o las algas. A su vez las fases tempranas del ciclo de vida son planctónicas y permanecen en una misma área geográfica, demostrando una fidelidad por el sitio de origen (González-Castro et al., 2009; Cousseau y Perrota, 2013; González-Castro et al., 2019). Estas características de su ecología reproductiva contribuyen a la estructuración de las poblaciones y su consecuente diferenciación respecto de la población original en caso de darse movimientos de ejemplares a nuevos sitios de desove. Lo cual, en el contexto de colonización de nuevos ambientes, expone estas poblaciones colonizadoras a nuevos panoramas ecológicos y tróficos. Habitar ecosistemas diferentes implica la presencia y posible infestación con especies de parásitos potencialmente distintas a las presentes en el sitio de origen lo cual, al abordarse desde el estudio de las comunidades parasitarias, constituye la herramienta que permite revelar dicha estructuración poblacional.

Desde un óptica zoogeográfica, la plataforma marina argentina puede dividirse en dos Provincias Biogeográficas: la Provincia Argentina y la Provincia Magallánica, con una Zona Ecotonal intermedia que incluye los golfos norpatagónicos, Golfo Nuevo y San Matías (Miloslavich et al., 2011). Esta distinción entre regiones se basa principalmente, entre otras variables oceanográficas, en un gradiente térmico latitudinal producido por la circulación de aguas subtropicales, subantárticas y costeras, cuya influencia sobre la estructura y composición de los ensambles parasitarios es conocida (Cantatore y Timi, 2015). Estudios ictiológicos en el Golfo San Matías han mostrado que las condiciones oceanográficas son importantes determinantes de la composición de los stocks que habitan el golfo (Volpedo y Cirelli, 2006), influyendo especialmente sobre la retención larval y por consecuencia en la delimitación de los stocks de peces (Di Giácomo et al., 1993; González et al., 2007; Machado-Schiaffino et al., 2011).

En el presente estudio, se analizan especímenes marinos de *O. argentinensis* provenientes de dos regiones distantes del Mar Argentino, delimitando además dos localidades diferentes dentro de cada una de ellas (i.e. las costas de la provincia de Buenos Aires y Golfo San Matías en la provincia de Río Negro). Numerosos trabajos respecto de las comunidades parasitarias de diversas especies de peces, indican que ambas regiones albergan faunas parasitarias diferentes (Cremonte y Sardella, 1997; Timi, 2003, 2007; Braicovich y Timi, 2008; Timi et al., 2010; Cantatore et al., 2016; Lanfranchi et al., 2016; Braicovich et al., 2017; Irigoitia et al., 2017; Canel et al., 2019 a), por lo que es esperable que los pejerreyes que habitan estas mismas áreas, presenten diferencias parasitológicas similares. A su vez, dadas las características adaptativas (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2001; González-Castro et al., 2016) y la ecología reproductiva de *O. argentinensis* (González-Castro et al., 2009), en combinación con la zoogeografía conocida de ciertas especies parásitas en el Atlántico sudoccidental (Timi et al., 2010; Sardella et al., 2005; Timi, 2007; Cantatore et al., 2016; Lanfranchi et al., 2018; Canel et al., 2019 b), es esperable que los ensambles parasitarios de *O. argentinensis* reflejen la estructura poblacional de este hospedador dentro de cada ecoregión, a escalas espaciales muy reducidas (en el orden de los 15-35 km). La confirmación de estas hipótesis reflejará la utilidad de las comunidades parasitarias de esta especie para reflejar su estructura poblacional en su ambiente de origen

### **Objetivos**

El presente capítulo se relaciona principalmente con los objetivos 2 y 3 de esta tesis:

2) *“Establecer la variabilidad espacial en la estructura y composición de las comunidades parasitarias de pejerreyes presentes en la laguna costera Mar Chiquita y en ambientes dulceacuícolas y marinos adyacentes”*

3) *“Evaluar la potencialidad de los parásitos para discriminar las poblaciones de pejerreyes presentes a lo largo del gradiente ambiental característico de la laguna Mar Chiquita y del litoral marino adyacente”*

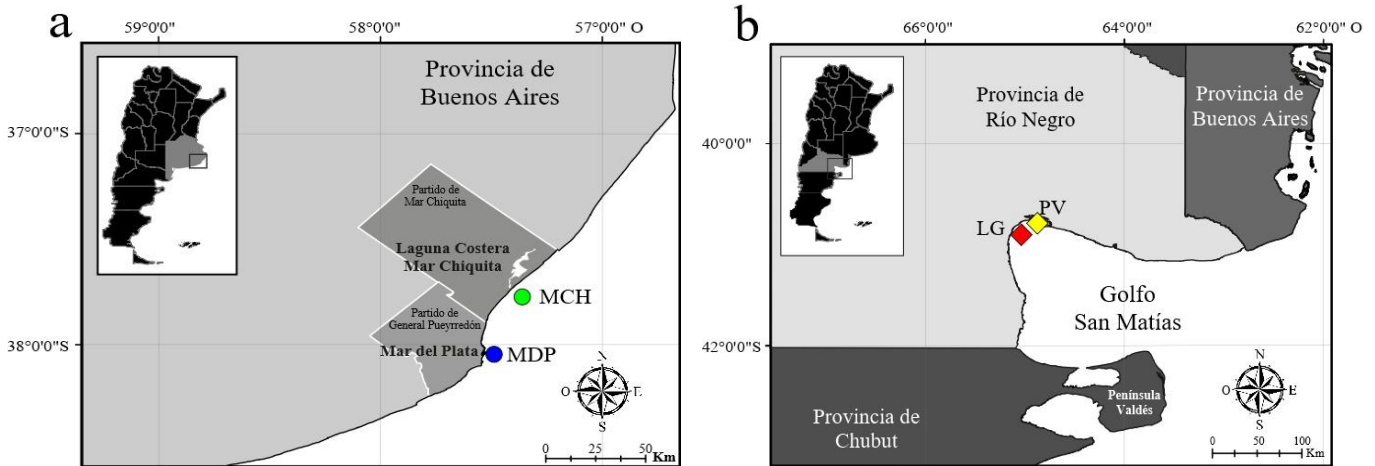
Aquí se demuestra la utilidad de los parásitos de *O. argentinensis*, como indicadores de su estructura poblacional a escalas espaciales pequeñas y en ausencia de barreras geográficas, en su ambiente

marino de origen. Se presentan de este modo las evidencias, a nivel estructural y composicional de los ensamblajes parasitarios, que sustentan la relación de las comunidades parasitarias con la estructura poblacional del hospedador dentro del sistema de Mar Chiquita y en ambientes relacionados. Dicha relación se analiza en el posteriormente Capítulo III.

## *Materiales y Métodos*

### *Áreas de Estudio*

Las muestras se obtuvieron de pescadores deportivos (Figura 2.1, Tabla 2.1) en cuatro localidades; dos en la provincia de Buenos Aires, en las costas de Mar Chiquita (**MCH**) y Mar del Plata (**MDP**), región que se caracteriza por playas micro-mareales abiertas (Isla et al., 2018), distantes entre ellas unos 35 km. Las mayores diferencias entre estos dos sitios se deben, por un lado a la descarga periódica de agua dulce desde la laguna (**MCH**) y a la intensidad del impacto antrópico en las costas de Mar del Plata (**MDP**), ciudad turística que durante el verano alberga más de un millón de habitantes y posee uno de los puertos más importantes del país. Las otras dos localidades, Punta Villarino (**PV**) y Las Grutas (**LG**), están ubicadas en el Golfo San Matías (Provincia de Río Negro). Este golfo delimita una cuenca costera aislada, marcadamente diferente de la plataforma continental, en la cual el intercambio de agua con el mar abierto se ve muy restringido por la geomorfología de la boca del golfo (Piola y Rivas, 1997). Punta Villarino se ubica dentro de la Bahía de San Antonio, donde los fondos marinos se componen de arena parcialmente cubierta de canto rodado y conchas de bivalvos. Aquí, las bajas profundidades, el mínimo aporte de agua dulce y las altas tasas de evaporación promueven temperaturas y salinidades elevadas. El otro sitio, **LG**, está localizado sobre una línea costera abierta, de cara a las aguas internas del golfo, dista de **PV** unos 15 km y tiene una actividad turística considerable durante los meses de verano (durante los cuales fueron obtenidos los peces para este estudio). El fondo en **LG** se compone principalmente de arena gruesa y conchilla, con algunas áreas de sedimentos limosos-loessoides (tosca). En esta localidad la influencia de la marea y la mayor profundidad promueven menores temperaturas (Mazio y Vara, 1983; Rivas y Beier, 1990).



**Figura 2.1** Mapa de los sitios de muestreo en las costas de Argentina. **a** Sur-Este de la costa de la Provincia de Buenos Aires mostrando los sitios en las inmediaciones de la boca de la Laguna Costera Mar Chiquita (●MCH) y del puerto de la ciudad de Mar del Plata (●MDP). **b** Detalle del Golfo San Matías mostrando los sitios de muestreo en Punta Villarino (◆PV), dentro de la Bahía San Antonio y en la costa frente a la ciudad de Las Grutas (◆LG).

### *Análisis de los hospedadores*

En primera instancia, se comparó la talla de los peces (**LT**) entre localidades mediante un análisis multivariado permutacional de la varianza de una sola vía (PERMANOVA, Anderson et al., 2008) realizado sobre una matriz de distancias euclidianas y testeando efectos generales luego de 9999 permutaciones (diseño factorial 1x4 y “muestra” como factor fijo). Al hallarse diferencias, se realizaron comparaciones pareadas entre sitios. En ambos casos, se utilizó el método de permutaciones irrestrictas de los datos crudos siguiendo a Anderson et al. (2008). Dado que PERMANOVA es sensible a diferencias en las dispersiones entre los grupos comparados, se realizó un test basado en distancias para analizar la homogeneidad de las dispersiones entre localidades (PERMDISP, Anderson et al., 2008). El modelo fue testeado para detectar diferencias en la dispersión, midiendo ésta como distancias al centroide, y evaluando cada término en el análisis mediante 9999 permutaciones. A su vez, se comparó **LT** entre sexos para cada localidad a través de PERMANOVA unidireccionales sobre las distancias euclidianas (diseño factorial 1x2, "muestra" como factor fijo, después de 9999 permutaciones irrestrictas de los datos sin procesar).

### *Estudios parasitológicos*

Para cada muestra, se calcularon abundancia media y prevalencia de cada especie de parásito de acuerdo con Bush et al. (1997). A su vez, para cada infracomunidad se calcularon la riqueza específica y los índices de diversidad de Brillouin y de equitatividad de Pielou (*sensu* Bush et al., 1997). Estos parámetros se utilizaron para estudios comparativos entre localidades y para los análisis de similitud a nivel de comunidad componente.

### *Análisis de similitud a nivel infracomunitario*

Previamente a los análisis, los datos de abundancia fueron transformados mediante raíz cuadrada a fin de balancear las diferencias entre cargas parasitarias de diferentes especies. De esta manera, la importancia de las especies muy abundantes es ponderada, permitiendo que las especies menos abundantes influyeran en cierta medida, la similitud entre localidades (Clarke y Gorley, 2006). Todas las comparaciones entre sitios fueron realizadas en base a un subset de especies, compuesto por aquellos parásitos larvales de larga permanencia en el hospedador, restringiendo a aquellos con prevalencia mayor al 10%. Esto se debió a que para estudios de discriminación de stocks de peces, se recomienda el uso de parásitos de larga permanencia, que permiten evitar posibles efectos de variaciones a corto plazo en las cargas parasitarias (Lester y MacKenzie, 2009; Cantatore y Timi, 2015; Braicovich et al., 2016; Soares et al., 2018). En el caso particular de este estudio, también se incluyeron los microsporidios, ya que forman xenomas de larga permanencia dentro de los tejidos, que son fácilmente cuantificables.

Para analizar la similitud a nivel infracomunitario (*sensu* Bush et al., 1997) entre ensambles de parásitos, se calcularon índices de similitud de Bray-Curtis (Magurran, 1988) sobre la abundancia de todos los posibles pares de hospedadores. Con la matriz así lograda se realizó un escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) a fin de evaluar si la similitud entre hospedadores refleja la localidad de procedencia de cada muestra. Para determinar qué especies de parásitos contribuyen más a la discriminación de los grupos, se superpusieron en el gráfico del nMDS vectores que representan correlaciones de Pearson entre cada factor (especie de parásito) y los ejes de nMDS. Solo se plotearon aquellos vectores cuya correlación ( $\rho$ ) fuese mayor a 0.3. La comparación entre localidades se realizó en base a diferencias entre los centroides de las nubes de puntos correspondientes cada localidad, que fueron

visualizadas mediante el procedimiento *bootstrap averaging* (Clarke y Gorley, 2015) basado en remuestreos del set de datos original (75 iteraciones, con reemplazo). A continuación, los valores promedio se visualizaron en un nMDS, utilizando tantas dimensiones como fuera necesario para coincidir estrechamente con la matriz de distancia original (coeficiente de correlación de rho = 0.99), cuantificando dicho ajuste mediante un valor de stress. Tanto para este como para todos los análisis multivariados subsiguientes, se excluyó de la muestra un único ejemplar por no poseer parásitos de larga permanencia (una hembra de **MDP** con una talla de 14.1 cm).

A fin de lograr un examen más exhaustivo, se realizó un Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) (Anderson y Willis, 2003; Anderson et al., 2008). La significancia de las diferencias halladas se determinó mediante un test permutacional *trace* (suma de cuadrados de los autovalores canónicos). Se trabajó seleccionando el número de ejes PCO (m) que maximizara los éxitos al clasificar las muestras en grupos, de modo de evitar una sobreparametrización (*Leave-one-out cross-validation method*, Anderson y Robinson, 2003).

Debido a que ni en los nMDS ni en los CAP se tiene en cuenta la talla del hospedador, las diferencias significativas entre muestras se evaluaron utilizando un test PERMANOVA en el cual se agregó la talla como covariable y 'sitio' y 'sexo' como factores fijos (diseño factorial 2x4). El método permutacional seleccionado fue 9999 permutaciones de los residuos bajo un modelo reducido. Este PERMANOVA fue seguido de un análisis PERMDISP para analizar la homogeneidad de varianzas.

Del mismo modo, se estudió la composición de las comunidades parasitarias, mediante PERMANOVA y PERMDISP pero en este caso, basados en una matriz de similitudes de Jaccard (presencia - ausencia) (Magurran, 1988).

### *Análisis de similitud a nivel de comunidad componente*

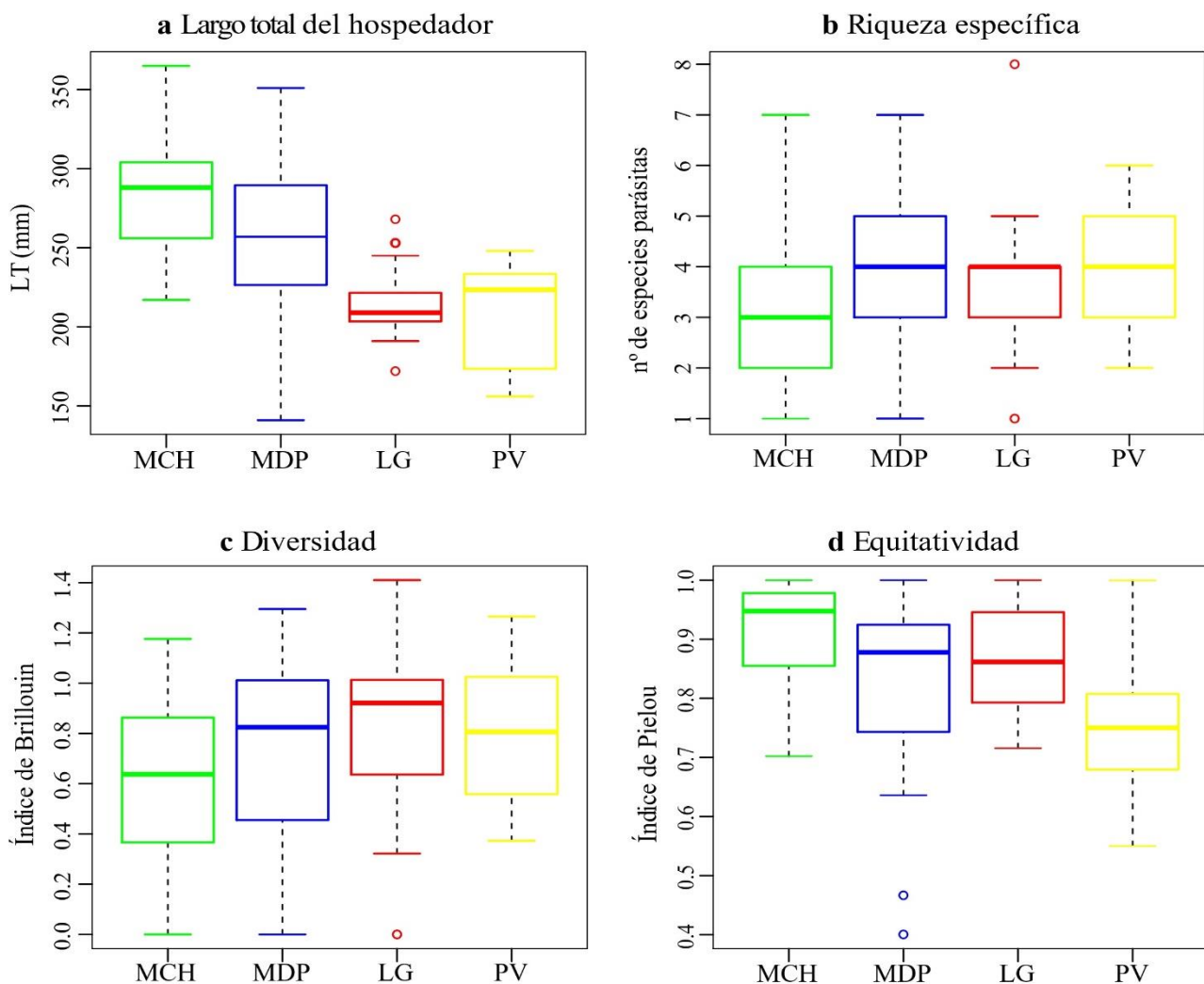
A nivel de comunidad componente, se realizaron nMDSs sobre las matrices de similitud de Bray-Curtis, construidas en base a prevalencia y a la raíz cuadrada de la abundancia media, a fin de revelar posibles patrones geográficos en cuanto a la composición de los ensambles de parásitos. También se aplicó a las comunidades componentes un análisis de conglomerados jerárquico aglomerativo, utilizando

el método '*group-average linking*'. Esto se visualizó superponiendo los niveles de similitud como elipses sobre el plot del nMDS (Clarke y Gorley, 2015).

Todas las medidas de similitud y distancia, así como todos los análisis multivariados se realizaron usando el paquete PERMANOVA+ del software PRIMER (Anderson et al., 2008).

## Resultados

En cuanto al análisis de las muestras de peces en sí, la talla (**LT**) mostró diferencias significativas entre sitios ([Tabla 2.1](#)), excepto entre **PV** y **LG** ([Tabla 2.2](#)) cuyos peces fueron de menor tamaño que en los demás sitios ([Figura 2.2](#)). A su vez, dentro de cada región, el efecto de la talla difirió entre sexos para las muestras de la provincia de Buenos Aires pero no para Río Negro ([Tabla 2.3](#)). Se corroboró la homogeneidad de las dispersiones entre localidades ( $F_{(3,138)} = 2,622$ ;  $P_{perm} = 0,0766$ ).



**Figura 2.2** Box-plots de parámetros comunitarios para los ensambles parasitarios de *Odontesthes argentinensis* en las cuatro localidades estudiadas del Mar Argentino: ● Mar Chiquita (**MCH**), ● Mar del Plata (**MDP**), ◆ Las Grutas (**LG**) y ◆ Punta Villarino (**PV**). **a** Largo total del hospedador, **b** Riqueza específica, **c** Índice de diversidad de Brillouin, **d** Índice de equitatividad de Pielou.

Los *Odontesthes argentinensis* marinos albergaron 23 taxa de parásitos (Tabla 2.4). Se encontró un total de 16299 individuos con representantes de diversos grupos taxonómicos (Fungi, Myxozoa, Digenea, Cestoda, Nematoda, Acanthocephala y Copepoda). La riqueza específica y la equitatividad difirieron significativamente entre sitios, no así la diversidad (Tabla 2.2, Figura 2.2). Los mayores valores de riqueza y diversidad se observaron en **PV** mientras que la equitatividad fue máxima en **MDP**. No se registran tendencias claras entre regiones.

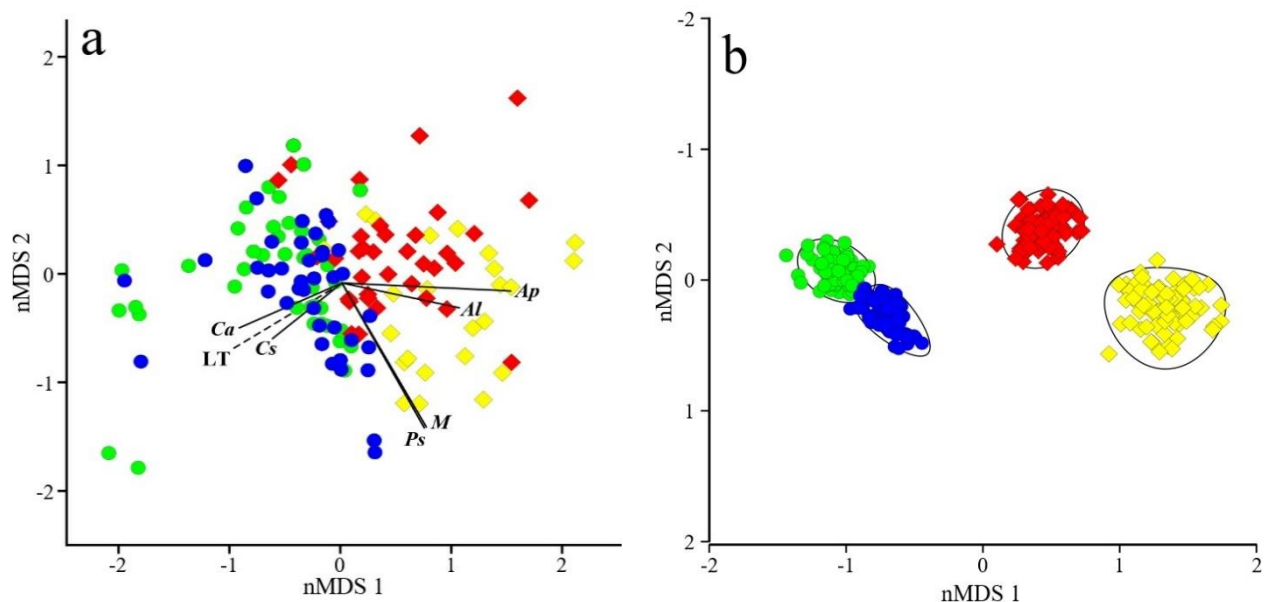
Las cargas parasitarias fueron variables entre especies y entre localidades tanto en términos de prevalencia (Tabla 2.4) como de abundancia (Tabla 2.5). Del total de 23 taxa, 21 estuvieron presentes en Buenos Aires y solo 13 en Patagonia Norte. Los Digeneos fueron el taxón más prevalente y abundante, siendo *Proisorhynchoides* sp. la especie más prevalente en todos los sitios (~90%), seguida por *Ascocotyle patagoniensis* en Patagonia Norte con una prevalencia de 86% y el acantocéfalo *Corynosoma australe* en Buenos Aires con 81% de prevalencia. Todas las demás especies presentaron prevalencias menores a 50%. Las especies más abundantes fueron *A. patagoniensis*, *A. longa*, *Proisorhynchoides* sp. y *Corynosoma australe*, acumulando entre ellas el 98% de la abundancia parasitaria total (Tabla 2.5). De entre las 23 especies totales, 13 fueron halladas con prevalencias mayores al 10% en al menos una muestra y 9 de ellas corresponden a parásitos en estadios larvales de larga permanencia en el hospedador. Este subconjunto de 9 especies fue utilizado en todos los análisis posteriores de la estructura poblacional de *Odontesthes argentinensis*. Adicionalmente y a pesar de no tener una prevalencia de 10% en ningún sitio, se agregó al subconjunto, la especie *Corynosoma cetaceum*, ya que es un parásito de larga permanencia, ampliamente distribuido en el Mar Argentino cuya efectividad como marcador de estructuras poblacionales ya ha sido probada en estudios previos de esta región.

### *Análisis de similitud a nivel de Infracomunidad*

Las gráficas de los nMDS ([Figura 2.3 a](#)) mostraron un claro patrón Norte-Sur, con mayor superposición de las nubes de puntos correspondientes a **MCH** y **MDP**, ubicadas a la izquierda del gráfico, respecto de aquellas correspondientes a **PV** y **LG**, situadas a la derecha del mismo. Este escalamiento mostró un buen ajuste, con un valor de stress de 0.14. Las especies parásitas que más contribuyeron a la distinción de los grupos ( $\rho > 0.3$ ) fueron a la vez aquellas más abundantes (vectores en la [Figura 2.3](#)). *Corynosoma australe* y *Contracaecum* sp. estuvieron fuertemente relacionadas con las muestras de Provincia de Buenos Aires (**MCH** y **MDP**) mientras que *A. (A.) patagoniensis*, *A. (P.) longa*, los Microsporidios y *Prosrhynchoides* sp. contribuyeron más a la diferenciación entre muestras de Río Negro (**PV** y **LG**). Al superponer la talla (**LT**) como variable explicativa ([Figura 2.3 a](#)), resultó evidente que la misma puede ser parcialmente responsable del patrón de distribución a lo largo del primer eje (eje horizontal). Los nMDS basados en *bootstrap-averaging* de los mismos datos, los cuales también tuvieron un valor de stress bajo (0.03), mostraron un patrón de separación entre las muestras aún más claro ([Figura 2.3 b](#)). De hecho, los ensambles de la Provincia de Buenos Aires (círculos verdes y azules) se observan separados a lo largo del primer eje (nMDS1), pero muy próximos entre sí, lo cual demuestra una mayor similitud entre infracomunidades que las muestras rionegrinas (rombos rojos y amarillos), las cuales por el contrario se observan más separadas, reflejando así una menor similitud.

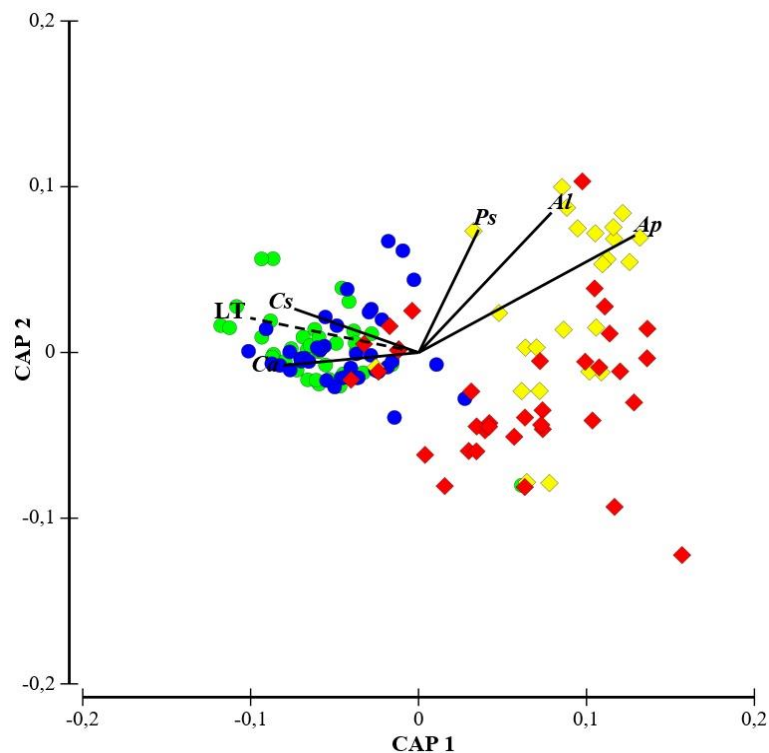
El análisis CAP mostró diferencias significativas entre sitios ( $tr = 0,8451$ ;  $P(\text{perm}) < 0,01$ ; [Figura 2.4](#)). Los 5 ejes seleccionados ( $m=5$ ) explicaron el 94,81% de la variación total de los datos, si bien una baja proporción de los peces fueron correctamente clasificados (55,32%). El primer eje (CAP1) explicó la mayoría de las diferencias entre sitios, mostrando sin embargo cierta superposición dentro de cada región (**MCH-MDP** y **PV-LG**). Los peces de la región de Buenos Aires conformaron un grupo homogéneo hacia la izquierda del gráfico mientras que las muestras de Río Negro se observaron como un grupo más difuso, sobre la derecha del mismo, aunque claramente diferenciable del grupo bonaerense. Dentro de éste, los especímenes de ambas localidades fueron mejor diferenciados por el segundo eje (CAP2). Al superponer en este gráfico los vectores correspondientes a las especies parásitas (aquellas con correlaciones de Pearson  $\rho > 0,3$ ), se observó el mismo grupo de especies explicativas relacionadas a cada

región que en los nMDS, con la diferencia que las especies que corresponden a las muestras del sur se vieron más asociadas a peces provenientes de **PV**. El test de validación cruzada (por asignación de hospedadores individuales a cada uno de los sitios) mostró bajos porcentajes de clasificación correcta, para la mayoría de las muestras. La mayoría de los errores de clasificación se dieron entre sitios dentro de la misma región (**MCH** con **MDP** o **LG** con **PV**). Sin embargo, si se consideran las asignaciones dentro de las regiones, el porcentaje de asignación correcta aumenta considerablemente ([Tabla 2.6](#)). Además, al igual que en los nMDS de la [Figura 2.4](#), la talla fue al menos parcialmente responsable de la discriminación de las muestras en grupos a lo largo del eje CAP1 ([Figura 2.5](#)).



**Figura 2.3** **a** Escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) basado en disimilitudes de Bray-Curtis, calculadas a partir de la raíz cuadrada de la abundancia de parásitos de larga permanencia de *Odontesthes argentinensis*, en las cuatro localidades del Mar Argentino. Los vectores representan las correlaciones de Pearson ( $\rho > 0.3$ ) de: el largo total del hospedador (**LT**) y las abundancias de las especies de parásitos, con de los ejes del nMDS: *Ascocotyle longa* (**Al**), *Ascocotyle patagoniensis* (**Ap**), *Corynosoma australe* (**Ca**), *Contracaecum* sp. (**Cs**), microsporidios (**M**), *Prosorhynchoides* sp. (**Ps**). **b** Escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) de los promedios *bootstrap-averages* (75 iteraciones, con reemplazo) de las infracomunidades de parásitos de *Odontesthes argentinensis* en las cuatro localidades de las costas argentinas, basado en disimilitudes de Bray-Curtis calculadas a partir de la raíz cuadrada de la abundancia de parásitos. ● Mar Chiquita, ● Mar del Plata, ◆ Las Grutas y ◆ Punta Villarino, los símbolos en negro corresponden a los promedios en cada sitio y las elipses representan regiones de 95% de confianza.

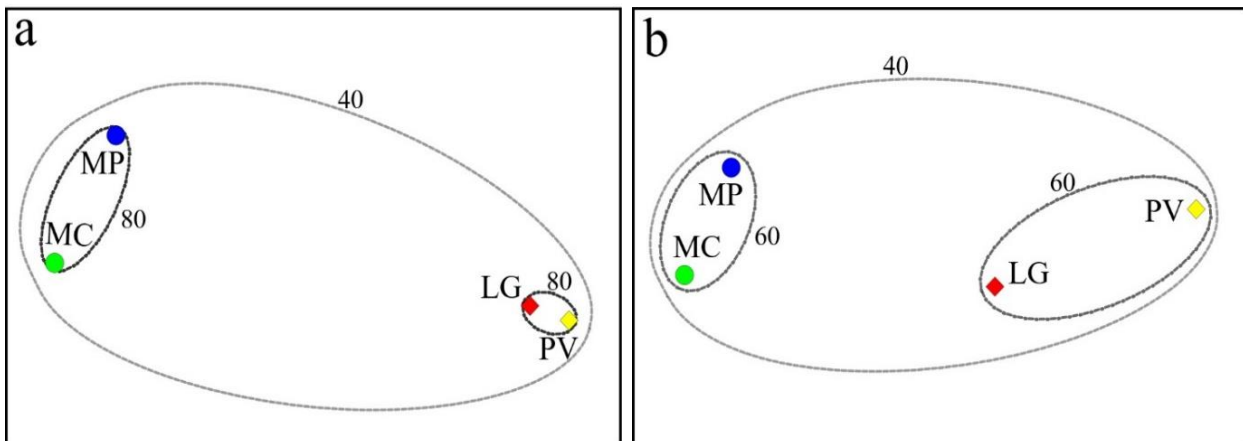
Los PERMANOVA mostraron que existió un efecto significativo de la talla, tanto respecto de la estructura de las infracomunidades (a través de la similitud de Bray-Curtis) como de la composición de las mismas (a través del índice de similitud de Jaccard) para ambos ensambles. Sin embargo, no se hallaron interacciones entre esta variable y la procedencia de las muestras (Tabla 2.7). A su vez, ni la estructura y ni la composición de las comunidades mostraron diferencias significativas entre sexos. Sin embargo, la interacción sexo:talla sí resultó influyente sobre la composición de las mismas. Esto podría estar influido por las diferencias de talla entre machos y hembras halladas para las muestras de la región bonaerense. Por otro lado, a pesar que todas las muestras difieren entre sitios en términos de la estructura de los ensambles, aquellas que pertenecen a una misma región mostraron infracomunidades con composiciones más similares entre sí que respecto de muestras de la región opuesta (Tabla 2.7). No se hallaron diferencias en las dispersiones multivariadas de los ensambles, ni para la estructura infracomunitaria ( $F_{(3; 137)} = 0,7599$ ;  $P_{perm} > 0,01$ ) ni para la composición de los ensambles ( $F_{(3; 137)} = 0,5764$ ;  $P_{perm} > 0,01$ ).



**Figura 2.4** Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) basado en las disimilitudes de Bray-Curtis calculadas en base a la raíz cuadrada de la abundancia de los parásitos de larga permanencia de los parásitos de *Odontesthes argentinensis* en las cuatro localidades estudiadas del Mar Argentino: ● Mar Chiquita, ● Mar del Plata, ◆ Las Grutas y ◆ Punta Villarino. Los vectores representan las correlaciones de Pearson ( $\rho > 0,3$ ) entre el largo total de los hospedadores (LT) y las especies de parásitos respecto de los ejes de CAP: *Ascocotyle longa* (Al), *Ascocotyle patagoniensis* (Ap), *Corynosoma australe* (Ca), *Contraecaecum* sp. (Cs), *Prosorhynchoides* sp. (Ps).

### *Análisis de similitud a nivel de Comunidad Componente*

A través de los nMDS de prevalencia y abundancia media ([Figuras 2.5 a y 2.5 b](#) respectivamente) se observó que los datos correspondientes a las nueve especies seleccionadas como marcadores mostraron el mismo patrón Norte-Sur previamente observado para las infracomunidades. En ambas gráficas se aprecia que los sitios de Buenos Aires resultan más próximos entre sí en el espacio multidimensional, hacia la izquierda del plot y ampliamente distanciados de las muestras de Patagonia Norte. Este agrupamiento se debe a que la similitud es mayor entre muestras pertenecientes a una misma región que entre muestras de regiones diferentes. Las similitudes observadas fueron menores para la abundancia media que para la prevalencia y, en ambos análisis el valor de stress fue cero, por lo que se pudo afirmar que los agrupamientos observados se deben a diferencias reales entre los ensambles y no al azar.



**Figura 2.5** Escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS) basado en similitudes de Bray-Curtis y análisis de Clusters de las comunidades componentes los parásitos de larga permanencia de *Odontesthes argentinensis* en cuatro sitios de las costas del Mar Argentino. A prevalencia; b abundancia media. Resultados del análisis aglomerativo de agrupamiento superpuestos al nMDS como elipses de líneas punteadas, acompañadas de su valor de similitud. Códigos para las localidades: ● Mar Chiquita, ● Mar del Plata, ◆ Las Grutas y ◆ Punta Villarino.

