



**VARIACIONES ESTACIONALES Y ONTOGÉNICAS DE LA
COMUNIDAD DE ACANTOCÉFALOS EN EL RÓBALO *ELEGINOPS*
MACLOVINUS EN LA BAHÍA SAN ANTONIO Y ZONAS DE
INFLUENCIA**

AUTORA: BARRENA MAITÉ ANELEY

DIRECTOR: HERNÁNDEZ ORTS JESÚS SERVANDO

CO-DIRECTORA: NARVARTE MAITE ANDREA

TESIS DE LICENCIATURA EN BIOLOGÍA MARINA

ESCUELA SUPERIOR DE CIENCIAS MARINAS

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE

Barrena Maité Aneley

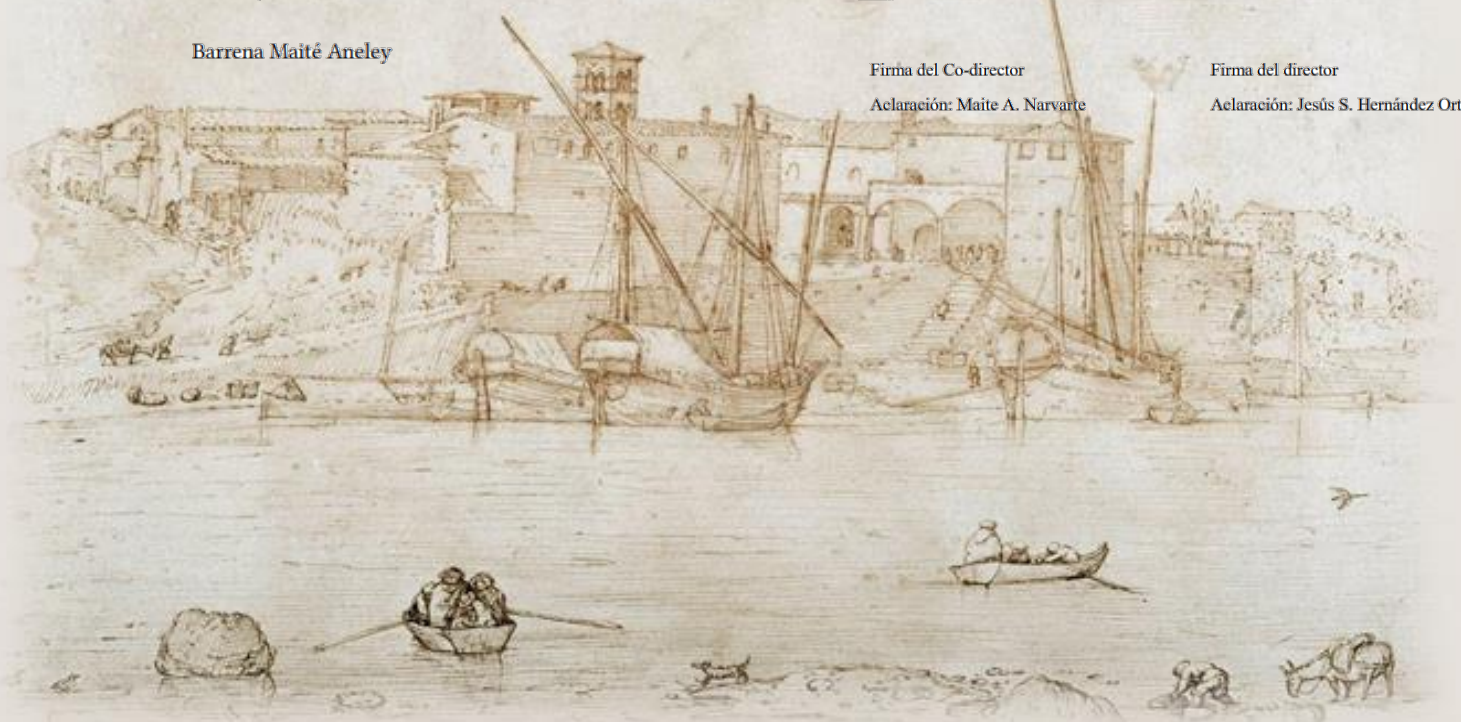
2022

Firma del Co-director

Aclaración: Maite A. Narvarte

Firma del director

Aclaración: Jesús S. Hernández Orts





VARIACIONES ESTACIONALES Y ONTOGÉNICAS DE LA COMUNIDAD DE
ACANTOCÉFALOS EN EL RÓBALO *ELEGINOPS MACLOVINUS* EN LA BAHÍA SAN
ANTONIO Y ZONAS DE INFLUENCIA

Autora: Barrena Maité Aneley

Director: Hernández Orts Jesús Servando

Co-directora: Narvarte Maite Andrea

Licenciatura en Biología Marina
Escuela Superior de Ciencias Marinas
Universidad Nacional del Comahue

2022

A mi motor en verde, Andino

Atenta al sueño voy, para no dormirme en el camino, recogiendo lo que me hace bien y me hace mal, para avanzar hacia ese lugar”

Javier Boggio

AGRADECIMIENTOS

Nunca había aprendido tanto en mi vida. La gente va transitando etapas, pero creo que la carrera universitaria es un mundo de aprendizajes. Además de incorporar el conocimiento que soñamos con aplicar, en la ESCiMar aprendí de muchas personas, de mí misma. A entender, a estar o no estar de acuerdo, a desarrollar emociones e ideas y defenderlas hasta que alguna otra idea me vaya convenciendo. Me cuesta expresar el agradecimiento a todas y cada una de las personas con las que me tocó convivir de diversas maneras en esta etapa.

Agradezco en principio a mi director Jesús, por la paciencia, por haberme aceptado para trabajar con mucho entusiasmo y brindarme las herramientas para cumplir mis objetivos. Por inspirarme y guiarme en el camino de la construcción de este trabajo y de muchas ideas. Cada regaño como él dice, sirvieron para que al fin un día la foto del parásito salga tan linda que ni él me creía.

Especialmente a mi co-directora Maite, también por la paciencia, por abrirme las puertas al mundo de la investigación, sumar ideas, siempre estar pendiente y dispuesta a ayudar. En todas sus clases, y en cada conversación que tuvimos siempre me dejó con nuevas perspectivas y convencida de que esto es lo que adoro hacer.

A mi mamá, a mi abuela y a mi Agus, que sin ellas y sin su apoyo nunca hubiese podido llegar hasta acá. Gracias por creer en mí y alentarme. Las tempestades y los días de sol que pasamos y que aún nos faltan, seguiremos juntas.

A pino, por ser mi motor y por enseñarme a no bajar los brazos.

A mis compañeros y compañeras de cuna Lucas, Aye, Bruni, Facu, Sai, Juli y Nico. También a quienes me trajo la marea de esta carrera, Fran, Popi, Max, Vicky, Barby, Mile, Agustín C, Agustín B, Eli, Luna, Luli y a todos, por los momentos tan lindos, por coincidir, y por dejarme un pedacito de cada uno.

A todos y todas mis compañeros y compañeras de militancia, que me mostraron que hay otra cara de esta profesión que hace a un mundo mejor. A “las chicas del centro” por soportar que hable un montón y por rosquear la construcción de un nuevo protagonismo estudiantil.

A mis amigos y amigas grandes, Dennis, Guille, Mari, Ale, Ro, Vale y Betsy que me acompañaron estos últimos años y agradezco infinitamente haber compartido y aprendido con ustedes. Especialmente a Juan, que además de mi amigo grande es un excelente compañero, gracias por tu apoyo, tu amor, por inspirarme a ser una mejor persona y una mejor investigadora.

A mis amigos y amigas de la radio, que me siguen enseñando que, con diversidad de ideas, en buena ronda todo se debate, se comparte y se reflexiona.

A mis amigos y amigas de toda la vida Andrés, Tati, Juancito, Luna y Agos por estar en cada momento y por seguir estando, a la distancia.

A Marina, Quique, Angel, Victor y Cathy por la guía, el cariño, y ayudarme a mantenerme en pie incluso en los momentos más difíciles.

A las Dras. Marianela Gastaldi, Paula de la Barra, Alejandra Romero y Ana Born-Torrijos por su buena predisposición para ayudar con los Modelos Lineales Generalizados para el análisis de datos.

A todo el equipo directivo, docente y no docente que conforma la EsCiMar por todas las experiencias vividas en esta hermosa institución que en gran parte me hicieron la persona que soy y que confirme el deseo cumplir este sueño de ser bióloga marina.

Este trabajo se realizó como parte de la Beca de Estímulo a las Vocaciones Científicas 2016 (EVC3-UNCOMA3992) financiada por el Consejo Interuniversitario Nacional Argentino.

Agradezco finalmente a los especialistas Dr. Carlos Rauque y Dra. Silvia Guagliardo por aceptar ser parte del jurado de esta tesina y mejorar la versión original con sus valiosos aportes. ¡Un placer aprender de ellos también!

Aprendí muchísimo y no estuve sola. Nunca estuve tan convencida de que la salida es colectiva.

¡Muchas Gracias!

RESUMEN

Los acantocéfalos son un grupo de parásitos intestinales con distribución cosmopolita. El ciclo de vida de estos parásitos es complejo, e incluyen crustáceos (anfípodos, isópodos o cangrejos) como hospedadores intermediarios y vertebrados (peces, aves o mamíferos marinos) como hospedadores definitivos. Algunos acantocéfalos utilizan hospedadores paraténicos para facilitar la transmisión entre los hospedadores obligatorios. El róbalo *Eleginops maclovinus* es una especie íctica de importancia pesquera en el golfo San Matías, donde frecuenta la costa de la bahía San Antonio (BSA). En esta área del océano atlántico, es un eslabón intermedio de la red trófica, siendo depredador de invertebrados y presa de aves o mamíferos marinos. Entre otoño 2017 y verano 2018 se examinaron 30 róbalos en cada estación. Los peces fueron examinados en el laboratorio siguiendo técnicas parasitológicas estándar. Se estimaron los parámetros de infección a nivel poblacional y de infracomunidad (prevalencia, abundancia, intensidad y riqueza). Se identificaron cinco especies de acantocéfalos: *Corynosoma australe*, *Corynosoma cetaceum*, *Corynosoma shackletoni*, *Hypoechinorhynchus magellanicus* y *Profilocollis chasmagnathi*. Ejemplares adultos solo fueron observados para *H. magellanicus*, mientras que larvas cistacanto fueron registradas para el resto de acantocéfalos. El róbalo representa un nuevo registro de hospedador para las tres especies de *Corynosoma* y para *P. chasmagnathi*. En la BSA, el róbalo actuaría como hospedador definitivo únicamente para *H. magellanicus*, como hospedador paraténico para *Corynosoma* spp. y como hospedador euparaténico para *P. chasmagnathi*. Solamente *C. australe*, *C. cetaceum* e *H. magellanicus* fueron consideradas especies componentes (prevalencia >10%), siendo *C. australe* la especie más prevalente. La proporción de sexos para las tres especies consideradas componentes se observaron sesgadas ligeramente hacia las hembras. La proporción de sexos de los cistacantos de *C. australe* y *C. cetaceum* se vio sesgada hacia

las hembras y no difirió entre estaciones. La proporción de sexo general *H. magellanicus* también se vio sesgada hacia las hembras y fueron diferentes entre estaciones. Las diferencias observadas en la proporción de los estadios de *H. magellanicus* sugieren que la reproducción de esta especie ocurriría en verano y el reclutamiento en otoño. Las fluctuaciones en la prevalencia y la abundancia de las especies componentes y de la riqueza de acantocéfalos estarían asociadas a una combinación de efectos estacionales y ontogénicos (talla) del róbalo. Este trabajo demuestra la importancia de este hospedador en el ciclo de vida de los acantocéfalos en la costa Atlántica sudoccidental.