## Discusión

Los *Odontesthes argentinensis* marinos albergan una muy diversa parasitofauna, compuesta de 23 especies, pertenecientes a 7 taxa principales. Muchos de estos parásitos ocurrieron, con elevadas prevalencias, como formas larvales de larga permanencia en el hospedador, lo cual permitió una evaluación confiable de la estructura poblacional del mismo. Además, algunas de las especies determinadas durante este estudio representaron nuevos registros para este hospedador: los digeneos *Austrodiplostomum mordax*, *Proctotrema bartolii*, *Prosorhynchoides* sp. y Cryptogonimidae gen. sp., los acantocéfalos *Corynosoma cetaceum*, y los nematodos *Anisakis* sp. y *Huffmanella moravecii*. Más allá de haber sido registradas para otros *Odontesthes* en la región (Carballo y Navone, 2007; Carballo et al., 2011a, b; Carballo et al., 2012; Ostrowski de Núñez, 2017) estos hallazgos fueron primeros registros para *O. argentinensis*.

Hasta el presente los estudios poblacionales en esta especie se basaban en metodologías tradicionales, tales como la genética, la merística y los enfoques morfométricos (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2001; García et al., 2014; González-Castro et al., 2016; Calvelo et al., 2018; González-Castro et al., 2019). Si bien es una esta metodología comúnmente aplicada a especies de peces que en su mayoría son de interés comercial (Timi, 2007; MacKenzie et al., 2008; Cantatore y Timi, 2015; Poulin y Kamiya, 2015, Canel et al., 2019 a), el uso de ensambles parasitarios como marcadores geográficos, no había sido aún aplicado a *O. argentinensis*. Este hospedador ha sido principalmente estudiado desde una óptica taxonómica y su fauna parasitaria era, hasta el presente, poco conocida (Timi y Etchegoin, 1998; Daniel et al., 2002; Alarcos y Etchegoin, 2010; Hernández-Orts et al., 2019 a). Por estos motivos, el presente trabajo representa el primer análisis cuantitativo y cualitativo de los ensambles parasitarios de *O. argentinensis* y sus rangos de variación geográfica, sentando las bases para futuros estudios que logren abarcar esta especie en toda su amplia distribución.

Desde un óptica zoogeográfica, la plataforma marina argentina puede dividirse en dos Provincias Biogeográficas: la Provincia Argentina y la Provincia Magallánica, con una Zona Ecotonal intermedia que incluye los golfos norpatagónicos, Golfo Nuevo y San Matías (Miloslavich et al., 2011). Esta distinción entre regiones se basa principalmente, entre otras variables oceanográficas, en un gradiente

térmico latitudinal producido por la circulación de aguas subtropicales, subantárticas y costeras, cuya influencia sobre la estructura y composición de los ensambles parasitarios es conocida (Cantatore y Timi, 2015). Estudios ictiológicos en el Golfo San Matías han mostrado que las condiciones oceanográficas son importantes determinantes de la composición de los stocks que habitan el golfo (Volpedo y Cirelli, 2006), influyendo especialmente sobre la retención larval y por consecuencia en la delimitación de los stocks de peces (Di Giacomo et al., 1993; González et al., 2007; Machado-Schiaffino et al., 2011). En este sentido, en lo que respecta a *O. argentinensis*, González-Castro et al. (2019), lograron demarcar tres grupos poblacionales diferentes asociados a estas ecoregiones, utilizando datos genéticos del gen de la COI: los estuariales que habitan la laguna MCH, los ejemplares costeros de Mar del Plata y Mar Chiquita y los especímenes costeros de Bahía San Blas. Los autores encontraron substanciales diferencias genéticas entre estos tres grupos, que permiten inferir un aislamiento poblacional entre los pejerreyes del área bonaerense y aquellos que corresponden a la población de Bahía San Blas. Esta última, podría representar un punto intermedio entre las poblaciones bonaerenses y norpatagónicas estudiadas en el presente capítulo, por encontrarse en las inmediaciones de la Zona Ecotonal previamente mencionada, cuyos difusos límites estarían entre los 43° y 44°S (Miloslavich et al., 2011)

De hecho, numerosos estudios han registrado marcadas diferencias entre las faunas parasitarias de peces que habitan las distintas provincias (Sardella y Timi, 2004; Braicovich y Timi, 2008; Timi et al., 2008, 2010; Timi y Lanfranchi, 2009; Vales et al., 2011; Lanfranchi et al., 2016), de modo que las diferencias aquí reportadas, entre pejerreyes capturados en Buenos Aires y Río Negro, fueron esperables siendo que estos sitios corresponden a la Provincia Argentina y la Zona Ecotonal, respectivamente.

Los resultados aquí expuestos demuestran que, al comparar muestras dentro de una misma región, la composición de los ensambles respeta los esquemas biogeográficos, con sets de especies similares entre localidades de una misma región. Como consecuencia de esto, la estructura de las infracomunidades y las comunidades componentes, presentan similitudes mayores dentro de cada ecoregión que al comparar entre muestras de regiones diferentes. Por ejemplo, de entre las especies seleccionadas como indicadores, *Corynosoma australe* tuvo mayor prevalencia y mayor abundancia en las muestras de Buenos Aires

(Provincia Argentina) que en las de Río Negro (Zona Ecotonal), siguiendo el mismo patrón zoogeográfico que en otros hospedadores (Sardella y Timi, 2004; Braicovich y Timi, 2008; Timi et al., 2010).

Además de estas diferencias a nivel zoogeográfico, las características oceanográficas diferenciales entre estas regiones son probablemente responsables por una importante proporción de la variabilidad observada. Por ejemplo, las especies de parásitos más prevalentes y abundantes, representadas por las metacercarias de trematodes, presentaron elevadas cargas en la zona más interna del golfo San Matías, donde sus ciclos de vida con estadios larvales de vida libre se ven favorecidos por la dinámica cerrada que caracteriza la Bahía de San Antonio (Mazio y Vara, 1983), en contraste con las costas abiertas y turbulentas de la Provincia de Buenos Aires.

Finalmente, todas las muestras difirieron entre sí en la estructura de sus infracomunidades, revelando de este modo que las heterogeneidades entre hábitats (incluso entre los sitios más próximos) son suficientemente fuertes como para afectar la estructura de los ensambles parasitarios. Esto a su vez se observó en la variabilidad de la prevalencia y la abundancia entre muestras, para la mayoría de las especies. De hecho, las muestras de ambas localidades de la Provincia de Buenos Aires se ven afectadas por diferentes factores estresores que pueden impactar negativamente a los parásitos. En el sitio de estudio MP existe un importante impacto antrópico dada su proximidad con el puerto de la ciudad, mientras que MCH se encuentra muy próximo a la boca de la Laguna Costera Mar Chiquita, por lo que recibe descargas regulares de agua dulce causantes de fluctuaciones periódicas en la salinidad y consecuentemente de stress osmótico. A pesar de estar más distantes uno del otro que los sitios de estudio en el golfo San Matías, los sitios de muestreo bonaerenses presentan un mismo tipo de fondo y el efecto de las mareas es muy similar en ambas localidades, albergando probablemente comunidades de organismos de vida libre muy similares, muchos de los cuales están involucrados en los ciclos de vida de los parásitos. Esto podría explicar las similitudes estructurales y la misma composición encontradas entre ambas comunidades parasitarias. Por el contrario, los sitios de muestreo en San Matías, incluso a pesar de ser mucho más próximos entre sí que los de Buenos Aires, presentan fondos marinos y por ende comunidades bentónicas, bastante diferentes (Piola y Scasso, 1988; Morsan, 2009; Doldan, 2013; Oehrens Kissner, 2016). En base a esto, es razonable

que la estructura de las comunidades parasitarias observadas muestre mayores diferencias en entre sí que las de Buenos Aires.

Aún si los ambientes marinos son considerados como continuos, ciertos atributos del sistema parásito-hospedador, tales como una reducida vagilidad del hospedador, una movilidad limitada de los estadios infectivos del parásito y las masas de agua con bajas tasas de recambio; influyen los patrones de reclutamiento (tanto del parásito como de su hospedador) tendiendo a promover una estructuración en la población (Kuris y Lafferty, 1992). Si estas condiciones son relativamente cerradas dentro de la escala de estudio, entonces los patrones locales a esa escala deberían ser discernibles mediante el uso de parásitos marcadores. Los *Odontesthes argentinensis* marinos, en su ambiente de origen y su comunidad de parásitos asociada, han demostrado ser adecuados para este tipo de análisis de stock a pequeña escala. La variación observada en los ensambles de parásitos reflejó estrechamente la fuerte estructuración de las poblaciones del hospedador, concordando con los hallazgos previos que describían comportamientos de homing y fidelidad por el sitio reproductivo (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2000, 2001; González-Castro et al., 2016; González-Castro et al., 2019).

El valor de este sistema hospedador-parásito, como indicador de una estructura poblacional a escala tan fina, se ve fortalecido por la identidad de las especies parásitas implicadas y sus hospedadores intermediarios o previos. En especial, dos características de la fauna parasitaria aquí relevada son determinantes del patrón observado. En primer lugar, las nueve especies utilizadas como marcadores se caracterizan por poseer estadios larvales de vida libre con capacidades de dispersión muy limitadas, y la mayoría de sus hospedadores intermediarios previos son especies sésiles o con vagilidad muy reducida (Scholz, 1999; Aznar et al., 2006; Alda et al., 2010; Simões et al., 2010; Hernández-Orts et al., 2012 a y b, 2019; Merlo et al., 2014; Muñoz et al., 2015). Esto permite que se generen reservorios de larvas de parásitos restringidos a cada localidad. En segundo lugar, las condiciones oceanográficas particulares de cada sitio juegan un rol importante en la determinación de ambientes acotados, más allá de lo “abierto” del ambiente marino como hábitat. A su vez, los frentes termohalinos, la turbidez del agua y las corrientes circulares, entre otras características hidrológicas (Piola y Scasso, 1988) delimitan ambientes relativamente cerrados que propician la fragmentación de la estructura poblacional. Este fenómeno es de

particular importancia en el Golfo San Matías y en la Bahía de San Antonio, donde sitios muy próximos entre sí presentan condiciones marítimas muy contrastantes, que en última instancia afectarán la distribución tanto de *Odontesthes argentinensis* como de sus parásitos.

La estructura poblacional en peces es generalmente estudiada utilizando marcadores genéticos neutrales (i.e. polimorfismo de microsatélites) para identificar poblaciones o subpoblaciones discretas y evaluar estructuras poblacionales finamente fragmentadas dentro de muchas especies (Wirgin y Waldman, 2005). Muchos de estos estudios han demostrado que las estimaciones de tamaño poblacional efectivo en poblaciones de peces suelen ser de 2 a 6 órdenes de magnitud menores que los tamaños censales, lo cual sugiere dinámicas de reclutamiento más complejas en las especies marinas de lo que previamente se consideraba (Hauser y Carvalho, 2008). Esto implica que poblaciones adaptadas a condiciones locales, tal y como es el caso de *O. argentinensis*, es poco probable que sean reemplazadas mediante inmigración, una consideración crucial a la hora de proyectar pesquerías de manejo sustentables (Hauser y Carvalho, 2008), pero sobretodo un dato remarcable si se consideran posibles eventos de colonización de nuevos ambientes, como se propone para los pejerreyes de Mar Chiquita. A pesar de que el uso de marcadores genéticos es una fuerte base para revelar las estructuras poblacionales, muchos estudios a menudo carecen de datos ecológicos que corroboren los hallazgos genéticos (Graham et al., 2016). Sin embargo, la inclusión de los parásitos como indicadores, como una herramienta complementaria en este tipo de evaluaciones, ha contribuido a elucidar patrones de conectividad y estructuras poblacionales a muy fina escala (Taillebois et al., 2017), demostrando que más allá de su valor como indicadores de las poblaciones de sus hospedadores a gran escala, los parásitos pueden proveer información muy relevante para aquellos recursos que requieran de una evaluación de stocks o poblaciones en escalas muy finas. Consecuentemente, los resultados aquí obtenidos sientan una base sólida sobre la cual hipotetizar un panorama ecológico-poblacional muy similar en los ambientes ampliamente contrastantes con el ambiente marino originario de *O. argentinensis*, que presenta el sistema de Laguna Costera Mar Chiquita y que son el foco de estudio de esta tesis.

A partir de la información estudiada para la confección de este Capítulo se elaboró un manuscrito que fue publicado durante 2019, en la revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (Levy et al., 2019).

**Tablas****Tabla 2.1** Ubicación y composición de las muestras de *Odontesthes argentinensis* en cuatro localidades de las costas argentinas, ordenadas según latitud creciente.

<b>Localidad</b>	<b>Coordenadas del Sitio de Captura</b>	<b>Fecha de Captura</b>	<b>N</b>	<b>Largo total <math>\pm</math> desvío std. (rango) (cm)</b>
<b>Mar Chiquita (MCH)</b>	37°45'13" S; 57°23'06" O	Abril-Junio 2017	42	28,3 $\pm$ 3,6 (21,7–36,5)
<b>Mar del Plata (MDP)</b>	38°02'19" S; 57°31'04" O	Marzo-Junio 2017	40	25,7 $\pm$ 4,3 (14,1–35,1)
<b>Punta Villarino (PV)</b>	40°48'00" S; 64°54'00" O	22 de Febrero 2018	24	20,8 $\pm$ 3,3 (15,6–24,8)
<b>Las Grutas (LG)</b>	40°48'44" S; 65°05'00" O	03 de Marzo 2018	36	21,4 $\pm$ 1,8 (17,2–26,8)

**Tabla 2.2** PERMANOVA, resultados de las comparaciones univariadas entre localidades de captura, para el largo total de *Odontesthes argentinensis*, la riqueza específica, el índice de diversidad de Brillouin y el índice de equitatividad de Pielou, en cuatro localidades del Mar Argentino. Valores p (*Pperm*) obtenidos luego de 9999 permutaciones irrestrictas de los datos crudos. Valores *t* de las comparaciones pareadas en negrita cuando *Pperm* < 0,01. *g.l.*: grados de libertad; *s.c.*: suma de cuadrados; *c.m.*: cuadrados medios.

Variable respuesta	Fuente de variación	<i>g.l.</i>	<i>s.c.</i>	<i>c.m.</i>	Pseudo-F	<i>Pperm</i>	valor t de las comparaciones pareadas					
							MCH - MDP	MCH - PV	MCH - LG	MDP - PV	MDP - LG	PV - LG
<b>Largo total (LT)</b>	<b>Sitio</b>	3	143680	47893	33,417	< 0,01	<b>2,972</b>	<b>8,390</b>	<b>8,956</b>	<b>4,703</b>	<b>5,127</b>	0,073
	<b>Residuos</b>	138	197780	1433,2								
	<b>Total</b>	141	341460									
<b>Riqueza específica</b>	<b>LT</b>	1	1,096	1,096	0,505	0,478						
	<b>Sitio</b>	3	29,406	9,802	4,523	< 0,01	2,565	<b>3,726</b>	2,321	1,469	0,477	0,972
	<b>LT x Sitio</b>	3	2,588	0,863	0,398	0,761						
	<b>Residuos</b>	134	290,400	2,167								
	<b>Total</b>	141	323,490									
<b>Diversidad (Índice de Brillouin)</b>	<b>LT</b>	1	0,025	0,025	0,344	0,555						
	<b>Sitio</b>	3	0,444	0,148	2,018	0,113						
	<b>LT x Sitio</b>	3	0,252	0,084	1,148	0,332						
	<b>Residuos</b>	134	9,825	0,073								
	<b>Total</b>	141	10,547									
<b>Equitatividad (Índice de Pielou)</b>	<b>LT</b>	1	0,087	0,087	3,178	0,075						
	<b>Sitio</b>	3	0,714	0,238	8,703	< 0,01	<b>3,100</b>	<b>4,976</b>	<b>3,043</b>	2,585	0,112	<b>2,88</b>
	<b>LT x Sitio</b>	3	0,094	0,031	1,144	0,338						
	<b>Residuos</b>	133	3,638	0,027								
	<b>Total</b>	140	4,533									

**Tabla 2.3** PERMANOVA, resultados de las comparaciones univariadas del largo total entre sexos para los *Odontesthes argentinensis* en cada una de las cuatro localidades del Mar Argentino. Valores p (*Pperm*) obtenidos luego de 9999 permutaciones irrestrictas de los datos crudos. *g.l.*: grados de libertad; *s.c.*: suma de cuadrados; *c.m.*: cuadrados medios.

Localidad	Fuente de variación	g.l.	s.c.	c.m.	Pseudo-F	Pperm
MCH	Sexo	1	14629	14629	15,91	< 0,01
	Residuos	37	34021	919,49		
	Total	38	48650			
MDP	Sexo	1	11318	11318	73226	< 0,01
	Residuos	36	55645	1545,7		
	Total	37	66963			
PV	Sexo	1	34321	34321	0,0324	0,868
	Residuos	19	20123	1059,1		
	Total	20	20157			
LG	Sexo	1	15364	15364	0,0042	0,9507
	Residuos	30	10844	361,47		
	Total	31	10846			

**Tabla 2.4** Prevalencia, sitio de infección y estadio de desarrollo de los parásitos de *Odontesthes argentinensis* en cuatro localidades de Mar Argentino. \* indica aquellas especies de larga permanencia en el hospedador, seleccionadas para los análisis comparativos y a nivel de comunidad componente.

Parásito	Sitio de Infección	Estadio del Parásito	Localidad			
			MCH	MDP	PV	LG
<b>Fungi</b>						
Microsporea fam. gen. sp.*	branquias-aletas	xenoma	4,76	12,50	–	–
<b>Myxozoa</b>						
<i>Ceratomyxa</i> sp.	vesícula biliar	myxospora	4,76	2,50	–	–
<b>Digenea</b>						
<i>Aponurus laguncula</i>	estómago	adulto	14,29	15,00	–	–
<i>Ascocotyle patagoniensis</i> *	corazón	metacercaria	4,76	7,50	91,67	80,56
<i>Ascocotyle longa</i> *	branquias	metacercaria	–	–	54,17	47,22
<i>Ascocotyle diminuta</i>	branquias	metacercaria	–	2,50	–	–
<i>Austrodiplostomum mordax</i>	cerebro	metacercaria	–	2,50	–	–
Cryptogonimidae gen. sp.	aletas	metacercaria	–	2,50	–	–
<i>Proctotrema bartolii</i>	intestino	adulto	–	–	–	2,78
<i>Prosorhynchoides</i> sp.*	branquias-aletas	metacercaria	80,95	92,50	95,83	94,44
<b>Cestoda</b>						
<i>Callitetrarhynchus</i> sp.	cavidad corporal	plerocercario	2,38	–	–	–
<i>Scolex polymorphus</i>	contenido intestinal	plerocercario	2,38	2,50	–	–
<b>Acanthocephala</b>						
<i>Andracantha</i> sp.	cavidad corporal	cistacanta	–	10,00	8,33	11,11
<i>Corynosoma australe</i> *	cavidad corporal	cistacanta	78,57	82,50	45,83	63,89
<i>Corynosoma cetaceum</i> *	cavidad corporal	cistacanta	–	5,00	4,17	5,56
<b>Nematoda</b>						
Cystidicolidae gen. sp.*	intestino	larva III	4,76	–	16,67	8,33
<i>Anisakis</i> sp.*	pared del intestino	larva III	–	7,50	–	–
<i>Contracaecum</i> sp.*	cavidad corporal	larva III	47,62	42,50	12,50	8,33
<i>Cucullanus marplatensis</i>	contenido intestinal	adulto	14,29	22,50	12,50	11,11
<i>Huffmanella moravecii</i>	supf. corporal-branquias	adulto	4,76	20,00	4,17	11,11
<b>Copepoda</b>						
<i>Bomolochus globiceps</i>	branquias	adulto	16,67	30,00	50,00	30,56
<i>Caligus rogercresseyi</i>	superficie corporal	adulto	14,29	27,50	8,33	–
<i>Ergasilus</i> sp.	branquias	adulto	2,38	–	–	–

**Tabla 2.5** Abundancia media, seguida por el rango de individuos entre paréntesis, de los parásitos de *Odontesthes argentinensis* en las cuatro localidades del Mar Argentino estudiadas.

Parásito	Localidad			
	MCH	MDP	PV	LG
<b>Fungi</b>				
Microsporea fam. gen. sp.	0,05 (0–13)	0,30 (0–4)	—	—
<b>Myxozoa</b>				
<i>Ceratomyxa</i> sp.	presente	presente	—	—
<b>Digenea</b>				
<i>Aponurus laguncula</i>	0,29 (0–4)	0,20 (0–2)	—	—
<i>Ascocotyle patagoniensis</i>	0,17 (0–5)	0,55 (0–17)	165,21 (0 – 7 19)	34,89 (0–192)
<i>Ascocotyle longa</i>	—	—	113,33 (0–1534)	28,86 (0–763)
<i>Ascocotyle diminuta</i>	—	0,03 (0–1)	—	—
<i>Austrodiplostomum mordax</i>	—	0,03 (0–1)	—	—
Cryptogonimidae gen. sp.	—	0,05 (0–2)	—	—
<i>Proctotrema bartolii</i>	—	—	—	0,03 (0–1)
<i>Prosorhynchoides</i> sp.	15,67 (0–119)	62,38 (0–880)	94,58 (0–542)	22,28 (0–205)
<b>Cestoda</b>				
<i>Callitetrarhynchus</i> sp.	0,02 (0–1)	—	—	—
Scolex polymorphus	0,05 (0–2)	0,03 (0–1)	—	—
<b>Acanthocephala</b>				
<i>Andracantha</i> sp.	—	0,10 (0–1)	0,08 (0–1)	0,198 (0–4)
<i>Corynosoma australe</i>	6,33 (0–21)	9,15 (0–49)	0,92 (0–5)	1,75 (0–13)
<i>Corynosoma cetaceum</i>	—	0,25 (0–9)	0,04 (0–1)	0,08 (0–2)
<b>Nematoda</b>				
Cystidicolidae gen. sp.	0,05 (0–1)	—	0,42 (0–5)	0,08 (0–1)
<i>Anisakis</i> sp.	—	0,15 (0–3)	—	—
<i>Contracaecum</i> sp.	1,26 (0–6)	0,75 (0–5)	0,13 (0–1)	0,08 (0–1)
<i>Cucullanus marplatensis</i>	0,33 (0–6)	0,40 (0–5)	0,13 (0–1)	0,14 (0–2)
<i>Huffmanella moravecii</i>	0,10 (0–3)	0,38 (0–6)	0,04 (0–1)	0,11 (0–1)
<b>Copepoda</b>				
<i>Bomolochus globiceps</i>	0,31 (0–3)	0,48 (0–4)	0,79 (0–4)	0,33 (0–2)
<i>Caligus rogercresseyi</i>	0,19 (0–3)	0,65 (0–8)	0,21 (0–3)	—
<i>Ergasilus</i> sp.	0,02 (0–1)	—	—	—

**Tabla 2.6** Resultados de la validación cruzada para el Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP), por asignación de los peces a una de las cuatro localidades (método *leave-one-out cross-validation*). Las filas representan la pertenencia a cada grupo, incluyendo porcentaje de peces correctamente asignados a su sitio y región de origen.

Grupo original	MCH	MDP	PV	LG	Total	% correctos	
						misma localidad	misma región
<b>MCH</b>	23	18	0	1	42	54,8	97,6
<b>MDP</b>	14	24	0	1	39	61,5	97,4
<b>PV</b>	0	1	15	8	24	62,5	95,8
<b>LG</b>	0	9	11	16	36	44,4	75

**Tabla 2.7** PERMANOVA, resultados de las comparaciones de la estructura (índice de similitud de Bray-Curtis) y la composición (índice de similitud de Jaccard) de las infracomunidades de parásitos de larga permanencia de *Odontesthes argentinensis* en cuatro localidades de las costas del Mar Argentino. Valores  $p$  ( $Pperm$ ) obtenidos luego de 9999 permutaciones. Valores  $t$  de las comparaciones pareadas: en negrita cuando  $Pperm < 0,01$ . LT: largo total del hospedador.  $g.l.$ : grados de libertad;  $s.c.$ : suma de cuadrados;  $c.m.$ : cuadrados medios.

Variable respuesta (índice de similitud)	Fuente de variación	$g. l.$	$s. c.$	$c. m.$	Pseudo -F	$Pperm$	valor $t$ de las comparaciones pareadas					
							MCH - MDP	MCH- PV	MCH- LG	MDP-PV	MDP- LG	PV-LG
<b>Estructura de los ensambles (Bray-Curtis)</b>	LT	1	29278	29278	23,816	< 0,01						
	Sexo	2	3303,6	1651,8	1,343	0,210						
	Sitio	3	48282	16094	13,091	<0,01	<b>2,143</b>	<b>4,983</b>	<b>3,579</b>	<b>4,484</b>	<b>3,057</b>	<b>3,203</b>
	LT x Sexo	2	4408,7	2204,3	1,793	0,079						
	LT x Sitio	3	5432,2	1810,7	1,473	0,129						
	Sexo x Sitio	6	9569,9	1595	1,297	0,167						
	LT x Sexo x Sitio	6	4495	479,2	0,609	0,915						
	Residuos	117	1,44 e5	1229,5								
	Total	140	2,49 e5									
<b>Composición de los ensambles (Jaccard)</b>	LT	1	27586	27586	27,005	< 0,01						
	Sexo	2	2540,4	1270,2	1,244	0,271						
	Sitio	3	26680	8893,5	8,706	< 0,01	1,078	<b>3,282</b>	<b>2,776</b>	<b>4,302</b>	<b>3,744</b>	0,910
	LT x Sexo	2	7523,1	3761,6	2,931	< 0,01						
	LT x Sitio	3	1646,6	548,9	0,537	0,864						
	Sexo x Sitio	6	5135	855,8	0,838	0,648						
	LT x Sexo x Sitio	6	5711	951,8	0,932	0,527						
	Residuos	117	1,19 e5	1021,5								
	Total	140	1,95 e5									

❧ Ensamblajes de parásitos como indicadores de un proceso de especiación de *Odontesthes argentinensis* en la Laguna Costera Mar Chiquita ❧

---

## Capítulo III

## Ensamblajes de parásitos como indicadores de un proceso de especiación de *Odontesthes argentinensis* en la Laguna Costera Mar Chiquita

---

### Introducción

Durante muchos años, *Odontesthes argentinensis* fue considerada una especie marina capaz de utilizar los estuarios como áreas de cría o de alimentación de modo transitorio (González-Castro et al., 2009; Cousseau et al., 2011; Cousseau y Perrota, 2013). En MCH, a partir de pejerreyes obtenidos en capturas realizadas para evaluar patrones de distribución espacial y temporal de las especies que utilizan MCH, González-Castro et al. (2009) clasificaron a *O. argentinensis*, como una especie marina estuario-dependiente, basándose en datos de composición y abundancia relativa. En dicho trabajo, los autores pudieron registrar hembras en puesta y en desove en la zona interna MCH (*i.e.*: más alejadas del mar) entre Junio y Noviembre, confirmando así eventos reproductivos de estos pejerreyes dentro de la laguna. Asimismo, registraron juveniles de distintas tallas, sugiriendo la posibilidad que esta especie cumpla la totalidad de su ciclo de vida en dicha laguna (González-Castro et al., 2009).

Diversos Atheriniformes, derivados de un linaje marino ancestral, han realizado transiciones entre el medio marino y hábitats de agua dulce (Heras y Roldán, 2011; Bloom et al., 2013; Campanella et al., 2015; Hughes et al., 2020), mostrando así una gran capacidad para la colonización de ambientes y la especiación (Bamber y Henderson, 1988; García et al., 2014; Calvelo et al., 2018). Entre ellos, el género *Odontesthes* es ampliamente reconocido por su intrincada taxonomía, la cual según algunos autores sería el resultado de procesos de especiación promiscua en su pasado más próximo (Bemvenuti, 2006; García et al., 2014). Más recientemente, Hughes et al. (2020) demostraron que los *Odontesthes* sudamericanos se diversificaron originalmente en el Pacífico, colonizando luego las costas del Atlántico Sudoccidental en tres eventos independientes de transición del mar al agua dulce. En especial, los *Odontesthes* de las costas de Argentina, Brasil y Uruguay se han visto sometidos a repetidas incursiones del nivel del mar hacia el continente, con sus consecuentes regresiones, lo cual ha fragmentado reiteradas veces sus poblaciones (Heras y Roldán, 2011; Bloom et al., 2013; Campanella et al., 2015). Estos

cambios, promovieron rápidas divergencias adaptativas y aislamientos reproductivos de los pejerreyes que explotaban estos hábitats, a tal punto que algunos autores proponen comprender a las poblaciones estuariales actuales como especies ecológicas incipientes (Beheregaray et al., 2002; Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2001; González-Castro et al., 2016, 2019). En particular, se sabe que las poblaciones marinas de *O. argentinensis*, a lo largo de toda su distribución en el Océano Atlántico Sudoccidental, difieren de manera significativa, tanto genotípica como fenotípicamente, de sus conespecíficos estuariales y de agua dulce (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2001; González-Castro et al., 2016, 2019). Estas afirmaciones han recibido un fuerte respaldo a través de evidencias de muy diversas fuentes de información, tales como alozimas, biología reproductiva, microsátélites, el gen mitocondrial COI, la región control del ADN mitocondrial, landmarks morfológicos, etc. (Beheregaray y Levy, 2000; González-Castro et al., 2009; Heras y Roldán, 2011; González-Castro et al., 2016, 2019; Calvelo et al., 2018; Hughes et al., 2017, 2020). Es más, estudios recientes, basados en taxonomía integrativa, ecología reproductiva y filogenias moleculares han demostrado diferencias en variables merísticas, morfo-geométricas y reproductivas entre las poblaciones marinas y estuariales de *O. argentinensis*, las cuales son suficientemente amplias como para hipotetizar un proceso de especiación en curso, con cierta seguridad (González-Castro et al., 2009, 2016, 2019; Hughes et al., 2017). Entre los pejerreyes que habitan MCH o están relacionados a ella, se han observado sustanciales diferencias genéticas y morfogeométricas, entre la población marina y la estuarial, aun pese a la ausencia de barreras geográficas que las aíslen (González-Castro et al., 2016, 2019). En estos estudios, González-Castro et al. (2019), demarcaron la existencia de tres grupos poblacionales diferentes entre los *O. argentinensis* de tres localidades, utilizando datos moleculares del gen de la COI: los especímenes de la MCH, los ejemplares costeros de Mar del Plata/Mar Chiquita y los especímenes costeros de Bahía San Blas. Los autores encontraron que los pejerreyes de MCH exhiben un haplotipo altamente abundante y casi único (Hp10), que remarcó sus diferencias respecto de las otras poblaciones analizadas.

Las evidencias parecen indicar que, en un hábitat altamente variable y complejo como es MCH, *O. argentinensis* mantiene una población estable dentro de la laguna. A su vez, se ha demostrado que esta población está reproductivamente aislada de sus conespecíficos marinos (*O.arg MAR*) (González-Castro et al., 2009; González-Castro et al., 2016) y que habita tanto la región más interna de la laguna (más alejada del mar y de baja salinidad) como sus tributarios de agua dulce. Asimismo, González-Castro et al. (2019) señalaron que los especímenes de MCH deberían considerarse como candidatos adecuados para estudiar este posible evento de especiación desde el mar hacia el agua dulce. Sin embargo, todavía existen evidencias que apuntan a un complejo panorama de flujos génicos entre las poblaciones de hábitats marinos y dulceacuícolas o estuariales de esta especie (Hughes et al., 2020). A raíz de esto y pese al aislamiento reproductivo observado, la duda persiste en cuanto a la existencia de posibles incursiones de miembros de la población marina hacia MCH y/o viceversa, y de ser así, en qué grado esto ocurre. Por tales motivos, es necesario contar con estudios complementarios e integrales para validar dichas hipótesis y mejorar la comprensión respecto del uso que hace *O. argentinensis* del sistema MCH y su relación con las poblaciones marinas, a fin de comprender la dinámica de esta especie en ambos ambientes.

El estudio de las comunidades parasitarias ha demostrado ser una herramienta certera para la evaluación de stocks de peces o sus poblaciones, así como también para el análisis de diversos rasgos biológicos de estos hospedadores (MacKenzie y Abaunza, 2005; Timi y MacKenzie, 2015). En este sentido, como se demostró en el Capítulo II, las comunidades parasitarias de *O. argentinensis* han revelado la fuerte estructuración de las poblaciones de esta especie en las costas argentinas, con significativas diferencias en la composición de las comunidades, las cuales reflejaron las condiciones ambientales locales a una muy fina escala espacial (Levy et al., 2019). Este trabajo también permitió inferir, desde una óptica ecológica, importantes patrones comportamentales, tales como el marcado comportamiento de homing y la fidelidad por el sitio reproductivo que presenta esta especie, confirmando hallazgos previos desde la genética de poblaciones (Beheregaray y Sunnucks, 2001). Dentro de este panorama, las disimilitudes

registradas entre poblaciones del hospedador, que en algunos casos solo distan 10-15 km una de otra, sugieren que en un paisaje ecológico aún más dispar, como es el caso de MCH, la estructura y la composición de los ensambles de parásitos deberían ser marcadamente diferentes.

En base a lo expuesto, el objetivo del presente capítulo es doble, en primer lugar se plantea utilizar la estructura y composición de los ensambles parasitarios de *O. argentinensis* como indicadores del grado de aislamiento entre poblaciones marinas y estuariales o, alternativamente, de la existencia de movimientos de individuos entre ambientes. En segundo lugar, evaluar si las comunidades de parásitos de *O. argentinensis* logran reflejar un uso diferencial de la laguna y sus tributarios de agua dulce por esta especie, que puedan dar indicios de un posible proceso de colonización de cursos de agua y ambientes estrictamente dulceacuícolas, por parte de la población estuarial de MCH.

### **Objetivos**

El presente capítulo responde parcialmente a los objetivos 2 y 3 de la tesis:

2) *“Establecer la variabilidad espacial en la estructura y composición de las comunidades parasitarias de pejerreyes presentes en la laguna costera Mar Chiquita y en ambientes dulceacuícolas y marinos adyacentes”*

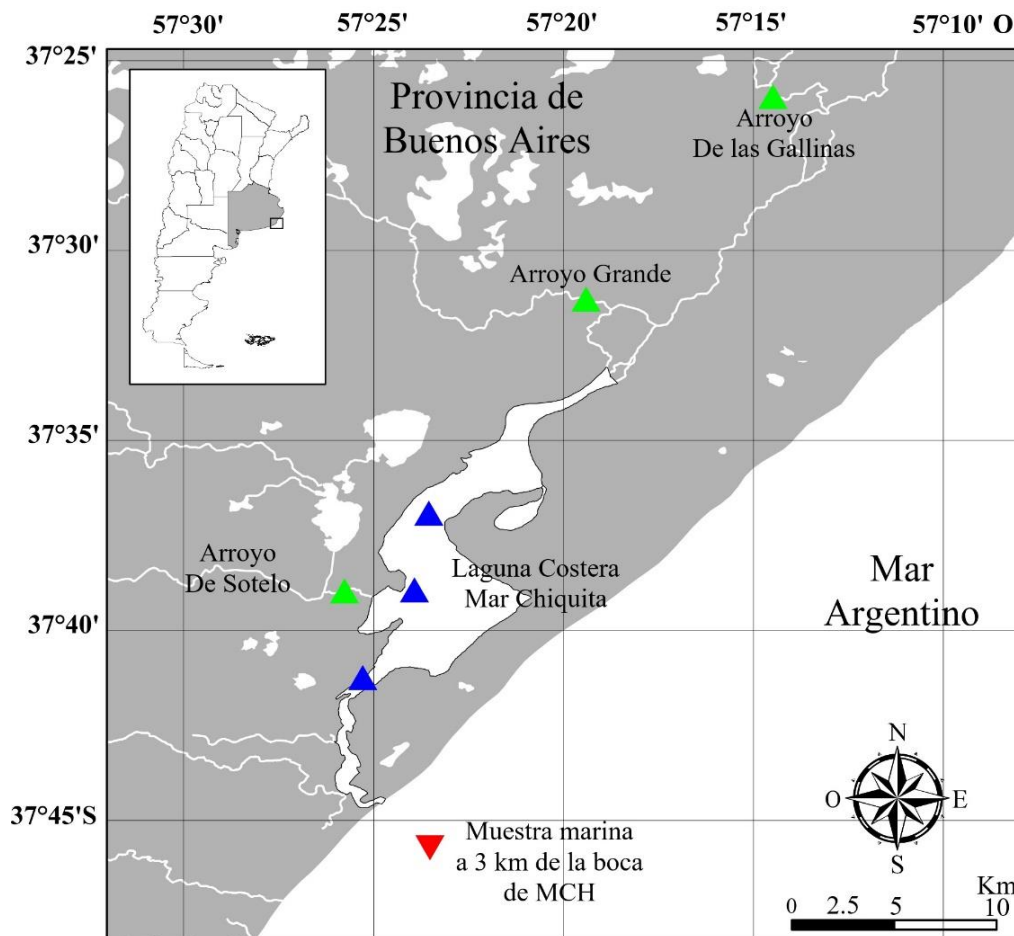
3) *“Evaluar la potencialidad de los parásitos para discriminar las poblaciones de pejerreyes presentes a lo largo del gradiente ambiental característico de la laguna Mar Chiquita y del litoral marino adyacente”*

En este capítulo se focaliza en el estudio de los ensambles parasitarios propios del sistema MCH (a lo largo de su gradiente salino característico y en las costas próximas a la boca de la laguna), sobre la base de la capacidad de estos ensambles para revelar la estructura poblacional de *O. argentinensis* en escalas espaciales muy reducidas y en ausencia de barreras geográficas, demostrada en el Capítulo II.

## Materiales y Métodos

### Sitios de Muestreo

Los peces seleccionados para este estudio fueron colectados en tres ambientes diferentes dentro del sistema de MCH ([Figura 3.1](#)): arroyos de agua dulce, el cuerpo principal de la laguna Mar Chiquita y el mar adyacente a la boca de la laguna. Los arroyos muestreados: Arroyo Grande, Arroyo De Las Gallinas y Arroyo De Sotelo, son tributarios de la laguna ubicados desde el centro de la misma hacia el norte (alejándose de la boca). Son arroyos Pampeanos típicos, meandrosos y de corrientes lentas (Feijóo y Lombardo, 2007). Los 25 peces colectados en estos arroyos fueron agrupados en una única muestra. Del mismo modo, los 37 peces capturados en distintos puntos del cuerpo lagunar fueron también agrupados. Además, en los análisis se incluyeron los datos de 42 pejerreyes de la población marina de las costas de MCH, utilizada en el Capítulo II.



**Figura 3.1** Mapa del área de estudio, mostrando los sitios de muestreo dentro del Sistema de la Laguna Costera Mar Chiquita, Buenos Aires, Argentina, representados por hábitat: ▲ Arroyos, ▲ Laguna, ▼ Mar.

### *Análisis de los hospedadores*

Para comparar los peces entre ambientes se consideró el largo total (**LT**) y se realizó un análisis permutacional de la varianza de una vía (PERMANOVA, Anderson et al., 2008), utilizando un diseño factorial 1x3 sobre una matriz de distancias euclidianas, usando ‘ambiente’ como factor y 9999 permutaciones irrestrictas de los datos crudos. Además, se realizó un test de homogeneidad de dispersiones PERMDISP (Anderson et al., 2008), comparando entre ambientes, en busca de diferencias en las dispersiones respecto del centroide, utilizando 9999 permutaciones.

### *Estudios parasitológicos*

Para cada muestra, se calcularon abundancia media y prevalencia de cada especie de parásito de acuerdo con Bush et al. (1997). A su vez, para cada infracomunidad se calcularon la riqueza específica y los índices de diversidad de Brillouin y de equitatividad de Pielou (sensu Bush et al., 1997).

### *Análisis de los datos merísticos*

Se seleccionaron 30 ejemplares de MCH (*O. arg* MCH) y 30 ejemplares de la muestra marina (*O. arg* MAR) para el análisis merístico, en los cuales se registraron cuatro caracteres merísticos que se sabe son relevantes para la discriminación de las poblaciones de pejerreyes (González-Castro et al., 2016). Los caracteres registrados fueron: número de escamas de la serie lateral (**LL**), número de branquispinas en la rama inferior del primer arco branquial (**BS**), número de radios ramificados y no ramificados de la primera aleta dorsal (**D1**), número de radios ramificados y no ramificados de la segunda aleta dorsal (**D2**), número de radios de la aleta anal (**A**). Los valores registrados fueron transformados mediante logaritmo, para luego construir una matriz de distancias euclidianas. Los datos así obtenidos fueron analizados mediante un análisis canónico de coordenadas principales CAP (Anderson y Willis, 2003), llevando a cabo 9999 permutaciones y un test “trace”, para determinar si existen diferencias entre los pejerreyes de sitios diferentes. Se incluyó también un test de validación cruzada para evaluar la asignación de las observaciones a cada ambiente, utilizando el método *Leave-one-out cross validation* (Anderson y Robinson, 2003). La significancia de estos grupos se calculó mediante un

PERMANOVA, llevado a cabo en base a la misma matriz, testeando en busca de diferencias en un diseño factorial de 1x3, usando ‘ambiente’ como factor fijo, suma de cuadrados secuencial y 9999 permutaciones irrestrictas de los datos crudos. La homogeneidad de dispersiones fue corroborada mediante un test PERMDISP. Además, en los CAP se incluyó a los hospedadores que presentaban parásitos de un ambiente diferente al de captura (por ejemplo, peces capturados en la laguna o los arroyos que presentaran parásitos estrictamente marinos o viceversa) como ‘muestras ciegas’, corriendo el análisis con la subrutina ‘agregar nuevas muestras’. Estas ‘nuevas muestras’ fueron ubicadas en los ejes canónicos obtenidos a través del modelo CAP, siendo así clasificadas dentro de los grupos preexistentes (arroyo, laguna o mar).

### *Análisis de similitud para abundancia y composición parasitarias*

El análisis de la estructura de los ensamblajes parasitarios, nuevamente se restringió a aquellas especies de larga permanencia en el hospedador. Para evaluar si la similitud entre hospedadores está relacionada con el ambiente que estos habitan, se realizaron escalamientos multidimensionales no paramétricos (nMDS) (Clarke y Gorley, 2015), sobre los cuales se superpusieron vectores que representan las especies de parásitos que contribuyen en mayor medida a la distinción de los grupos en el plot. Estos vectores representan correlaciones de Pearson ( $\rho > 0,3$ ) entre las variables (especies de parásitos) y los ejes del nMDS. Para estudiar en mayor detalle la influencia del ambiente sobre los ensamblajes parasitarios, se realizó un CAP, testeando la significancia de las diferencias con un test permutacional “trace”, luego de 9999 permutaciones. Para prevenir una parametrización excesiva, se seleccionó el número de ejes PCO (m) que maximizara el número de éxitos durante la asignación de las muestras a los grupos (ambientes) utilizando el método de validación cruzada *Leave-one-out cross validation*.

Las diferencias halladas entre ambientes se testearon mediante un PERMANOVA, llevado a cabo en base a la matriz de similitud construida con las distancias de Bray-Curtis, incluyendo **LT** como covariable y ‘ambiente’ como un factor (diseño 1x3). En este caso las 9999 permutaciones se realizaron “bajo un modelo reducido” por haberse incluido una covariable. La

homogeneidad de dispersiones se testeó nuevamente mediante un análisis PERMDISP sobre la misma matriz.

La composición de los ensambles se testeó mediante un mecanismo de análisis estadístico análogo al recientemente expuesto, pero considerando los datos simplemente por presencia/ausencia y utilizando todas las especies parásitas halladas. Los procedimientos son los mismos pero se trabaja sobre una matriz construida con similitud de Jaccard (Magurran, 1988).

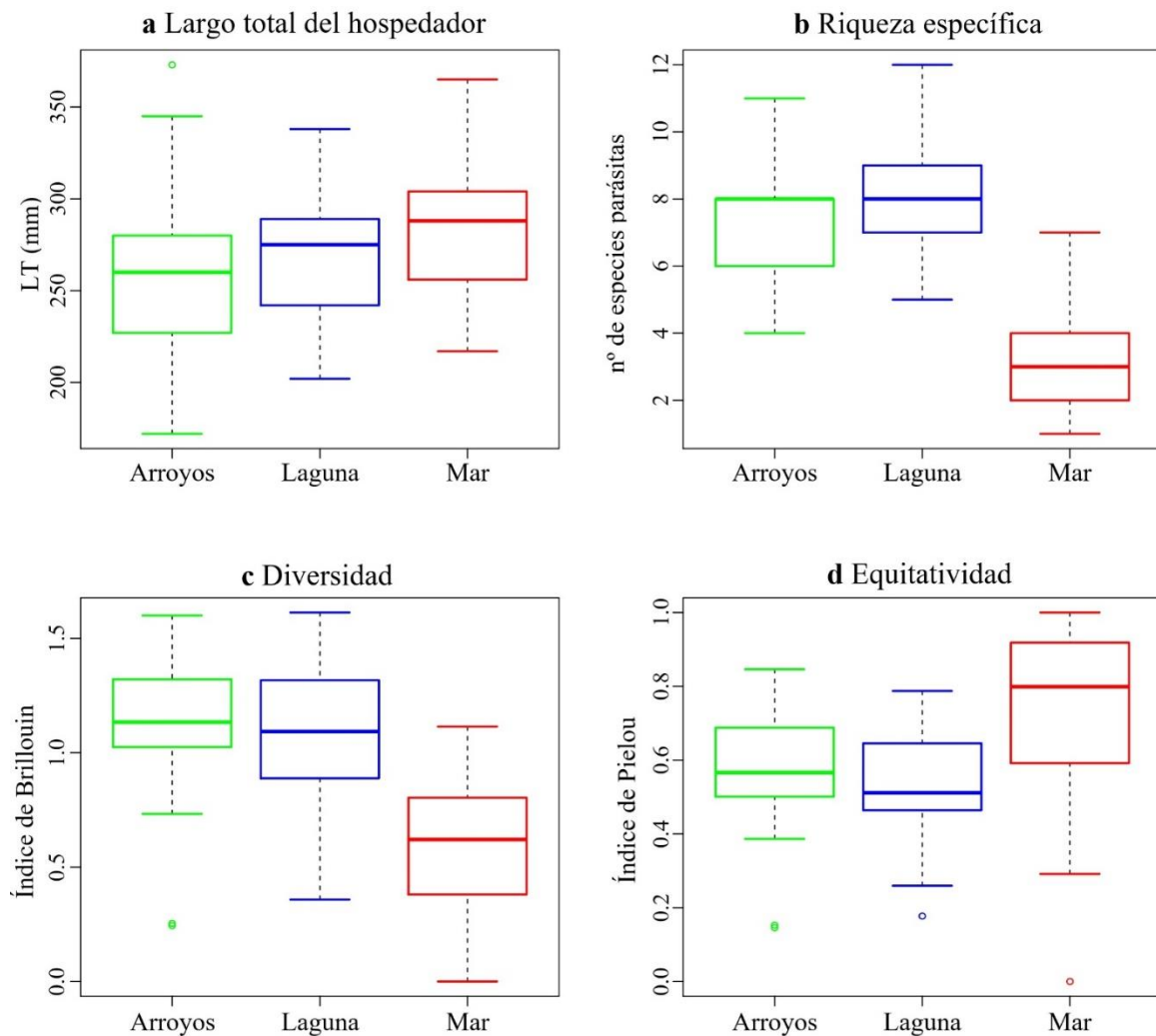
### *Descriptores de las Infracomunidades*

Para cada infracomunidad se calcularon la riqueza específica, el índice de diversidad de Brillouin y el índice de equitatividad de Pielou (Magurran, 1988) y se los comparó entre ambientes mediante tests PERMANOVA basados en distancias euclidianas, siguiendo un procedimiento similar al que se utilizó al testear talla del hospedador (LT) entre muestras, pero incorporando esta como una covariable.

Todos los análisis fueron llevados a cabo utilizando el paquete PERMANOVA + del software PRIMER (Anderson et al., 2008).

## Resultados

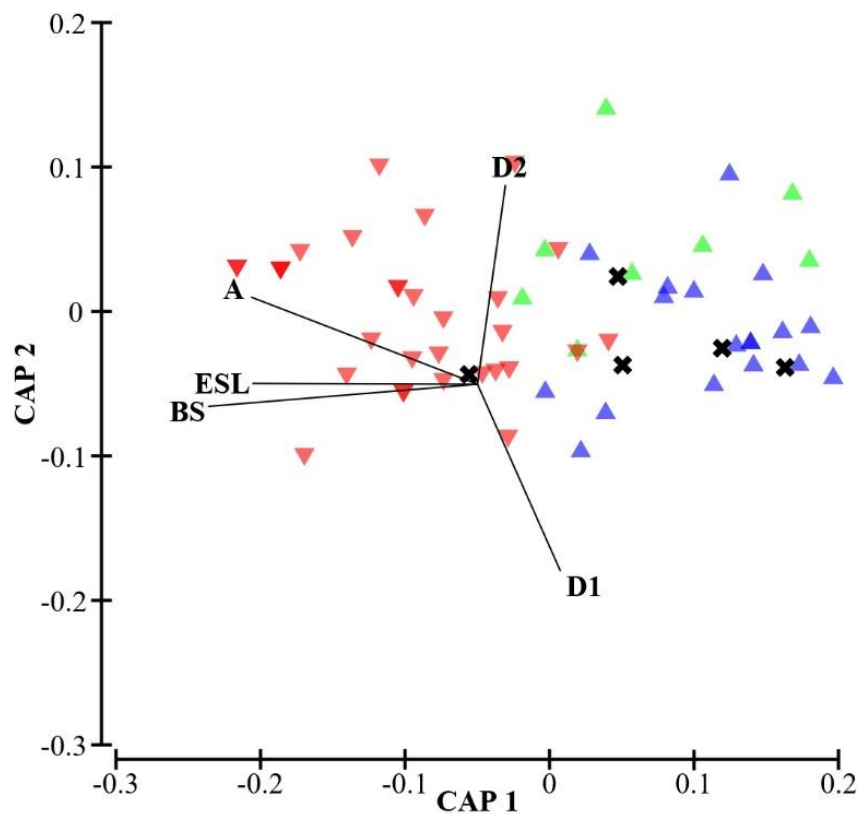
La talla de los hospedadores (**LT**) no mostró diferencias entre los ambientes estudiados ([Tabla 3.1](#), [Figura 3.2](#)) corroborándose además la homogeneidad en los desvíos ( $F_{(2; 101)} = 1,3806$ ;  $P_{perm} = 0,2573$ ). De todos modos, se incluyó **LT** como una covariable en todos los análisis subsecuentes de similitud y diversidad ya que peces de distintas tallas pueden albergar cargas parasitarias diferentes (Braicovich et al., 2016).



**Figura 3.2** Box-plots de parámetros comunitarios para los ensambles parasitarios de *Odontesthes argentinensis* en el sistema de la Laguna Costera Mar Chiquita representados por hábitat.: **a** Largo total del hospedador, **b** Riqueza específica, **c** Índice de diversidad de Brillouin, **d** Índice de equitatividad de Pielou.

### Análisis de los datos merísticos

La [Tabla 3.2](#) resume los caracteres merísticos determinados en los hospedadores y sus estadísticas básicas. Los peces de MCH (*O.arg* MCH) presentan menos branquispinas, menos escamas en la serie lateral y menos radios en las aletas (especialmente en D1 y A) que los ejemplares marinos (*O.arg* MAR). El análisis CAP ([Figura 3.3](#)) separó las muestras en dos grupos ( $tr= 0,8332$ ;  $P_{perm}= 0,0001$ ), uno compuesto por los peces capturados en MCH y otro por todos los ejemplares marinos, explicando el 97,07% de la variación total de los datos mediante los 4 ejes PCO seleccionados ( $m=4$ ). La validación cruzada clasificó correctamente la mayoría de las muestras (74,54%) en su grupo de origen y ambiente (MCH=arroyos+laguna o Mar; 89,09%), los errores de clasificación se dieron principalmente entre ejemplares de arroyos y laguna.



**Figura 3.3** Estudio de la morfología de *Odontesthes argentinensis* del Sistema de la Laguna Costera Mar Chiquita. Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) bi-plot basado en una matriz de similitud, construida en base a distancias Euclidianas de los valores de las variables merísticas, transformados mediante logaritmo. Referencias: **ESL**: escamas de la serie lateral, **BS**: número de branquispinas en la rama inferior de la primera arco branquial, **D1**: número de radios en la primera aleta dorsal, **D2**: número de radios en la segunda aleta dorsal, **A**: número de radios en la aleta anal. Muestras representadas en el gráfico según sitio de captura: ▼ *O. argentinensis* de la población marina (*O.arg* MAR), ▲ *O. argentinensis* de MCH (*O.arg* MCH) capturados en los arroyos, ▲ *O. argentinensis* de MCH (*O.arg* MCH) capturados dentro de la laguna, ✕ peces de la muestra ciega.

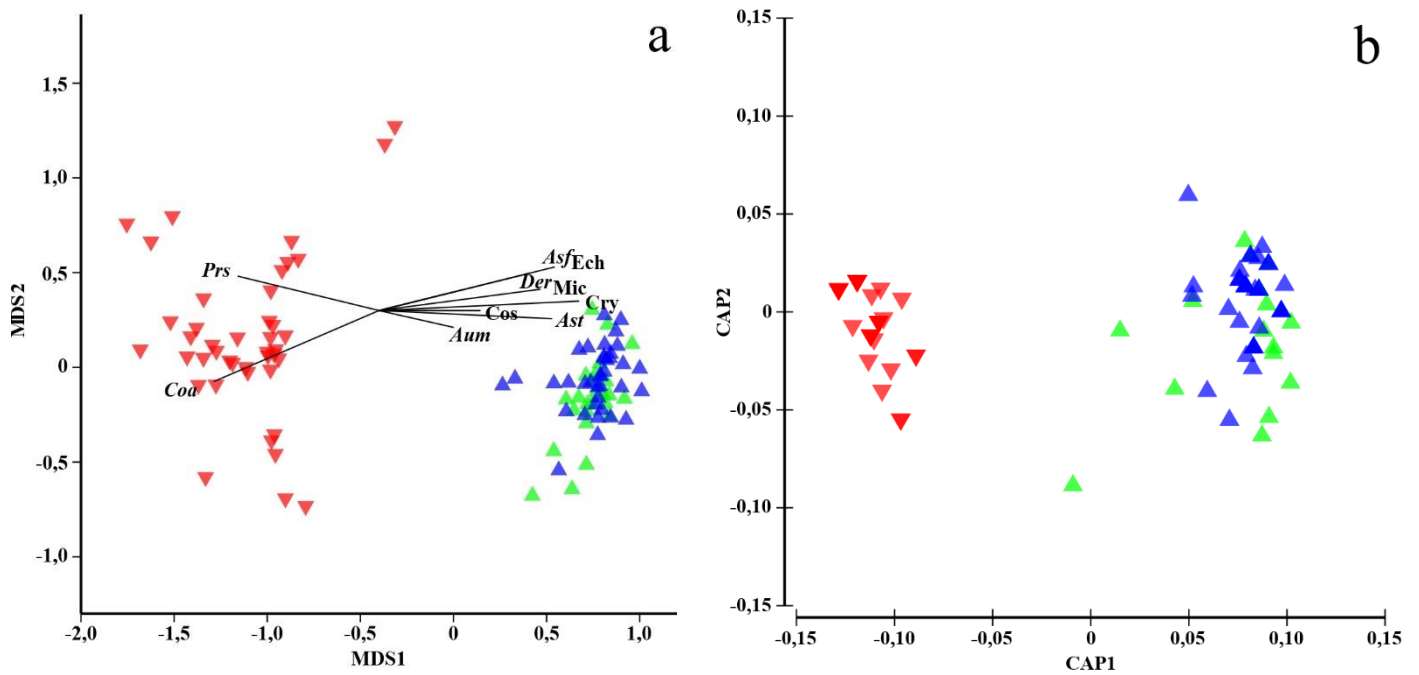
Pese a presentar algunos parásito “equivocados”, que podrían indicar que los peces provienen de otro ambiente, todos los ejemplares de las ‘muestras ciegas’ fueron correctamente clasificados en su ambiente de proveniencia ([Tabla 3.3](#)). El test PERMANOVA mostró que las diferencias entre estos grupos son significativas ( $t_r = 0,8332$ ;  $P_{Perm} = 0,0001$ ), y se corroboró la homogeneidad de los desvíos ( $F_{(3; 56)} = 0,6396$ ;  $P_{Perm} = 0,665$ ).

### *Análisis de similitud de la abundancia y composición parasitaria*

Se hallaron 23 especies de parásitos en los hospedadores estudiados en MCH y sus tributarios, pertenecientes a 7 taxa principales ([Tablas 3.4 y 3.5](#)). El taxón mejor representado fue Digenea, con al menos 11 especies diferentes, seguido por Nematoda con al menos 6. A su vez, estos taxa fueron también los que presentaron mayores prevalencias y abundancias medias ([Tablas 3.4 y 3.5](#)). La riqueza específica observada fue mayor en la laguna y los arroyos (21 y 19 respectivamente) en comparación con el mar, donde se hallaron 16 especies ([Figura 3.2](#)). De las 30 especies totales registradas en estas muestras, 6 estuvieron presentes en los 3 ambientes analizados (arroyo, laguna y mar), 11 especies fueron encontradas sólo en agua dulce o salobre y 8 fueron exclusivamente marinas. De las restantes especies; *Lernaea cyprinacea* y las larvas de cestodes Proteocephalideos estuvieron presentes únicamente en los arroyos; *Phyllodistomum* sp. y *Pseudoterranova cattani* solo fueron halladas en la laguna; y finalmente *Corynosoma australe* y *Proisorhynchoides* sp. se encontraron tanto en la laguna como en el mar. Tres especies estrictamente marinas estuvieron presentes en peces capturados en la laguna: *C. australe*, *Proisorhynchoides* sp. y *P. cattani*. La riqueza media y la diversidad de las infracomunidades fueron ambas mayores en los ambientes de agua dulce, mientras que la equitatividad fue significativamente menor. No se hallaron diferencias en ninguno de los descriptores de la comunidad entre muestras de arroyos y lagunas, si bien ambos fueron significativamente diferentes de la muestra marina ([Figura 3.2](#)). Las variables LT y ‘ambiente de origen’ influenciaron la riqueza y la diversidad, mientras que la equitatividad solo se vio influenciada por el ‘ambiente de origen’ del hospedador ([Tabla 3.1](#)).

Del total de peces aquí analizados, solo seis especímenes mostraron algún indicio de albergar parásitos de un ambiente distinto al de captura. Cinco de ellos corresponden a muestras obtenidas dentro de la laguna y presentaron una combinación de parásitos de agua dulce y marinos. En todos estos casos estuvieron presentes *C. australe* y *Proisorhynchoides* sp., o una combinación de ambos, en conjunto con parásitos típicos de las infracomunidades de agua dulce. Además, se halló un hospedador marino parasitado por *Ergasilus* sp., un género de copépodos cuyas especies son en su mayoría dulceacuícolas; y como se mencionó anteriormente, un único hospedador dentro de MCH parasitado por *Pseudoterranova cattani*.

Los análisis de similitud a nivel infracomunitario mostraron un claro patrón marino vs. dulceacuícola ([Figuras 3.4 y 3.5](#)). En ambos nMDS, las muestras fueron claramente separadas en dos grupos, a lo largo del eje nMDS 1: todos los ejemplares marinos se observan agrupados hacia la izquierda del biplot, mientras que aquellos de arroyos o laguna formaron una única nube de puntos hacia la derecha del mismo. El nMDS realizado para observar la estructura de las infracomunidades ([Figura 3.4 a](#)) presentó un bajo valor de stress (0,08), lo cual implica un buen ajuste. Las especies que más contribuyeron a la distinción de estos grupos ( $p > 0,3$ ) fueron *C. australe* y *Proisorhynchoides* sp., asociadas a las muestras marinas, y *Ascocotyle diminuta*, *Ascocotyle felipei*, *Austrodiplostomum mordax*, *Contracaecum* sp., *Dermocystidium* sp., las metacercarias Echinostomatidae, Cryptogonimidae y Microsporidios, relacionadas con los peces de arroyos y laguna. El análisis permutacional de correspondencia (CAP) ([Figura 3.4 b](#)) mostró diferencias significativas entre grupos ( $tr = 0,9874$ ;  $P_{Perm} = 0,0001$ ), explicando el 81,05% de la variabilidad total mediante los 3 ejes PCO seleccionados ( $m=3$ ) y clasificando correctamente el 77,86% de los hospedadores. En la validación cruzada ([Tabla 3.6](#)), todas las muestras marinas fueron correctamente asignadas, mientras que el 60% de las muestras de arroyos fueron asignadas a la laguna, siendo este el menor porcentaje de clasificación correcta obtenida (40% correcto). Por el contrario, solo el 21,6% de las muestras de la laguna fueron asignadas a los arroyos (78,4% correctamente asignadas). A su vez, ninguna muestra obtenida en agua dulce, ya sea de arroyos o de la laguna, fue asignada al mar.

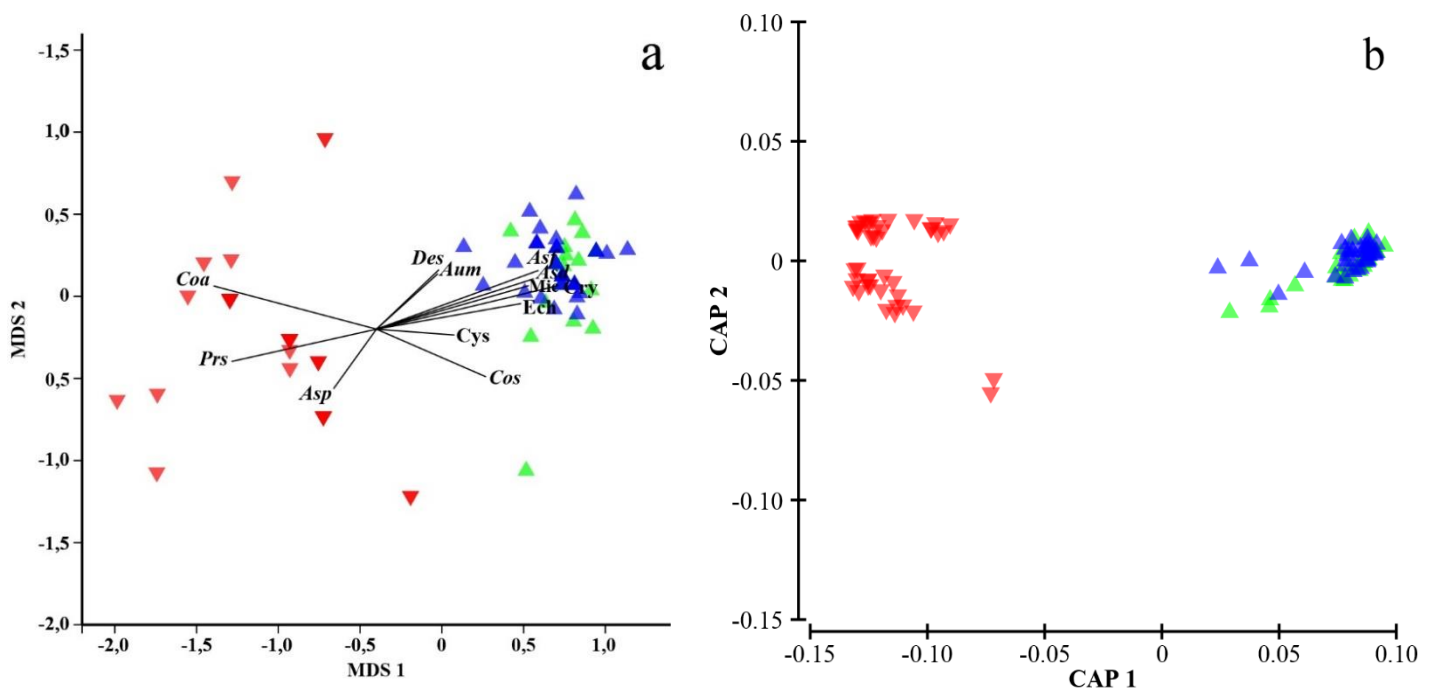


**Figura 3.4** Estructura de los ensambles parasitarios de *Odontesthes argentinensis* del Sistema de la Laguna Costera mar Chiquita: **a** biplot del Escalamiento Multidimensional No Paramétrico (nMDS) basado en una matriz de disimilitud de Bray-Curtis sobre la raíz cuadrada de las abundancias parasitarias; **b** biplot del Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP), basado en una matriz de disimilitudes de Bray-Curtis calculada en base a la raíz cuadrada de las abundancias parasitarias. Muestras representadas según sitio de captura: ▼ *O. argentinensis* de la población marina (**O.arg MAR**), ▲ *O. argentinensis* de la población de MCH (**O.arg MCH**) capturados en los arroyos, ▲ *O. argentinensis* de la población de MCH (**O.arg MCH**) capturados en la laguna. Acrónimos para las especies en vectores: **Asd**: *Ascocotyle diminuta*, **Asf**: *Ascocotyle felippeii*, **Aum**: *Austrodiplostomum mordax*, **Cos**: *Contraecaecum* sp., **Coa**: *Corynosoma australe*, **Der**: *Dermocystidium* sp., **Ech**: metacercarias Echinostomatidae, **Mic**: Microsporea fam. gen. sp., **Prs**: *Proisorhynchoides* sp., **Cry**: Cryptogonimidae

En cuanto a la composición de los ensambles, el nMDS basado en similitudes de Jaccard (Figura 3.5 a), reveló un patrón muy similar al observado para estructura, diferenciando los mismos agrupamientos y con un valor de stress muy bajo (0,07), lo cual indica un escalamiento con muy buen ajuste. Las especies que caracterizaron cada grupo fueron: *Ascocotyle patagoniensis*, *C. australe* y *Proisorhynchoides* sp. para los peces marinos; y, para los hospedadores de agua dulce, *A. diminuta*, *A. felippeii*, *A. mordax*, *Contraecaecum* sp., *Dermocystidium* sp., metacercarias de Echinostomatidae, Microsporidios, larvas de la familia Cystidicolidae y Cryptogonimidae gen. sp., todas ellas con  $\rho > 0.3$ . El CAP correspondiente (Figura 3.5 b) mostró también diferencias significativas entre ( $t_r = 1,0297$ ;  $P_{perm} = 0,0001$ ), explicando el 94,81% de la variabilidad total en los datos a través de los primeros 6 ejes PCO ( $m=6$ ), y clasificando correctamente el 36% de las muestras de arroyos y el 67,6% de las muestras

de laguna. Nuevamente, todas las muestras marinas fueron correctamente clasificadas y no se asignó ninguna muestra de arroyos o laguna al grupo marino, ni viceversa.

Los resultados de los PERMANOVA (Tabla 3.7) demostraron que el largo total (LT) de los hospedadores y su ambiente de procedencia, así como la interacción entre ambas variables, influyen significativamente la estructura de las infracomunidades que estos pueden albergar. La composición en especies de los ensambles también estuvo influenciada por LT y ambiente de origen, si bien la interacción entre ambos no fue significativa. Las comparaciones pareadas entre ambientes, ya sea evaluando la estructura o la composición, demostraron que no existen diferencias entre los ensambles de arroyos y laguna pero ambos difieren significativamente del ensamble marino. Estos resultados pueden deberse parcialmente a la heterogeneidad de las dispersiones multivariadas, las cuales fueron significativamente diferentes tanto para la estructura ( $F_{(2; 101)} = 12,92; P_{Perm} < 0,01$ ) como para la composición ( $F_{(2; 101)} = 7,957; P_{Perm} < 0,01$ ).



**Figura 3.5** Composición de los ensambles de parásitos de *Odontesthes argentinensis* del sistema de la Laguna Costera Mar Chiquita: **a** biplot de Escalamiento Multidimensional No Paramétrico (nMDS) basado en una matriz de disimilitudes de Jaccard. **b** biplot de Análisis Canónico de Coordenadas Principales. Acrónimos para las especies en vectores: *Asd*: *Ascocotyle diminuta*, *Asp*: *Ascocotyle patagoniensis*, *Asf*: *Ascocotyle felipei*, *Aum*: *Austrodiplostomum mordax*, *Cos*: *Contracaecum* sp., *Coa*: *Corynosoma australe*, *Der*: *Dermocystidium* sp., *Ech*: Echinostomatidae metacercariae, *Mic*: Microsporea fam. gen. sp., *Prs*: *Prosorhynchoides* sp., *Cry*: Cryptogonimidae gen. sp., *Cys*: larvas de Cystidicolidae

En ambos casos, las comparaciones pareadas en el análisis PERMDISP mostraron que las muestras marinas difieren de sus contraparte continentales ( $P_{Perm} < 0,01$ ), las cuales a su vez fueron similares entre sí (ambos  $P_{Perm} < 0,01$ ).

### **Discusión**

La fauna parasitaria de *O. argentinensis* es relativamente bien conocida a lo largo de su rango geográfico, incluyendo hábitats tanto marinos como estuariales hábitats (Alarcos y Etchegoin, 2010; Cantatore et al., 2012; Hernández-Orts et al., 2019 a; Levy et al., 2019). En el presente capítulo, se determinaron 23 especies de parásitos para este hospedador dentro de los hábitats de agua dulce y estuariales del sistema de MCH, algunos de los cuales ya habían sido reportados para otras especies de *Odontesthes* (i.e. *O. bonariensis*, *O. smitti*, *O. nigricans* y *O. hatcheri*) (Mancini et al., 2006, 2008; Carballo et al., 2011; Drago, 2012; Flores et al., 2016). Sin embargo, 13 de estas especies representaron nuevos registros, incluyendo *Dermocystidium* sp. (reportado aquí por primera vez en peces silvestres de Argentina), varias especies de digeneos, nematodos y un hirudineo piscicólido. No obstante, este número probablemente sea una subestimación, ya que la identidad de algunas especies no pudo ser determinada, en general, por tratarse de estadios larvales. Por ejemplo, los especímenes considerados dentro de *Contracaecum* sp. posiblemente pertenezcan a más de una especie, ya sea de linaje marino o dulceacuícola (Anderson, 2000). De todas maneras, más allá es esta falta de resolución taxonómica, los ensamblajes parasitarios de *O. argentinensis* mostraron diferencias tanto cualitativas como cuantitativas entre MCH y las agua marinas adyacentes.

Las comunidades parasitarias de *O. argentinensis* han demostrado ser de gran utilidad en la determinación de la estructura poblacional de este hospedador a muy fina escala, en ambientes marinos muy cercanos entre sí, e incluso en ausencia de barreras geográficas limitantes (Levy et al., 2019; Capítulo II). En consecuencia, estas comunidades pueden proveer evidencias adicionales, no solo del aislamiento reproductivo entre peces marinos y estuariales, sino también de movimientos entre hábitats, a corto plazo, que no podrían ser determinados de otro modo. De hecho, los estudios parasitológicos delimitaron las mismas dos unidades evolutivas reconocidas

por González-Castro et al. (2016, 2019), corroborándolas mediante comparaciones morfológicas similares a las utilizadas en estos estudios previos. Los pejerreyes de MCH albergaron una diversa comunidad parasitaria, compuesta de al menos 23 especies. En la mayoría de los casos, estas estuvieron presentes como estadios larvales de larga permanencia en el hospedador, los cuales son ampliamente indicados para la delimitación de stocks y poblaciones del hospedador (Timi, 2007; MacKenzie y Timi, 2015), y que en este estudio difirieron marcadamente de los ensambles presentes en las poblaciones marinas próximas, en todos los análisis llevados a cabo, tanto al evaluar la estructura como la composición de los ensambles.