Palabras clave: Acanthocephala, Ecología, Diversidad, Ciclos de vida, Patagonia

ABSTRACT

Acanthocephalans are a small group of intestinal parasites. Their life cycle is complex and includes a crustacean (amphipods, isopods or decapods) as the intermediate host and a vertebrate (fishes, birds or marine mammals) as the definitive host. Some acanthocephalans use paratenic hosts to facilitate their transmission between obligatory hosts. The Patagonian blennie *Eleginops maclovinus* is an economically important fish in the San Matías Gulf, where it inhabits the coast of San Antonio Bay (BSA). In this area of the Atlantic Ocean, the Patagonian blennie is an important intermediate link in the food web, as it preys on small invertebrates and it is predated by birds and marine mammals. The objectives of this study are twofold: *i*) To increase knowledge about diversity and composition of the acanthocephalan fauna in the Patagonian blennie off San Antonio Bay and areas of influence; and *ii*) To evaluate the relationships between seasonal variations and host ontogeny on the acanthocephalan community. A total of 30 Patagonian blennies were examined for acanthocephalans each season between autumn 2017 and summer 2018. Fish were examined in the laboratory following standard parasitological techniques. Infection parameters were estimated at population and intracommunity level (prevalence, abundance, intensity and richness). Five acanthocephalan species were identified: *Corynosoma australe*, *Corynosoma cetaceum*, *Corynosoma shackletoni*, *Hypoechinorhynchus magellanicus* and *Profilicollis chasmagnathi*. Adult worms were only observed for *H. magellanicus*, while cystacanths were recorded for the other acanthocephalan species. The Patagonian blennies represent new host records for the three species of *Corynosoma* and for *P. chasmagnathi*. This study revealed that Patagonian blennies acts as paratenic hosts in the life cycle of the three species of *Corynosoma* and as euparatenic host for *P. chasmagnathi*. Only *C. australe*, *C. cetaceum* and *H. magellanicus* were considered as component species (prevalence > 10%).

Corynosoma australe was the most prevalent species. The sex ratio for cystacanths of *C. australe* and *C. cetaceum* was slightly biased towards females and did not differ between seasons. The overall sex ratio for *H. magellanicus* was also biased towards females. The observed inequalities in the proportions of developmental stages for *H. magellanicus* suggest that the reproduction of this species probably occurs during summer and the recruitment during fall. Fluctuations of the prevalence, abundance and richness of the acanthocephalans apparently are associated with a combination of the effect of the seasons and the ontogenetic variations of the Patagonian blennie. This work demonstrates the importance of this host in the life cycle of acanthocephalans in the south-west Atlantic.

Key words: Acanthocephala, Ecology, Diversity, Life cycles, Patagonia

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	2
1.1. Relación parásito-hospedador	2
1.2. Los acantocéfalos	3
1.3 El róbalo	5
2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	8
3. MATERIALES Y MÉTODOS	10
3.1. Área de estudio.....	10
3.2. Obtención de las muestras de róbalo	11
3.3. Prospección parasitológica	12
3.4. Identificación morfológica	13
3.5. Terminología y parámetros de infección.....	13
3.6. Análisis estadísticos	14
3.6.1. Comunidad de acantocéfalos en el róbalo	14
3.6.2. Variaciones estacionales en la prevalencia, abundancia y riqueza de acantocéfalos	14
3.6.3. Estructura poblacional de los acantocéfalos del róbalo.....	15
4. RESULTADOS	16
4.1. Datos biométricos de róbalos de la BSA.....	16
4.2. Comunidad de acantocéfalos en el róbalo de la BSA.....	17
4.3. Riqueza de acantocéfalos	19
4.4. Variaciones en la prevalencia, abundancia y riqueza de acantocéfalos asociadas a	
cambios estacionales y ontogénicos del hospedador.....	21
4.5. Estructura poblacional de los acantocéfalos del róbalo.....	25
4.5.1. Proporciones de sexo de las especies componentes	25
4.5.2. Patrones de reclutamiento de <i>H. magellanicus</i>	28
5. DISCUSIÓN	31
5.1. Diversidad y ciclos de vida de acantocéfalos del róbalo en la BSA y zonas de influencia	
.....	31
5.2. Comunidad y estructura poblacional de los acantocéfalos del róbalo en la BSA	35
5.2.1. Proporciones de sexo de <i>Corynosoma</i> spp.	38
5.2.2. Proporciones de sexo y patrones de reclutamiento para <i>H. magellanicus</i>	39
6. CONCLUSIONES	42
7. BIBLIOGRAFÍA	45

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Relación parásito-hospedador

Los parásitos son un componente integral importante de las comunidades naturales, no sólo porque representan una cantidad considerable de la diversidad de especies y una biomasa importante en los ecosistemas, sino porque también, influyen en el funcionamiento de los mismos, en la estructura de la red trófica y las interacciones que existen en ella (Marcogliese 2004; Kuris *et al.* 2008; Poulin 2010). Actualmente, los parásitos son reconocidos como indicadores de perturbaciones ecológicas a pequeña y gran escala, de alteraciones en las interacciones de la red trófica, invasiones biológicas y biodiversidad (Lafferty y Kuris 1999; Hudson *et al.* 2006).

La mayoría de los parásitos tienen ciclos de vida complejos. Su transmisión depende de la presencia de una variedad de hospedadores (invertebrados o vertebrados) y sus interacciones depredador-presa. Por lo tanto, estos organismos reflejan la posición del hospedador en la red trófica y son indicadores de cambios en la estructura y función del ecosistema. Los parásitos pueden proporcionar información sobre la estructura de la población, biodiversidad y condiciones climáticas (George-Nascimento 1987; Marcogliese 2004). Las asociaciones existentes entre hospedador y parásito son el resultado de interacciones antagónicas cuya coevolución ha dado lugar a adaptaciones recíprocas específicas que permiten a los parásitos explotar características biológicas de sus hospedadores para asegurar su transmisión, supervivencia y mantenimiento de sus poblaciones (Marcogliese 2004).

1.2. Los acantocéfalos

Los acantocéfalos (*Acanthocephala*) conforman un grupo de parásitos que utiliza toda clase de vertebrados (peces, anfibios, reptiles aves y mamíferos) como hospedadores definitivos. Estos parásitos están filogenéticamente relacionados con los rotíferos (*Rotifera*), formando el grupo *Syndermata* (Sielaff *et al.* 2016). Estos organismos son un grupo cosmopolita que incluye aproximadamente 1.500 especies registradas (Amin 2013; Monks 2021). Las características morfológicas principales de estos parásitos son: *i*) la presencia de una probóscide retráctil armada con hileras de ganchos curvos que utiliza como mecanismo de fijación a la pared intestinal de sus hospedadores vertebrados (Crompton 1985); y *ii*) una pared corporal con un sistema lacunar y un cuerpo cilíndrico que contiene dos sistemas hidráulicos separados, el primero comprende una cavidad llena de líquido del receptáculo de la probóscide y el segundo, la cavidad corporal del tronco (Petrochenko 1956; Crompton 1985). Estos organismos son dioicos, con reproducción sexual y un marcado dimorfismo sexual en el tamaño corporal, siendo las hembras en general más grandes que los machos (Crompton 1985; Kennedy 2006).

El ciclo de vida de los acantocéfalos es complejo y de transmisión trófica (**Fig. 1**). En los acantocéfalos marinos, los ciclos de vida incluyen un crustáceo (anfípodo, isópodo o cangrejo) como hospedador intermediario, y un vertebrado (pez, ave o mamífero marino) como hospedador definitivo (Kennedy 2006). Los huevos maduros que incluyen al acantor (primer estadio larvario) son liberados por las hembras con las heces del hospedador definitivo. Una vez en el medio, los huevos son ingeridos por el crustáceo, donde el acantor eclosiona, se desarrolla en acantela y por último en cistacanto (forma larvaria infectante para el hospedador definitivo). Cuando el crustáceo es ingerido por el hospedador definitivo, el parásito se fija al intestino del vertebrado, se desarrolla en adulto, reproduce y libera los huevos.