Por otro lado, la elevada similitud en la estructura y la composición de los ensambles en los sitios de agua dulce demostró que los pejerreyes de MCH se desplazan libremente a lo largo de los arroyos tributarios de la laguna, independientemente de las diferencias en la salinidad. Este hallazgo destaca la amplia tolerancia a la variabilidad ambiental característica de esta especie y, aún más importante, implica que probablemente podrían colonizar otros ambientes de agua dulce, dada la vasta red de arroyos pampeanos que los interconectan. Los estuarios y cuerpos de agua continentales son ambientes físicamente muy variables, lo suficiente como para seleccionar genotipos generalistas de peces, de modo que éstos puedan ajustar su morfología, fisiología y comportamiento, a un amplio rango de condiciones (Bamber y Henderson, 1988). Existen fuertes evidencias de que la gran tolerancia y capacidad de colonización de nuevos ambientes que posee *O. argentinensis*, sería el resultado de esta selección (Hughes et al., 2017). Por ejemplo, Colautti et al. (2020) registraron por primera vez una población autosuficiente de esta especie en una laguna salina del sudeste bonaerense que no tiene salida al mar. Como se propuso anteriormente, esta plasticidad seleccionada permite pre-adaptar las poblaciones estuariales para la invasión, colonización de nichos vacantes y la radiación en ambientes de agua dulce (Bamber y Henderson, 1988).

Asimismo, se han encontrado diferencias significativas similares a las de este estudio en las faunas parasitarias de peces que explotan ambientes diferentes, en ausencia de barreras físicas que los separen. Por ejemplo, truchas de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) de ambientes litorales o

pelágicos, de un mismo lago canadiense, presentaron diferencias morfológicas, dietarias y parasitológicas que sustentaron hipótesis previas en cuanto a la diversificación funcional de los individuos dentro del lago (Bertrand et al., 2008), demostrando así la gran valor de los parásitos para revelar patrones de uso del hábitat, más allá de su ya conocida utilidad como herramientas de diferenciación de stocks o poblaciones.

En adición a las capacidades adaptativas intrínsecas de un hospedador, existen cada vez más evidencias sobre el papel de los parásitos como agentes selectivos importantes para la evolución de los hospedadores. Un fuerte sustento a estas ideas puede observarse en el trabajo de deRoij y MacColl (2012), quienes, a través del estudio de la variabilidad espacial entre comunidades parasitarias a lo largo de 12 lagos en North Uis, Escocia, lograron determinar que las poblaciones de *Gasterosteus aculeatus* están sometidas a una presión selectiva mediada por parásitos, al menos en el corto plazo. Si poblaciones distintas experimentan diferencias entre sus comunidades parasitarias de manera consistente en el tiempo, rasgos importantes en las interacciones hospedador-parásito se verán afectados diferencialmente. Por ejemplo, los niveles de resistencia contra diferentes parásitos, generan una demanda diferencial de los recursos que deben destinarse a erigir estas defensas si la composición de las comunidades es variable. A la larga, estas presiones diferenciales se traducen en divergencias poblacionales entre los hospedadores, como observaron los mismos autores respecto de la resistencia de *G. aculeatus* a dos especies de *Gyrodactylus* del mismo sistema (de Roij et al., 2011).

En un estudio similar en este hospedador, Erin et al. (2019) hallaron que los parásitos pueden limitar el flujo génico entre poblaciones del hospedador, modulando la inmunocompetencia de dichos hospedadores a nivel local. Los autores sugieren que la adaptación de *G. aculeatus* a distintas comunidades de parásitos puede influir su éxito en la invasión, determinando así una barrera para el flujo génico, incluso entre poblaciones cercanas y conectadas. En línea con estos trabajos, Siwertsson et al. (2016) hallaron que infestaciones parasitarias divergentes entre morfos de truchas alpinas (*Salvelinus alpinus*), que utilizan diferentes hábitats dentro de un mismo lago, pueden promover procesos de especiación incipiente

mediante una combinación de factores ambientales y selección mediada por parásitos. Finalmente, Knudsen et al. (2011) encontraron que los parásitos causan presiones selectivas diferenciales entre 3 tipos de truchas alpinas forrajeadoras especialistas, de una misma población en el lago Fjellfrøsvatn, en Noruega, lo cual podría estar revelado un incipiente proceso de especiación ecológica. En síntesis, los parásitos son capaces de iniciar y promover diferenciaciones adaptativas en ciertos rasgos de sus hospedadores, conllevando a un aislamiento reproductivo (Karvonen y Seehausen, 2012) o mantener y facilitar diferenciaciones que hayan sido generadas por otros factores (Karvonen, 2013); especialmente cuando se dan infecciones múltiples que resultan en efectos acumulativos del parasitismo sobre la evolución y ecología de sus hospedadores (Bordes y Morand, 2011). Por lo tanto, el elevado grado de diferenciación observado en los ensamblajes parasitarios entre las poblaciones marinas y estuariales de *O. argentinensis*, no solo prueba sus beneficios como indicadores de la estructura poblacional de estos hospedadores y de su incipiente proceso de especiación en el presente, sino que además puede jugar un importante rol en este proceso en el tiempo evolutivo.

Estos mecanismos eco-evolutivos pueden actuar también sobre las especies de parásitos que co-invaden nuevos hábitats junto con sus hospedadores, pudiendo explicar nuevos sistemas parásito-hospedador, como se propuso para el acantocéfalo *Profilicollis chasmagnathi* en MCH (Levy et al., 2020). Si bien especie ya había sido registrada en pejerreyes de MCH y otros peces que aprovechan el estuario (Alarcos y Etchegoin, 2010). Dichas infestaciones, al igual que la mayoría de las registradas durante los muestreos parasitológicos de este estudio, eran de carácter transitorio, dado que es frecuente hallar *O. argentinensis* que se hayan alimentado de *Neohelice granulata*, el hospedador intermediario típico de *P. chasmagnathi*. Sin embargo, algunas de los pejerreyes muestreados durante el desarrollo de esta tesis mostraron signos de potenciales infestaciones por *P. chasmagnathi*, presentando quistes melanizados en la pared del intestino que contenían restos de probóscides referenciables a esta especie. Posteriormente, se logró el primera registro de *P. chasmagnathi* parasitando peces dentro del sistema MCH como una infección viable en *Oligosarcus jenynsii* (Levy et al., 2020). Estos registros pueden interpretarse como un posible

caso de paratenicidad incipiente para *P. chasmagnathi*, así como un mecanismo de colonización del hábitat dulceacuícola. Otro posible evento de co-invasión sería el de los nematodos adultos *Cucullanus marplatensis* y *Huffmanella moravecii*, ambos específicos de pejerreyes y de origen marino, ya que han sido reportados en congéneres del mismo ambiente (Carballo y Navone, 2007; Carballo et al., 2011 b, 2012) pero no en los de agua dulce (Drago 2012; Flores et al., 2016). Las altas cargas parasitarias de estas dos especies en *O. argentinensis* en ambos ambientes estudiados (MCH y marino) podría indicar que sus respectivas poblaciones se han establecido en MCH junto con el hospedador. Constituyen, por lo tanto, excelentes candidatos para estudios genéticos analizando su propia especiación (y co-especiación) incipientes, lo cual a su vez podría aportar más soporte a la hipótesis de un proceso de especiación en curso propuesta por González-Castro et al. (2019).

Otros taxa de parásitos, presentes simultáneamente en la laguna y el mar, tales como las larvas de cystidicóolidos y *Contraecum* sp. o los microsporidios, necesitan de una mayor resolución taxonómica para evaluar su potencial como marcadores de estos procesos. Sin embargo, considerando las fuertes evidencias parasitológicas del aislamiento inter-poblacional hallado, se dieron algunos hallazgos llamativos, representados por algunas especies marinas presentes en peces capturados dentro de MCH. Dos especies en particular, *C. australe* y *P. cattani*, son parásitos de mamíferos marinos, ampliamente distribuidos en peces marinos (Sardella et al., 2005; Timi et al., 2014; Canel et al., 2019 b), por lo que el hecho de hallarlos en hábitats estuariales podría indicar la presencia de pejerreyes marinos dentro de la laguna. Del mismo modo, los copépodos estuariales *Ergasilus* sp., encontrados parasitando ejemplares marinos podrían indicar la situación opuesta. Otros parásitos, como las metacercarias de *Proserhynchoides* sp., probablemente de origen marino, dadas sus bajas cargas en los habitantes de la laguna y su alta prevalencia en los hospedadores marinos, también podría indicar un intercambio de ejemplares entre la laguna y el mar. En este sentido, el análisis discriminante realizado en base a los caracteres merísticos, clasificó mal algunos peces, asignándolos a un ambiente erróneo. Este resultado sin embargo, podría deberse también a una variabilidad intra-poblacional ya que, como

han observado previamente González-Castro et al. (2016) existe cierto solapamiento entre las morfologías de una pequeña proporción de los peces de las poblaciones marina y estuarial. De hecho, estos hospedadores albergaron ensambles parasitarios típicos del ambiente en el que fueron encontrados. Por otro lado, aquellos pejerreyes que poseían parásitos “equivocados” fueron asignados a la población correspondiente tanto en base a su morfología como a su ensamble parasitario. Este hecho sugiere que serían los estadios infectivos, o los hospedadores intermediarios parasitados, más que los pejerreyes, quienes son transportados dentro de la laguna por las mareas o hacia el mar por las descargas de agua dulce, permitiendo que puedan entrar en contacto con las poblaciones residentes del hospedador.

A partir de la información estudiada para la producción de este Capítulo se elaboró un manuscrito que fue publicado durante 2021 en la revista *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (Levy et al., 2021).

## *Conclusiones*

El hallazgo de dos ensamblajes composicional y estructuralmente muy diferentes fue indicativo del aislamiento existente entre las poblaciones marina y estuarial de *Odontesthes argentinensis* de MCH, brindando soporte a la hipótesis de especiación en curso, propuesta por González-Castro et al. (2019) para la población de MCH. A su vez, la homogeneidad de estos ensamblajes en los peces de ambientes estuariales y dulceacuícolas del sistema MCH, resaltan las capacidades de esta especie para la colonización de nuevos ambientes en este extremo del gradiente ambiental. Por el contrario, en el extremo opuesto de la clina, no se hallaron evidencias de intercambios de individuos entre las poblaciones del mar y el estuario, siendo entonces, al menos actualmente, un proceso de colonización unidireccional.

Un entendimiento comprensivo de la estructura y composición de los ensamblajes parasitarios es una herramienta clave para el conocimiento de las dinámicas poblacionales, migratorias y de uso del hábitat de sus hospedadores. En el presente trabajo, el uso de estudios complementarios, que combinan la ecología parasitaria con metodologías más tradicionales del estudio de los peces, permitió corroborar la precisión de los resultados, brindando soporte no solo a las conclusiones derivadas de la ecología del hospedador, sino también proveyendo mayor grado de detalle en cuanto a las posibles alternancias entre hábitats.

### Tablas

**Tabla 3.1** PERMANOVA resultados de las comparaciones univariadas (sobre distancias Euclidianas) para el largo total de los hospedadores, la riqueza específica, el índice de diversidad de Brillouin y en índice de equitatividad de Pielou, comparados entre los ambientes del sistema de la Laguna Costera Mar Chiquita utilizados por *Odontesthes argentinensis*. Valores  $p$  ( $Pperm$ ) obtenidos luego de 9999 permutaciones irrestrictas de los datos crudos. Valores  $t$  de las comparaciones pareadas, en negrita cuando  $Pperm < 0.01$ .  $g.l.$ : grados de libertad;  $c.s.$ : suma de cuadrados;  $c.m.$ : cuadrados medios.

Variable respuesta	Fuente de variación	$g.l.$	$s.c.$	$c.m.$	$Pseudo-F$	$Pperm$	valor $t$ de las comparaciones pareadas		
							Arroyos - Laguna	Arroyos - Mar	Laguna - Mar
Largo total del hospedador (LT)	Ambiente	2	9922,1	4961,1	33,538	>0,01	1,264	24,764	14,675
	Residuos	101	149400	1479,2					
	Total	103	159320						
Riqueza específica	LT	1	33,025	33,025	14,431	0,0001	0,275	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>
	Ambiente	2	566,58	283,29	123,79	0,0001			
	LT x Ambiente	2	10,654	53,271	23,278	>0,05			
	Residuos	98	224,27	22,884					
	Total	103	834,53						
Índice de diversidad de Brillouin	LT	1	10,284	10,284	11,742	0,0006	0,804	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>
	Ambiente	2	47,388	23,694	27,052	0,0001			
	LT x Ambiente	2	0,0903	0,0451	0,5152	>0,05			
	Residuos	98	85,834	0,0876					
Índice de equitatividad de Pielou	Total	103	14,441						
	LT	1	0,0837	0,0837	24,978	>0,05	0,382	<b>0,0003</b>	<b>0,0001</b>
	Ambiente	2	10,951	0,5475	16,343	0,0001			
	TL x Ambiente	2	0,0832	0,0416	12,421	>0,05			
	Residuos	98	32,831	0,0335					
Total	103	45,451							

**Tabla 3.2** Estadística básica de los caracteres merísticos registrados para los *Odontesthes argentinensis* capturados de la población de la Laguna Costera Mar Chiquita (n=30) y de la población marina (n=30). **ESL**: escamas de la serie lateral, **BS**: número de branquiaspinas en la rama inferior del primer arco branquial, **D1**: número de radios de la primera aleta dorsal, **D2**: número de radios de la segunda aleta dorsal, **A**: número de radios de la aleta anal.

Población	ESL		BS		D1		D2		A	
	Media (desvío std)	Rango	Media (desvío std)	Rango	Media (desvío std)	Rango	Media (desvío std)	Rango	Media (desvío std)	Rango
<b>MCH</b>	53,33 (1,52)	(51 – 56)	22,27 (1,01)	(20 – 25)	4,87 (0,57)	(4 – 6)	10,30 (0,65)	(9 – 11)	18,30 (0,99)	(17 – 21)
<b>Mar</b>	56,23 (1,22)	(54 – 59)	24,27 (0,91)	(22 – 26)	4,63 (0,49)	(4 – 5)	10,13 (0,57)	(9 – 11)	19,70 (1,02)	(18 – 22)

**Tabla 3.3** Resultados de la validación cruzada (asignación de peces individuales a uno de los tres ambientes estudiados por método *Leave-one-out cross validation*) para el Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) de las variables merísticas registradas en el hospedador. Las filas corresponden a la pertenencia a los grupos, incluyendo el porcentaje de peces correctamente clasificados en su población de origen. Las letras entre paréntesis indican el ambiente de origen (L: laguna, M: mar). Hábitat se refiere a MCH (arroyos+laguna) o marino.

Grupo de origen	MCH		Mar	Total	% de asignación correcta	
	Arroyos	Laguna			Ambiente	Hábitat
Arroyos	4	3	1	8	<b>50,00</b>	<b>87,50</b>
Laguna	5	12	1	18	<b>66,67</b>	<b>94,44</b>
Mar	4	0	25	29	<b>86,21</b>	<b>86,21</b>
Muestra ciega	3 (L)	1 (L)	1 (M)	5	<b>80,00</b>	<b>100</b>

**Tabla 3.4** Porcentaje de prevalencia de los parásitos de *Odontesthes argentinensis* de la Laguna Costera Mar Chiquita y sus arroyos tributarios, su sitio de infección y estadio del ciclo de vida.

Parásito	Sitio de Infección	Estadio de Desarrollo	Arroyos (n=25)	Laguna (n=37)	Mar (n=42)
<b>Ichthyosporea</b>					
<i>Dermocystidium</i> sp	branquias-aletas	xenoma	20	35,14	–
<b>Fungi</b>					
Microsporea fam. gen. sp.	branquias-aletas-corazón	xenoma	88	97,30	4,76
<b>Myxozoa</b>					
<i>Ceratomyxa</i> sp.	vesícula biliar	myxospora	–	–	4,76
<b>Digenea</b>					
<i>Aponurus laguncula</i>	estómago	adulto	–	–	14,29
<i>Ascocotyle diminuta</i>	branquias	metacercaria	88	97,30	–
<i>Ascocotyle patagoniensis</i>	corazón	metacercaria	–	–	4,76
<i>Ascocotyle felippeii</i>	corazón-arterias branquiales	metacercaria	88	94,59	–
<i>Ascocotyle</i> sp.	riñón-hígado -spleen	metacercaria	12	18,92	–
<i>Austrodiplostomum mordax</i>	cerebro	metacercaria	40	24,32	–
Cryptogonimidae gen. sp.	aletas	metacercaria	100	100,00	–
Echinostomatidae gen. sp.	branquias	metacercaria	92	83,78	–
<i>Phyllodistomum</i> sp.	conductos urinarios	adulto	–	2,70	–
<i>Proisorhynchoides</i> sp.	branquias-aletas	metacercaria	–	10,81	80,95
<b>Cestoda</b>					
<i>Callitetrarhynchus</i> sp.	cavidad corporal	plerocercarioide	–	–	2,38
Cyclophyllidae fam. gen. sp	mesenterios-hígado	cisticerco	4	2,70	–
Proteocephalidae fam. gen. sp	mesenterios-hígado	plerocercarioide	8	–	–
<i>Scolex polymorphus</i>	intestino	plerocercarioide	–	–	2,38
<b>Acanthocephala</b>					
<i>Corynosoma australe</i>	cavidad corporal	cistacanta	–	8,11	78,57
<i>Proflicollis chasmagnathi</i>	contenido intestinal	cistacanta	4	27,03	–
<b>Nematoda</b>					
<i>Contraecaecum</i> sp.	cavidad corporal	larva III	84	83,78	47,62
<i>Cucullanus marplatensis</i>	intestino	adulto	44	24,32	14,29
Cystidicolidae fam. gen. sp.	pared del intestino	larva III	4	2,70	4,76
<i>Huffmanella moravecii</i>	supf. corporal-branquias	adulto	16	10,81	4,76
Spirurida fam. gen. sp.	hígado	larva III	28	24,32	–
<i>Pseudoterranova cattani</i>	músculo	larva III	–	2,70	–
<b>Hirudinea</b>					
Piscicolidae gen. sp.	branquias	adulto	24	24,32	–
<b>Copepoda</b>					
<i>Bomolochus globiceps</i>	branquias	adulto	–	–	16,67
<i>Caligus rogercresseyi</i>	superficie corporal	adulto	–	–	14,29
<i>Ergasilus</i> sp.	branquias	adulto	8	32,43	2,38
<i>Lernaea cyprinacea</i>	supf. corporal-aletas	adulto	8	–	–

**Tabla 3.5** Abundancia media y rango entre paréntesis, de los parásitos de *Odontesthes argentinensis* de la Laguna Costera Mar Chiquita y sus arroyos tributarios.

Parásito	Arroyos (n=25)	Laguna (n=37)	Mar (n=42)
<b>Ichthyosporea</b>			
<i>Dermocystidium</i> sp.	1,92 (0 – 19)	1,68 (0 – 19)	–
<b>Fungi</b>			
Microsporea fam. gen. sp.	49,96 (0 – 543)	52,92 (0 – 308)	0,38 (0 – 13)
<b>Myxozoa</b>			
<i>Ceratomyxa</i> sp.	–	–	presente
<b>Digenea</b>			
<i>Aponurus laguncula</i>	–	–	0,29 (0 – 4)
<i>Ascocotyle diminuta</i>	134,96 (0 – 685)	170,76 (0 – 1197)	–
<i>Ascocotyle patagoniensis</i>	–	–	0,17 (0 – 5)
<i>Ascocotyle felippeii</i>	87,32 (0 – 541)	76,97 (0 – 369)	–
<i>Ascocotyle</i> sp.	0,28 (0 – 3)	6,03 (0 – 122)	–
<i>Austrodiplostomum mordax</i>	1,96 (0 – 27)	2,7 (0 – 21)	–
Cryptogonimidae gen. sp.	464,88 (9 – 1455)	905,03 (59 – 4822)	–
Echinostomatidae gen. sp.	276,12 (0 – 1983)	227,38 (0 – 2775)	–
<i>Phyllodistomum</i> sp.	–	0,24 (0 – 9)	–
<i>Prosorhynchoides</i> sp.	–	2,24 (0 – 51)	15,67 (0 – 119)
<b>Cestoda</b>			
<i>Callitetrarhynchus</i> sp.	–	–	0,02 (0 – 1)
Cyclophyllidea fam. gen. sp	0,04 (0 – 1)	0,03 (0 – 1)	–
Proteocephalidea fam. gen. sp	0,08 (0 – 1)	–	–
<i>Scolex polymorphus</i>	–	–	0,05 (0 – 2)
<b>Acanthocephala</b>			
<i>Corynosoma australe</i>	–	0,89 (0 – 25)	6,33 (0 – 21)
<i>Profilicollis chasmagnathi</i>	0,04 (0 – 1)	0,43 (0 – 4)	–
<b>Nematoda</b>			
<i>Contracaecum</i> sp.	5,48 (0 – 38)	3,73 (0 – 20)	1,26 (0 – 6)
<i>Cucullanus marplatensis</i>	0,68 (0 – 4)	0,3 (0 – 2)	0,33 (0 – 6)
Cystidicolidae gen. sp.	0,04 (0 – 1)	0,03 (0 – 1)	0,05 (0 – 1)
<i>Huffmanella moravecii</i>	0,48 (0 – 9)	0,11 (0 – 1)	0,1 (0 – 3)
Spirurida fam. gen. sp.	0,6 (0 – 5)	1,08 (0 – 16)	–
<i>Pseudoterranova cattani</i>	–	0,03 (0 – 1)	–
<b>Hirudinea</b>			
Piscicolidae gen. sp.	0,4 (0 – 2)	0,38 (0 – 5)	–
<b>Copepoda</b>			
<i>Bomolochus globiceps</i>	–	–	0,31 (0 – 3)
<i>Caligus rogercresseyi</i>	–	–	0,19 (0 – 3)
<i>Ergasilus</i> sp.	0,12 (0 – 2)	1,46 (0 – 20)	0,02 (0 – 1)
<i>Lernaea cyprinacea</i>	0,08 (0 – 1)	–	–

**Tabla 3.6** Resultados de la validación cruzada (asignación de peces individuales a uno de los tres ambientes estudiados por método *Leave-one-out cross validation*) para el Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) de la estructura y la composición de las infracomunidades. Las filas corresponden a la pertenencia a los grupos, incluyendo el porcentaje de peces correctamente clasificados en su ambiente de captura.

	Grupo de origen	Arroyos	Laguna	Mar	Total	% Correctas
<b>Estructura de las Infracomunidades (Bray-Curtis)</b>	<b>Arroyos</b>	10	15	0	25	40
	<b>Laguna</b>	10	27	0	37	73
	<b>Mar</b>	0	0	42	42	100
<b>Composición de las Infracomunidades (Jaccard)</b>	<b>Arroyos</b>	19	6	0	25	76
	<b>Laguna</b>	23	14	0	37	38
	<b>Mar</b>	0	0	42	42	100

**Tabla 3.7** PERMANOVA, resultados de las comparaciones de la estructura (similitud de Bray-Curtis) y la composición (índice de Jaccard) de las infracomunidades de parásitos de larga permanencia de *Odontesthes argentinensis* en los ambientes del sistema de Laguna Costera Mar Chiquita que utiliza esta especie. Valores *p* (*Pperm*) obtenidos luego de 9999 permutaciones. Valores *t* de las comparaciones pareadas, en negrita cuando *Pperm*<0.01. **LT**: largo total de los hospedadores, **g.l.**: grados de libertad, **s.c.**: suma de cuadrados, **c.m.**: cuadrados medios.

Variable de respuesta (índice de similitud)	Fuente de variación	g.l.	s.c.	c.m.	Pseudo-F	Pperm	<i>t</i> value of pairwise comparisons		
							Arroyos - Laguna	Arroyos - Mar	Laguna - Mar
<b>Estructura de las infracomunidades (Bray-Curtis)</b>	<b>LT</b>	1	11935	11935	12,532	0,0001	1,396	<b>9,499</b>	<b>11,667</b>
	<b>Ambiente</b>	2	176270	86225	92,543	0,0001			
	<b>LT x Ambiente</b>	2	7142,6	3571,3	37,499	0,0002			
	<b>Residuos</b>	98	93332	952,37					
	<b>Total</b>	103	288680						
<b>Composición de las infracomunidades (Jaccard)</b>	<b>LT</b>	1	8516,1	8516,1	85,752	0,0001	1,1447	<b>9,0423</b>	<b>10,891</b>
	<b>Ambiente</b>	2	158930	79466	80,017	0,0001			
	<b>LT x Ambiente</b>	2	3824,2	1912,1	19,253	0,058			
	<b>Residuos</b>	98	97325	993,11					
	<b>Total</b>	103	297260						

❧ Parásitos como indicadores de identidad específica en pejerreyes simpátricos de la Laguna Costera Mar Chiquita y ambientes dulceacuícolas asociados ❧

---

## Capítulo IV

## Parásitos como indicadores de identidad específica en pejerreyes simpátricos de la Laguna Costera Mar Chiquita y ambientes dulceacuícolas asociados

---

### *Introducción*

Hasta aquí, se ha puesto especial énfasis en los ensambles parasitarios de *Odontesthes argentinensis*, por ser la una de las especies más abundantes del sistema de MCH (Cousseau et al., 2001; González-Castro et al., 2009) y dada su amplia distribución marina/estuarial en el Atlántico sudoccidental (Cousseau y Perrota, 2013). Sin embargo, en MCH coexisten al menos dos especies de pejerreyes del género *Odontesthes*: *O. argentinensis* y *O. bonariensis*, con eventuales registros de *O. platensis* y *O. smitti* en la boca de la laguna (Cousseau et al., 2001; González-Castro et al., 2009; Cousseau et al., 2011).

Como se demostró en el Capítulo III, existe una población estable de *Odontesthes argentinensis* que habita diferentes ambientes dentro de MCH, utilizando tanto el cuerpo lagunar, como también sus canales y arroyos tributarios. En estos ambientes, *O. argentinensis* coexiste con *O. bonariensis*, especialmente en la zona oligohalina interna de MCH y los cursos de agua que desembocan en la laguna (González-Castro et al., 2009). Esta última especie es típica de cuerpos de agua dulce de toda la Provincia de Buenos Aires, por lo que si bien su presencia en MCH sería esperable, se lo ha observado en abundancias extremadamente reducidas (por ejemplo 1 *O. bonariensis* vs. 363 *O. argentinensis* en un muestreo de 3778 peces de diversas especies, capturados mediante redes de enmalle, González-Castro et al., 2009), hecho que podría estar relacionado a la amplia variabilidad de salinidades en el corto plazo que presentan las aguas de MCH, pero también a que en dicho trabajo no se muestrearon los tributarios dulceacuícolas de MCH. A su vez, se ha determinado la existencia de morfogrupos que presentan diferencias merísticas, morfológicas y morfométricas sutiles y que hacen uso del sistema de MCH en mayor o menor medida: la población de *O. argentinensis* de ambientes marinos (**O.arg MAR**), la población de *O. argentinensis* de ambientes oligohalinos (**O.arg MCH**) y un grupo de individuos con características intermedias entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis* que fueron denominados como “morfotipos intermedios de *Odontesthes*” (**O.morf**), por González-Castro et al., (2016). Dos de estos

tres grupos, *O.arg* MCH y *O.morf*, cohabitan dentro de la laguna y los arroyos, y su distribución en los ambientes de agua dulce asociados a MCH se solaparía con la de *O. bonariensis* (*O. bon*).

Una de las propiedades más llamativas que presentan las especies del género *Odontesthes* es su conservada morfología y amplia plasticidad fenotípica. Estas características, asociadas a su capacidad de mantener poblaciones locales finamente estructuradas, que en muchos casos mantienen un flujo génico (Beheregaray y Levy, 2000; Beheregaray y Sunnucks, 2001; García et al., 2014), ha llevado a una compleja e intrincada taxonomía, en la cual la distinción de las especies suele requerir estudios interdisciplinarios complejos (Campanella et al., 2015; González-Castro et al., 2016, 2019; Avigliano et al., 2018). Es habitual que diferentes especies de *Odontesthes* coexistan en ambientes marinos y estuariales del sur de Sudamérica (Bemvenuti, 2006). Así, las complejas dinámicas poblacionales y el contacto entre especies cogenéricas, promueven tanto procesos de hibridación como de divergencia, que podrían conducir a diferentes fenómenos de diferenciación poblacional e incluso de especiación incipiente en tiempos presentes (García et al., 2014; González-Castro et al., 2016; Hughes et al., 2017, 2020; Colautti et al., 2020).

Sumado a esto, debido al gran interés en la pesca deportiva y en el consumo de su carne y gracias al éxito en la acuicultura, *O. bonariensis* ha sido sembrado en numerosos cuerpos de agua dulce de todo el país. Esto ha generado stocks artificiales de esta especie y, por ende, ha ampliado sobremanera su distribución natural originaria de las cuencas del Río de La Plata, el Paraná y el Salado (Ringuelet et al., 1967; Mancini et al., 2016). Esta amplia distribución posibilitó interacciones entre *O. bonariensis* y otras especies afines del género, que probablemente nunca hubieran ocurrido de manera natural, y que en algunos casos han llevado a eventos de hibridación. Existen numerosas evidencias de distintos procesos de hibridación entre especies de *Odontesthes*, ya sea por eventos naturales o mediados por el hombre (Strüssmann et al., 1997 b; Yoshizaki et al., 1997; Tejedor, 2001; Dyer, 2006; Conte-Grand et al., 2015, Rueda et al., 2017) como es el caso de los híbridos de *O. bonariensis* con *O. hatcheri* en Patagonia (Crichigno et al., 2013, 2014) y con *O. humensis* en Brasil (Bemvenuti, 2006).

En cuanto a la relación entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis*, Tejedor (2001) afirma que estas son especies gemelas, crípticas, de morfología muy semejante e interfértiles, y reporta ejemplares de la

laguna Salada Grande (Gral. Madariaga) determinados morfológicamente como *O. bonariensis* que presentaron patrones electroforéticos de tejido muscular más semejantes a *O. argentinensis* que a *O. bonariensis* (Tejedor et al., 1982). También menciona ejemplares que incluso presentaron una combinación de ambos perfiles, proponiéndolo como posibles híbridos naturales. Si bien es cierto que estas dos especies son morfológica y genéticamente muy semejantes (Bemvenuti, 2002; Dyer, 2006; Heras y Roldán, 2011), en los últimos años se han realizado numerosos esfuerzos por aportar herramientas que permitan una clara diferenciación y una correcta caracterización (González-Castro et al., 2016, 2019; Hughes et al., 2017, 2020).

En línea con estos estudios, el presente capítulo presenta una comparación entre las faunas parasitarias de los diferentes morfogrupos *Odontesthes* que habitan MCH, con el objetivo de aportar nuevas herramientas que permitan discriminarlos (*i.e.* el estudio comparativos de sus comunidades de parásitos y/o la determinación de posibles especies marcadoras), y a la vez aportar evidencias respecto a los ejemplares con características intermedias entre *O. argentinensis* y *O. bonariensis* (***O.morf***).

### **Objetivos**

El presente capítulo se relaciona directamente con el primer objetivo de la tesis:

1) “Identificar parásitos que puedan utilizarse como marcadores de la identidad específica de pejerreyes simpátricos y de sus morfotipos intermedios”

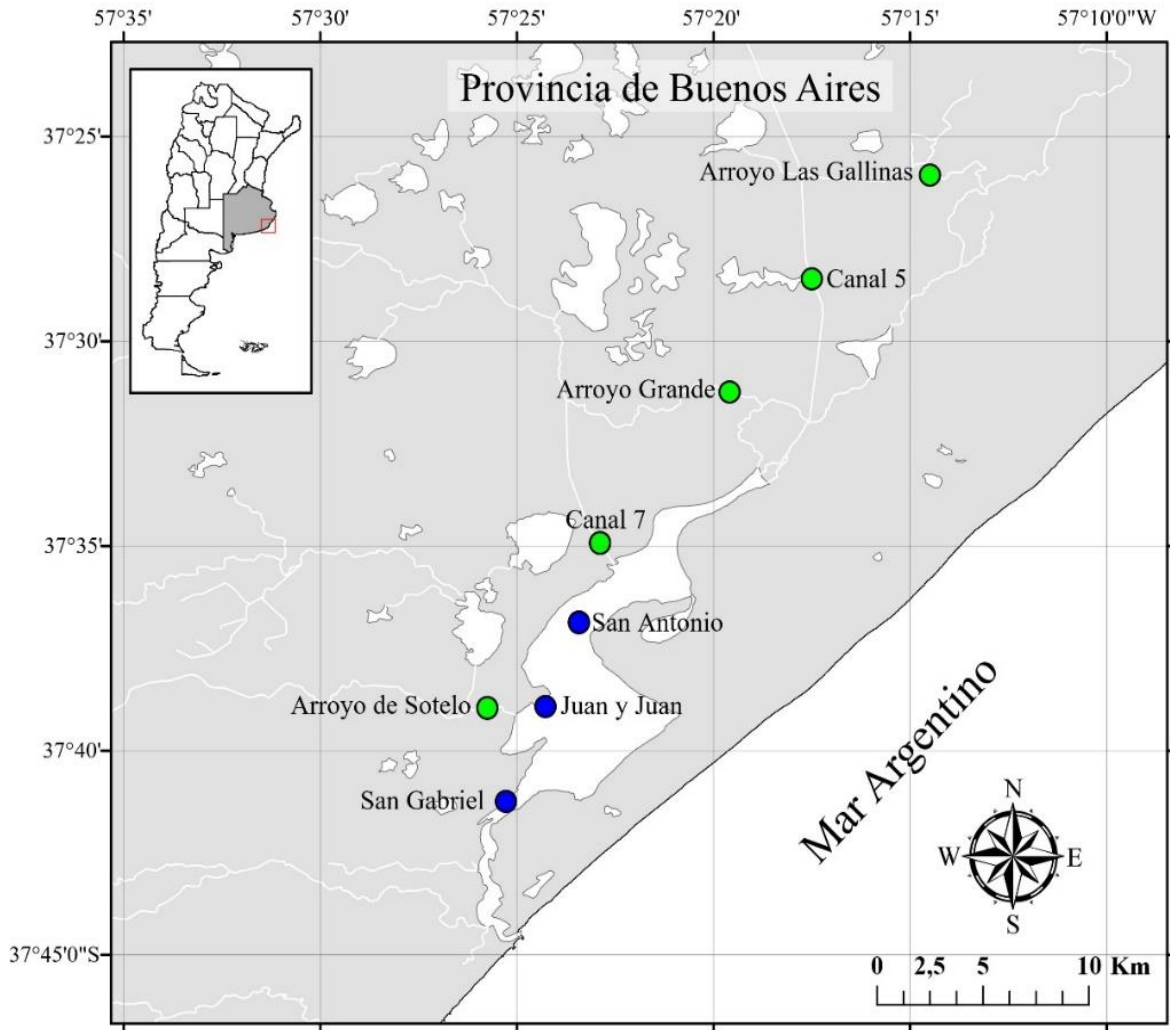
### **Materiales y Métodos**

#### ***Hospedadores analizados y área de estudio***

Se trabajó únicamente con pejerreyes que habitan la laguna MCH y sus arroyos tributarios (Figura 4.1). Se utilizó una muestra de 62 *O. argentinensis* de ambientes oligohalinos (***O.arg MCH***) de los cuáles 25 fueron obtenidos en los arroyos y 37 dentro de la laguna, 10 *O. bonariensis* (***O.bon***) hallados únicamente en los arroyos y 13 ejemplares que presentaron características intermedias entre ambas especies (***O.morf***), de los cuales 10 fueron capturados en arroyos y 3 dentro de la laguna. En el caso de *O. bonariensis* dada su reducida abundancia en MCH, 4 de los 10 ejemplares utilizados pertenecen a muestreos previos al inicio de la tesis y debieron ser incluidos tratando de lograr una muestra

estadísticamente comparable. De todas maneras, todos los *O.bon* analizados fueron capturados en Arroyo Grande, entre 2016 y 2018. La determinación de los hospedadores se realizó en base al set de caracteres merísticos distintivos, planteados por González-Castro et al. (2016), que se resumen en la [Tabla 4.1](#), en combinación con características más generales de la morfología de los hospedadores. A grandes rasgos, *O.bon* presenta 30-36 branquispinas, 52-66 escamas en la serie lateral, una cabeza más fina y alargada, cuerpo más alto en la región media, generalmente la aleta anal presenta una posición posterior comparativamente con *O.arg MCH* y su base es más corta; por su parte, los *O. argentinensis* de ambientes oligohalinos (*O.arg MCH*) presentan 17-24 branquispinas, 50-58 escamas en la serie lateral, una cabeza más ancha que los demás grupos, origen de su primera aleta dorsal (D1) en un gran porcentaje de sus individuos anterior al ano y un cuerpo robusto en la región central. Por último, los *O.morf* presentan 25-29 branquispinas, 53-64 escamas en la serie lateral, una cabeza más alta y larga que *O.arg MCH*, la primer aleta dorsal se inserta (al igual que *O.bon*) generalmente anterior al ano, la segunda dorsal se halla desplazada hacia adelante y la aleta anal desplazada hacia abajo, respecto de *O.arg MCH*.