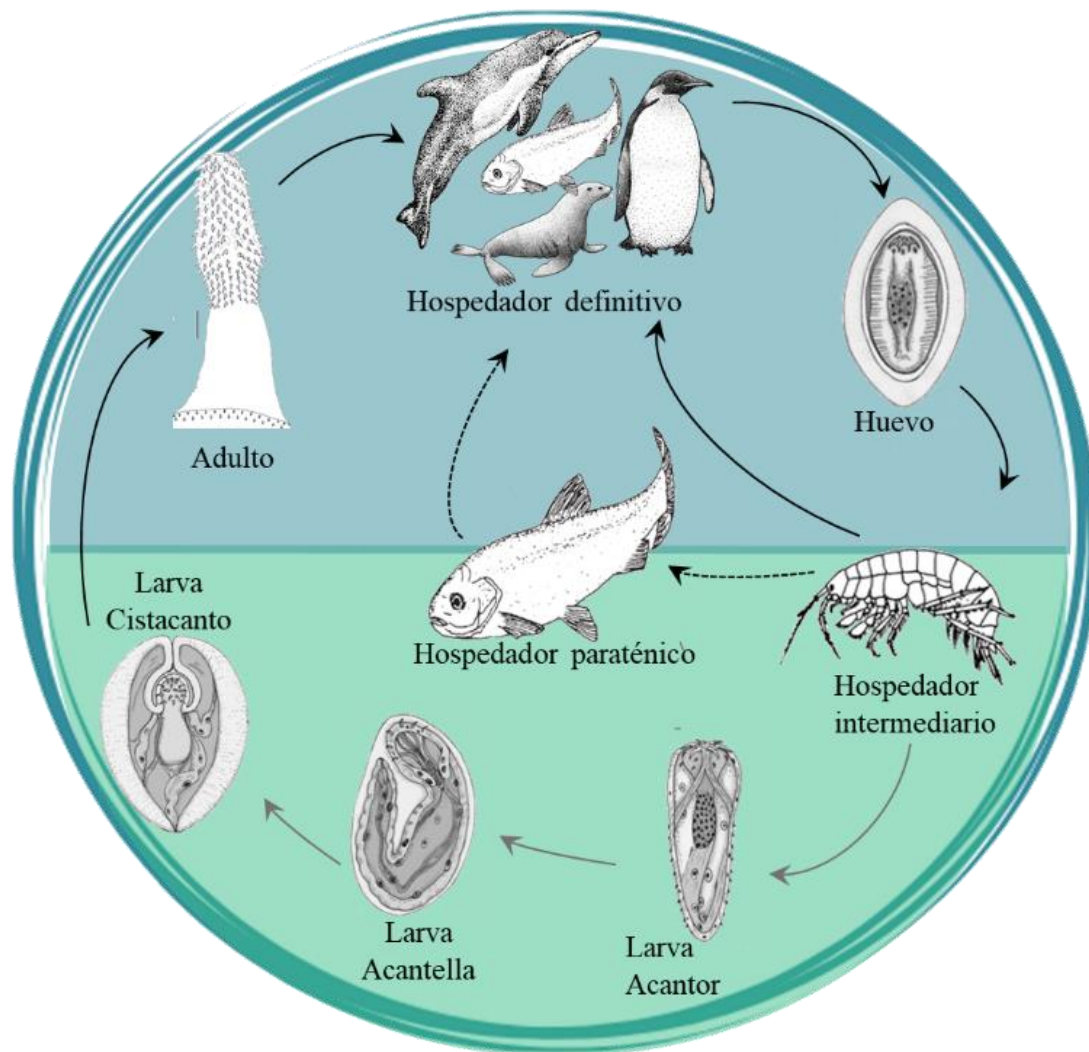


Figura 1. Ciclo de vida de acantocéfalos marinos. Diagrama realizado a partir de imágenes tomadas de “Libros de cátedra”, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Algunas especies de acantocéfalos marinos utilizan hospedadores paraténicos (principalmente peces óseos), que facilitan la transmisión de los cistacantos entre el hospedador intermediario y el definitivo, acortando la distancia en los niveles tróficos entre ellos (Schmidt 1985). En estos hospedadores, los cistacantos no se desarrollan ni crecen y se encapsulan en zonas extra-intestinales, generalmente en el mesenterio (Taraschewski 2000; Goater *et al.* 2014). Los cistacantos de acantocéfalos marinos (p. ej. miembros de los géneros *Corynosoma* Lühe, 1904 y *Bolbosoma* Porta, 1908), pueden permanecer encapsulados en estadio de latencia por varios años (Valtonen 1983;

Comiskey y MacKenzie 2000). Los hospedadores paraténicos son considerados facultativos para los acantocéfalos (Schmidt 1985). Sin embargo, estos hospedadores cumplen un rol importante en la estructura y dinámica de las poblaciones de los acantocéfalos, al transportar y almacenar grandes números de larvas, contribuyendo a su transmisión y dispersión (Poulin 1998; Médoc *et al.* 2011).

1.3 El róbalo

El róbalo *Eleginops maclovinus* Valenciennes, 1830 es un pez óseo perteneciente a la familia Eleginopsidae que se distribuye en aguas costeras sudamericanas entre los 40°S en el Atlántico y los 33°S en el Pacífico (Gosztonyi 1979) (**Fig. 2**). Se trata de una especie hermafrodita protándrica (Calvo *et al.* 1992), cuya talla de reversión sexual en los machos fue estimada entre los 30 y 36 cm (Licandeo *et al.* 2006; Gastaldi 2008). El róbalo es un pez principalmente bentófago, con una estrategia de alimentación oportunista, que presenta cambios ontogénicos en su dieta, siendo carnívoro en edades tempranas y omnívoro en edades más avanzadas (Gastaldi 2008). Desempeña un importante papel en la red trófica costera de la Patagonia, donde actúa como un nexo entre la producción bentónica y los niveles tróficos superiores (Martín y Bastida 2008). Varias aves marinas incluyen al róbalo en su dieta, por ejemplo, el pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* Forster, 1781 y el cormorán imperial *Phalacrocorax atriceps* King, 1828 (Ferrari *et al.* 2004; Schiavini *et al.* 2005). Entre los mamíferos marinos que incluyen a este pez en su dieta puede mencionarse al lobo marino de un pelo *Otaria flavescens* Shaw, 1800 (Ciancio *et al.* 2008). Los depredadores mencionados han sido reportados como hospedadores definitivos de varias especies de acantocéfalos en la costa argentina (Hernández-Orts *et al.* 2019a).



Figura 2. Ejemplar adulto de róbalo *Eleginops maclovinus*.

La composición de las comunidades parasitarias del róbalo ha sido descrita en distintos puntos de su distribución geográfica (Szidat 1950; Brickle y MacKenzie 2007; George-Nascimento *et al.* 2009). Estos estudios sugieren que el róbalo actúa como hospedador paraténico para varias especies de *Corynosoma* cuyas formas adultas se localizan en el tracto digestivo de mamíferos marinos. Ejemplares adultos de una sola especie de acantocéfalo, *Hypoechinorhynchus magellanicus* Szidat, 1950, se han reportado en el intestino y el recto del róbalo en bahía Aguirre (Tierra del fuego) e Islas Malvinas (Szidat 1950; Brickle y MacKenzie 2007). George-Nascimento *et al.* (2009) registraron una especie no identificada de acantocéfalo perteneciente a la familia Rhadinorhynchidae en róbalos de la costa chilena.

Los procesos reproductivos de los acantocéfalos son dinámicos y se ven afectados por factores físico-químicos estacionales y/o bióticos (p. ej. la estructura poblacional del parásito, la alimentación del hospedador, interacciones con otros parásitos, etc.) (Crompton y Nickol 1985; Kennedy 2006). Varias descripciones sobre la biología y ecología de acantocéfalos marinos han sido realizadas a lo largo de su distribución (Sasal *et al.* 2000; Aznar *et al.* 2001; Monks *et al.* 2009; Hernández-Orts *et al.* 2017a), sin embargo, la mayoría de los estudios sobre variaciones temporales y reproductivas se enfocaron en especies de aguas tropicales y subtropicales (Violante-González *et al.* 2016, 2017; Carpio-Hernández *et al.* 2020), donde no existe una diferencia contrastante de la

temperatura del agua entre estaciones. Estos últimos estudios sugieren que los acantocéfalos son reproductivamente activos durante todo el año. En regiones templadas, los rasgos reproductivos pueden verse particularmente afectados por las fluctuaciones estacionales en la temperatura *per se*, o bien porque estas fluctuaciones inducen cambios en el comportamiento alimentario o en otros aspectos de la ecología de los hospedadores (Kennedy 1972; Amin 1987; Kennedy 2006; Rauque *et al.* 2006).

Este trabajo explora por primera vez las fluctuaciones relacionadas con cambios temporales (estaciones del año) y ontogénicos (talla) del hospedador en la composición de la comunidad de acantocéfalos del róbalo en la bahía San Antonio (BSA) y zonas de influencia. En esta zona, el róbalo es un recurso costero de importancia ecológica, económica, objetivo de pesca artesanal, recreativa o deportiva (González 1994). Este estudio cobra relevancia al menos por tres razones: *i*) Abordará por primera vez, el análisis de variaciones temporales y ontogénicas en la dinámica poblacional y biología reproductiva de acantocéfalos marinos en Argentina. *ii*) Evaluará la importancia de hospedadores paraténicos costeros en el ciclo de vida y las vías de transmisión de los acantocéfalos marinos en aguas patagónicas. *iii*) La información obtenida será una pieza fundamental para el desarrollo de una base de datos indispensable para investigar futuras expansiones de acantocéfalos en la BSA, como consecuencia de cambios relacionados con factores antropogénicos (p. ej. contaminación) o ambientales (p. ej. cambio climático).

2. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Este trabajo de investigación tiene dos objetivos generales: *i*) Incrementar el conocimiento sobre la diversidad y composición de la comunidad de acantocéfalos del róbalo de la BSA y zonas de influencia; y *ii*) Evaluar variaciones temporales de la fauna de acantocéfalos y el efecto que tiene la ontogenia del róbalo sobre ella. De este objetivo se desprenden los siguientes objetivos específicos:

1. Cuantificar y describir la comunidad de acantocéfalos del róbalo.
2. Evaluar el efecto de la estación y de la talla del róbalo en la riqueza, prevalencia y abundancia de los acantocéfalos.
3. Analizar variaciones temporales sobre la proporción de sexos en los cistacantos encontrados.
4. Describir los patrones de reclutamiento de las especies que maduran y se reproducen en el róbalo a lo largo del ciclo anual.

Las hipótesis que se plantearon a partir de estos objetivos son:

1. La estación y la talla del róbalo tienen una influencia significativa sobre la riqueza y abundancia de los acantocéfalos.
2. Las poblaciones de acantocéfalos que utilizan al róbalo como hospedador paraténico o definitivo varían estacionalmente.
3. Las proporciones de sexo en los cistacantos encontrados no tienen diferencias significativas entre estaciones.

4. Las proporciones de sexo y de ejemplares adultos y juveniles de las especies de acantocéfalos que utilizan al róbalo como hospedador definitivo varían estacionalmente.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El golfo San Matías (GSM, Patagonia norte, 40°45'–42°14'S y 63°05'–65°10'O) es una cuenca semicerrada de características propias, con una profundidad máxima de 200 metros en su centro (Mazio y Vara 1983). El golfo se comunica hacia el este con el mar argentino y posee una extensión aproximada de 19.700 km². La circulación de las masas de agua en el GSM se caracteriza por el ingreso de una masa de agua fría por la zona sur de la boca del golfo, proveniente de la corriente costera patagónica (Gagliardini y Rivas 2004). Este golfo además tiene la particularidad de presentar un frente termohalino durante los meses cálidos, el cual divide al golfo en dos masas de agua con características bien diferenciadas: el sector norte con aguas más cálidas, de mayor salinidad y el sector sur de aguas más frías y menos salinas fuertemente influidas por aguas de la plataforma (Piola y Scasso 1988; Gagliardini y Rivas 2004). En el noroeste del GSM se encuentra la bahía San Antonio (BSA, 40°46'S, 64°54'O), un ambiente protegido de unos 80 km², que presenta mareas semidiurnas de hasta 9 m de amplitud. Su fondo somero es de tipo arenoso con canto rodado, mientras que la zona intermareal se caracteriza por la presencia de planicies de marea en su parte baja y marismas en la parte más alta (Isacch *et al.* 2006). La bahía es un sistema hipersalino debido a las escasas precipitaciones y elevadas tasas de evaporación (Genchi *et al.* 2010). La temperatura media atmosférica en la zona de estudio es de 15,1°C coincidiendo con la temperatura media del agua, registrándose, temperaturas bajas en invierno de hasta 11,3°C y altas en verano de hasta 20,3°C (Saad *et al.* 2019).