Finalmente, las tallas (Largo Total, **LT**) los distintos morfogrupos de hospedadores fueron comparados mediante un análisis PERMANOVA de una vía (Anderson et al., 2008), con diseño factorial 1x3 basado en una matriz de distancias euclidianas, usando ‘*morfogrupo*’ como factor y 9999 permutaciones irrestrictas de los datos crudos. Se tomó el valor de las distancias promedio entre/dentro de los grupos (‘*average distance between/within groups*’, que es parte del test de PERMANOVA) como parámetro para cuantificar estas diferencias. A fin de determinar diferencias en las dispersiones entre los grupos, se realizó un test de homogeneidad de dispersiones PERMDISP (Anderson et al., 2008), comparando entre morfogrupos, utilizando 9999 permutaciones.



**Figura 4.1** Mapa del área de estudio mostrando los sitios de captura dentro del sistema de Laguna Costera Mar Chiquita. Los puntos verdes corresponden a arroyos y los azules a sitios ubicados dentro de la laguna.

### *Estudios parasitológicos*

Para cada morfogrupo de hospedadores, se calcularon parámetros comunitarios y parasitológicos clásicos, de acuerdo a Bush et al. (1997): se determinaron abundancia media y prevalencia de cada especie parásita, discriminadas por especie de hospedador. También se calcularon la riqueza específica, diversidad (mediante el índice de Brillouin) y equitatividad (mediante el índice de Pielou) para cada infracomunidad.

Estos descriptores fueron comparados entre morfogrupos mediante tests PERMANOVA (Anderson et al., 2008), realizado sobre en una matriz de distancias euclidianas y con un diseño similar al utilizado para comparar las tallas, con la diferencia que en este análisis se incorporó **LT** como covariable ya que se hallaron diferencias entre las muestras en cuanto a la composición de tallas. Consecuentemente y dado que las muestras también presentaron diferente número de hospedadores, se aplicó una suma de cuadrados secuencial (Tipo I).

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

Para llevar a cabo las comparaciones entre ensambles, se trabajó a dos niveles: estructural y composicional. En primer lugar, para evaluar la estructura de los ensambles, se seleccionaron únicamente aquellas especies de parásitos de larga permanencia en el hospedador, se transformaron las abundancias mediante raíz cuadrada y se calculó una matriz de similitud de Bray-Curtis para todos los posibles pares de infracomunidades, teniendo en cuenta el morfogrupo correspondiente de cada hospedador. Con esta nueva matriz de similitud se realizó un escalamiento multidimensional no paramétrico (nMDS, Clarke y Gorley, 2015) para visualizar la relación entre los ensambles y los morfogrupos de los hospedadores. Sobre este nMDS se superpusieron vectores que representan correlaciones de Pearson (con  $\rho > 0,3$ ) entre los ejes del nMDS y cada variable (especie de parásito y **LT**), a fin de evaluar cuáles de ellas contribuyen más a la diferenciación de los hospedadores. Para esclarecer las posibles diferencias entre morfogrupos, se cotejaron las distancias entre los centroides de nubes de puntos obtenidas mediante un procedimiento de ‘*bootstrap averaging*’ (Clarke y Gorley, 2015) basado en remuestreos del set de datos original (75 iteraciones, con reemplazo). Para visualizar los valores promedio se generó un nMDS, utilizando tantas dimensiones como fuera necesario para

coincidir lo más estrechamente posible con la matriz de distancia original (coeficiente de correlación de  $\rho = 0.99$ ). En los nMDS el ajuste logrado se cuantificó mediante un valor de stress.

Las diferencias observadas entre morfogrupos de hospedador se testearon mediante un análisis PERMANOVA sobre la matriz de Bray-Curtis previamente construida, incluyendo **LT** como covariable y '*morfogrupo*' como factor en un diseño 1x3. Se llevaron a cabo 9999 permutaciones bajo un modelo reducido. Posteriormente se testeó la homogeneidad en las dispersiones de los grupos mediante un test PERMDISP (Anderson et al., 2008) sobre la misma matriz.

Las diferencias entre grupos así determinadas fueron estudiadas en mayor detalle mediante un análisis CAP (Anderson y Willis, 2003) incluyendo un test permutacional de significancia '*trace*' y 9999 permutaciones. Se seleccionó el número de ejes PCO (m) que maximizara los éxitos al asignar las muestras a los morfogrupos predeterminados para evitar una sobreparametrización, utilizando además un método de validación cruzada '*Leave-one-out cross validation*' (Anderson y Robinson, 2003) en la asignación a los mismos.

En segundo lugar, para estudiar la composición de los ensambles se trabajó del mismo modo pero con la diferencia de que se utilizaron todas las especies de parásitos presentes, construyendo a partir de estos datos una matriz de similitud de Jaccard (datos de presencia/ausencia de las especies parásitas) sobre la cual se trabajaron los restantes análisis. Los procedimientos estadísticos fueron los mismos que se utilizaron para analizar la estructura de los ensambles, con estas dos únicas salvedades.

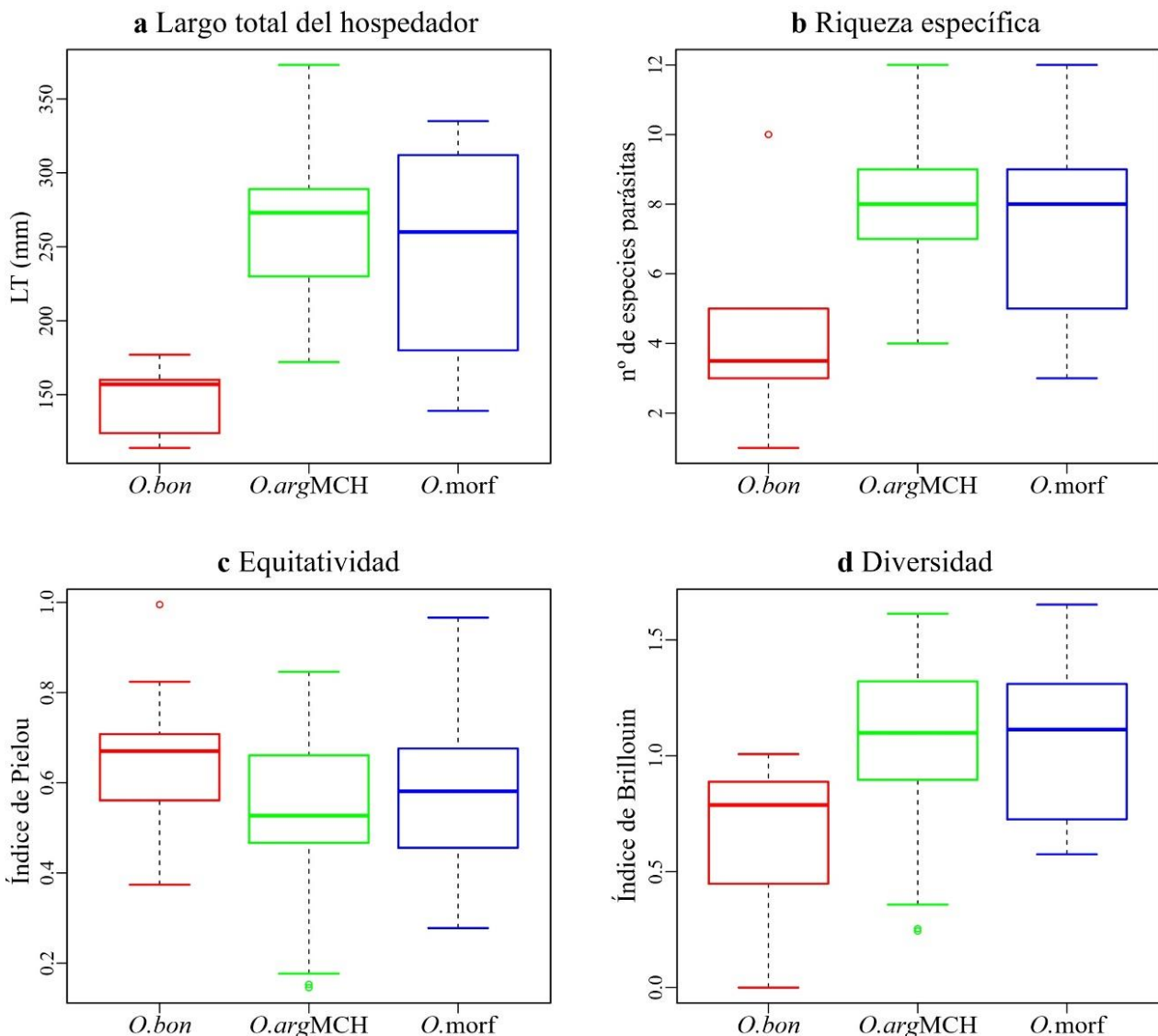
### *Análisis de similitud a nivel de comunidad componente*

Se estudiaron la prevalencia y la abundancia media de todas las especies parásitas halladas en estos hospedadores, teniendo en cuenta su morfogrupo (*O.arg* MCH, *O.morf* y *O.bon*). Con esta información se realizó un análisis jerárquico aglomerativo de conglomerados (CLUSTER, Clarke y Gorley, 2006) sobre matrices de similitud de Bray-Curtis, construidas en base a prevalencia y a la raíz cuadrada de la abundancia media, utilizando el método de agrupamiento ‘*group-average*’. Esto permitió observar similitudes entre los parámetros parasitológicos de los ensambles de cada tipo hospedador, a fin de revelar posibles patrones en cuanto a la composición de los ensambles de parásitos. Estos resultados se visualizaron generando un dendrograma a partir de los valores de similitud medios de cada grupo.

Todas las medidas de similitud y distancia, así como todos los análisis multivariados, se realizaron usando el paquete PERMANOVA+ del software PRIMER (Anderson et al., 2008).

## Resultados

El análisis de los hospedadores mostró ciertas diferencias entre morfogrupos, respecto del **LT** de los peces (Tabla 4.2). Si bien no hubo diferencias significativas entre ***O.arg* MCH** y ***O.morf***, los ejemplares de ***O.bon*** fueron significativamente menores que ambos (Figura 4.2). El test de homogeneidad de dispersiones mostró diferencias entre las dispersiones de los 3 grupos ( $F_{(2, 82)} = 13,205$ ;  $P_{perm} = 0,0001$ ), lo cual resalta el sesgo observado en las tallas.



**Figura 4.2** Box-plots de parámetros comunitarios y del hospedador para los ensamblajes parasitarios de *Odontesthes bonariensis* (***O.bon***), *O. argentinensis* de MCH (***O.arg* MCH**) y *Odontesthes* con morfotipo intermedio entre ambas especies (***O.morf***), en el sistema de la Laguna Costera Mar Chiquita.: **a** Largo total del hospedador, **b** Riqueza específica, **c** Índice de equitatividad de Pielou, **d** Índice de diversidad de Brillouin.

Respecto de la fauna parasitaria, se determinaron 26 especies de parásitos en el total de los hospedadores analizados a los fines de este capítulo (n=85). Las mismas comprenden 20 familias, 24 géneros y corresponden a 8 taxa superiores: Ichthyosporea, Fungi, Digenea, Cestoda, Acanthocephala, Nematoda, Hirudinea y Copepoda. Las abundancias medias y prevalencias de cada especie se muestran en la [Tabla 4.3](#). El taxón mejor representado fue Digenea, con un mínimo de 10 especies diferentes, seguido de Nematoda con un mínimo de 6. Únicamente dos especies fueron exclusivas de ***O.bon***: *Acanthostomum* sp. y *Tylodelphys* sp. Los parásitos exclusivos de ***O.arg* MCH** fueron todos de origen marino y corresponden a 5 especies: *Caligus rogercresseyi*, *Corynosoma australe*, *Cucullanus marplatensis*, *Proisorhynchoides* sp. y *Pseudoterranova cattani*. De las restantes 19 especies, 8 estuvieron presentes tanto en ***O.arg* MCH** como en ***O.morf*** y 11 fueron comunes a todos los hospedadores analizados. Si bien no se registraron especies exclusivas de los ***O.morf***, hubo un grupo de especies que presentó mayores prevalencias en éstos hospedadores que en ***O.bon*** y ***O.arg* MCH**. Este grupo está compuesto por *Ascocotyle diminuta*, *Ascocotyle* sp., *Ascocotyle felipei*, *Austrodiplostomum mordax*, *Contracaecum* sp. y *Lernaea cyprinacea*. Por otro lado, de entre las 11 especies comunes a todos los hospedadores, solo los cestodes proteocefalideos presentaron una prevalencia considerablemente mayor en ***O.bon*** que en el resto de los *Odontesthes*.

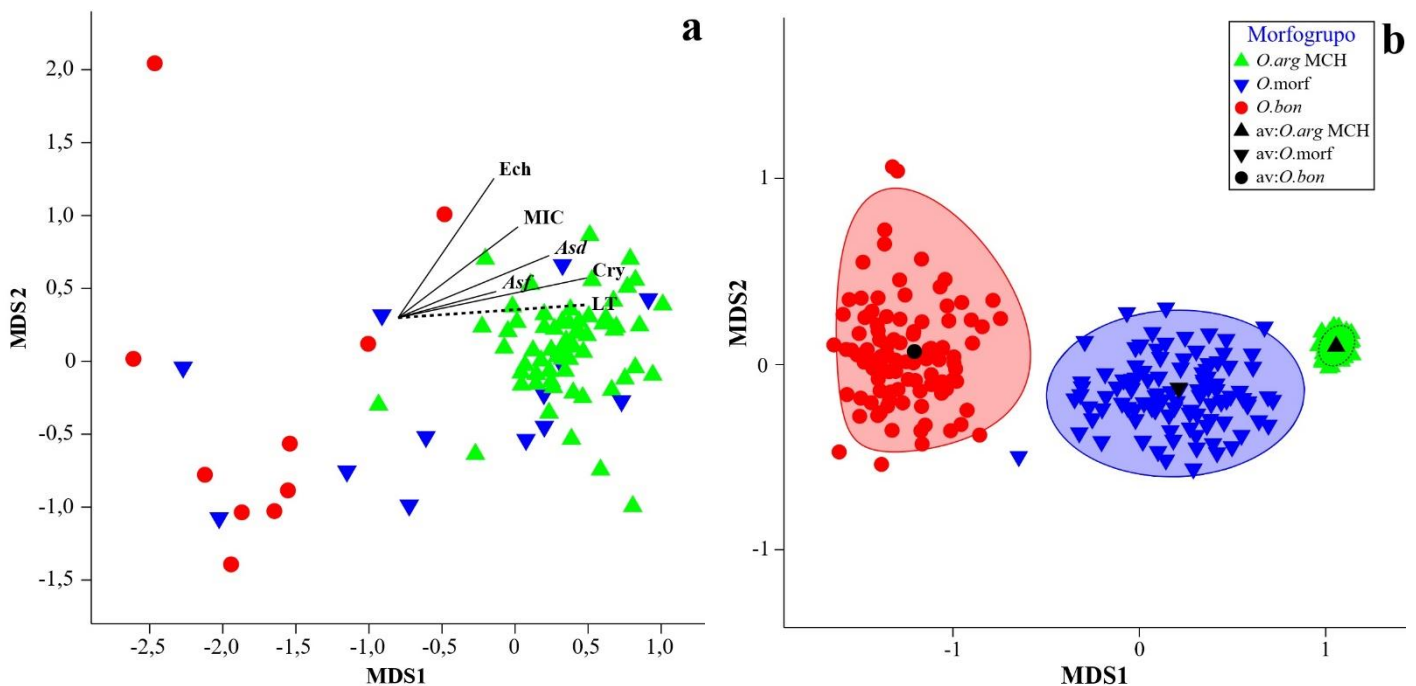
En cuanto a los estimadores comunitarios clásicos, la riqueza específica fue significativamente mayor en ***O.arg* MCH** y ***O.morf*** que en ***O.bon***, mientras que la equitatividad y la diversidad no mostraron diferencias significativas entre los tres hospedadores, estando fuertemente influidas por la talla ([Tabla 4.2](#), [Figura 4.2](#)).

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

La [Figura 4.3a](#) muestra el nMDS basado en similitudes de Bray-Curtis que refleja la estructura de las comunidades, en base a los parásitos de larga permanencia. Sobre ésta se han superpuesto **LT** y vectores que corresponden a los parásitos que presentaron correlaciones con  $\rho > 0.3$ , observándose ciertas diferencias entre los hospedadores. Los ejemplares correspondientes a ***O.arg* MCH** se agruparon sobre la derecha del plot mientras que los ***O.bon*** aparecen hacia la izquierda en un grupo discernible, pero un tanto más disperso. Los ***O.morf*** aparecen distribuidos en una posición intermedia a lo largo del eje

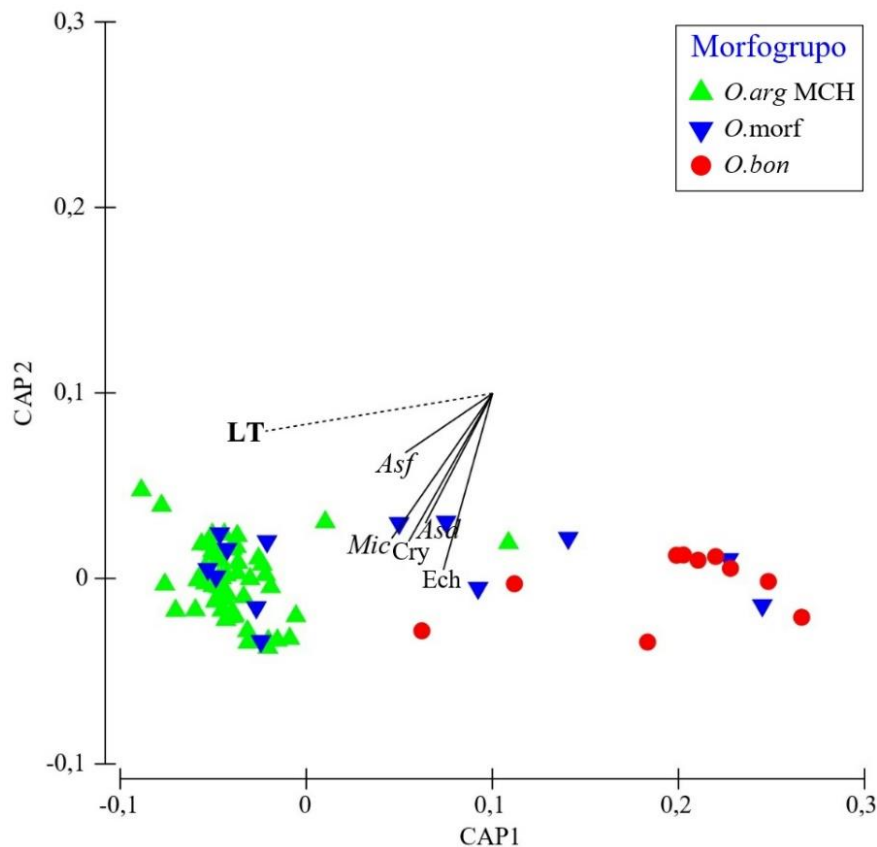
horizontal, sin diferenciarse claramente de *O.bon* ni de *O.arg* MCH. El patrón de distribución sobre dicho eje estuvo altamente correlacionado con la talla de los hospedadores (LT), observándose los ejemplares de menor LT hacia la izquierda del plot. El valor de stress obtenido para este escalamiento fue de 0,11, lo que se considera una buena representación de los datos reales. Las especies que más contribuyeron a este ordenamiento de los datos fueron los microsporidios, las metacercarias de la familia Echinostomatidae, *Ascocotyle felippeii*, *Ascocotyle diminuta* y Cryptogonimidae gen. sp.

Al llevar a cabo un remuestreo sobre estos datos a fin de observar las posibles diferencias entre los centroides de los grupos con mayor claridad, se pudo individualizar cada tipo de hospedador en base a sus comunidades parasitarias (Figura 4.3b). Los *O.arg* MCH aparecen como un grupo muy compacto, claramente diferenciado de los demás, en una posición intermedia se ubicaron los *O.morf* en un grupo bien definido en el centro del gráfico, mientras que los *O.bon* presentaron mayores y se ubicaron hacia la izquierda.



**Figura 4.3:** Estructura de los ensambles parasitarios de las especies de *Odontesthes* del Sistema de Laguna Costera Mar Chiquita (MCH): **a** biplot del Escalamiento Multidimensional no paramétrico (nMDS) basado en una matriz de similitud de Bray-Curtis sobre la raíz cuadrada de las abundancias parasitarias; **b** nMDS de los promedios *bootstrap-averages* (75 iteraciones, con reemplazo) de las infracomunidades de parásitos de las especies de *Odontesthes* de MCH, basado en similitudes de Bray-Curtis calculadas a partir de la raíz cuadrada de la abundancia de parásitos. Acrónimos para las especies en vectores: *Asd*: *Ascocotyle diminuta*, *Asf*: *Ascocotyle felippeii*, *Ech*: metacercarias Echinostomatidae, *MIC*: Microsporea fam. gen. sp., *Cry*: Cryptogonimidae gen. sp. *LT*: largo total del hospedador.

El análisis canónico de coordenadas principales (CAP) mostró diferencias significativas entre hospedadores ( $tr= 0,73436$ ;  $P_{perm}= 0,0001$ ), explicando el 69,17% de la variabilidad de los datos mediante los 3 ejes PCO seleccionados ( $m=3$ ), clasificando correctamente el 83,53% de los hospedadores. La [Tabla 4.4](#) muestra los resultados de la validación cruzada, mediante la cual se aprecia que las muestras correspondientes a *O.arg* MCH presentaron el mayor porcentaje de clasificación correcta, seguidas de las de *O.bon*. Los *O.morf* presentaron los mayores errores de clasificación, con apenas un 23,08% de muestras correctamente clasificadas, y la mayoría de los *O.morf* clasificados como *O.arg* MCH. La [Figura 4.4](#) grafica este mismo patrón de ordenamiento en el cuál se observa que las muestras de *O.morf* se solapan con las de *O.arg* MCH, hacia la izquierda del plot, y con las de *O.bon* hacia la derecha del mismo.



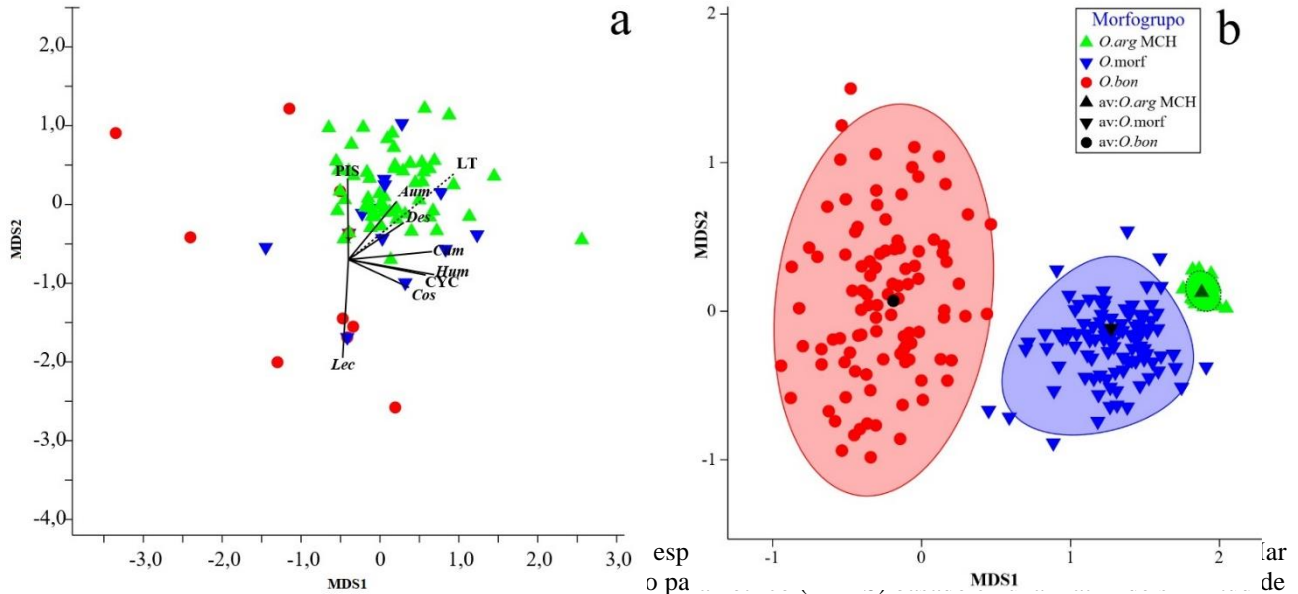
**Figura 4.4:** biplot del Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) basado en el índice de Bray-Curtis calculado en base a la raíz cuadrada de la abundancia de los parásitos de larga permanencia de los *Odontesthes* del Sistema de Laguna Costera Mar Chiquita. Acrónimos para las especies en vectores: *Asd*: *Ascocotyle diminuta*, *Asf*: *Ascocotyle felippei*, *Ech*: metacercarias Echinostomatidae, *Mic*: Microsporea fam. gen. sp., *Cry*: Cryptogonimidae gen. sp. *LT*: largo total del hospedador.

En lo que respecta a la composición de las comunidades, el nMDS basado en las similitudes de Jaccard para todos los parásitos hallados (Figura 4.5 a), mostró un patrón similar pero con mayor dispersión que el correspondiente a la estructura de las comunidades y con un ajuste menor (stress=0,19). Se observan los ***O.arg MCH*** solapados con ***O.morf***, mientras que los ***O.bon*** se ubican del centro hacia la izquierda en una nube de puntos muy dispersa. Las especies que contribuyeron en mayor medida a esta distribución fueron: los hirudíneos de la familia Piscicolidae, *Austrodiplostomum mordax*, *Dermocystidium* sp., *Cucullanus marplatensis*, larvas de cestodes ciclofilídeos, *Huffmanella moravecii*, *Contracaecum* sp., más asociados a ***O.arg MCH*** y *Lernaea cyprinacea*, más asociada a ***O.morf*** y ***O.bon***. Sin embargo, los resultados del *bootstrap averaging* presentaron los tres grupos de hospedadores bien diferenciados (Figura 4.5 b). Nuevamente se observa una posición intermedia de los ***O.morf*** entre las elipses correspondientes a ***O.bon***, hacia la izquierda y con una mayor dispersión, y ***O.arg MCH***, el cual se observa formando un grupo pequeño y compacto sobre la derecha del gráfico.

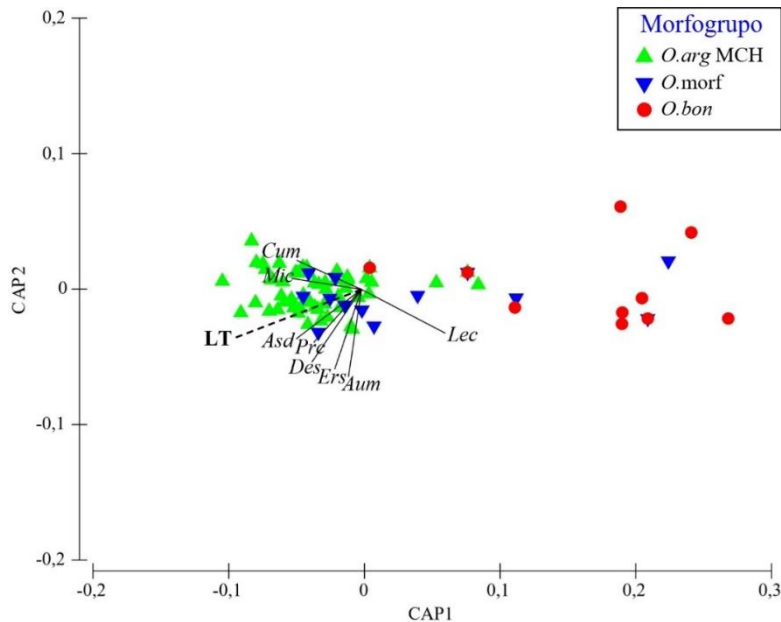
El CAP (Tabla 4.4) mostró que las diferencias fueron significativas ( $tr=0,63741$ ;  $P_{perm}= 0,0001$ ), explicando el 68,29% de la variación total mediante los 5 ejes PCO seleccionados ( $m=5$ ), y clasificando correctamente el 76,41% de los hospedadores. Al igual que para los análisis de estructura comunitaria, la gran mayoría de los ***O.arg MCH*** fueron correctamente clasificados, así como el 60% de los ***O.bon***, mientras que en el caso de ***O.morf*** solo se clasificó correctamente el 23,08% de los hospedadores, siendo la mayoría de ellos asignados a ***O.arg MCH***. Estos resultados pueden visualizarse en la Figura 4.6.

Los análisis PERMANOVA revelaron que la estructura y composición de las comunidades parasitarias variaron entre morfogrupos, estando además significativamente influenciadas por LT (Tabla 4.5). Los análisis pareados corregidos por LT, mostraron ***O.morf*** presenta la misma estructura comunitaria que ***O.bon***, mientras que ambas difiere significativamente de ***O.arg MCH***. En cambio, las comunidades de ***O.morf*** presentaron una composición intermedia que no difirió significativamente de ***O.arg MCH*** ni de ***O.bon***, los cuales sin embargo fueron significativamente diferentes. Estos resultados podrían estar muy condicionados por las diferencias halladas en las dispersiones de cada grupo, ya que

a través de los test PERMIDSP se observó una significativa heterogeneidad en las mismas, tanto para la estructura ( $F_{(2,82)} = 19,46$ ;  $P_{Perm} = 0,0001$ ) como para la composición ( $F_{(2,82)} = 10,023$ ;  $P_{Perm} = 0,0005$ ).



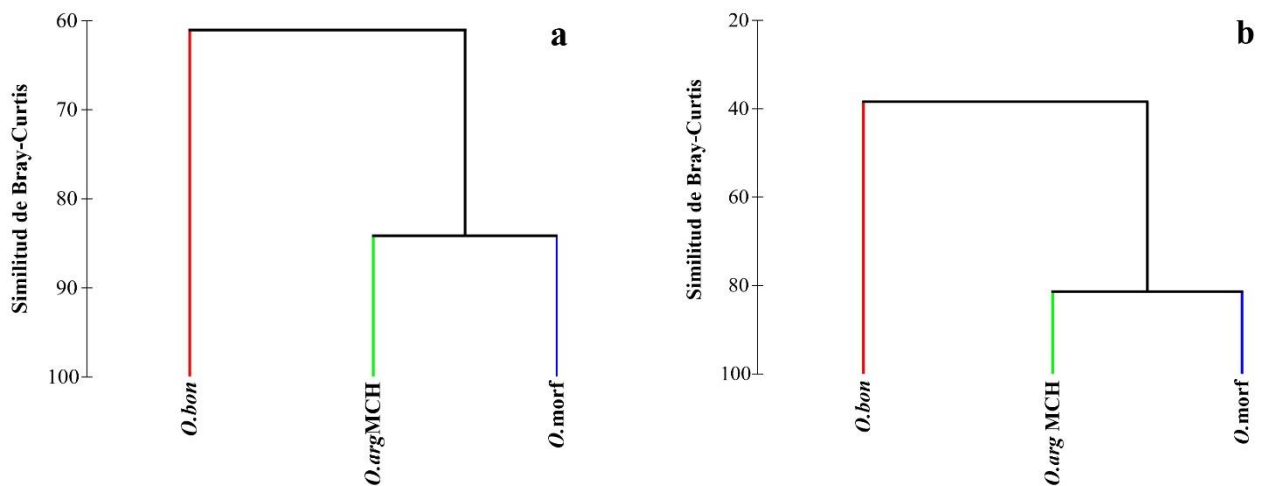
**Fig 4.5:** **a** MDS de los promedios *bootstrap-averages* (75 iteraciones, con reemplazo) de las infracomunidades de parásitos de las especies de *Odontesthes* de MCH, basado en similitudes de Bray-Curtis calculadas a partir de la raíz cuadrada de la abundancia de parásitos. Acrónimos para las especies en vectores: **Aum**: *Austrodiplostomum mordax*, **Cos**: *Contracaecum* sp., **Cum**: *Cucullanus marplatensis*, **CYC**: cisticercos de la superfamilia Cyclophyllidea, **Des**: *Dermocystidium* sp., **Hum**: *Huffmanella moravecii*, **Lec**: *Lernaea cyprinacea*, **PIS**: hirudineos de la familia Piscicolidae. **LT**: largo total del hospedador. **b** nMDS de los promedios *bootstrap-averages* (75 iteraciones, con reemplazo) de las infracomunidades de parásitos de las especies de *Odontesthes* de MCH, basado en similitudes de Bray-Curtis calculadas a partir de la raíz cuadrada de la abundancia de parásitos. Acrónimos para las especies en vectores: **Aum**: *Austrodiplostomum mordax*, **Cos**: *Contracaecum* sp., **Cum**: *Cucullanus marplatensis*, **CYC**: cisticercos de la superfamilia Cyclophyllidea, **Des**: *Dermocystidium* sp., **Hum**: *Huffmanella moravecii*, **Lec**: *Lernaea cyprinacea*, **PIS**: hirudineos de la familia Piscicolidae. **LT**: largo total del hospedador.



**Figura 4.6:** biplot del Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) basado en el índice de Jaccard calculado en base a la abundancia de todos los parásitos de los *Odontesthes* del Sistema de Laguna Costera Mar Chiquita. Acrónimos para las especies en vectores: **Asd**: *Ascocotyle diminuta*, **Asf**: *Ascocotyle felipei*, **Ech**: metacercarias Echinostomatidae, **Mic**: Microsporea fam. gen. sp., **Cry**: Cryptogonimidae gen. sp. **LT**: largo total del hospedador.

### Análisis de similitud a nivel de comunidad componente

El análisis de las comunidades componentes de cada morfogrupo de hospedador (*O.arg* MCH, *O.morf* y *O.bon*) arrojó resultados semejantes a lo observado para la riqueza y diversidad de las comunidades. Al igual que estas variables, la abundancia y prevalencia estuvieron fuertemente condicionadas por la talla. La prevalencia (Figura 4.7 a) y la abundancia media (Figura 4.7 b) de parásitos de *O.morf* y *O.arg* MCH resultaron más similares entre sí que respecto de *O.bon* (los cuales son de tallas significativamente menores). La similitud entre *O.morf* y *O.arg* MCH superó en ambos casos el 80%, mientras que entre éstos y *O.bon* fue 38,46% para la prevalencia y para la abundancia media 61.08%.



**Figura 4.7:** Análisis de similitud a nivel de comunidad componente. Dendrogramas del análisis CLUSTER sobre **a** la prevalencia y **b** la abundancia media de todas las especies de parásitos halladas para cada morfogrupo de hospedador: **O.arg MCH:** *O. argentinensis* de la población de MCH, **O.morf:** ejemplares de morfotipo intermedio entre *O.arg* y *O.bon*, **O.bon:** *O. bonariensis*.