3.2. Obtención de las muestras de róbalo

Para este trabajo, se examinaron 30 róbalo en cada estación del año, colectados entre el otoño 2017 y el verano 2018. La colecta se realizó a partir de la pesca comercial, deportiva o recreacional, en seis sectores de la BSA y su zona de influencia (**Fig. 3**). El tamaño de la muestra para cada estación se determinó, considerando el número mínimo de hospedadores necesarios para poder realizar comparaciones estadísticas significativas (ver Kabata 1985). Las muestras tomadas se mantuvieron refrigeradas en recipientes térmicos entre 5-8°C y trasladadas al Laboratorio de Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos de la Escuela Superior de Ciencias Marinas (ESCIMAR), en San Antonio Oeste. Cada róbalo fue medido (largo total y estándar), sexado y etiquetado (número de individuo, fecha, y lugar de colecta). Teniendo en cuenta la bibliografía existente respecto a las características del crecimiento individual del róbalo (Gastaldi *et al.* 2009 y autores allí citados), que correlaciona directamente el tamaño (longitud) con la edad, en este trabajo se consideró a la talla como indicador suficiente de la ontogenia del hospedador. Para lograr una mejor identificación de los acantocéfalos, una parte de la muestra de róbalo se conservó en fresco para su procesamiento inmediato y otra parte fue congelada a -12°C para evitar su descomposición.

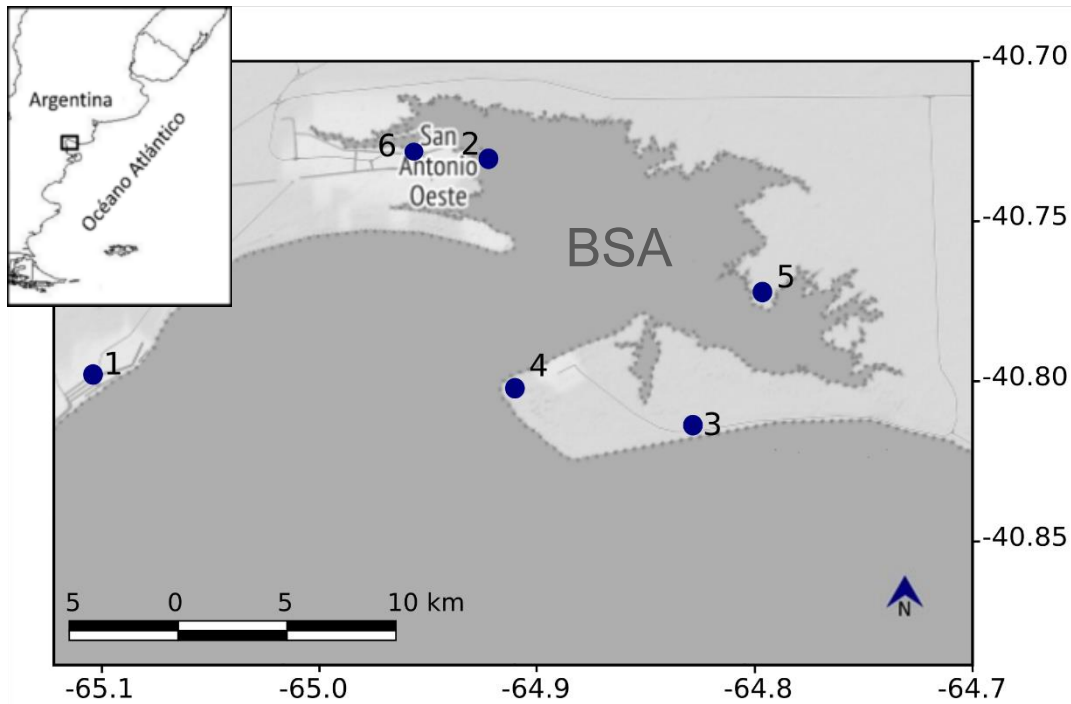


Figura 3. Mapa del sector noroeste del GSM mostrando la BSA y su zona de influencia con las seis localidades donde se colectaron los ejemplares de róbalo para este trabajo. *Localidades:* 1, La Rinconada; 2, Punta Verde; 3, Las Conchillas; 4, Punta Villarino; 5, La Cuadra; 6, Canal principal San Antonio Oeste.

3.3. Prospección parasitológica

Cada ejemplar de róbalo fue eviscerado y los órganos y tejidos (estómago, ciegos intestinales, intestino, hígado, gónadas y mesenterios) separados en los puntos de unión. Luego fueron colocados por separado en placas de Petri con solución salina. Los contenidos del estómago, ciegos e intestino fueron lavados en solución salina, diluidos y decantados por separado. Los órganos, tejidos y contenidos fueron examinados minuciosamente bajo microscopio estereoscópico (Nikon SMZ-800 6–40×). Los acantocéfalos fueron colectados y colocados en placas de Petri con solución salina. Los cistacantos fueron liberados de sus cápsulas para su identificación. Todos los acantocéfalos fueron colocados en agua dulce dentro de tubos Eppendorf y se refrigeraron a 4°C por 12 horas para provocar la evaginación de la probóscide. Los parásitos fueron

fijados y almacenados en etanol 70% para su identificación morfológica, y una muestra representativa fue fijada y conservada en etanol 100% para futuros análisis moleculares.

3.4. Identificación morfológica

Para la determinación taxonómica, los acantocéfalos fueron perforados dorsalmente utilizando agujas de disección y teñidos con hematoxilina de Mayer, diafanizados con salicilato de metilo y montados como preparaciones permanentes en bálsamo de Canadá. La identificación morfológica de los acantocéfalos se realizó siguiendo la clave propuesta por Laskowski y Zdzitowiecki (2017) y los trabajos taxonómicos de Sardella *et al.* (2005), Laskowski y Zdzitowiecki (2008) y Rodríguez *et al.* (2017).

Las especies que maduran y se reproducen en el róbalo fueron clasificadas de acuerdo con su estadio de desarrollo en cuatro grupos: *i*) hembras juveniles (con esferas ováricas exclusivamente), *ii*) hembras adultas o grávidas (con huevos completamente desarrollados), *iii*) machos juveniles (con esbozos testiculares) y *iv*) machos adultos (con esperma en los conductos espermáticos o en la vesícula seminal). Aquellas especies de acantocéfalos en su forma de cistacantos, únicamente fueron divididos en machos y hembras dado que todos son estadios larvarios.

3.5. Terminología y parámetros de infección

La terminología empleada sobre ecología parasitaria se basó en la propuesta por Bush *et al.* (1997). Las distintas especies de acantocéfalos fueron clasificadas como especies componentes (prevalencia > 10% en al menos una estación), raras (prevalencia \leq 10% en al menos una estación) y accidentales (prevalencia < 3,3% en al menos una estación) siguiendo la clasificación propuesta por Perdiguero Alonso (2008). Para cada estación se estimaron parámetros de infección a nivel poblacional (prevalencia, abundancia media e

intensidad media) de acuerdo con Rózsa *et al.* (2000), utilizando el software Quantitative Parasitology v3.0 (Reiczigel y Rózsa 2005). Los intervalos de confianza al 95% para la abundancia y la intensidad fueron calculados generando 20.000 replicaciones bootstrap, mediante el método del percentil corregido para el sesgo utilizando el programa QP v3.0. Se estimaron los intervalos de confianza para estos parámetros de infección ya que proporcionan información sobre la incertidumbre de las estimaciones (Rózsa *et al.* 2000).

3.6. Análisis estadísticos

3.6.1. Comunidad de acantocéfalos en el róbalo

Se comprobó que no existieran diferencias en el tamaño de los róbalo (largo total) entre sexos para cada estación y en el tamaño de róbalo entre las estaciones mediante el análisis de la varianza (ANOVA de una vía) con pruebas *a posteriori* para evaluar las diferencias entre pares en el tamaño de los róbalo entre estaciones.

El posible efecto del sexo de los róbalo sobre la prevalencia y abundancia de las especies componentes fue explorado mediante un análisis de χ^2 (Chi cuadrado) y la prueba de la U de Mann-Whitney respectivamente. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa estadístico SPSS v17 y la significación estadística se estableció en $P < 0,05$.

3.6.2. Variaciones estacionales en la prevalencia, abundancia y riqueza de acantocéfalos

La evaluación de los posibles efectos temporales y ontogenéticos del hospedador sobre la variación en la riqueza de acantocéfalos, la abundancia y prevalencia de las especies componentes se analizó mediante Modelos Lineales Generalizados (MLGs) utilizando una distribución del error Binomial Negativa y Binomial (con función de enlace log). La

selección de modelos se basó en el criterio de información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc), y se eligieron como mejores modelos aquéllos donde la diferencia entre cada valor de AICc con el menor valor de AICc fue menor a 2 (Delta AICc; Anderson y Burnham 2004). Estos análisis de modelos se realizaron con el software libre R (R Core Team 2020). Los paquetes utilizados fueron: dplyr (Wickham *et al.* 2021), readxl (Wickham y Bryan 2019), MASS (Venables y Ripley 2002), MuMIn (Barton 2020) y lme4 (Bates *et al.* 2015).

3.6.3. Estructura poblacional de los acantocéfalos del róbalo

La proporción de sexos se calculó mediante el porcentaje de machos [núm. de machos/(núm. de machos + núm. de hembras) \times 100] para cada especie componente. Se calcularon los intervalos de confianza del 95% para cada especie utilizando intervalos Bootstrap de sesgo corregido mediante 20,000 remuestreos. Las posibles diferencias de las proporciones de sexo entre estaciones se analizaron mediante la prueba de χ^2 (Chi cuadrado). Se realizaron gráficos de barras de error para poder comparar los intervalos de confianza (I.C. 95%) de la proporción de sexos entre las estaciones y observar las tendencias en cada estación. Los procesos de reclutamiento de los acantocéfalos que utilizan al róbalo como hospedador definitivo, fueron evaluados comparando la prevalencia de cada estadio de desarrollo mediante la prueba de χ^2 (Chi cuadrado) y, la abundancia mediante la prueba de Kruskal-Wallis y el test de Dunn para comparaciones post-hoc. Por último, se graficaron las proporciones de cada sexo (y su estadio) en cada estación. El porcentaje de hembras juveniles es considerado un buen indicador del “periodo de infección” en acantocéfalos y proporciona información de los procesos de reclutamiento (Zdzitowiecki 1986; Aznar *et al.* 2004). Estos análisis se llevaron a cabo utilizando los softwares Quantitative Parasitology v3.0 (Reiczigel y Rózsa 2005), y SPSS v17.

4. RESULTADOS

4.1. Datos biométricos de róbalo de la BSA

La longitud total de los róbalo examinados en este trabajo varió entre 26,5 y 51,9 cm (**Tabla 1**). No se registraron diferencias significativas en el tamaño de los róbalo entre machos y hembras para cada estación. Sin embargo, se observaron diferencias significativas en el tamaño entre estaciones ($F = 9,38$, $p < 0,05$) (**Fig. 4**). Los róbalo colectados en el otoño y la primavera fueron significativamente más grandes que los róbalo de las otras dos estaciones, mientras que los más pequeños se colectaron en el verano.

Tabla 1. Número de muestras y tallas de róbalo machos y hembras para cada estación. Las localidades específicas de colecta de róbalo se muestran en la **Fig. 3**.

Estación	Número de róbalo	Localidad	Largo total (cm)
Otoño 2017			
Machos	8	La Rinconada (n = 2); Las Conchillas (n = 4); Punta Verde (n = 2)	26,5–47,5
Hembras	22	La Rinconada (n = 1); Las Conchillas (n = 21)	32–49
Invierno 2017			
Machos	23	Las Conchillas (n = 1); Punta Verde (n = 2); Punta Villarino (n = 14); La Cuadra (n = 6)	27–38
Hembras	7	Punta Verde (n = 2); Punta Villarino (n = 4); La Cuadra (n = 1)	29,5–48
Primavera 2017			
Machos	8	La Cuadra (n = 8)	27–34
Hembras	22	La Cuadra (n = 16); Punta Verde (n = 6)	28–51,9
Verano 2018			
Machos	11	Canal principal (n = 6); La Cuadra (n = 5)	29–34
Hembras	19	Canal principal (6); La Cuadra (n = 13)	29,5–34

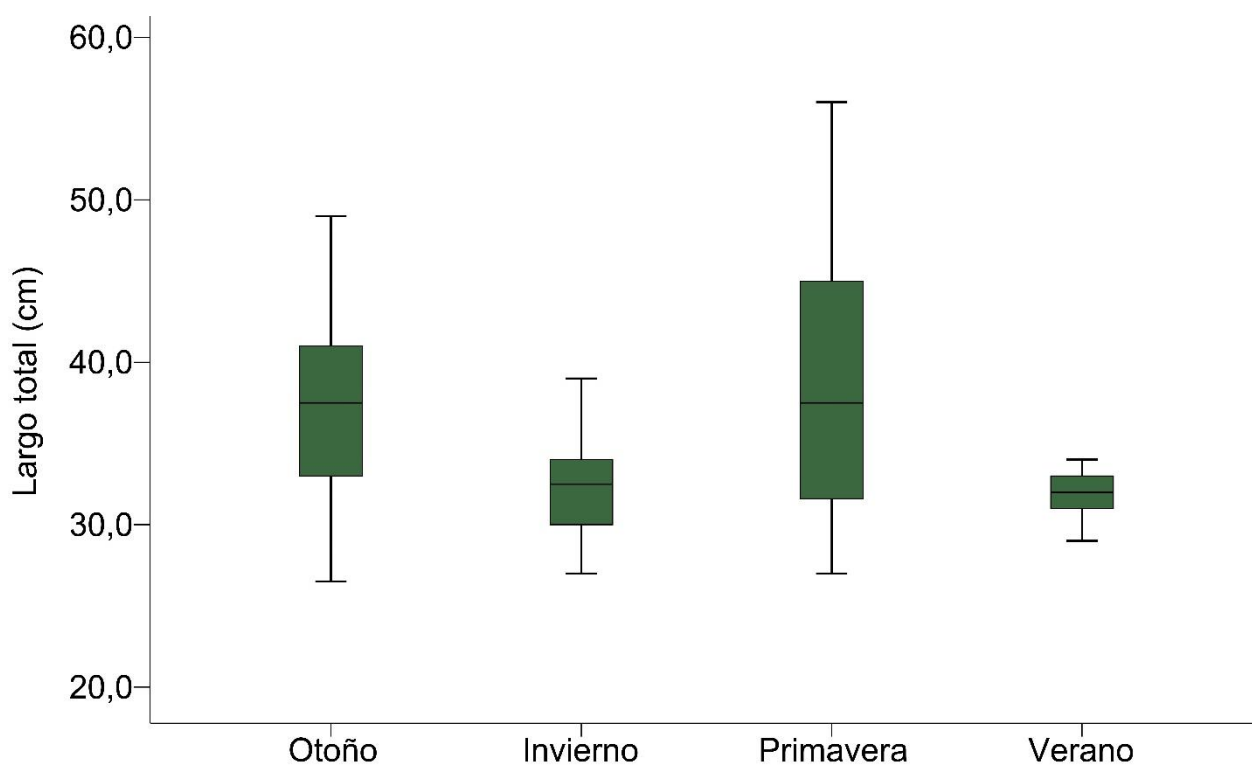


Figura 4. Diagrama de cajas mostrando el largo de total de los 30 róbalo examinados en cada estación. Los diagramas de caja representan la mediana (línea central), el percentil 25 (parte superior de la caja) y el percentil 75 (parte inferior de la caja).

4.2. Comunidad de acantocéfalos en el róbalo de la BSA

Setenta y siete de los 120 róbalo examinados (64,2%) estuvieron parasitados por al menos un acantocéfalo. Se registró un total de 535 acantocéfalos pertenecientes a cinco especies. Los índices parasitológicos para cada especie se presentan en la **Tabla 2**. Gran parte de los acantocéfalos colectados (51,6% del total) fueron larvas cistacantos de cuatro especies: *Corynosoma australe* Johnston, 1937, *Corynosoma cetaceum* Johnston y Best, 1942, *Corynosoma shackletoni* Zdzitowiecki, 1978, y *Profilocollis chasmagnathi* Holcman-Spector, Mañé-Garzón y Dei-Cas, 1977. Por otro lado, un 48,4% de los acantocéfalos colectados representaron formas juveniles (inmaduras) y adultas de *Hypoechinorhynchus magellanicus*. En el intestino de los róbalo, se registraron ejemplares de *H. magellanicus*, mientras que los cistacantos de *Corynosoma* spp. se

encontraron encapsulados en los mesenterios. Los ejemplares de *P. chasmagnathi* se encontraron libres (sin encapsular), asociados a ejemplares de cangrejo de barro *Neohelice granulata* (Dana, 1851) en el intestino.

Tabla 2. Parámetros de infección para las especies de acantocéfalos colectados en róbalo de la BSA y zonas de influencia. *Abreviaturas:* A, adulto; C, cistacanto; J, juveniles.

Especie	Prevalencia % (I.C. 95%)	Abundancia media (I.C. 95%)	Intensidad media (I.C. 95%)	Rango
Otoño 2017 (n = 30)				
<i>C. australe</i> (C)	46,7 (29,8–65,2)	2,07 (1,0–4,4)	4,4 (2,4–8,6)	1–23
<i>C. cetaceum</i> (C)	13,3 (4,7–29,7)	0,3 (0,07–0,6)	2 (1,0–2,5)	1–3
<i>C. shackletoni</i> (C)	3,3 (0,2–17,72)	0,03 (0,0–0,1)	1,0	1
<i>H. magellanicus</i> (J, A)	40,0 (23,6–58,4)	2,07 (0,9–5,4)	5,2 (2,5–12,3)	1–28
Invierno 2017 (n = 30)				
<i>C. australe</i> (C)	40,0 (23,6–58,4)	1,6 (0,8–2,9)	4,0 (2,5–6,4)	1–13
<i>C. cetaceum</i> (C)	40,0 (23,6–58,4)	1,4 (0,7–2,4)	3,5 (2,2–5,0)	1–9
<i>C. shackletoni</i> (C)	0,1 (2,8–26,3)	0,13 (0,0–0,3)	1,3 (1,0–1,7)	1–2
<i>H. magellanicus</i> (J, A)	36,7 (21,3–55,0)	0,9 (0,4–1,6)	2,4 (1,4–3,7)	1–6
Primavera 2017 (n = 30)				
<i>C. australe</i> (C)	50,0 (32–68)	1,5 (0,8–2,6)	3,0 (2,0–4,7)	1–10
<i>C. cetaceum</i> (C)	37,0 (21–55)	0,8 (0,4–1,5)	2,3 (1,4–3,4)	1–6
<i>C. shackletoni</i> (C)	6,7 (1,2–21,3)	0,07 (0,0–0,2)	1,0	1
<i>H. magellanicus</i> (J, A)	26,7 (13,1–45,0)	5,7 (1,7–15,3)	21,4 (7,4–46,6)	2–82
<i>P. chasmagnathi</i> (C)	3,3 (0,2–17,7)	0,03 (0,0–0,1)	1,0	1
Verano 2018 (n = 30)				
<i>C. australe</i> (C)	40,0 (23,6–58,4)	0,8 (0,4–1,5)	2,1 (1,4–3,5)	1–7
<i>C. cetaceum</i> (C)	16,7 (6, 8–34,7)	0,4 (0,1–0,9)	2,4 (1,2–3,8)	1–5
<i>C. shackletoni</i> (C)	3,3 (0,2–17,72)	0,03 (0,0–0,1)	1,0	1
<i>P. chasmagnathi</i> (C)	3,3 (0,2–17,72)	0,03 (0,0–0,1)	1,0	1

La comunidad de acantocéfalos mostró un alto grado de homogeneidad en la composición taxonómica de las especies en las muestras estacionales de róbalo (**Tabla 2**). Tres especies de acantocéfalos colectadas en el róbalo, es decir *C. australe*, *C. cetaceum* y *H. magellanicus* se consideraron especies componentes (prevalencia > 10% en al menos una estación), *C. shackletoni* fue considerada una especie rara (prevalencia ≤ 10%) y *P. chasmagnathi* una especie accidental (prevalencias ≤ 3,3) (**Tabla 2**). Las prevalencias y abundancias de las especies consideradas componentes no difirieron

significativamente entre machos y hembras de róbalo en cada estación. Tampoco se observaron diferencias significativas en la prevalencia y abundancia totales de acantocéfalos entre sexos para cada estación en los róbalo.