## Discusión

Como se ha mencionado anteriormente, *Odontesthes argentinensis* y *O. bonariensis*, son dos especies muy próximamente relacionadas, tanto genética (Heras y Roldán 2011; González-Castro et al., 2016; Hughes et al., 2017, 2020) como morfológicamente (Dyer 2006; Bemvenuti 2002; González-Castro et al., 2016). Respecto de la morfología, se observan diferencias merísticas, morfológicas y morfométricas (Bemvenuti 2005; Dyer, 2006; González-Castro et al., 2016). En términos genéticos, si se emplean marcadores mitocondriales, las divergencias halladas caen dentro de los límites de la variabilidad intraespecífica de *Odontesthes* (Heras y Roldán, 2011; Díaz et al., 2016; González-Castro et al., 2016, 2019), por lo que para lograr una clara discriminación de dichas especies se requiere de: **i)** combinaciones de diferentes aproximaciones metodológicas o bien, **ii)** el uso de marcadores nucleares/metodologías recientes de genómica (ddRAD- SNPs) (Hughes et al., 2020; González-Castro *comunicación personal*). La reducida diferenciación genética podría deberse ya sea a un reciente proceso de rápida especiación en ambientes de agua dulce o bien a un flujo génico persistente entre las especies incipientes de agua dulce y sus congéneres marinos (García et al., 2014; Campanella et al., 2015; Díaz et al., 2016; González-Castro et al., 2016). Hughes et al. (2017), observaron divergencias entre ambas especies en los transcriptomas branquiales de genes asociados a la osmorregulación que apuntan más hacia la primera opción. Si bien estas divergencias no son suficientes para revelar diferencias interespecíficas, se condicen con una especiación y adaptación a diferentes condiciones ambientales.

Siendo que *O. argentinensis* es una especie típicamente marina y *O. bonariensis* una especie dulceacuícola, la existencia de una zona ecotonal o intermedia entre ambos ambientes resulta una condición *sine qua non* para la generación de híbridos entre ellas. Diversos trabajos han mostrado cómo *O.arg* ha invadido estuarios y lagunas costeras, estableciendo poblaciones bien diferenciadas (Beheregaray et al., 2000, 2002; Beheregaray y Sunnucks, 2001). Mar Chiquita es uno de tales ambientes (González-Castro et al., 2016, 2019), donde además de existir una población estuarial de *O. argentinensis* bien diferenciada de sus congéneres marinos (*O.arg* MCH), existe una zona de contacto entre dicha población y *O.bon*. Trabajos recientes indicarían que esta zona de contacto ha promovido

eventos de hibridación (González-Castro et al., 2016 y *comunicación personal*; Hughes et al., 2020), de manera semejante a lo que se ha reportado para otras especies del género (Crichigno et al., 2013, 2014; Conte-Grand et al., 2015, Rueda et al., 2017). Este tipo de áreas, conocidas como “zonas híbridas”, donde especies estrechamente relacionadas se cruzan y producen descendencia (Grabenstein y Taylor, 2018), se dan cuando los límites entre especies no son completos, y si bien son sistemas complejos, resultan modelos ideales para estudiar la solidez de estos límites y las posibles barreras biológicas entre las especies (Harrison y Larson, 2014; Grabenstein y Taylor, 2017; Hughes et al., 2020; González-Castro *comunicación personal*).

En este contexto, los parásitos pueden jugar un rol crucial en la integridad de esas barreras, dadas la especificidad de algunas especies, las estrechas relaciones coevolutivas hospedador-parásito y su influencia sobre el fitness del hospedador (Theodosopoulos et al., 2019). Dependiendo del grado de coadaptación y especificidad, y del tipo de inmunidad de los híbridos respecto de las especies parentales, el efecto del parasitismo puede ser variable (Theodosopoulos et al., 2019). Algunos autores han observado mayor diversidad de especies parásitas en los híbridos, pero con cargas parasitarias menores que en las especies parentales (Simková et al., 2013, 2021; Krasnovy et al., 2017, 2020). Si los híbridos resultan más resistentes al parasitismo, esto puede llevar a desdibujar las barreras interespecíficas al promover el flujo génico con las especies parentales (Theodosopoulos et al., 2019). En cuanto a los pejerreyes de Mar Chiquita, se ha demostrado recientemente que, aquellos individuos determinados como *O.morf* (González-Castro et al., 2016), son en efectivamente híbridos entre *O.bon* y la población de *O.arg MCH* (González-Castro *comunicación personal*). No queda claro aún si éstos híbridos serán persistentes en el tiempo (Hughes et al., 2020), lo cual dependerá de su fitness en relación a las especies parentales. Desde la perspectiva de la ecología parasitaria, esta estabilidad puede estimarse indirectamente observando la similitud entre las comunidades de parásitos de los híbridos en relación a las de aquellas especies que les dieron origen.

La fauna de parásitos determinada para este estudio concuerda con los hallazgos previos para *Odontesthes* en estos ambientes, incorporando algunas especies que en general están más relacionadas a ambientes dulceacuícolas (*Acanthostomum* sp. y *Tylodelphys* sp.). Estas fueron exclusivas de *O.bon*,

un hospedador preferentemente dulceacuícola que habita las regiones del sistema MCH donde se registran las menores salinidades, hacia la cabecera de la laguna, en la desembocadura de los principales arroyos tributarios. A su vez, los proteocefalideos, si bien no fueron exclusivos de *O.bon*, presentaron mayor prevalencia en este grupo que en los restantes hospedadores, por lo que también podrían considerarse entre las especies “características de *O. bonariensis*”.

Por otro lado, los parásitos exclusivos de *O.arg* MCH fueron principalmente de origen marino pese a encontrarse parasitando pejerreyes de la población MCH. Como se vio en el Capítulo III estos hospedadores están prácticamente aislados de sus conespecíficos marinos, con escasos indicios de flujo de individuos entre poblaciones. Consecuentemente, la presencia de estas especies implicaría también la de al menos alguno de sus restantes hospedadores dentro de la laguna misma. Es posible, por lo tanto, que sus estadios infectivos hayan sido conducidos dentro de la laguna con los aportes de agua salada dados por las mareas.

En cuanto a los *O.morf*, si bien no presentaron especies propias, mostraron varias especies (*Ascocotyle diminuta*, *Ascocotyle felippei*, *Ascocotyle* sp., *Austrodiplostomum mordax*, *Contracaecum* sp., un nematode Cystidicolidae, *Huffmanella moravecii*, *Lernaea cyprinacea* y *Phyllodistomum* sp.) que presentaron prevalencias mayores que en *O.bon* y *O.arg* MCH. Este grupo estuvo compuesto por una mayoría de especies dulceacuícolas y estuariales, que podrían implicar mayores similitudes con la fauna parasitaria de *O.bon*.

Respecto de los análisis cuantitativos, la riqueza, la diversidad y los estudios de prevalencia y abundancia a nivel de comunidad componente, arrojaron resultados diferentes. Los *O.morf* aparecen más asociados con *O.arg* MCH que con *O.bon*. Tal es así que la mayoría de los errores de asignación en las validaciones cruzadas se dieron por asignación de ejemplares de *O.morf* al grupo *O.arg* MCH. De todas formas, si bien los resultados de los análisis multivariados mostraron solapamientos entre las muestras de *O.morf* y *O.arg* MCH, también revelaron una condición intermedia de los *O.morf* respecto de sus especies parentales, en términos de la estructura y la composición de sus comunidades parasitarias. Sin embargo, es evidente que la talla y el pequeño tamaño muestral de *O.bon*, condicionaron las diferencias. De esta manera, al evaluar las diferencias entre comunidades

considerando el efecto de la talla de los hospedadores, incluyendo **LT** como covariable, se pusieron de manifiesto las semejanzas reales entre los distintos ensambles. Así, aunque la composición de los ensambles en los híbridos resultó intermedia respecto de los parentales, es decir sin diferencias significativas con los mismos, la similitud en la estructura de las mismas, observada entre **O.morf** y **O.bon**, indicarían una preferencia o mayor residencia de ambos morfogrupos en ambientes oligohalinos.

Como se mencionó al principio de este capítulo, **O.bon** fue hallado únicamente en los arroyos tributarios de la Laguna, coincidiendo además con las observaciones González-Castro et al., 2009 respecto de la distribución de esta especie en el sistema de MCH. De manera similar, la mayoría de los **O.morf** fueron obtenidos en los arroyos, lo cual podría deberse a una preferencia por este tipo de ambientes que explicaría la predominancia de parásitos dulceacuícolas en los mismos. Por lo tanto, la similar estructura entre las comunidades parasitarias de **O.morf** y **O.bon** se debe a semejanzas en dos factores clave para la determinación de las especies parásitas que un hospedador puede adquirir: la dieta y las condiciones del medio en el cual los ejemplares pasan la mayor parte del tiempo. Dadas las especies en común entre **O.bon** y **O.morf**, la segunda opción parece ser la principal responsable de la estructura comunitaria, ya que de las 11 especies comunes, solamente *Contracaecum* sp. y los proteocefalideos se transmiten por vía trófica, mientras que las restantes 9 presentan estadios infectivos de vida libre (cercarías, esporas, copepoditos). La distribución de estos estadios está íntimamente relacionada con las condiciones del medio acuático (salinidad, temperatura, turbidez, oxígeno disuelto). De todos modos, debe considerarse el hecho de que estos patrones fueron influenciados por la talla (y por ende la edad) de los hospedadores, factores que también son determinantes de las cargas parasitarias (Braicovich et al., 2016). Esta influencia puede observarse en las fuertes correlaciones entre **LT** y los ejes a lo largo de los cuales se separaron los hospedadores, tanto en los nMDS como en los biplots de los análisis CAP. Por otro lado, las diferencias en los ensambles respecto de **O.arg MCH** también fueron significativas, tanto a nivel de infracomunitario como de comunidad componente, a pesar de que las tallas de **O.morf** y **O.arg MCH** fueron similares, sustentando las conclusiones respecto de un uso del hábitat como determinante principal de los ensambles de parásitos de cada hospedador.

En síntesis, si bien no se hallaron parásitos específicos de los híbridos, los estudios de similitud infracomunitaria y de comunidad componente, así como la identidad de las especies compartidas por los diferentes hospedadores permitieron distinguir los diferentes morfogrupos. Cabe resaltar que resulta de suma importancia considerar la talla de los hospedadores, a fin de evitar alcanzar conclusiones erróneas, en las que grandes diferencias en el tamaño de los peces opaquen similitudes en sus comunidades parasitarias y, por ende en los hábitats donde viven. En ese sentido, los ensambles de parásitos permitieron revelar un uso diferencial del hábitat por parte de los *O. arg* respecto de *O. bon* y *O. morf*, dentro del amplio abanico de condiciones ambientales que brinda el sistema de Mar Chiquita, el cuál a la vez ha demostrado ser un ambiente muy propicio para la radiación y especiación de los *Odontesthes*.

## Tablas

**Tabla 4.1** Resumen de los caracteres morfológicos utilizados para la distinción de los morfogrupos de *Odontesthes bonariensis* y *O. argentinensis* analizados, siguiendo a González-Castro et al., 2016. Los valores corresponden al rango de **BS**: número de branquispinas en la rama inferior del primer arco branquial, **D1**: número de radios de la primera aleta dorsal, **D2**: número de radios de la segunda aleta dorsal, **A**: número de radios de la aleta anal. Entre paréntesis figuran las medias para cada morfogrupo. **% D1/año**: posición relativa de la primera aleta dorsal respecto del año en la mayoría de los ejemplares estudiados por González-Castro et al. 2016.

Grupo	BS	ESL	D2	A	% D1/año
<i>O.arg MCH</i>	17–24 (21,7)	50–58 (53,2)	9–12 (10,0)	16–20 (18,3)	anterior
<i>O.arg MAR</i>	21–25 (23,8)	52–59 (55,4)	8–11 (10,0)	18–21 (19,5)	sobre o posterior
<i>O.morf</i>	25–29 (27,3)	53–64 (58,6)	10–12 (11,1)	19–20 (19,2)	anterior
<i>O.bon</i>	30–36 (32,9)	52–66 (58,0)	9–12 (10,6)	15–19 (17,7)	anterior

**Tabla 4.2** Resultados del PERMANOVA de las comparaciones univariadas (sobre distancias Euclidianas) para el largo total de los hospedadores, la riqueza específica, el índice de diversidad de Brillouin y el índice de equitatividad de Pielou, comparados entre *Odontesthes argentinensis* de Mar Chiquita (*O.arg MCH*), *O. bonariensis* (*O.bon*) y los ejemplares con morfotipo intermedio entre ambas especies (*O.morf*). Valores *p* (*Pperm*) obtenidos luego de 9999 permutaciones irrestrictas de los datos crudos. Valores *t* de las comparaciones pareadas, en negrita cuando *Pperm* < 0.01. *g.l.*: grados de libertad; *c.s.*: suma de cuadrados; *c.m.*: cuadrados medios.

Variable respuesta	Fuente de variación	<i>g.l.</i>	<i>s.c.</i>	<i>c.m.</i>	<i>Pseudo - F</i>	<i>P perm</i>	valor <i>t</i> de las comparaciones pareadas		
							<i>O.arg-O.morf</i>	<i>O.arg-O.bon</i>	<i>O.morf-O.bon</i>
Largo total del hospedador (LT)	Morfogrupo	2	121140	60570,0	28,416	0,0001	1,417	<b>8,974</b>	<b>3,898</b>
	Residuos	82	174790	2131,6					
	Total	84	295930						
Riqueza específica	LT	1	105,200	105,200	28,041	0,0001			
	Morfogrupo	2	40,601	20,301	5,411	0,0074	0,626	<b>4,178</b>	0,767
	Residuos	81	303,890	3,752					
Índice de equitatividad de Pielou	Total	84	449,690						
	LT	1	0,166	0,166	6,423	0,012			
	Morfogrupo	2	0,032	0,016	0,618	0,544			
Índice de diversidad de Brillouin	Residuos	80	2,073	0,026					
	Total	83	2,271						
	LT	1	0,768	0,768	7,076	0,009			
Índice de diversidad de Brillouin	Morfogrupo	2	0,725	0,362	3,337	0,042			
	Residuos	81	8,795	0,109					
	Total	84	10,288						

**Tabla 4.3:** Abundancia media (AM) con rango entre paréntesis y porcentaje de prevalencia (%P) de las especies parásitas halladas en los tres morfogrupos de hospedador: *Odontesthes argentinensis* (*O.arg*), *O. bonariensis* (*O.bon*) y ejemplares con morfotipo intermedio entre ambas especies (*O.morf*)

Parásito	<i>O. arg</i> MCH		<i>O. morf</i>		<i>O. bon</i>	
	AM	%P	AM	%P	AM	%P
<b>Ichthyosporaea</b>						
<i>Dermocystidium</i> sp.	1,77 (0–19)	29	1,08 (0–10)	23	–	–
<b>Fungi</b>						
Microsporea fam. gen. sp.	51,73 (0–543)	94	13,54 (0–59)	62	0,30(0–3)	10
<b>Digenea</b>						
<i>Acanthostomum</i> sp.	–	–	–	–	2,00 (0–20)	10
<i>Ascocotyle diminuta</i>	156,32 (0–1197)	94	87,69 (1–284)	100	4,20 (0–12)	70
<i>Ascocotyle felippeii</i>	81,15 (0–541)	92	63,85 (1–272)	100	14,40 (0–35)	90
<i>Ascocotyle</i> sp.	3,71 (0–122)	16	26,85 (0–252)	23	0,50 (0–4)	20
<i>Austrodiplostomum mordax</i>	2,40 (0–27)	31	6,77 (0–39)	46	1,80 (0–18)	10
Cryptogonimidae gen. sp.	727,55 (9–4822)	100	551,31 (0–4822)	85	2,00 (0–18)	30
Echinostomatidae gen. sp.	247,03 (0–2775)	87	79,31 (0–462)	69	49,00 (0–434)	50
<i>Phyllodistomum</i> sp.	0,15 (0–9)	2	0,23 (0–3)	8	–	–
<i>Proisorhynchoides</i> sp.	1,34 (0–51)	6	–	–	–	–
<i>Tylodelphys</i> sp.	–	–	–	–	0,10 (0–1)	10
<b>Cestoda</b>						
Cyclophillidea fam. gen. sp.	0,03 (0–1)	3	0,23 (0–3)	8	–	–
Proteocephalidea fam. gen. sp.	0,03 (0–1)	3	0,69 (0–9)	8	1,20 (0–10)	20
<b>Acanthocephala</b>						
<i>Corynosoma australe</i>	0,53 (0–25)	5	–	–	–	–
<i>Profilicollis chasmagnathi</i>	0,27(0–4)	18	0,15(0–2)	8	–	–
<b>Nematoda</b>						
<i>Contracaecum</i> sp.	4,40 (0–38)	84	10,00 (0–64)	85	1,50 (0–15)	50
<i>Cucullanus marplatensis</i>	0,45 (0–4)	32	–	–	–	–
Cystidicolidae gen. sp.	0,03 (0–1)	3	0,15 (0–1)	15	–	–
<i>Huffmanella moravecii</i>	0,26 (0–9)	13	0,23 (0–1)	23	–	–
<i>Pseudoterranova cattani</i>	0,02 (0–1)	2	–	–	–	–
Spirurida fam. gen. sp.	0,89 (0–16)	26	0,38 (0–3)	15	–	–
<b>Hirudinea</b>						
Piscicolidae gen. sp.	0,39 (0–5)	24	0,38 (0–2)	23	0,10 (0–1)	10
<b>Copepoda</b>						
<i>Caligus rogercresseyi</i>	0,02 (0–1)	2	–	–	–	–
<i>Ergasilus</i> sp.	0,92 (0–20)	23	2,92 (0–36)	15	–	–
<i>Lernaea cyprinacea</i>	0,03 (0–1)	3	0,31 (0–2)	23	0,20 (0–1)	20

**Tabla 4.4** Resultados de la validación cruzada (asignación de peces individuales a uno de los tres grupos de hospedadores por método *Leave-one-out cross validation*) para el Análisis Canónico de Coordenadas Principales (CAP) de la estructura y composición de las infracomunidades. Las filas corresponden a la pertenencia a los grupos, incluyendo el porcentaje de peces correctamente clasificados en su grupo hospedador original.

	Grupo de origen	<i>O.arg</i> MCH	<i>O.morf</i>	<i>O.bon</i>	Total	% Correcto
<b>Estructura de las Infracomunidades (Bray-Curtis)</b>	<i>O.arg</i> MCH	60	2	0	62	96,77
	<i>O.morf</i>	7	3	3	13	23,08
	<i>O.bon</i>	0	2	8	10	80
<b>Composición de las Infracomunidades (Jaccard)</b>	<i>O.arg</i> MCH	56	6	0	62	90,32
	<i>O.morf</i>	7	3	3	13	23,08
	<i>O.bon</i>	1	3	6	10	60

**Tabla 4.5** PERMANOVA, resultados de las comparaciones de la estructura (similitud de Bray-Curtis) y la composición (índice de Jaccard) de las infracomunidades de parásitos de larga permanencia de *Odontesthes argentinensis* en los ambientes del sistema de Laguna Costera Mar Chiquita que utiliza esta especie. Valores *p* (*Pperm*) obtenidos luego de 9999 permutaciones. Valores *t* de las comparaciones pareadas, en negrita cuando *Pperm*<0.01. **LT**: largo total de los hospedadores, **g.l.**: grados de libertad, **s.c.**: suma de cuadrados, **c.m.**: cuadrados medios.

Variable de respuesta (índice de similitud)	Fuente de variación	g.l.	s.c.	c.m.	Pseudo F	P perm	t value of pairwise comparisons		
							<i>O.arg</i> MCH- <i>O.morf</i>	<i>O.arg</i> MCH- <i>O.bon</i>	<i>O.morf</i> - <i>O.bon</i>
<b>Estructura de las Infracomunidades (Bray-Curtis)</b>	<b>LT</b>	1	32558	32558	36,765	0,0001			
	<b>Morfogrupo</b>	2	14436	7218,2	8,1508	0,0001	<b>2,7719</b>	<b>3,9082</b>	0,95818
	<b>LT x Morfogrupo</b>	2	5339,8	2669,9	3,0149	0,0005			
	<b>Residuos</b>	79	69961	885,58					
	<b>Total</b>	84	122300						
<b>Composición de las Infracomunidades (Jaccard)</b>	<b>LT</b>	1	9977	9977	8,006	0,0001			
	<b>Morfogrupo</b>	2	7939,4	3969,7	3,1855	0,0001	1,5338	<b>2,312</b>	0,85203
	<b>LT x Morfogrupo</b>	2	5144,6	2572,3	2,0641	0,0057			
	<b>Residuos</b>	79	98449	1246,2					
	<b>Total</b>	84	121510						

# ❧ Conclusiones finales ❧

---

## Conclusiones finales

1) Se logró establecer la variabilidad espacial de las comunidades parasitarias de *O. argentinensis* tanto dentro de la Laguna Costera Mar Chiquita, como en ambientes costeros asociados a la misma y en otros ambientes semejantes de la costa Argentina. A través de esta variabilidad, se vieron reflejados los esquemas biogeográficos de la región, logrando diferenciar las poblaciones marinas de estos hospedadores, incluso a muy pequeña escala y en ausencia de barreras geográficas.

2) La variabilidad espacial hallada entre las poblaciones de Mar Chiquita y el mar adyacente permitió diferenciar claramente los hospedadores según su procedencia. El análisis de la estructura comunitaria reveló un marcado aislamiento poblacional entre los ejemplares marinos y aquellos que habitan Mar Chiquita, estos últimos además haciendo extenso uso de los diversos ambientes internos de la laguna y sus arroyos tributarios. Estas observaciones sustentan la hipótesis de un proceso de especiación incipiente en *O. argentinensis* en ambientes estuariales, poniendo de manifiesto, la utilidad de estos estudios parasitológicos como indicadores o monitores de cambio evolutivo.

3) A pesar de la ausencia de parásitos específicos y de los sesgos generados por la talla y en tamaño muestral, los estudios de similitud infracomunitaria y de comunidad componente, así como la identidad de las especies compartidas por los diferentes hospedadores permitieron distinguir los diferentes morfogrupos. A su vez, se observaron tendencias intermedias en la estructura y composición de los ensambles de los híbridos, respecto de sus especies parentales. Asimismo, la identidad de las especies parásitas en cada morfogrupo permitió revelar un uso diferencial del hábitat por parte de *O. argentinensis* respecto de *O. bonariensis* y sus híbridos.

## Bibliografía

Alarcos, A.J., Etchegoin, J.A. (2010). Parasite assemblages of estuarine-dependent marine fishes from Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires Province, Argentina). *Parasitol. Res.* 107, 1083-1091. <https://doi.org/10.1007/s00436-010-1974-z>

Alarcos, A.J., Timi, J.T. (2012). Parasite communities in three sympatric flounder species (Pleuronectiformes: Paralichthyidae). *Parasitol. Res.*, 110(6), 2155-2166.

Alarcos, A.J., Pereira A.N., Taborda N.L., Luque J.L., Timi J.T. (2016). Parasitological evidence of stocks of *Paralichthys isosceles* (Pleuronectiformes: Paralichthyidae) at 168 small and large geographical scales in South American Atlantic coasts. *Fish. Res.* 173: 221-228. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.07.018>

Alda, P., Bonel, N., Cazzaniga, N.J., Martorelli, S.R. (2010). Effects of parasitism and environment on shell size of the South American intertidal mud snail *Heleobia australis* (Gastropoda). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 87, 305-310. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.012>

Alves, P. V., de Chambrier, A., Scholz, T., Luque, J. L. (2017). Annotated checklist of fish cestodes from South America. *ZooKeys*, (650), 1. <https://dx.doi.org/10.3897/zookeys.650.10982>

Anderson, R.C. (2000). Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission. Second edition. Cabi, London, 671 pp.

Anderson, M.J., Gorley, R.N., Clarke, K.R. (2008). PERMANOVA + for PRIMER : Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E, PRIMER-E. Plymouth, UK, 214 pp.

Anderson, M.J., Robinson, J. (2003). Generalized discriminant analysis based on distances. *Aust. N Z J Stat.* 45, 301-318.

Anderson, M.J., Willis, T.J. (2003). Canonical Analysis of Principal Coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84, 511-525. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2003\)084\[0511:CAOPCA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2003)084[0511:CAOPCA]2.0.CO;2)

Avenant-Oldewage, A. (2012). *Lernaea cyprinacea* and related species. En: Woo P.T.K., Buchmann, K. (Eds), Fish parasites pathobiology and protection. CAB International Press, UK, pp 337-349, <https://doi.org/10.1079/9781845938062.0337>

Avigliano, E., Miller, N., Volpedo, A. V. (2018). Silversides (*Odontesthes bonariensis*) reside within freshwater and estuarine habitats, not marine environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 205, 123-130. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.03.014>

Aznar, F.J., Bush, A.O., Raga, J.A. (1999). *Polymorphus arctocephali* Smales, 1986, a synonym of *Corynosoma cetaceum* Johnston & Best, 1942 (Acanthocephala: Polymorphidae). *Systematic Parasitology*, 44(1), 61-72.

Aznar, F. J., Pérez-Ponce de León, G., Raga, J. A. (2006). Status of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) based on anatomical, ecological, and phylogenetic evidence, with the erection of *Pseudocorynosoma* n. gen.. *J. Parasitol*, 92(3), 548-564. <https://doi.org/10.1645/GE-715R.1>

Bamber, R.N., Henderson, P.A. (1988). Pre-adaptive plasticity in atherinids and the estuarine seat of teleost evolution. *J. Fish Biol.* 33, 17-23. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1988.tb05554.x>

Bánki, O., Roskov, Y., Döring, M., Ower, G., Vandepitte, L., Hobern, D., Remsen, D., Schalk, P., DeWalt, R.E., Keping, M., Miller, J., Orrell, T., Aalbu, R., Adlard, R., Adriaenssens, E.M., Aedo, C., Aescht, E., Akkari, N., Alfenas-Zerbini, P., et al. (2022). Catalogue of Life Checklist (Version 2022-04-26). Catalogue of Life. <https://doi.org/10.48580/dfpk>

Beheregaray, L.B., Levy, J.A. (2000). Population genetics of the silverside *Odontesthes argentinensis* (Teleostei, Atherinopsidae): evidence for speciation in an estuary of southern Brazil. *Copeia* 2000, 441-447. [https://doi.org/10.1643/0045-8511\(2000\)000\[0441:PGOTSO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1643/0045-8511(2000)000[0441:PGOTSO]2.0.CO;2)

Beheregaray, L.B., Sunnucks, P. (2000). Microsatellite loci isolated from *Odontesthes argentinensis* and the *O. perugiae* species group and their use in other South American silverside fish. *Mol. Ecol.* 9, 629-631. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2000.00882.x>

Beheregaray, L.B., Sunnucks, P. (2001). Fine-scale genetic structure, estuarine colonization and incipient speciation in the marine silverside fish *Odontesthes argentinensis*. *Mol. Ecol.* 10, 2849-2866. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.t01-1-01406.x>

Beheregaray, L.B., Sunnucks, P., Briscoe, D.A. (2002). A rapid fish radiation associated with the last sea-level changes in southern Brazil: the silverside *Odontesthes perugiae* complex. *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* 269, 65-73. <https://doi.org/10.1098/rspb.2001.1838>

Bemvenuti, M.A. (1987). Abundância, distribuição e reprodução de peixes-rei (Atherinidae) na região estuarina da Lagoa dos Patos, RS, Brasil. *Atlântica*, 9(1), 5-32.

Bemvenuti, M.A. (2002). Diferenciação morfológica das espécies de peixes-rei, *Odontesthes* Evermann & Kendall (Osteichthyes, Atherinopsidae) no extremo sul do Brasil: morfometria multivariada. *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(1), 251-287.

Bemvenuti, M.A. (2005). Osteologia comparada entre as espécies de peixes-rei *Odontesthes* Evermann & Kendall (Osteichthyes, Atherinopsidae) do sistema lagunar Patos-Mirim, no extremo sul do Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22(2), 293-305.

Bemvenuti, M.A. (2006). Silversides in South Brazil: Morphological and ecological aspects. *Biocell* 30, 111-118.

Berland, B. (1984). Basic techniques involved in helminth preservation. *Syst. Parasitol.*, 6(4), 242-245.

Berman, J. J. (2019). Taxonomic guide to infectious diseases: understanding the biologic classes of pathogenic organisms. Academic Press.

Berrebi, P. (1979). Etude ultrastructurale de *Glugea atherinae* n. sp., microsporidie parasite de l'atherine *Atherina boyeri* Risso 1810 (poisson teleosteen) dans les lagunes du Languedoc et de Provence. *Zeitschrift für Parasitenkunde*, 60(2), 105-122.

Bertrand, M., Marcogliese, D.J., Magnan, P. (2008). Trophic polymorphism in brook charr revealed by diet, parasites and morphometrics. *J. Fish. Biol.* 72 (3), 555-572. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01720.x>.

Betancur-R., R., Ortí, G., Stein, A.M., Marceniuk, A.P., Alexander Pyron, R. (2012). Apparent signal of competition limiting diversification after ecological transitions from marine to freshwater habitats. *Ecol. Lett.* 15, 822-830. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01802.x>

Biolé, F.G., Guagliardo, S.E., Mancini, M.A., Tanzola, R.D., Salinas, V., Morra, G. (2012). Primer registro de *Contraecum australe* (Nematoda: Anisakidae) en *Phalacrocorax brasilianus* (Aves: Phalacrocoracidae) de la región central de Argentina. *BioScriba*, 5(1), 1-11.

Bloom, D.D., Weir, J.T., Piller, K.R., Lovejoy, N.R. (2013). Do freshwater fishes diversify faster than marine fishes? A test using state-dependent diversification analyses and molecular phylogenetics of new world silversides (Atherinopsidae). *Evolution* 67, 2040-2057. <https://doi.org/10.1111/evo.12074>

Bordes, F., Morand, S. (2011). The impact of multiple infections on wild animal hosts: a review. *Infect. Ecol. Epidemiology* 1, 7346. <https://doi.org/10.3402/iee.v1i0.7346>

Bovcon, N., Cochia, P., González-Castro, M. (2018). Pejerreyes Argentinos de agua salada. En: Irigoyen, A. (Ed.) *Peces y pesca deportiva Argentina*. Mar y Patagonia. pp 82 – 88

Boxshall, G.A., Defaye, D. (2007). Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. En: *Freshwater animal diversity assessment*. Springer, Dordrecht. pp. 195-207

Braicovich, P.E., Timi, J.T. (2008). Parasites as biological tags for stock discrimination of the Brazilian flathead *Percophis brasiliensis* in the south-west Atlantic. *Journal of Fish Biology* 73, 557-571. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01948.x>

Braicovich, P.E., Timi, J.T. (2010). Seasonal stability in parasite assemblages of the Brazilian flathead, *Percophis brasiliensis* (Perciformes: Percophidae): predictable tools for stock identification. <http://dx.doi.org/10.14411/fp.2010.027>

Braicovich, P.E., Timi, J.T. (2015). Homogeneity of parasite assemblages of *Dules auriga* (Serranidae) in hydrographically heterogeneous sites. *Journal of Fish Biology*, 86(4), 1363-1376. <https://doi.org/10.1111/jfb.12648>

Braicovich P.E., Etchegoin, J.A., Timi, J.T. (2009). Digenetic trematodes of the Brazilian flathead, *Percophis brasiliensis* Quoy et Gaimard, 1825 (Percophidae, Perciformes), from Argentinean and Uruguayan waters. *Acta Parasitologica*, 54: 368-373. <https://doi.org/10.2478/s11686-009-0056-9>

Braicovich P.E., Luque, J.L., Timi J.T. (2012). Geographical patterns of parasite infracommunities in the rough scad, *Trachurus lathami* Nichols, in the Southwestern Atlantic Ocean. *Journal of Parasitology*, 98: 768-777. <https://doi.org/10.1645/GE-2950.1>

Braicovich, P.E., Ieno, E.N., Sáez, M., Despos, J., Timi, J.T. (2016). Assessing the role of host traits as drivers of the abundance of long-lived parasites in fish-stock assessment studies: role of host traits on parasite abundances. *J. Fish Biol.* 89, 2419-2433. <https://doi.org/10.1111/jfb.13127>

Braicovich P.E., Etchegoin, J.A., Timi, J.T., Sardella, N.H. (2006). A new species of Cardicola Short, 1953 (Digenea: Sanguinicolidae) parasitizing the Brazilian flathead, *Percophis brasiliensis* Quoy et Gaimard 1824, from the coasts of Mar del Plata, Argentina. *Parasitology International*, 55: 175-177.

Braicovich, P.E., Pantoja, C., Pereira, A.N., Luque, J.L., Timi, J.T. (2017). Parasites of the Brazilian flathead *Percophis brasiliensis* reflect West Atlantic biogeographic regions. *Parasitology* 144, 169-178. <https://doi.org/10.1017/S0031182016001050>

Bravo, S., Perroni, M., Torres, E., Silva, M.T. (2006). Report of *Caligus rogercresseyi* in the anadromous brown trout (*Salmo trutta*) in the Río Gallegos Estuary, Argentina. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 26(4), 186-193.

Bray, R.A., MacKenzie, K. (1990). *Aponurus laguncula* Looss, 1907 (Digenea: Lecithasteridae): a report from herring, *Clupea harengus* L., in the eastern English Channel and a review of its biology. *Systematic Parasitology*, 17(2), 115-124.

Brickle, P., Kalavati, C., MacKenzie, K. (2001). Two new species of myxozoan parasites (Myxosporea, Bivalvulida) from toothfish *Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898 (Pisces, Nototheniidae). *Acta Parasitologica* 46(2): 250-253.

Bruno, D. W., Nowak, B., Elliott, D. G. (2006). Guide to the identification of fish protozoan and metazoan parasites in stained tissue sections. *Diseases of aquatic organisms*, 70(1-2), 1-36.

Burreson, E.M. (2007). Class Hirudinea. En: Carlton JT. (Ed.) *The Light and Smith Manual: Intertidal Invertebrates from central California to Oregon*, 4a ed. University of California Press, Berkeley. 303-309 pp.

Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., Shostak, A.W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited. *J. Parasitol.* 83, 575-583. <https://doi.org/10.2307/3284227>

Calvelo, J., Feijoo, M., Giorello, F., D'Anatro, A. (2018). De-novo assembly and transcriptome analysis of *Odontesthes argentinensis* gill tissue, with development of single sequence repeat markers. *Gene Rep.* 11, 220-228. <https://doi.org/10.1016/j.genrep.2018.04.002>

Campanella, D., Hughes, L.C., Unmack, P.J., Bloom, D.D., Piller, K.R., Ortí, G. (2015). Multi-locus fossil-calibrated phylogeny of Atheriniformes (Teleostei, Ovalentaria). *Mol. Phylogenet. Evol.* 86, 8-23. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.001>

Canel, D., Levy, E., Soares, I.A., Braicovich, P.E., Haimovici, M., Luque, J.L., Timi, J.T. (2019) a. Stocks and migrations of the demersal fish *Umbrina canosai* (Sciaenidae) endemic from the subtropical and temperate Southwestern Atlantic revealed by its parasites. *Fisheries Research* 214, 10-18. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2019.02.001>

Canel, D., Levy, E., Alarcos, A.J., Braicovich, P.E., Cantatore, D.M.P., Irigoitia, M.M., Lanfranchi, A.L., Timi, J.T. (2019) b. Distribution patterns of two species of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) in fishes from Southwestern Atlantic. *Parasitol. Res.* <https://doi.org/10.1007/s00436-019-06440-5>

Cantatore, D.M.P., Timi, J.T. (2015). Marine parasites as biological tags in South American Atlantic waters, current status and perspectives. *Parasitology* 142, 5-24. <https://doi.org/10.1017/S0031182013002138>

Cantatore, D.M.P., Braicovich, P.E., Alarcos, A.J., Lanfranchi, A.L., Rossin, M.A., Vales, D.G., Timi, J.T. (2012). New records of parasitic copepods (Crustacea, Copepoda) from marine fishes in the Argentinean sea. *Acta Parasitol.* 57, 83-89. <https://doi.org/10.2478/s11686-012-0003-z>

Cantatore, D.M.P., Irigoitia, M.M., Holzer, A.S., Timi, J.T. (2016). Myxozoans as biological tags for stock identification of the Argentine hake, *Merluccius hubbsi* (Gadiformes: Merlucciidae). <https://dx.doi.org/10.1017/S0031182016000226>

Carballo, M.C. (2008). Rol de los pejerreyes *Odontesthes smitti* y *O. nigricans* (Pisces: Atherinopsidae) como hospedadores de helmintos en los golfos norpatagónicos, Chubut, Argentina. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata.

Carballo, M.C., Navone, G.T. (2007). A New *Huffmanella* Species (Nematoda: Trichosomoididae) Parasitizing Atherinid Fishes in North Patagonian Gulfs, Argentina. J. Parasitol. 93, 377-382. <https://doi.org/10.1645/GE-971R.1>

Carballo, M.C., Laurenti, S., Cremonte, F. (2011) a. A new species of monorchiid digenean from marine fishes in the Southwestern Atlantic Ocean off Patagonia. Syst. Parasitology 78, 233-240. <https://doi.org/10.1007/s11230-010-9285-4>

Carballo, M.C., Navone, G.T., Cremonte, F. (2011) b. Parasites of the Silversides *Odontesthes smitti* and *Odontesthes nigricans* (PISCES: ATHERINOPSIDAE) from Argentinean Patagonia. Comp. Parasitol. 78, 95-103. <https://doi.org/10.1654/4445.1>

Carballo, M.C., Cremonte, F., Navone, G.T., Timi, J.T. (2012). Similarity in parasite community structure may be used to trace latitudinal migrations of *Odontesthes smitti* along Argentinean coasts. J. Fish Biol. 80, 15-28. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03125.x>

Cadrin, S. X., Karr, L. A., & Mariani, S. (2014). Stock identification methods: an overview. Stock identification methods, 1-5.

Carnevia Guerrero, D., Di Falco, O.C., Tourné, M.L., Noschesi, A.P. (2019). Distribución espacial de dos metacercarias de digeneos en branquias del pejerrey *Odonthestes argentinensis* (Atheriniformes) del Río de La Plata (Uruguay). Neotropical Helminthology, 13(1).

Carriquiriborde, P., Ronco, A. (2006). Ecotoxicological studies on the pejerrey (*Odontesthes bonariensis*, Pisces Atherinopsidae). Biocell, 30(1), 97-109.

Chai, J.Y., Murrell, K.D., Lymbery, A.J. (2005). Fish-borne parasitic zoonoses: status and issues. International journal for parasitology, 35(11-12), 1233-1254.

Chalkowski, K., Lepczyk, C. A., Zohdy, S. (2018). Parasite ecology of invasive species: conceptual framework and new hypotheses. Tre. Par., 34(8), 655-663. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2018.05.008>

Chambers, C. B., Cribb, T. H., Jones, M. K. (2000). Tetraphyllidean metacestodes of teleosts of the Great Barrier Reef, and the use of in vitro cultivation to identify them. *Folia Parasitologica*, 47(4), 285-292. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(98\)00140-4](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(98)00140-4)

Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2006). PRIMER V6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 193 pp.

Clarke, K.R., Gorley, R.N. (2015). PRIMER v7: User Manual. Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, UK, 296 pp.

Colautti, D.C., Miranda, L., González-Castro, M., Villanova, V., Strüssmann, C.A., Mancini, M., Maiztegui, T., Berasain, G., Hattori, R., Grosman, F., Sanzano, P., Lozano, I., Vegh, S.L., Salinas, V., Del Ponti, O., del Fresno, P., Minotti, P., Yamamoto, Y., Baigún, C.R.M. (2020). Evidence of a landlocked reproducing population of the marine pejerrey *Odontesthes argentinensis* (Actinopterygii; Atherinopsidae). *J. Fish. Biol.* 96 (1), 202-216. <https://doi.org/10.1111/jfb.14207>

Conte-Grand, C., Sommer, J., Ortí, G., Cussac, V. (2015). Populations of *Odontesthes* (Teleostei: Atheriniformes) in the Andean region of Southern South America: body shape and hybrid individuals. *Neotrop. Ichthyol.*, 13, 137-150. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20130094>

Cousseau, M.B., de Astarloa, J.D., Ehrlich, M.D., Fabr e, N.N., Figueroa, D.E. (2010). Ictiolog a. Aspectos fundamentales. La vida de los peces sudamericanos. Editorial de la Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina, 670 pp.

Cousseau, M.B., D az de Astarloa, J.M., Figueroa, D.E. (2001). La ictiofauna de la laguna Mar Chiquita. En: O. Iribarne (Ed.), Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Caracter sticas F sicas, Biol gicas y Ecol gicas. Editorial Mart n, Mar del Plata, Argentina, pp187-203.

Cousseau, M.B., Marchesi, M.C., Enrique, D. (2011). Relaci n  ctica entre la laguna costera Mar Chiquita y el mar adyacente. *Hist. Nat.* 16.

Cousseau, M.B., Perrota, R.G. (2013). Peces marinos de Argentina: biolog a, distribuci n, pesca. Instituto Nacional de Investigaci n y Desarrollo Pesquero INIDEP, Mar del Plata, Argentina, 193 pp.

Cremonte, F. (1999). Estudio parasitol gico de bivalvos que habitan ambientes marinos y mixohalinos en Argentina. Trabajo de Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.

Cremonte, F., Sardella, N.H. (1997). The parasito fauna of *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782 (Pisces: Scombridae) in two zones of the Argentine Sea. *Fish. Res.* 31, 1-9. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(97\)00024-6](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(97)00024-6)

Cribb, T.H., Anderson, G.R., Dove, A.D.M. (2000). *Pomphorhynchus heronensis* and restricted movement of *Lutjanus carponotatus* on the Great Barrier Reef. *J. Helminthol.* 74, 53-56. <https://doi.org/10.1017/S0022149X0000007X>

Crichigno, S., Conte-Grand, C., Battini, M., Cussac, V. (2013). Cephalic morphological variation in freshwater silversides *Odontesthes hatcheri* and *Odontesthes bonariensis* in Patagonia: introgression and ecological relationships. *J. Fish Biol.*, 83(3), 542-559. <https://doi.org/10.1111/jfb.12191>

Crichigno, S.A., Hattori, R.S., Strüssmann, C.A. and Cussac, V. (2014). Morphological comparison of wild, farmed and hybrid specimens of two South American silversides, *Odontesthes bonariensis* and *Odontesthes hatcheri*. *Aquac. Res.*, 47: 1797-1808. <https://doi.org/10.1111/are.12638>

Daniel, V.I., Timi, J.T., Sardella, N.H. (2002). *Cucullanus marplatensis* sp. nov. (Nematoda, Cucullanidae) parasitizing *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes, 1835) (Pisces, Atherinidae) from Argentinean waters. *Acta Parasitol.* 47, 41-46.

Dans, S.L., Reyes, L.M., Pedraza, S.M., Raga J.A., Crespo E.A. (1999) Gastrointestinal helminths of the dusky dolphin, *Lagenorhynchus obscurus* (Gray, 1828), off Patagonia, in the Southwest Atlantic. *Marine Mammal Science*, 15, 649-660.

De Meeus, T., Renaud, F. (2002). Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. *Trends in parasitology*, 18(6), 247-251. [https://doi.org/10.1016/S1471-4922\(02\)02269-9](https://doi.org/10.1016/S1471-4922(02)02269-9)

de Roij, J., MacColl, A.D.C. (2012). Consistent differences in macroparasite community composition among populations of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L. *Parasitology* 139 (11), 1478. <https://doi.org/10.1017/S0031182012000789>.

de Roij, J., Harris, P.D., MacColl, A.D.C. (2011). Divergent resistance to a monogenean flatworm among three-spined stickleback populations. *Functional Ecology*, 25(1), 217-226. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01775.x>

Diaz, J.I., Cremonte, F., Navone, G.T. (2011). Helminths of the kelp gull, *Larus dominicanus*, from the northern Patagonian coast. *Parasitol. Res.* 109:1555-1562. <https://doi.org/10.1007/s00436-011-2396-2>

Díaz, J., Villanova, G. V., Brancolini, F., Del Pazo, F., Posner, V. M., Grimberg, A., Arranz, S. E. (2016). First DNA barcode reference library for the identification of South American

freshwater fish from the lower Paraná river. PLoS One, 11(7), e0157419. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0157419>

Dick, J.T., Armstrong, M., Clarke, H.C., Farnsworth, K.D., Hatcher, M.J., Ennis, M., Kelly, A., Dunn, A.M. (2010). Parasitism may enhance rather than reduce the predatory impact of an invader. Biology Letters, 6(5), 636-638. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0171>

Di Dario, F., dos Santos, V.L.M., de Souza Pereira, M.M. (2014). Range extension of *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes, 1835) (Teleostei: Atherinopsidae) in the south western Atlantic, with additional records in the Rio de Janeiro State, Brazil. J. Appl. Ichthyol. 30, 421-423. <https://doi: 10.1111/jai.12393>

Di Giacomio, E.E., Calvo, J., Perier, M.R., Morriconi, E. (1993). Spawning aggregations of *Merluccius hubbsi*, in Patagonian waters: evidence for a single stock? Fish. Res. 16, 9-16.

Doldan, M. del S. (2013). Patrones y procesos de la dinámica poblacional de la ostra puelche, *Ostrea puelchana*, (D'Orbigny, 1842). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina, 185 pp.

Drago, F.B. (2012). Community structure of metazoan parasites of silverside, *Odontesthes bonariensis* (PISCES, ATHERINOPSIDAE) from Argentina. Iheringia Ser. Zool. 102, 26-32. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012000100004>

Drago, F. B. (2017). Macroparásitos. Series: Libros de Cátedra. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires, Argentina. pp. 190.

Drago, F.B., Lunaschi, L.I. (2008) Description of a new species of *Tylodelphys* (Digenea, Diplostomidae) in the wood stork, *Mycteria americana* (Aves, Ciconiidae) from Argentina. Acta Parasitologica 53, 263-267. <https://doi.org/10.2478/s11686-008-0038-3>

Drago, F.B., Lunaschi L. (2015). Update of checklist of digenean parasites of wild birds from Argentina, with comments about the extent of their inventory. Neotrop Helminthol 9, 325-350.

Drago, F.B., Núñez, V. (2017). Clase Cestoda. En: Drago, F.B. Macroparásitos. Series: Libros de Cátedra. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires, Argentina. p. 84 - 106

Dunn, A.M. (2009). Parasites and biological invasions. Advances in parasitology, 68, 161-184. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)00607-6](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)00607-6)

Dyer, B. S. (1998). Phylogenetic systematics and historical biogeography of the Neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei, Atheriniformes). *Phylogeny and classification of neotropical fishes*, 519-536.

Dyer, B. S. (2000). Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos*, 19, 77-98.

Dyer, B.S. (2006). Systematic Revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). *Biocell*, 30, 6-88.

Eiras, J.C. (2006). Synopsis of the species of *Ceratomyxa* Thélohan, 1892 (Myxozoa: Myxosporea: Ceratomyxidae). *Systematic Parasitology*, 65(1), 49-71.

Eiras, J.C., Silva-Souza, A.T. (2000). A *Dermocystidium* infection in *Trichomycterus* sp. (Osteichthyes, Trichomycteridae). *Parasite* 7, 323-326.  
<https://doi.org/10.1051/parasite/2000074323>

Eiras, J.C., Cruz, C., Saraiva, A. (2018). Synopsis of the species of *Ceratomyxa* Thélohan, 1892 (Cnidaria, Myxosporea, Ceratomyxidae) described between 2007 and 2017. *Systematic Parasitology*, 95(5), 427-446.

Eiras, J.C., Velloso, A.L., Pereira, J. (2016). *Parasitos de peixes marinhos da América do Sul*. Rio Grande, Editora da FURG.

Erin, N.I., Benesh, D.P., Henrich, T., Samonte, I.E., Jakobsen, P.J., Kalbe, M. (2019). Examining the role of parasites in limiting unidirectional gene flow between lake and river sticklebacks. *J. Anim. Ecol.* 88 (12), 1986-1997. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13080>

Evdokimova, E.B. (1977). Myxosporidians of teleost fishes from the Patagonian Shelf (The Atlantic Coast of Argentina). *Parazitologiya* 11(2):166-178.

Falla-Zuñiga, L.F., Castellanos-Garzón, J.A., Salazar, L., Pustovrh, M. C. (2021). Anisákidos y anisakidosis: Reportes de caso y hospedadores en América del Sur. Revisión sistemática. *Revista de la Facultad de Medicina*, 69(2), e79105-e79105.

Feijoó, C.S., Lombardo, R.J. (2007). Baseline water quality and macrophyte assemblages in Pampean streams: a regional approach. *Water Res.* 41, 1399-1410.  
<https://doi.org/10.1016/j.watres.2006.08.026>

Fernandino, J. I., Hattori, R. S., Strussmann, C. A., Somoza, G. M. (2013). Atherinopsid fishes as models for the study of temperature-dependent sex determination: physiology of gonadal sex differentiation in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. Sexual plasticity and gametogenesis in fishes, 57-71.

Flores, V., Semenas, L., Rauque, C., Vega, R., Fernandez, V., Lattuca, M. (2016). Macroparasites of silversides (Atherinopsidae: *Odontesthes*) in Argentina. *Rev. Mex. Biodivers.* 87, 919-927. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.009>

Fujimoto, R.Y., Couto, M.V., Sousa, N.C., Diniz, D.G., Diniz, J.A.P., Madi, R.R., Martins, M.L., Eiras, J.C. (2018). *Dermocystidium* sp. infection in farmed hybrid fish *Colossoma macropomum* x *Piaractus brachypomus* in Brazil. *J. Fish Dis.* 41: 565- 568. <https://doi.org/10.1111/jfd.12761>

Garbin, L.E., Diaz, J.I., Navone, G.T. (2019). Species of *Contraecum* parasitizing the magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* (Spheniscidae) from the Argentinean coast. *Journal of Parasitology*, 105(2), 222-231. <https://doi.org/10.1645/17-91>

Garbin L., Diaz J.I., Cremonte F., Navone G.T. (2008) New anisakid species parasitizing the Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps* from the North Patagonian coast, Argentina. *J. Parasit.* 94: 852–9.

Garbin, L.E., Navone, G.T., Diaz, J.I., Cremonte, F. (2007). Further study of *Contraecum pelagicum* (Nematoda: Anisakidae) in *Spheniscus magellanicus* (Aves: Spheniscidae) from Argentinean coasts. *Journal of Parasitology*, 93(1), 143-150. <https://doi.org/10.1645/GE-875R1.1>

Garbin L., Mattiucci S., Paoletti M., González-Acuña D., Nascetti G. (2011). Genetic and morphological evidences for the existence of a new species of *Contraecum* (Nematoda: Anisakidae) parasite of *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin) from Chile and its genetic relationships with congeners from fish-eating birds. *J. Parasitol.* 97:476-492.

Garbin, L., Capasso, S.C., Diaz, J.I., Morgenthaler, A., Millones, A., Navone, G.T. (2014). Nuevo hospedador y registro geográfico de *Contraecum australe* (Nematoda, Anisakidae) parasitando a *Phalacrocorax gaimardi* (Aves, Phalacrocoracidae) en costas del Atlántico Sudoccidental. *Revista Argentina de Parasitología.* 2(3), 6-11.

Garbin L., Mattiucci S., Paoletti M., Diaz J., Nascetti G., Navine G. (2013). Molecular identification and larval morphological description of *Contraecum pelagicum* (Nematoda: Anisakidae) from the anchovy *Engraulis anchoita* (Engraulidae) and fish-eating birds from the Argentine North Patagonian Sea. *Parasitol. Int.* 62: 309–319.

García, G., Ríos, N., Gutiérrez, V., Varela, J.G., Fernández, C.B., Pardo, B.G., Portela, P.M. (2014). Promiscuous speciation with gene flow in silverside fish genus *Odontesthes* (Atheriniformes, Atherinopsidae) from South Western Atlantic Ocean basins. *PloS One* 9, e104659. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104659>

García-Varela, M., Aznar, F.J., Pérez-Ponce de León, G., Piñero, D., Laclette, J.P. (2005). Molecular phylogeny of *Corynosoma* (Lühe, 1904) (Acanthocephala) based on 5.8S and internal transcribed spacer sequences. *J. Parasitol.*, 91, 345-352. <https://doi.org/10.1645/GE-3272>

Gillett-Kaufman, J. L., & Wilson, F. (2021). Fish Nematode *Huffmanella* spp. (Enoplea: Trichinellida: Trichosomoididae). *EDIS*, 2021(2), 4. <https://doi.org/10.32473/edis-in1276-2020>

Gjurcevic, E., Bambir, S., Kozaric, Z., Kuzir, S., Gavrilovic, A., Pasalic, I. (2008). *Dermocystidium* infection in common carp broodstock (*Cyprinus carpio* L.) from Croatia. *Bull. Eur. Assoc. Fish Pathol.*, 28, 222-229.

Gómez, A., Nichols, E. (2013). Neglected wild life: parasitic biodiversity as a conservation target. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 2, 222-227. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2013.07.002>

González, R.A., Narvarte, M.A., Caille, G.M. (2007). An assessment of the sustainability of the hake *Merluccius hubbsi* artisanal fishery in San Matías Gulf, Patagonia, Argentina. *Fisheries Research* 87, 58-67. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.06.010>

González-Castro, M., Díaz de Astarloa, J.M., Cousseau, M.B., Figueroa, D.E., Delpiani, S.M., Bruno, D.O., Guzzoni, J.M., Blasina, G.E., Deli Antoni, M.Y. (2009). Fish composition in a south-western Atlantic temperate coastal lagoon: spatial-temporal variation and relationships with environmental variables. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 89, 593. <https://doi.org/10.1017/S0025315409003002>

González-Castro, M., Delpiani, S.M., Bruno, D.O., Díaz de Astarloa, J.M. (2013). First occurrence of the Patagonian blennie, *Eleginops maclovinus* (Cuvier, 1830) and the Silverside *Odontesthes smitti* (Lahille, 1929), in a temperate south-western Atlantic coastal lagoon. *Journal of Applied Ichthyology*, 29: 940- 942. <https://doi.org/10.1111/jai.12171>

González-Castro, M., Rosso, J. J., Lajud, N. A., Castellini, D. L., Díaz de Astarloa, J. M. (2015). Occurrence of *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) in a World Biosphere Reserve, the Mar Chiquita Coastal Lagoon (Argentina). *J. Appl. Ichthyol.*, 31(4), 749-751. <http://dx.doi.org/10.1111/jai.12780>

González-Castro, M., Rosso, J.J., Mabragaña, E., Díaz de Astarloa, J.M. (2016). Surfing among species, populations and morphotypes: Inferring boundaries between two species of new world silversides (Atherinopsidae). *CR Biol.* 339, 10-23. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2015.11.004>

González-Castro, M., Rosso, J.J., Delpiani, S.M., Mabragaña, E., Díaz de Astarloa, J.M. (2019). Inferring boundaries among fish species of the new world silversides (Atherinopsidae;

genus *Odontesthes*): new evidences of incipient speciation between marine and brackish populations of *Odontesthes argentinensis*. *Genética* 147, 217-229. <https://doi.org/10.1007/s10709-019-00066-2>

Grabenstein, K.C., Taylor, S.A. (2018). Breaking barriers: causes, consequences, and experimental utility of human-mediated hybridization. *Trends in Ecology & Evolution*, 33(3), 198-212. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.12.008>

Graham, C.F., Eberts, R.L., Morgan, T.D., Boreham, D.R., Lance, S.L., Manzon, R.G., Martino, J.A., Rogers, S.M., Wilson, J.Y., Somers, C.M. (2016). Fine-scale ecological and genetic population structure of two whitefish (Coregoninae) species in the vicinity of industrial thermal emissions. *PloS One* 11, e0146656. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0146656>

Grosman, F. (1999). Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey. *Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*.

Grutter, A.S. (1998). Habitat-related differences in the abundance of parasites from a coral reef fish: an indication of the movement patterns of *Hemigymnus melapterus*. *J. Fish Biol.* 53, 49-57. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00108.x>

Guagliardo S.E., Schwerdt, C.B., Martorelli, S.R., Galeano, N.A., Tanzola, R.D. (2010). Digenean trematodes of *Seriolella porosa* (Pisces, Centrolophidae) in San Matias Gulf, Argentina. *Acta Parasitologica*, 55: 29-38 <https://doi.org/10.2478/s11686-010-0011-9>

Guagliardo, S., Schwerdt, C., Galeano, N., González, R., Tanzola, R. D. (2014). Helminthic assemblages of *Seriolella porosa* Guichenot 1848 (Pisces: Centrolophidae) from San Matías gulf (Argentina). *Neotrop. Helminthol.* 8(2): 291-303

Guagliardo, S.E., Frontalini N.M., Streitenberger E., Tittarelli E., Schwerdt C.B., Gigola G., Tanzola R.D. (2022). *Ascocotyle patagoniensis* (Digenea: Heterophyidae) from the silverside *Odontesthes argentinensis* (Atherinopsidae). The bulbous arteriosus as an optimal ecological niche for this parasite species. *Rev. Arg. Parasitol.*, 11(1), 13-20.

Gueretz, J.S., Boeing, M., Murasaki, J., Schwegler, E., Moura, A.B.D., Martins, M.L. (2021). Distribution of cysts holding *Ascocotyle (Phagicola) longa* metacercariae in tissues and organs of mugilid. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 30. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612021071>

Guerrero, D.C., Di Falco, O.C., Tourné, M.L., Noschesi, A.P. (2019). Distribución espacial de dos metacercarias de digeneos en branquias del pejerrey *Odontesthes argentinensis* (Atheriniformes) del Río de La Plata (Uruguay). *Neotropical Helminthology*, 13(1).

Gullo, B. S. (2014). Biodiversidad de Hirudinea en ambientes dulciacuícolas serranos (Provincia de Buenos Aires), Argentina. *Revista del Museo de La Plata*, 23(181), 1-11.

Haimovici, M., Velasco, G. (2000). Length-weight relationship of marine fishes from southern Brazil. *Naga: the ICLARM quarterly* 23(1), 19-23.

Harrison, R. G., Larson, E. L. (2014). Hybridization, introgression, and the nature of species boundaries. *Journal of Heredity*, 105(S1), 795-809. Hauser, L., Carvalho, G.R. (2008). Paradigm shifts in marine fisheries genetics: ugly hypotheses slain by beautiful facts. *Fish and Fisheries* 9, 333-362. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00299.x>

Heras, S., Roldán, M.I. (2011). Phylogenetic inference in *Odontesthes* and *Atherina* (Teleostei: Atheriniformes) with insights into ecological adaptation. *CR Biol.* 334, 273-281. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2011.03.004>

Hernández-Orts, J.S., Georgieva, S., Landete, D.N., Scholz, T. (2019) a. Heterophyid trematodes (Digenea) from penguins: A new species of *Ascocotyle* Looss, 1899, first description of metacercaria of *Ascocotyle (A.) patagoniensis* Hernández-Orts Montero, Crespo, García, Raga and Aznar, 2012, and first molecular data. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 8, 94-105. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2018.12.008>

Hernández-Orts, J.S., Kuchta, R., Semenas, L., Crespo, E.A., González, R.A., Aznar, F.J. (2019) b. An annotated list of the Acanthocephala from Argentina. *Zootaxa*, 4663(1), 1-64. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4663.1.1>

Hernández-Orts, J.S., Brandão, M., Georgieva, S., Raga, J.A., Crespo, E.A., Luque, J.L., Aznar, F.J. (2017). From mammals back to birds: Host-switch of the acanthocephalan *Corynosoma australe* from pinnipeds to the Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus*. *PLoS One*, 12(10), e0183809.

Hernández-Orts, J.S., Montero, F.E., Crespo, E.A., García, N.A., Raga, J.A., Aznar, F.J. (2012) a. A new species of *Ascocotyle* (Trematoda: Heterophyidae) from the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. *J. Parasitol.* 98, 810-816. <https://doi.org/10.1645/GE-2959.1>

Hernández-Orts, J.S., Montero, F.E., Juan-García, A., García, N.A., Crespo, E.A., Raga, J.A., Aznar, F.J. (2012) b. Intestinal helminth fauna of the South American sea lion *Otaria flavescens* and fur seal *Arctocephalus australis* from northern Patagonia, Argentina. *J. Helminthol.* <http://dx.doi.org/10.1017/S0022149X12000454>

Holmes, J.C., Price, P. (1986). Communities of parasites. En: Anderson, D.J. y Kikkawa, J. (Eds.) *Community Ecology: Patterns and Process*. Blackwell Scientific, London, pp. 187-213

Huanto, R.B. (2017). Assembleia de metazoários parasitos e histopatologias associadas às brânquias de *Odontesthes* (Atherinopsidae) em habitat aquáticos do extremo sul do Brasil. Tesis Doctoral. Universidade Federal do Rio Grande.

Hudson, P.J., Dobson, A.P., Newborn, P. (1998). Prevention of population cycles by parasite removal. *Science* 282, 2256-2258

Hughes, L.C., Cardoso, Y.P., Sommer, J.A., Cifuentes, R., Cuello, M., Somoza, G.M., González-Castro, M., Malabarba, L.R., Cussac, V., Habit, E.M. (2020). Biogeography, habitat transitions and hybridization in a radiation of South American silverside fishes revealed by mitochondrial and genomic RAD data. *Mol Ecol.* 29: 738- 751 <https://doi.org/10.1111/mec.15350>

Hughes, L.C., Somoza, G.M., Nguyen, B.N., Bernot, J.P., González-Castro, M., Díaz de Astarloa, J.M., Ortí, G. (2017). Transcriptomic differentiation underlying marine-to-freshwater transitions in the South American silversides *Odontesthes argentinensis* and *O. bonariensis* (Atheriniformes). *Ecol. Evol.* 7, 5258-5268. <https://doi.org/10.1002/ece3.3133>

Iribarne, O. (2001). Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina. 320 pp.

Irigoitia, M. M., Incorvaia, I. S., Timi, J. T. (2017). Evaluating the usefulness of natural tags for host population structure in chondrichthyans: Parasite assemblages of *Sympterygia bonapartii* (Rajiformes: Arhynchobatidae) in the Southwestern Atlantic. *Fish. Res.*, 195, 80-90. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.07.006>

Irigoitia, M.M., Braicovich, P.E., Lanfranchi, A.L., Farber, M.D., Timi, J.T. (2018). Distribution of anisakid nematodes parasitizing rajiform skates under commercial exploitation in the Southwestern Atlantic. *Int. J. Food Microbiol.*, 267, 20-28.

Isbert, W., Montero, F.E., Pérez-del-Olmo, A., López-Sanz, À., Reñones, O., Orejas, C. (2018). Parasite communities of the white seabream *Diplodus sargus sargus* in the marine protected area of Medes Islands, north-west Mediterranean Sea. *J. Fish Biol.* 93, 586-596. <https://doi.org/10.1111/jfb.13729>

Isla, F.I. (1997). Seasonal behaviour of Mar Chiquita tidal inlet in relation to adjacent beaches, Argentina. *J.Coast. Res.* 1221-1232. <http://www.jstor.org/stable/4298731>

Isla, F.I., Cortizo, L., Merlotto, A., Bértola, G., Pontrelli Albisetti, M.P., Finocchietti, C. (2018). Erosion in Buenos Aires province: coastal-management policy revisited. *Ocean y Coastal Management* 156, 107-116. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.09.008>

Johnson, P. T., Dobson, A., Lafferty, K. D., Marcogliese, D. J., Memmott, J., Orlofske, S. A., Poulin, R., Thieltges, D. W. (2010). When parasites become prey: ecological and

epidemiological significance of eating parasites. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(6), 362-371.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2010.01.005>

Johnson, S.C., Treasurer, J.W., Bravo, S., Nagasawa, K., Kabata, Z. (2004). A review of the impact of parasitic copepods on marine aquaculture. *Zool. Stud.* 43(2):229-243

Jones, E.G., Pang, K.L. (2012). *Marine fungi: and fungal-like organisms*. Walter de Gruyter.

Karvonen, A., Lundsgaard-Hansen, B., Jokela, J., Seehausen, O. (2013). Differentiation in parasitism among ecotypes of whitefish segregating along depth gradients. *Oikos* 122, 122-128.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20555.x>

Karvonen, A., Seehausen, O. (2012). The role of parasitism in adaptive radiations—when might parasites promote and when might they constrain ecological speciation? *Int. J. Ecol.*, 2012.  
<https://doi.org/10.1155/2012/280169>

Knoff, M., AMATO, J. (1992). Nova espécie do gênero *Phyllodistomum* Braun, 1899 (Gorgoderidae, Gorgoderinae) parasita de tainhas, *Mugil platanus* Günther, 1880 da costa do Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Knudsen, R., Siwertsson, A., Adams, C.E., Garduno-Paz, M., Newton, J., Amundsen, P.A. (2011). Temporal stability of niche use exposes sympatric Arctic charr to alternative selection pressures. *Evol. Ecol.* 25 (3), 589-604. <https://doi.org/10.1007/s10682-010-9451-9>

Køie, M. (2000) a. Life cycle and seasonal dynamics of *Cucullanus cirratus* OF Müller, 1777 (Nematoda, Ascaridida, Seuratoidea, Cucullanidae) in Atlantic cod, *Gadus morhua* L. *Canadian Journal of Zoology*, 78(2), 182-190.

Køie, M. (2000) b. The life-cycle of the flatfish nematode *Cucullanus heterochrous*. *Journal of helminthology*, 74(4), 323-328.

Kuris, A. M., Lafferty, K. D. (1992). Modelling crustacean fisheries: effects of parasites on management strategies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49(2), 327-336. <https://doi.org/10.1139/f92-037>

Krasnovyd, V., Vetešník, L., Gettová, L., Cíváňová, K., Šimková, A. (2017). Patterns of parasite distribution in the hybrids of non-congeneric cyprinid fish species: is asymmetry in parasite infection the result of limited coadaptation?. *International journal for parasitology*, 47(8), 471-483. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2017.01.003>

Krasnovyd, V., Vetešník, L., Šimková, A. (2020). Distribution of host-specific parasites in hybrids of phylogenetically related fish: the effects of genotype frequency and maternal ancestry? *Parasites & Vectors*, 13(1), 1-11. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04271-3>

Lafferty, K. D., Dobson, A. P., Kuris, A. M. (2006). Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(30), 11211-11216. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604755103>

Lanfranchi A.L., Rossin, M.A., Timi, J.T. (2009). Parasite infracommunities of a specialized marine fish species in a compound community dominated by generalist parasites. *Journal of Helminthology*, 83: 373-378. <https://www.doi.org/10.1017/S0022149X09390069>

Lanfranchi, A.L., Braicovich, P.E., Cantatore, D.M., Alarcos, A.J., Luque, J.L., Timi, J.T. (2016). Ecotonal marine regions-ecotonal parasite communities: helminth assemblages in the convergence of masses of water in the southwestern Atlantic Ocean. *Int. J. Parasitol.*, 46, 809-818. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2016.07.004>

Lanfranchi, A. L., Braicovich, P. E., Cantatore, D. M., Irigoitia, M. M., Farber, M. D., Taglioretti, V., Timi, J. T. (2018). Influence of confluent marine currents in an ecotonal region of the South-West Atlantic on the distribution of larval anisakids (Nematoda: Anisakidae). *Parasites Vectors*, 11(1), 1-13. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-3119-7>

La Sala, L.F., Perez, A.M., Smits, J.E., Martorelli, S.R. (2013). Pathology of enteric infections induced by the acanthocephalan *Profilicollis chasmagnathi* in Olrog's gull, *Larus atlanticus*, from Argentina. *J. Helminthol.* 87: 17-23. <https://doi.org/10.1017/S0022149X11000721>

Lee S.J., Yokoyama H., Ogawa K. (2004). Modes of transmission of *Glugea plecoglossi* (Microspora) via the skin and digestive tract in an experimental infection model using rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *J.Fish Dis.* 27: 435-444. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2004.00556.x>

Lester, R. J. G. (1990). Reappraisal of the use of parasites for fish stock identification. *Marine and Freshwater Research*, 41(6), 855-864.

Lester, R.J.G., MacKenzie, K. (2009). The use and abuse of parasites as stock markers for fish. *Fish. Res.* 97, 1-2. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.12.016>

Levy, E., Canel, D., Rossin, M.A., Hernández-Orts, J.S., González-Castro, M., Timi, J.T. (2019). Parasites as indicators of fish population structure at two different geographical scales in contrasting coastal environments of the south-western Atlantic. *Estuar. Coast. Shelf Sci* 229, 106400. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2019.106400>

Levy, E., Canel, D., Rossin, M. A., González-Castro, M., Timi, J. T. (2021). Parasite assemblages as indicators of an incipient speciation process of *Odontesthes argentinensis* in an

estuarine environment. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 250, 107168.  
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107168>

Levy, E., Rossin, M. A., Braicovich, P. E., Timi, J. T. (2020). *Profilicollis chasmagnathi* (Acanthocephala) parasitizing freshwater fishes: paratenicity and an exception to the phylogenetic conservatism of the genus? *Par. Res.*, 119(12), 3957-3966. <https://doi.org/10.1007/s00436-020-06825-x>

Llompарт, F. M., Colautti, D. C., Maiztegui, T., Cruz-Jiménez, A. M., Baigún, C. R. M. (2013). Biological traits and growth patterns of pejerrey *Odontesthes argentinensis*. *Journal of Fish Biology*, 82(2), 458-474.

Lom, J. (2002). A catalogue of described genera and species of microsporidians parasitic in fish. *Syst. Parasitol.*, 53(2), 81-99. <https://doi.org/10.1023/A:1020422209539>

Lom, J., Dyková, I. (2005). Microsporidian xenomas in fish seen in wider perspective. *Folia parasitologica*, 52(1/2), 69. <https://doi.org/10.14411/FP.2005.010>

Lom, J., Dyková, I. (2006). Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species. *Folia parasitologica*, 53(1), 1-36.

Lorenti, E., Rodríguez, S.M., Cremonte, F., D'Elía, G., Diaz, J.I. (2018). Life cycle of the parasite *Profilicollis chasmagnathi* (Acanthocephala) on the Patagonian coast of Argentina based on morphological and molecular data. *J Parasitol* 104:479-485. <https://doi.org/10.1645/17-134>

Lunaschi, L.I. (2017) Clase Trematoda. En: Drago, F.B. *Macroparásitos*. Series: Libros de Cátedra. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires, Argentina. p. 43 - 67.

Lunaschi, L.I., Drago, F. B. (2004). Descripción de una especie nueva de *Tylodelphys* (Digenea: Diplostomidae) parásita de *Podiceps major* (Aves: Podicipedidae) de Argentina. *Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología*, 75.

Lunaschi, I.L., Cremonte, F., Drago, F.B. (2007). Checklist of digenean parasites of birds from Argentina. *Zootaxa*, 1403, 1-36. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1580.1.3>

Machado-Schiaffino, G., Juanes, F., Garcia-Vazquez, E. (2011). Identifying unique populations in long-dispersal marine species: Gulfs as priority conservation areas. *Biological Conservation* 144, 330-338. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.09.010>

MacKenzie, K., Abaunza, P. (1998). Parasites as biological tags for stock discrimination of marine fish: a guide to procedures and methods. *Fish. Res.* 38(1): 45-56

MacKenzie, K., Abaunza, P. (2005). Parasites as biological tags. En: S. Cadrin, K. Friedland, J. Waldman (Eds.), *Stock Identification Methods. Applications in Fisheries Science*. Elsevier Academic Press, San Diego, USA, pp. 211-226. <https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50012-5>

MacKenzie, K., Williams, H.H., Williams, B., McVicar, A.H., Siddall, R. (1995). Parasites as indicators of water quality and the potential use of helminth transmission in marine pollution studies. *Advances in parasitology*, 35, 85-144.

MacKenzie, K., Campbell, N., Mattiucci, S., Ramos, P., Pinto, A.L., Abaunza, P. (2008). Parasites as biological tags for stock identification of Atlantic horse mackerel *Trachurus trachurus* L. *Fisheries Research* 89, 136-145. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.09.031>

Magurran, A.E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurements*. Princeton University Press., Princeton, NJ, USA, 179 pp.