La prevalencia de *C. australe* varió entre 40,0% (invierno y verano) a 50,0% (primavera) y la abundancia media entre 0,8% (verano) a 2,7% (otoño). Para *C. cetaceum*, la prevalencia varió entre 13,3% (otoño) a 40,0% (invierno) y la abundancia entre 0,3 (otoño) y 1,4 (invierno). Por último, no se registran ejemplares de *H. magellanicus* en verano, mientras que la mayor prevalencia (40,0%) se observó en otoño y la mayor abundancia (5,2) en primavera.

La relación entre la abundancia total de acantocéfalos y el tamaño de los róbalo no fue significativa. En el caso de las especies componentes, únicamente se registró una correlación significativa positiva entre la abundancia de *H. magellanicus* y el tamaño de los róbalo ($r_s = 0,322$, $p < 0,005$).

4.3. Riqueza de acantocéfalos

La riqueza de especies de acantocéfalos por estación en los róbalo varió de una a cinco especies (**Tabla 2**). La riqueza de acantocéfalos no difirió significativamente entre sexos en el róbalo. En el otoño, el 30% de los róbalo estuvo infectado por una especie de acantocéfalo, el 30% por dos, el 3,4% por cuatro y el 36,6% se encontró libre de acantocéfalos. En esta estación también se observó un único ejemplar de róbalo infectado por el número máximo (4 especies) de riqueza registrada. En invierno, el 36,6% del total de hospedadores se encontró infectado por una especie de parásito, el 20% por dos, el 16,7% por tres y el 26,7% no registró infecciones. En la primavera, el 20% de los róbalo registró infecciones de una especie, el 36,6% de dos especies, 10% de tres especies y el 33,4% estuvo libres de infección. Durante estas dos últimas estaciones, se observó el mayor porcentaje de róbalo con dos y tres especies de acantocéfalos. Por último, en

verano, el 43,3% de los róbalo estuvo parasitado por una especie de acantocéfalo, 10% por dos y un 46,7% no registró acantocéfalos. En esta estación, se observó el mayor número de róbalo sin infecciones de acantocéfalos. La relación entre la riqueza total de acantocéfalos y el tamaño de los róbalo no fue significativa.

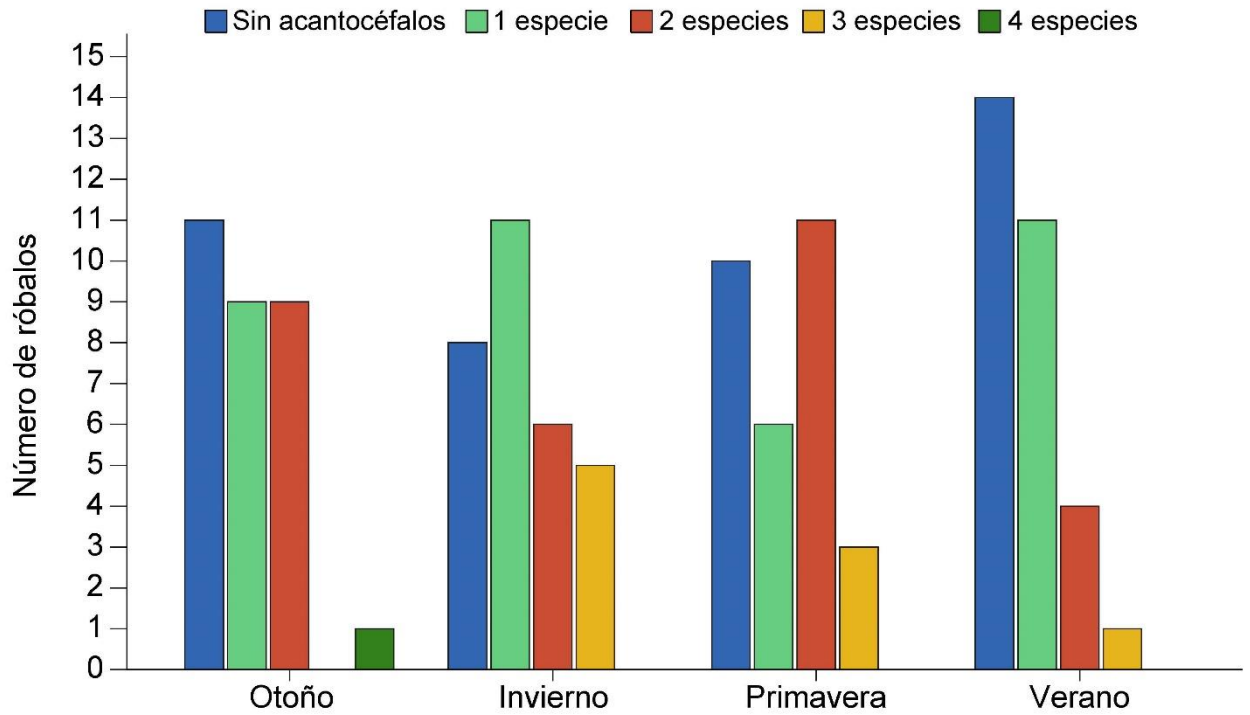


Figura 5. Distribución de la riqueza de las infracomunidades de acantocéfalos en róbalo *E. maclovinus* de la BSA y zonas de influencia por estación. No se registraron 3 especies de acantocéfalos infectando róbalo en otoño, ni cuatro especies de acantocéfalos en róbalo colectados en invierno, primavera y verano.

4.4. Variaciones en la prevalencia, abundancia y riqueza de acantocéfalos asociadas a cambios estacionales y ontogénicos del hospedador

A partir de los cuatro MLGs realizados, se identificó un modelo que mejor explica la variación de la prevalencia y la abundancia de *C. australe*; el mismo contiene a la talla como única variable explicativa. Para *C. cetaceum* se identificaron tres modelos que explicaron mejor la variabilidad de la abundancia y la prevalencia, el primero incluyó la estación como única variable, el segundo mejor modelo contempló el efecto aditivo de la talla de los hospedadores y la estación como variables explicativas y el tercer modelo, contempló a la talla como única variable predictora. En el caso de *H. magellanicus*, se identificó un único modelo que explicó mejor la variación de la abundancia, el cual incluyó el efecto aditivo de la talla de los róbalo y la estación como variables explicativas. Para la prevalencia de esta especie, se identificaron dos modelos que mejor explicaron la variabilidad, el primero contempló únicamente a la estación y el segundo modelo incluyó el efecto aditivo de la talla y la estación (**Tabla 3**).

La variabilidad observada en la abundancia y prevalencia de los cistacantos de *C. australe* tienen un mayor efecto de la talla de los hospedadores, sin mostrar diferencias entre las estaciones. Para *C. cetaceum* se observa que la combinación entre los efectos de la talla de los róbalo y las distintas estaciones explicaría la variabilidad observada en su abundancia y prevalencia de esta especie, aunque no pueda confirmarse con certeza cuál de estas variables tiene una incidencia directa sobre las mismas. Por último, los parámetros de *H. magellanicus* presentan una clara relación con la talla de los róbalo y en menor medida con las estaciones (**Tabla 4**).

Tabla 3. Resultado del análisis con MLGs para la abundancia y prevalencia de las especies componentes de acantocéfalos. Se reportan los valores de AICc y Delta AICc para cada modelo analizado, ordenados de menor a mayor. Modelos que contemplan el efecto aditivo y de la interacción entre variables se simbolizan con ‘+’ y ‘×’, respectivamente. Los modelos seleccionados se señalan con ‘*’.

<i>C. australe</i>	AICc	Delta AICc
Abundancia		
Talla*	383,49	0,00
Estación	386,32	2,82
Estación + Talla	387,91	4,41
Estación × Talla	391,51	8,00
Prevalencia		
Estación*	167,74	0,00
Estación +Talla	171,61	3,87
Talla	173,68	5,94
Estación × Talla	175,98	8,24
<i>C. cetaceum</i>	AICc	Delta AICc
Abundancia		
Estación*	257,46	0,00
Estación +Talla*	258,41	0,94
Talla*	258,88	1,41
Estación × Talla	261,82	4,35
Prevalencia		
Estación*	136,56	0,00
Estación +Talla*	137,53	0,97
Talla*	138,17	1,61
Estación × Talla	142,23	5,66
<i>H. magellanicus</i>	AICc	Delta AICc
Abundancia		
Estación +Talla*	281,99	0,00
Estación × Talla	287,24	5,24
Estación	288,53	6,53
Talla	290,82	8,83
Prevalencia		
Estación*	115,19	0,00
Estación +Talla*	115,21	0,02
Estación ×Talla	121,25	6,05
Talla	130,61	15,42

Tabla 4. Parámetros estimados \pm desviación estándar (σ) en los MLGs que describen la abundancia (A) y prevalencia (B) de cada especie componente de acantocéfalo en el róballo de la BSA y zonas de influencia.

Variable explicativa	Parámetro estimado \pm SE	Intervalos de confianza	
		Inferior	Superior
<i>C. australe</i>			
Abundancia			
Talla	0,037 \pm 0,027	0,01	0,09
Estación	–	–	–
Prevalencia			
Talla	-0,002 \pm 0,05	-0,06	0,05
Estación	–	–	–
<i>C. cetaceum</i>			
Abundancia			
Talla	-0,05 \pm 0,03	-0,13	0,02
Estación	0,7 \pm 0,93	-1,34	3,19
Prevalencia			
Talla	0,01 \pm 0,03	-0,11	0,03
Estación	-1,00 \pm 1,21	-3,80	1,25
<i>H. magellanicus</i>			
Abundancia			
Talla	0,16 \pm 0,04	0,084	0,24
Estación	-5,54 \pm 1,47	-8,46	-2,62
Prevalencia			
Talla	0,02 \pm 0,03	0,027	0,13
Estación	-1,50	-4,22	1,23

Con respecto a la variabilidad de la abundancia total y riqueza de acantocéfalos, se analizaron los mismos cuatro MLG y, se identificaron dos modelos que explicaron dicha variabilidad. En el primer caso, el mejor modelo incluyó la talla como única variable explicativa y el segundo incluyó los efectos aditivos de la talla de los róbalos y la estación como variables explicativas (**Tabla 5**). En el caso de la riqueza, el mejor modelo ajustado incluyó como única variable explicativa a la estación mientras que el segundo modelo también incluyó los efectos aditivos de la talla de los róbalos y la estación como variables explicativas (**Tabla 5**).

Tabla 5. Resultado del análisis con MLGs para la abundancia total y riqueza de acantocéfalos. Se reportan los valores de AICc y Delta AICc para cada modelo analizado, ordenados de menor a mayor. Modelos que contemplan el efecto aditivo y de la interacción entre variables se simbolizan con ‘+’ y ‘×’, respectivamente. Los modelos seleccionados se señalan con ‘*’.