Mancini, M., Bucco, C., Salinas, V., Larriestra, A., Tanzola, R., Guagliardo, S. (2008). Seasonal variation of parasitism in pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes, Atherinopsidae) from La Viña reservoir (Córdoba, Argentina). *Rev. Bras. Parasitol.* V. 17, 28-32. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612008000100006>

Mancini, M., Rodriguez, C., Prospero, C., Salinas, V., Bucco, C. (2006). Main diseases of pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) in central Argentina. *Pesq. Vet. Brasil.* 26, 205-210.

Mancini, M., Grosman, F., Dyer, B., García, G., Ponti, O., Sanzano, P. (2016). Pejerreyes del sur de América: aportes al estado de conocimiento con especial referencia a *Odontesthes bonariensis*. UniRío, Río Cuarto.

Marcovecchio, J., Freije, H., Marco, S.D., Gavio, A., Ferrer, L., Andrade, S., Beltrame, O., Asteasuain, R. (2006). Seasonality of hydrographic variables in a coastal lagoon: Mar Chiquita, Argentina. *Aquat. Conserv.* 16, 335-347. <https://doi.org/10.1002/aqc.719>

Marcovecchio, J.E., De Marco, S.G., Magani, F., Spetter, C.V., Beltrame, M.O., Cionchi, J.L. (2019). Hydraulic stopper effect as a regulator of inorganic nutrients distribution in Mar Chiquita Coastal Lagoon (Argentina). *Ecohydrol. Hydrobiol.* 19, 629-641. <https://doi.org/10.1016/j.ecohyd.2019.04.005>

Marcogliese D.J. (2002). Food webs and the transmission of parasites to marine fish. *Parasitology* 12: S83-S99. <https://doi.org/10.1017/S003118200200149X>

Marcogliese, D.J. (2004). Parasites: small players with crucial roles in the ecological theatre. *EcoHealth* 1, 151-164. <https://doi.org/10.1007/s10393-004-0028-3>

Marcogliese, D.J. (2005). Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? *Int. J. Parasitol.* 35, 705-716

Marcotegui, P.S. (2011). Estudios taxonómicos y ecológicos de monogenea y otros parásitos branquiales en peces de un ambiente estuarial. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.

Mariaux, J., Tkach, V.V., Vasileva, G.P., Waeschenbach, A., Beveridge, I., Dimitrova, Y., Haukisalmi, V., Greiman, S.E., Littlewood, D.T.J., Makarikov, A.A., Phillips, A.J., Razafiarisolo, T., Widmer, V., Georgiev, B.B. (2017). Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900. En: Cairn, J.N., Jensen, K. (Eds.) *Planetary Biodiversity Inventory (2008-2017): Tapeworms from Vertebrate Bowels of the Earth*. University of Kansas, Natural History Museum, Special Publication No. 25, Lawrence, KS, USA, 77 - 148.

Martorelli, S.R. (1989). El rol de *Cyrtograpsus angulatus* (Crustacea; Brachyura) en los ciclos de vida de *Microphallus szidati* (Digenea; Microphallidae) y *Falsificollis chasmagnathi* (Acanthocephala: Filicollidae). Algunos aspectos de su ecología parasitaria. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 84:567-574. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761989000400016>

Martorelli, S.R., Navone, G.T., Ivanov, V. (2000). Proposed life cycle of *Ascarophis marina* (Nematoda: Cystidicolidae) in Argentine waters. *Journal of Parasitology*, 86(5), 1047-1050.

Mattiucci, S., Nascetti, G. (2008). Advances and trends in the molecular systematics of anisakid nematodes, with implications for their evolutionary ecology and host parasite co-evolutionary processes. *Adv. Parasitol.*, 66, 47-148. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)00202-9](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)00202-9)

Mattiucci, S., Cipriani, P., Webb, S.C., Paoletti, M., Marcer, F., Bellisario, B., Gibson, D.I., Nascetti, G. (2014). Genetic and morphological approaches distinguish the three sibling species of the *Anisakis simplex* species complex, with a species designation as *Anisakis berlandi* n. sp. for *A. simplex* sp. C (Nematoda: Anisakidae). *J Parasitol.* 100, 199-214. <https://doi.org/10.1645/12-120.1>

Mattiucci, S., Cipriani, P., Levsen, A., Paoletti, M., Nascetti, G. (2018). Molecular epidemiology of *Anisakis* and anisakiasis: an ecological and evolutionary road map. *Advances in parasitology*, 99, 93-263.

Mazio, C.A., Vara, C.D. (1983). Las mareas del Golfo San Matías. 13, Servicio de Hidrografía Naval. Armada Argentina, Buenos Aires, Argentina.

McAllister, C.T., Burse, C.R., Roberts, J.F. (2004). *Physocephalus sexalatus* (Nematoda: Spirurida: Spirocercidae) in three species of rattlesnakes, *Crotalus atrox*, *Crotalus lepidus*, and *Crotalus scutulatus*, from southwestern Texas. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery*, 14(3), 10-12.

McClelland, G. (2002). The trouble with sealworms (*Pseudoterranova decipiens* species complex, Nematoda): a review. *Parasitology*, 124(7), 183-203. <https://doi.org/10.1017/S0031182002001658>

Menghi, C.I., Gatta, C.L., Arias, L.E., Santoni, G., Nicola, F., Smayevsky, J., Degese, M.F., Krivokapich, S. J. (2020). Infección humana con *Pseudoterranova cattani* por ingesta de ceviche en Buenos Aires, Argentina. *Revista argentina de microbiología*, 52(2), 61-70.

Merlo, M.J., Parietti, M., Etchegoin, J.A. (2014) Digeneos larvales de *Heleobia parchappii* y de *Heleobia australis* en ambientes dulceacuícolas y estuariales de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Rev. Arg. Parasitol.* 2, 14-21.

Miloslavich, P., Klein, E., Díaz, J.M., Hernández, C.E., Bigatti, G., Campos, L., Artigas, F., Castillo, J., Penchaszadeh, P.E., Neill, P.E., Carranza, A., Retana, M.V., Díaz de Astarloa, J.M., Lewis, M., Yorio, P., Piriz, M.L., Rodríguez, D., Yoneshigue-Valentin, Y., Gamboa, L., Martín, A. (2011). Marine biodiversity in the Atlantic and Pacific coasts of South America: knowledge and gaps. *PLoS One* 6, e14631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014631>

Miranda, L., Somoza, G. (2001). Biología reproductiva del pejerrey *Odontesthes bonariensis*: diferenciación sexual y endocrinología de la reproducción. Aspectos básicos y su potencial aplicación en Acuicultura. Cap. V, p.41-45. En: F. Gorsman (Ed.) *Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*. Editorial Astyanax, Azul, Buenos Aires.

Moravec, F., (1979). Observations on the development of *Cucullanus (Truttaedacnitis) truttae* (Fabricius, 1794) (Nematoda: Cucullanidae). *Folia Parasitologica (Praha)*, 26, 295-307.

Moravec, F. (1998). *Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region*. Academia, Praha, República Checa. 464 pp.

Moravec, F., Kohn, A., Fernandes, B.M. (1993). Nematode parasites of fishes of the Paraná River, Brazil. Part 2. Seuratoidea, Ascaridoidea, Habronematoidea and Acuarioidea. *Folia Parasitologica*, 40, 115-115.

Moravec, F., Vivas-Rodríguez, C., Scholz, T., Vargas-Vázquez, J., Mendoza-Franco, E., Schmitter-Soto, J.J., Gonzáles-Solís, D. (1995). Nematodes parasitic in fishes of cenotes (=

sinkholes) of the Peninsula of Yucatan, Mexico. Part 2. Larvae. *Folia Parasitologica*, 42(3), 199-210.

Moresco, A., Bemvenuti, M. D. A. (2006). Reproductive biology of silverside *Odontesthes argentinensis* (Valenciennes) (Atherinopsidae) of coastal sea region of the South of Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 23(4), 1168-1174.

Morsan, E.M. (2009). Impact on biodiversity of scallop dredging in San Matías Gulf, northern Patagonia (Argentina). *Hydrobiologia* 619, 167-180. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9610-y>

Mouritsen, K. N., Poulin, R. (2002). Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology*, 124(7), 101-117. <https://doi.org/10.1017/S0031182002001476>

Muñoz, G., Valdivia, I., López, Z. (2015). The life cycle of *Prosoerhynchoides carvajali* (Trematoda: Bucephalidae) involving species of bivalve and fish hosts in the intertidal zone of central Chile. *Journal of Helminthology* 89, 584-592. <https://doi.org/10.1017/S0022149X14000546>

Navone, G. T., Etchegoin, J. A., Cremonte, F. (2000). *Contracaecum multipapillatum* (Nematoda: Anisakidae) from *Egretta alba* (Aves: Ardeidae) and comments on other species of this genus in Argentina. *Journal of Parasitology*, 86(4), 807-810.

Nemys eds. (2022). Nemys: World Database of Nematodes. *Contracaecum* Railliet & Henry, 1912. Accedido el 12 de mayo de 2022 en: <https://nemys.ugent.be/aphia.php?p=taxdetails&id=22849>

Novotny, L., Smolova, J. (2006). Dermocystidium sp. in the skin of the common carp (*Cyprinus carpio*) in the Czech Republic. *Bulletin of the European Association of Fish Pathologists*, 26, 125-127.

Oceguera-Figueroa, A., Ruiz-Escobar, F., Torres-Carrera, G. (2021). Hirudinida Lamarck, 1818 En: De León González, J.A., Bastida Zavala, J.R., Carrera Parra, L.F., García Garza, M.E., Sergio Ignacio, S.V., Solís Weiss, V., Tovar Hernández, M. A. (2021). Anélidos marinos de México y América tropical. Editorial Universitaria. Universidad Autónoma de Nuevo León, México. p. 347-353.

Oehrens Kissner, E.M. (2016). Epidemiología de la Bonamiosis en el Golfo San Matías (Patagonia, Argentina). Efectos sobre los bancos naturales de *Ostrea puelchana* (d'Orbigny, 1842) y *Ostrea stentina* (= *O. equestris*; Say, 1834). Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina 174 pp

Olson, R.E. (1976). Laboratory and field studies on *Glugea stephani* (Hagenmüller), a microsporidian parasite of pleuronectid flatfishes. J. Protozool. 23: 158-164  
<https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1976.tb05262.x>

Ostrowski de Núñez, M. (1968). Sobre el ciclo biológico de *Austrodiplostomum mordax* Szidat y Nani, 1951. Neotropica 14: 85-88

Ostrowski, M. (1973). El ciclo biológico de *Diplostomum* (*Austrodiplostomum*) *compactum* (Lutz 1928) Dubois 1970 (*Austrodiplostomum mordax* Szidat y Nani, 1951) (Trematoda, Diplostomatidae). Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Ostrowski de Núñez, M. (1974). Estudio sobre estados larvales de trematodes digeneos de peces Cyprinodontiformes. Physis 33(86), 45-61.

Ostrowski de Núñez, M. (1976). Fauna de agua dulce en la República Argentina. IV. Las cercarias de *Ascocotyle* (*A.*) *tenuicolis* Price 1935 y de *Pygidiopsis pindoramensis* Travassos 1929 (Trematoda, Heterophyidae). Physis, Sección B 35: 51-57.

Ostrowski de Núñez, M. (1977). El ciclo biológico de *Diplostomum* (*Austrodiplostomum*) *compactum* (Lutz, 1928) Dubois, 1970 (*Austrodiplostomum mordax* Szidat y Nani, 1951). Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Parasitología 2: 1-6.

Ostrowski de Núñez, M. (1993). Life-history studies of heterophyid trematodes in the Neotropical Region: *Ascocotyle* (*Phagicola*) *diminuta* (Stunkard & Haviland, 1924) and *A.* (*P.*) *angrense* Travassos, 1916. Systematic Parasitology, 24(3), 191-199.

Ostrowski de Núñez, M. (1999). Fishes as definitive or intermediate hosts of Opisthorchioid trematodes in South America. Wiadomości Parazytologiczne, 45(3).

Ostrowski de Núñez, M. (2001). Life cycles of two new sibling species of *Ascocotyle* (*Ascocotyle*) (Digenea, Heterophyidae) in the Neotropical Region. Acta Parasitologica, 46(2), 119-129.

Ostrowski de Núñez, M. (2017). Redescription of *Austrodiplostomum compactum* (Trematoda: Diplostomidae) from its type host and locality in Venezuela, and of *Austrodiplostomum mordax* from Argentina. Journal of Parasitology 103, 497-505.  
<https://doi.org/10.1645/16-128>

Ostrowski de Núñez, M., Gil de Pertierra, A. (1991). The life history of *Acanthostomum gnerii* Szidat, 1954 (Trematoda: Acanthostomatidae), from the catfish *Rhamdia sapo* in Argentina. Zoologischer Anzeiger, 227(1-2), 58-71.

Ostrowski de Núñez, M. (2007). Life cycle of *Stephanoprora uruguayense* (Digenea: Echinostomatidae) in Argentina. *Journal of Parasitology*, 93(5), 1090-1096.

Overstreet, R.M., Curran, S.S. (2002). Superfamily Bucephaloidea Poche, 1907. En: Gibson, D. I., Jones, A., Bray, R. A. (Eds.) *Keys to the Trematoda, Volume 1*. CABI and Natural History Museum, London, UK, p. 67-110.

Palm, H.W. (2004). *The Trypanorhyncha Diesing, 1863*. PKSPL-IPB Press, Bogor, 710 pp

Pearson, J. (2008). Family Heterophyidae Leiper, 1909. En: Bray, R.A., Gibson, D.I., Jones, A. *Keys to the Trematoda, Volume 3*. CABI and Natural History Museum, London, UK, p. 113-141.

Pereira J Jr., Boeger WA (2005) Larval tapeworms (Platyhelminthes, Cestoda) from sciaenid fishes of the southern coast of Brazil. *Zoosystema* 27: 5-25.

Pereira A.N., Pantoja C., Luque J.L., Timi J.T. (2014). Parasites of *Urophycis brasiliensis* (Gadiformes: Phycidae) as indicators of marine ecoregions in coastal areas of the South American Atlantic with the assessment of their stocks. *Parasitol. Res.* 113: 4281-4292. <https://doi.org/10.1007/s00436-014-4106-3>

Piccolo, M.C., Perillo, G.M.E, (1999). The Argentina Estuaries: A Review. En: Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C. Pino Quivira, M., (Eds.) *Estuaries of South America: their geomorphology and dynamics*. Environmental Science Series, Springer-Verlag, Berlín. Cap 6: 101-132.

Pietroock, M., & Marcogliese, D. J. (2003). Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in parasitology*, 19(7), 293-299. [https://doi.org/10.1016/S1471-4922\(03\)00117-X](https://doi.org/10.1016/S1471-4922(03)00117-X)

Piola, A.R., Rivas, A. (1997). Corrientes en la plataforma continental. En: Instituto Nacional de Investigaciones y Desarrollo Pesquero (Ed.), *El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*. Instituto Nacional de Investigaciones y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina, pp. 119-132.

Piola, A. R., Scasso, L. M. (1988). Circulación en el golfo San Matías. *Geoacta*, 15(1), 33-51.

Plaul, S.E., Andrés Laube, P.F., Montes, M.M., Topa, P.E., Martorelli, S.R., Barbeito, C.G. (2018). Dermocystidiosis induced by the parasite *Dermocystidium* sp. in the *Paracheirodon axelrodi*. *Bull. Eur. Ass. Fish Pathol.* 38, 73-78.

Poulin, R. (2014). Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *International journal for parasitology*, 44(9), 581-589. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.02.003>

Poulin, R. (2018). Best practice guidelines for studies of parasite community ecology. *Journal of Helminthology*, 93(1), 8-11. <https://doi.org/10.1017/S0022149X18000767>

Poulin, R., Kamiya, T. (2015). Parasites as biological tags of fish stocks: a meta-analysis of their discriminatory power. *Parasitology* 142, 145-155. <https://doi.org/10.1017/S0031182013001534>

Poulin, R., Morand, S. (2000). The diversity of parasites. *The quarterly review of biology*, 75(3), 277-293. <https://doi.org/10.1086/393500>

Poulin, R., Morand, S. (2004). *Parasite biodiversity*. Smithsonian Books, Washington D.C. 216 pp.

Power, A.M., Balbuena, J.A., Raga, J.A. (2005). Parasite infracommunities as predictors of harvest location of bogue (*Boops boops* L.): a pilot study using statistical classifiers. *Fisheries Research*, 72(2-3), 229-239. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.10.001>

Pritchard, M. H. Kruse, G. O. (1982). *The collection and preservation of animal parasites*. Univ. of Nebraska Press

Rahmati, A.R., Kiani, B., Afshari, A., Moghaddas, E., Williams, M., Shamsi, S. (2020). World-wide prevalence of *Anisakis* larvae in fish and its relationship to human allergic anisakiasis: a systematic review. *Parasitology Research*, 119(11), 3585-3594.

Reta, R., Martos, P., Perillo, G.M.E., Piccolo, M.C., Ferrante, A. (2001). Características hidrográficas del estuario de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne, O. (Ed.), *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: Características Físicas, Biológicas y Ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina, pp. 187-203.

Rivas, A.L., Beier, E.J. (1990). Temperature and salinity fields in the northparagonic gulfs. *Oceanologica Acta* 13, 15-20.

Ringuelet, R. (1944). Revisión de los hirudíneos argentinos de los géneros *Helobdella*, *Batracobdella*, *Cylicobdella* y

*Semiscolex*. *Revista del Museo de La Plata Nueva Serie. Zoología* 4: 5-94.

Ringuelet, R. (1947). *Theromyzon propinquum* nov. sp. de la Argentina. *Notas Museo de la Plata Zoología* 12(103):217-222.

Ringuelet, R. A. (1978). Biogeografía de los hirudíneos de América del Sur y de Mesoamérica. En: *Obra del centenario del Museo de La Plata. Tomo VI - Zoología*. p. 1-27.

Ringuelet, R., (1985). Annulata. Hirudinea. En: de Castellanos, Z.A. (Ed.). Fauna de agua dulce de la República Argentina 27 (1): 1: 321.

Ringuelet, R.A., Aramburu, R.H., de Aramburu, A.A. (1967). Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigación Científica. Com. Invest. Cient., La Plata.

Rohde, K., Heap, M. (1998). Latitudinal differences in species and community richness and in community structure of metazoan endo- and ectoparasites of marine teleost fish. *International Journal for parasitology*, 28(3), 461-474. [https://doi.org/10.1016/S0020-7519\(97\)00209-9](https://doi.org/10.1016/S0020-7519(97)00209-9)

Rossin, M.A., Timi, J.T. (2010). Parasite assemblages of *Nemadactylus bergi* (Pisces: Latridae): the role of larval stages in the short-scale predictability. *Parasitol. Res.* 107(6): 1373–1379

Rueda E.C., Mullaney, K.A., Conte-Grand, C., Habit, E.M., Cussac, V., Orti, G. (2017). Displacement of native Patagonian freshwater silverside populations (*Odontesthes hatcheri*, Atherinopsidae) by introgressive hybridization with introduced *O. bonariensis*. *Biol Invasions* 19, 971-988. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1295-y>

Salinas, Z.A., Biolé, F.G., Grenat, P.R., Pollo, F.E., Salas, N. E., Martino, A.L. (2016). First report of *Lernaea cyprinacea* (Copepoda: Lernaeidae) in tadpoles and newly-metamorphosed frogs in wild populations of *Lithobates catesbeianus* (Anura: Ranidae) in Argentina. *Phyllomedusa*, 15(1), 43-50.

Santos, C.P., Simões, S.B.E., Barbosa, H.S., Scholz, T. (2007). Redescription of *Ascocotyle* (*Ascocotyle*) *felippei* Travassos, 1928 (Digenea: Heterophyidae) with new synonymies. *Journal of Parasitology*, 93(6), 1468-1475.

Santos, C.P., Borges, J.N. (2020). Current knowledge of small flukes (Digenea: Heterophyidae) from South America. *The Korean Journal of Parasitology*, 58(4), 373. <https://dx.doi.org/10.3347%2Fkjp.2020.58.4.373>

Sardella, N.H., Timi, J.T. (2004). Parasites of Argentine hake in the Argentine Sea: population and infracommunity structure as evidence for host stock discrimination. *J. Fish Biol.* 65(6): 1472–1488.

Sardella, N.H., Mattiucci, S., Timi, J.T., Bastida, R.O., Rodríguez, D.H., Nascetti, G. (2005). *Corynosoma australe* Johnston, 1937 and *C. cetaceum* Johnston y Best, 1942 (Acanthocephala: Polymorphidae) from marine mammals and fishes in Argentinian waters: allozyme markers and taxonomic status. *Syst. Parasitol.* 61, 143-156. <https://doi.org/10.1007/s11230-005-3131-0>

Sardella, N.H., Timi, J.T. (2004). Parasites of Argentine hake in the Argentine Sea: population and infracommunity structure as evidence for host stock discrimination. *J. Fish Biol.* 65, 1472-1488. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00572.x>

Schluter D. (2000). *The ecology of adaptive radiation*. Oxford: Oxford University Press, 302 pp.

Schmidt, G.D. (1985) Development and life cycles. En: Crompton D.W.T., Nickol, B.B. (Eds.) *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 273-305

Scholz, T. (1999). Taxonomic study of *Ascocotyle (Phagicola) longa* Ransom, 1920 (Digenea: Heterophyidae) and related taxa. *Systematic Parasitology* 43, 147-158. <https://doi.org/10.1023/A:1006120500518>

Simões, S.B.E., Barbosa, H.S., Santos, C.P. (2010). The life cycle of *Ascocotyle (Phagicola) longa* (Digenea: Heterophyidae), a causative agent of fish-borne trematodosis. *Acta Trop.* 113, 226-233. <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2009.10.020>

Šimková, A., Dávidová, M., Papoušek, I., Vetešník, L. (2013). Does interspecies hybridization affect the host specificity of parasites in cyprinid fish?. *Parasites & Vectors*, 6(1), 1-10. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-95>

Šimková, A., Janáč, M., Hyršl, P., Krasnovyd, V., Vetešník, L. (2021). Vigour-related traits and immunity in hybrids of evolutionary divergent cyprinoid species: advantages of hybrid heterosis?. *Journal of fish biology*, 98(4), 1155-1171. <https://doi.org/10.1111/jfb.14648>

Siwertsson, A., Refsnes, B., Frainer, A., Amundsen, P.A., Knudsen, R., 2016. Divergence and parallelism of parasite infections in Arctic charr morphs from deep and shallow lake habitats. *Hydrobiologia* 783 (1), 131-143. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2563-z>

Sket, B., Trontelj, P. (2008). Global diversity of leeches (Hirudinea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595, 129-137

Soares, I.A., Lanfranchi, A.L., Luque, J.L., Haimovici, M., Timi, J.T. (2018). Are different parasite guilds of *Pagrus pagrus* equally suitable sources of information on host zoogeography? *Par. Res.* 117, 1865-1875. <https://doi.org/10.1023/A:1006120500518>

Sprague, V., Becnel, J. J., Hazard, E. I. (1992). Taxonomy of phylum Microspora. Critical reviews in microbiology, 18(5-6), 285-395. <https://doi.org/10.3109/10408419209113519>

Strüssmann, C.A., Saito, T., Usui, M., Yamada, H., Takashima, F. (1997) a. Thermal thresholds and critical period of thermolabile sex determination in two atherinid fishes, *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*. *Journal of Experimental Zoology*, 278(3),

167-177. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19970615\)278:3%3C167::AID-JEZ6%3E3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19970615)278:3%3C167::AID-JEZ6%3E3.0.CO;2-M)

Strüssmann, C.A., Akaba, T., Ijima, K., Yamaguchi, K., Yoshizaki, G., Takashima, F. (1997) b. Spontaneous hybridization in the laboratory and genetic markers for the identification of hybrids between two atherinid species, *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) and *Patagonina hatcheri* (Eigenmann, 1909). *Aquaculture Research*, 28(4), 291-300. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.1997.tb01045.x>

Szidat, L. (1961). Versuch einer Zoogeographie des Sud-Atlantik mit hilfe von Leitparasiten der Meeresfische. *Parasitologische Schriftenreihe*, 13: 1-98

Szidat, L. (1963). Los parásitos de los mitílidos y los daños por ellos causados I. Los parásitos de los “mejillines” *Brachydontes rodriguezi* y *Semimitylus algosus*. *Neotrópica*, 29: 80-86.

Szidat, L. (1969). Structure, development, and behaviour of new strigeatoid metacercariae from subtropical fishes of South America. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 26(4), 753-786.

Szidat, L. y Nani, A. (1951). Diplostomiasis cereбрalis del pejerrey. *Rev Inst Nac Investig Cienc Nat Mus Argent Cienc Nat Zoologia*, 1, 323-384.

Taglioretti, V., Rossin, M.A., Timi, J.T. (2018). Fish-trematode systems as indicators of anthropogenic disturbance: Effects of urbanization on a small stream. *Ecological Indicators*, 93, 759-770. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.05.039>

Taillebois, L., Barton, D.P., Crook, D.A., Saunders, T., Taylor, J., Hearnden, M., Saunders, R.J., Newman, S.J., Travers, M.J., Welch, D.J., Greig, A., Dudgeon, C., Maher, S., Ovenden, J.R. (2017). Strong population structure deduced from genetics, otolith chemistry and parasite abundances explains vulnerability to localized fishery collapse in a large Sciaenid fish, *Protonibea diacanthus*. *Evol. Appl.* 10, 978-993. <https://doi.org/10.1111/eva.12499>

Tanzola, R.D., Botté, S.E. (1998). On the presence *Branchellion parkeri* Richardson, 1949 (Hirudinea: Piscicolidae) on *Sympterygia bonapartei* Muller and Henle (Pisces: Rajidae) in the South Atlantic. *Nat. Neotrop.*, 29, 65-68.

Tanzola, r.D., Guagliardo, S.E., Brizzola, S.M., Arias, M.V. & Botte, S.E. (1998) Parasite assemblage of *Sympterygia bonapartei* (Pisces: rajidae), an endemic skate of the Southwest Atlantic. *Helminthologia*, 35 (3), 123-129

Tanzola, D., Guagliardo, S., Galeano, N., Schwerdt, C., González, R. (2006). *Ceratomyxa elegans* Jameson, 1929 (Myxozoa: Ceratomyxidae) parásito de peces batracoididos en el Mar Argentino. *Nat. Neotrop.*, 37, 61-66.

Tejedor, D. (2001). El pejerrey como recurso genético. En: Grosman, F. (Ed.) *Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*: 27-31. Editorial Astyanax, Azul, Buenos Aires, Argentina

Tejedor, E.D., Quinteros, I.R., Antonini de Ruiz, A.G., Argerich, M.C., Ballestra, N.A., Ramina, A.G. (1982). Fraccionamiento electroforético de extracto muscular de Pejerrey *Género* *Basilichthys*. *Analecta Veterinaria* 14 (1,2 y 3), 19-33.

Theodosopoulos, A.N., Hund, A.K., Taylor, S.A. (2019). Parasites and host species barriers in animal hybrid zones. *Trends in Ecology & Evolution*, 34(1), 19-30. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.09.011>

Timi, J. T. (2003). Parasites of Argentine anchovy in the south-west Atlantic: latitudinal patterns and their use for discrimination of host populations. *J. Fish Biol.*, 63(1), 90-107. <https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00131.x>

Timi, J.T. (2007). Parasites as biological tags for stock discrimination in marine fish from South American Atlantic waters. *J. Helminthol.* 81, 107-111. <https://doi.org/10.1017/S0022149X07726561>

Timi, J.T., Etchegoin, J.A. (1998). Redescription and new host records of *Bomolochus globiceps* (Vervoort et Ramirez, 1968) (Copepoda, Bomolochidae) from Argentina. *Acta Parasitologica* 43, 137-141.

Timi, J.T., Lanfranchi, A.L. (2009). The metazoan parasite communities of the Argentinean sandperch *Pseudoperca semifasciata* (Pisces: Perciformes) and their use to elucidate the stock structure of the host. *Parasitology* 136, 1209-1219. <https://doi.org/10.1017/S0031182009990503>

Timi, J. T., Lanfranchi, A.L. (2013). Ontogenetic changes in heterogeneity of parasite communities of fish: disentangling the relative role of compositional versus abundance variability. *Parasitology*, 140(3), 309-317. <https://doi.org/10.1017/S0031182012001606>

Timi, J.T., MacKenzie, K. (2015). Parasites in fisheries and mariculture. *Parasitology* 142, 1-4. <https://doi.org/10.1017/S0031182014001188>

Timi, J.T., Poulin, R. (2020). Why ignoring parasites in fish ecology is a mistake. *International Journal for Parasitology*, 50(10-11), 755-761. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2020.04.007>

Timi J.T., Luque J.L., Poulin R. (2010). Host ontogeny and the temporal decay of similarity in parasite communities of marine fish. *International J. Parasitol.* 40: 963-968. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2010.02.005>

Timi J.T., Luque J.L., Sardella N.H. (2005). Parasites of *Cynoscion guatucupa* along South American Atlantic coasts: evidence for stock discrimination. *Journal of Fish Biology* 67: 1603-1618. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2005.00867.x>

Timi, J.T., Lanfranchi, A.L., Etchegoin, J.A., Cremonte, F. (2008). Parasites of the Brazilian sandperch *Pinguipes brasiliensis* Cuvier: a tool for stock discrimination in the Argentine Sea. *J. Fish Biol.* 72, 1332-1342. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.01800.x>

Timi, J.T., Lanfranchi, A.L., Luque, J.L. (2010). Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasiliensis* in the southwestern Atlantic: infracommunities as a tool to detect geographical patterns. *Int. J. Parasitol.* 40, 243-254. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2009.07.006>

Timi, J.T., Sardella, N.H., Mattiucci, S. (2003). *Contraecaecum ogmorhini* s. s. Johnston et Mawson, 1941 (Nematoda: Anisakidae), parasite of *Arctocephalus australis* (Zimmermann, 1783) off the Argentinean coast. *Helminthologia* 40: 25–31

Timi, J.T., Sardella, N.H., Navone, G.T. (2001). Parasitic nematodes of *Engraulis anchoita* Hubbs et Marini, 1935 (Pisces, Engraulidae) off the Argentine and Uruguayan coasts, South West Atlantic. *Acta Parasitol.* 46(3): 186–193

Timi, J.T., Paoletti, M., Cimmaruta, R., Lanfranchi, A.L., Alarcos, A.J., Garbin, L., George-Nascimento, M., Rodríguez, D.H., Giardino, G.V. Mattiucci, S. (2014). Molecular identification, morphological characterization and new insights into the ecology of larval *Pseudoterranova cattani* in fishes from the Argentine coast with its differentiation from the Antarctic species, *P. decipiens* sp. E (Nematoda: Anisakidae). *Veterinary Parasitology*, 199(1-2), 59-72. <http://dx.doi.org/10.1016/j.vetpar.2013.09.033>

Toda K., N. Tonami, N. Yasuda, and S. Suzuki. (1995). Cultivo del pejerrey en Japón. New Fish Development Association. Tokyo. Japón.

Travassos, L. (1928). Deux nouvelles espèces du genre *Ascocotyle* Looss, 1899. *Comptes Rendues de la Société Biologique de Paris* 100: 956-957.

Travassos, L. (1930). Revisão de gênero *Ascocotyle* Loos, 1899. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 23: 61-97

Vales, D.G., García, N.A., Crespo, E.A., Timi, J.T. (2011). Parasites of a marine benthic fish in the Southwestern Atlantic: searching for geographical recurrent patterns of community structure. Par. Res. 108, 261-272. <https://doi.org/10.1007/s00436-010-2052-2>

Vervoort, W., Ramírez, F. (1968). *Parabomolochus globiceps* nov. spec. (Copepoda, Cyclopoida) from the gills of *Austroatherina smitti* (Lahille) (Pisces, Atherinidae). Zoölogische Mededeelingen, 43, 141-154.

Vervoort, W. (1968). Caribbean Bomolochidae (Copepoda, Cyclopoida). Studies of the Fauna of Curaçao and other Caribbean Islands. 27,1-125.

Vizcaíno, S.I. (1989). Acanthocephalan parasites of argentine birds I. Morphological complements to the knowledge of *Polymorphus (Profilicollis) chasmagnathi* comb. nov. (Polymorphidae). Stud. Neotrop. Fauna E 24:189-192. <https://doi.org/10.1080/01650528909360790>

Volpedo, A.V., Cirelli, A.F. (2006). Otolith chemical composition as a useful tool for sciaenid stock discrimination in the south-western Atlantic. Scientia Marina 70, 325-334. <https://doi.org/10.3989/scimar.2006.70n2325>

Vossbrinck, C. R., Debrunner-Vossbrinck, B. A. (2005). Molecular phylogeny of the Microsporidia: ecological, ultrastructural and taxonomic considerations. Folia parasitologica, 52(1/2), 131.

Waicheim, M.A., Arbetman, M.P., Rauque Perez, C.A., Viozzi, G.P. (2019). The invasive parasitic copepod *Lernaea cyprinacea*: updated host-list and distribution, molecular identification and infection rates in Patagonia. Aquatic Invasions. 14, 350-364

Walter, T.C., Boxshall, G. (2022). World of Copepods Database. *Ergasilus lizae* Krøyer, 1863. A través de: World Register of Marine Species, consultado el 17-05-2022en: <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=128826>

Weiss, L. M., Vossbrinck, C. R. (1999). Molecular biology, molecular phylogeny, and molecular diagnostic approaches to the microsporidia. The microsporidia and microsporidiosis, 129-171.

Williams, H.H., MacKenzie, K., McCarthy, A.M. (1992). Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet, and phylogenetics of fish. Rev. Fish Biol. Fish.2, 144-176. <https://doi.org/10.1007/BF00042882>

Wirgin, I., Waldman, J.R. (2005). Use of nuclear DNA in stock identification: single-copy and repetitive sequence markers. En: S. Cadrin, K. Friedland, J. Waldman (Eds.), Stock

Identification Methods. Applications in Fisheries Science. Elsevier Academic Press, San Diego, USA, pp. 331-370. <https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50018-6>

Wolf, K., Markiw, M.E. (1984). Biology contravenes taxonomy in the Myxozoa: new discoveries show alternation of invertebrate and vertebrate hosts. *Science*, 225(4669), 1449-1452.

WoRMS Editorial Board (2022). World Register of Marine Species. Disponible en <https://www.marinespecies.org> en VLIZ. Consultado el 12-05-2022. <https://doi.org/10.14284/170>

Worsham, M.L., Huffman, D.G., Moravec, F., Gibson, J.R. (2016). The life cycle of *Huffmanella huffmanii* Moravec, 1987 (Nematoda: Trichosomoididae), an endemic marine-relict parasite of Centrarchidae from a Central Texas spring. *Folia parasitologica*, 63, 1. <https://doi.org/10.14411/fp.2016.020>

Yamamoto, Y., Zhang, Y., Sarida, M., Hattori, R. S., Strüssmann, C.A. (2014). Coexistence of genotypic and temperature-dependent sex determination in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *PLoS One*, 9(7), e102574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102574>

Yaniz, J. M.D. (1961). El pejerrey: su vida, reproducción y pesca fluvial y marítima

Yoshizaki, G., Yamaguchi, K., Oota, T., Strüssmann, C.A., Takashima, F. (1997). Cloning and characterization of pejerrey mitochondrial DNA and its application for RFLP analysis. *Journal of fish biology*, 51(1), 193-203. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1997.tb02524.x>

Zdzitowiecki, K. (1984) Some antarctic acanthocephalans of the genus *Corynosoma* parasitizing Pinnipedia, with descriptions of three new species. *Acta Parasitologica Polonica*, 29, 359-377.

Zdzitowiecki, K. (1989) New data on the morphology and distribution of two acanthocephalans, *Andracantha baylisi* (Zdzitowiecki, 1986) comb. n. and *Corynosoma australe* Johnston, 1937. *Acta Parasitologica Polonica*, 34, 167-172.