Abundancia total	AICc	Delta AICc
Talla*	605,77	0,00
Estación +Talla*	605,81	0,04
Estación	608,66	2,89
Estación × Talla	609,75	3,97

Riqueza	AICc	Delta AICc
Estación*	315,41	0,00
Estación +Talla*	317,22	1,80
Talla	317,63	2,22
Estación × Talla	320,97	5,55

La talla del róbalo muestra una relación positiva con la abundancia total de acantocéfalos, en tallas mayores, el modelo indica que lo esperado es encontrar un mayor número de acantocéfalos (I.C. 95%: 2,04–2,30) sin diferencias de esta abundancia entre estaciones (**Tabla 6**). La estacionalidad, en cambio, es la variable que influye en los cambios observados en la riqueza de especies. Las predicciones de los modelos arrojan que se esperaría encontrar un máximo en la riqueza de especies en invierno (I.C. 95%: 0,80–1,73) y primavera (I.C. 95%: 0,84–1,59), y una disminución hacia el verano (I.C. 95%: 0,05–1,22) (**Tabla 6**).

Tabla 6. Parámetros estimados \pm desviación estándar (σ) en los MLGs que describen la abundancia total y riqueza de especies de acantocéfalos en el róbalo de la BSA y zonas de influencia.

Variable explicativa	Parámetro estimado \pm SE	Intervalos de confianza	
		Inferior	Superior
Abundancia total			
Talla	0,07 \pm 0,02	0,02	0,12
Estación	-0,86 \pm 0,9	-2,78	1,05
Riqueza			
Talla	0,002 \pm 0,006	-0,02	0,03
Estación	0,10 \pm 0,32	0,66	0,87

4.5. Estructura poblacional de los acantocéfalos del róbalo

4.5.1. Proporciones de sexo de las especies componentes

La proporción de sexos total para *C. australe* (**Tabla 7**) se observó sesgada hacia las hembras (porcentaje de machos = 40,2%). En primavera y verano, la proporción de sexos favoreció a las hembras, mientras que, en el invierno, la proporción estuvo cercana al 1:1. Únicamente en otoño los machos excedieron claramente a las hembras. No se observaron diferencias estadísticas en la proporción de sexos para esta especie de acantocéfalo entre estaciones ($\chi^2 = 23,158$, $p > 0,05$; los intervalos de confianza se observan sobrepuestos) (**Fig. 6A**). Para *C. cetaceum*, la proporción de sexos total también se observó ligeramente sesgada hacia las hembras (porcentaje de machos = 48,0%). En otoño y verano, la proporción de hembras fue considerablemente mayor (**Fig. 6B**). Sin embargo, en estas dos estaciones, el número de róbalo infectados por cistacantos de *C. cetaceum* fue bajo (cuatro ejemplares en otoño y cinco en verano). En el invierno y la primavera la proporción de machos de esta especie fue mayor (**Fig. 6B**), pero no se registraron diferencias significativas en la proporción de sexos ($\chi^2 = 31,331$, $p > 0,05$). La proporción de sexos total para *H. magellanicus* se observó sesgada hacia las hembras (porcentaje de machos = 33,4%). Para esta especie de acantocéfalo, no se registraron ejemplares durante el verano (**Tabla 7**). En las otras tres estaciones no se observaron diferencias significativas en la proporción de sexos ($\chi^2 = 22,491$, $p > 0,05$) (**Fig. 7**). No se observaron diferencias en los intervalos de confianza del 95% para la proporción de sexos de esta especie entre otoño e invierno (**Fig. 7**).

Tabla 7. Número total de machos y hembras para las tres especies componentes de acantocéfalos colectados en el róbalo. La proporción de sexos corresponde al valor medio del porcentaje de machos por estación. Los intervalos de confianza (I.C.) del 95% fueron estimados sólo para las estaciones en las que al menos 10 róbalos estuvieran infectados con acantocéfalos. Los números en paréntesis indican el número de hospedadores infectados en cada estación

Especie	Número de parásitos	Machos	Hembras	Parásitos no sexados	Proporción de sexos (I.C.)
<i>C. australe</i>					
Otoño (14)	62	24	37	1	54,4 (38,2–73,3)
Invierno (12)	47	17	27	3	50,7 (32,9–68,6)
Primavera (15)	45	18	27	0	37,3 (21,1–54,9)
Verano (12)	25	11	13	1	39,4 (22,8–56,7)
<i>C. cetaceum</i>					
Otoño (4)	8	2	6	0	21,0
Invierno (12)	42	24	18	0	63,0 (43,0–82,0)
Primavera (11)	25	15	10	0	57,0 (39,0–75,0)
Verano (5)	12	3	9	0	0,17
<i>H. magellanicus</i>					
Otoño (12)	62	12	49	1	26,8 (10,6–45,2)
Invierno (11)	26	10	16	0	40,9 (13,6–77,2)
Primavera (8)	171	77	88	6	32,9
Verano (0)	–	–	–	–	–

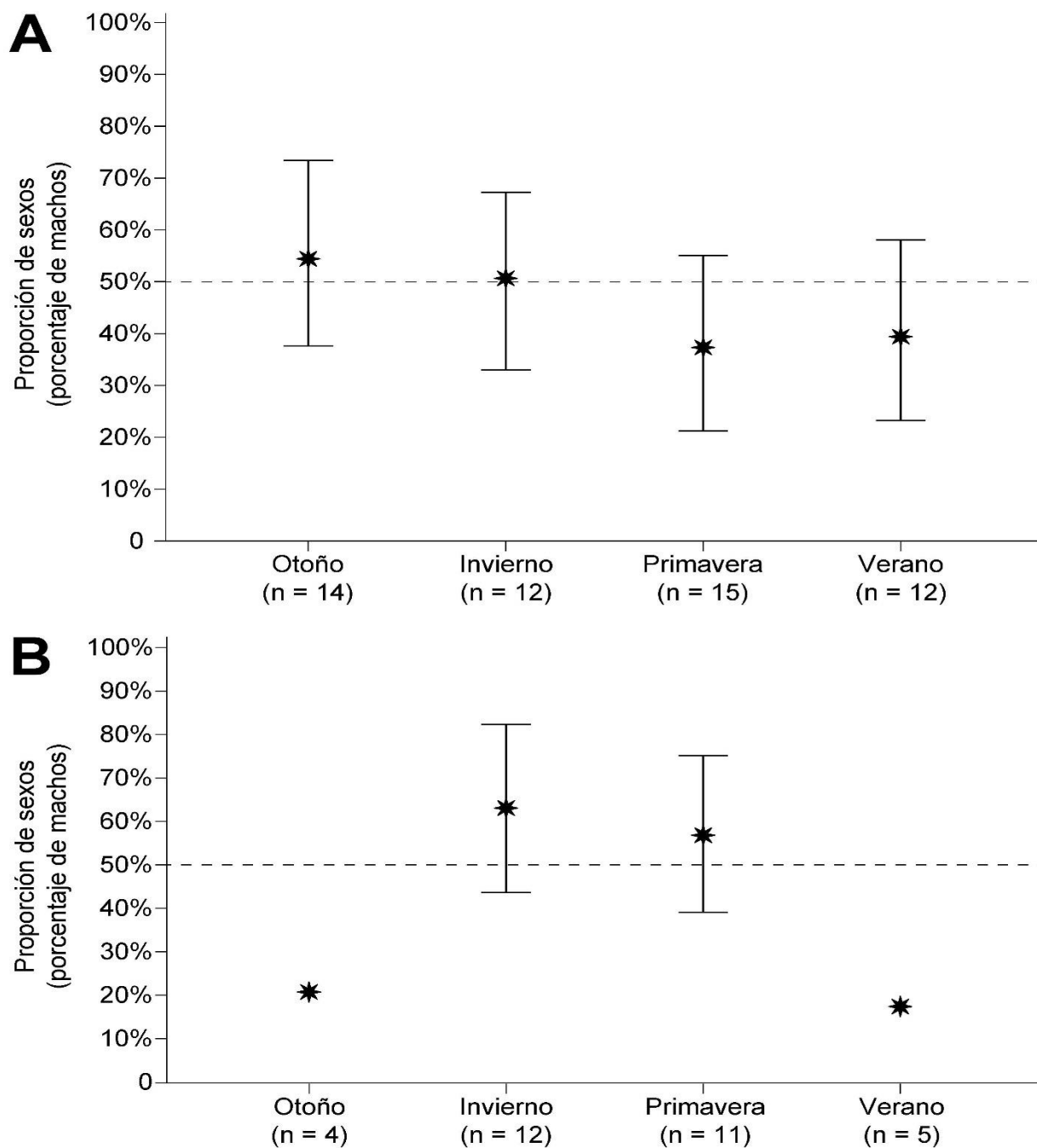


Figura 6. Proporción de sexos de *Corynosoma australe* (A) y *C. cetaceum* (B) encontrados en róbalo de la BSA para cada estación. El asterisco indica el valor empírico obtenido del número total de cistacantos en cada estación. La barra a través del asterisco corresponde al valor medio estimado para 20.000 réplicas Bootstrap; el segmento representa el intervalo de confianza del 95% calculado por el procedimiento Bootstrap. Los intervalos de confianza del 95% fueron estimados sólo para las estaciones en las que al menos 10 róbalo estuvieran infectados. Los números en paréntesis indican el número de hospedadores infectados en cada estación.

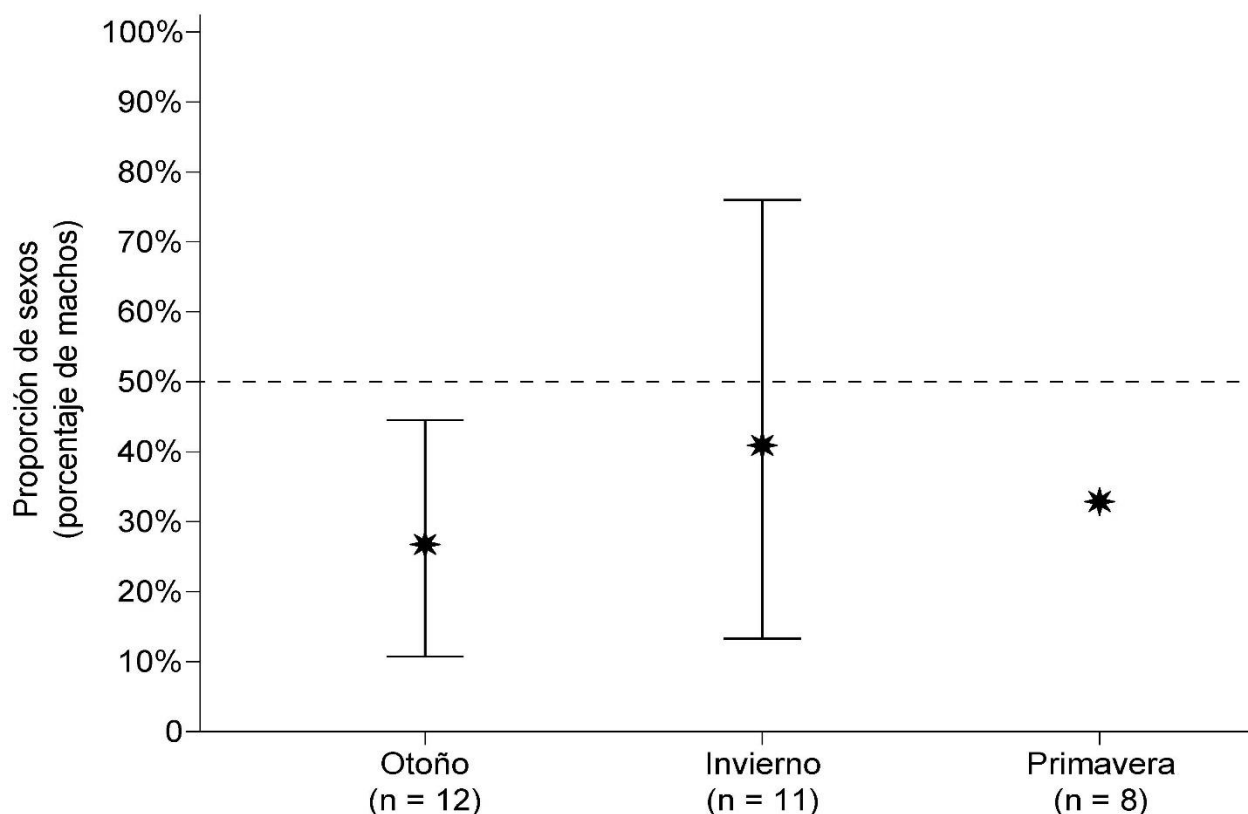


Figura 7. Proporción de sexos de *H. magellanicus* en róbalo de la BSA para cada estación. El asterisco indica el valor empírico obtenido del número total de cisticercos en cada estación. La barra a través del asterisco corresponde al valor medio estimado para 20.000 réplicas Bootstrap; el segmento representa el intervalo de confianza del 95% calculado por el procedimiento Bootstrap. Los intervalos de confianza del 95% fueron estimados sólo para las estaciones en las que al menos 10 róbalo estuvieran infectados. Los números en paréntesis indican el número de hospedadores infectados en cada estación.

4.5.2. Patrones de reclutamiento de *H. magellanicus*

Los valores de los parámetros de infección estimados para los machos juveniles, machos adultos, hembras juveniles y hembras adultas de *H. magellanicus* se muestran en la **Tabla 8**. No se observaron ejemplares de esta especie de acantocéfalo en verano. Los machos juveniles fueron en general escasos en este estudio y solamente se identificó un ejemplar en otoño y dos en primavera. Los machos adultos se observaron en las tres estaciones, pero su proporción fue menor en otoño (17,7%), aumentó en el invierno y principalmente en la primavera (38,5% y 43,9%, respectivamente) (**Fig. 8**). En el caso de las hembras juveniles, no se registraron ejemplares en invierno, mientras que su proporción fue similar

en otoño y primavera (6,7%). Se registró que las hembras grávidas estuvieron presentes en todas las estaciones en las que esta especie estuvo presente. Su proporción fue menor en primavera (48,5%), mientras que la proporciones en otoño e invierno fueron similares (67,8% y 61,5%, respectivamente) (**Fig. 8**).

La prevalencia de machos adultos de *H. magellanicus* no difirió significativamente entre estaciones ($p > 0,05$). Sin embargo, la prevalencia de las hembras grávidas fue diferente entre estaciones ($\chi^2 = 11,469$, $p < 0,05$). Las comparaciones múltiples mostraron que la prevalencia de las hembras adultas de esta especie fue significativamente menor en verano ($p < 0,001$). La abundancia media de los machos adultos no mostró diferencias entre estaciones. Las hembras adultas mostraron variación estacional significativa, mostrando que son menos abundantes en verano que en otoño y primavera ($\chi^2 = 11,360$, $p < 0,01$).

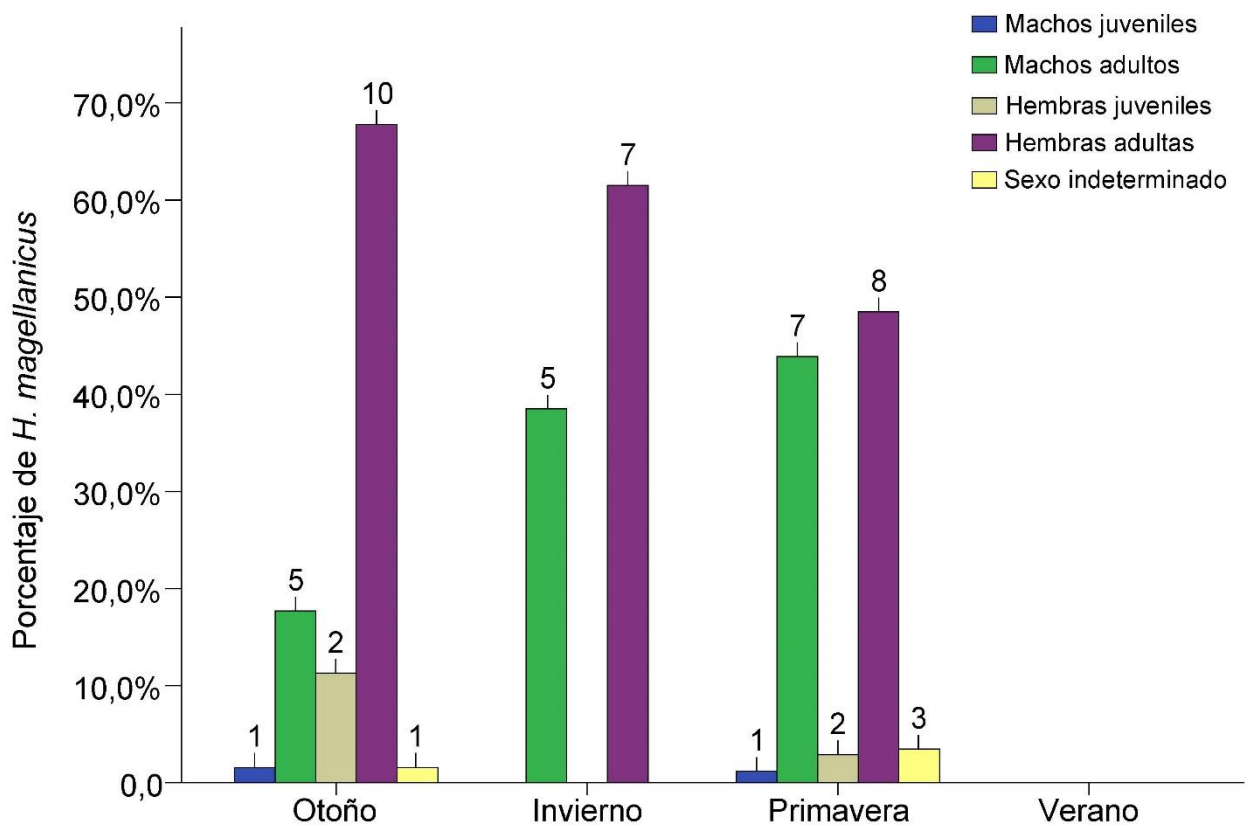


Figura 8. Proporción de sexos de *H. magellanicus* observada por estación en róbalo de la BSA y zonas de influencia. El número sobre las barras muestra el número de hospedadores infectados.

Tabla 8. Parámetros de infección para los cuatro estadios de desarrollo de *H. magellanicus* identificados en róbalo de la BSA y zonas de influencia.

Sexo		Otoño	Invierno	Primavera
Hembras				
Juveniles	Prevalencia	6,7%	–	6,7%
	Abundancia media (I.C. 95%)	0,2 (0,0–0,9)	–	0,2 (0,0–0,6)
	Proporción*	11,3%	–	2,9%
	Rango	1–6	–	1–4
Grávidas	Prevalencia	33,3%	23,3%	26,7%
	Abundancia media (I.C. 95%)	1,4 (0,6 – 3,2)	0,5 (0,2–1,2)	2,8 (0,9–6,5)
	Proporción*	67,8%	61,5%	48,5%
	Rango	1–16	1–6	1–30
Machos				
Juveniles	Prevalencia	3,3%	–	3,3%
	Abundancia media (I.C. 95%)	0,03 (0,0–0,1)	–	0,1 (0,0–0,2)
	Proporción*	1,6%	–	1,2%
	Rango	1	–	2
Adultos	Prevalencia	16,7%	16,7%	23,3%
	Abundancia media (I.C. 95%)	0,4 (0,1–0,8)	0,3 (0,1–0,7)	2,5 (0,6–8,0)
	Proporción*	17,7%	38,5%	43,9%
	Rango	1–4	1–3	1–44
No identificados				
	Prevalencia	3,3%	–	10,0%
	Abundancia media (I.C. 95%)	0,03 (0,0–0,1)	–	0,2 (0,0–0,4)
	Proporción*	1,6%	–	3,5%
	Rango	1	–	2

*Porcentaje para cada estado de desarrollo en cada infrapoblación.

5. DISCUSIÓN

5.1. Diversidad y ciclos de vida de acantocéfalos del róbalo en la BSA y zonas de influencia

Hasta el momento, la diversidad de acantocéfalos en el róbalo no había sido explorada en el extremo norte de su distribución en la Patagonia. Por el contrario, numerosos trabajos sobre la fauna parasitaria de distintas especies de peces marinos han registrado un número importante de especies de acantocéfalos en Argentina. Por ejemplo, Timi *et al.* (2010) reportaron cistacantos de *C. australe* y *C. cetaceum* en el turco *Pinguipes brasilianus* Cuvier, 1829 en tres localidades de la costa bonaerense. Estos autores también reportaron dos especies de acantocéfalos adultos: *Aspersentis johni* Baylis, 1929 y *Heterosentis* sp. en el intestino de este pez. En el canal de Beagle (región subantártica), Laskowski y Zdzitowiecki (2009) registraron cistacantos de cuatro especies de acantocéfalos (*Andracantha baylisi* Zdzitowiecki, 1986, *Corynosoma beaglense* Laskowski, Jeżewski y Zdzitowiecki, 2008, *Corynosoma evae* Zdzitowiecki, 1984 y *Corynosoma* sp.) y adultos de tres (*Aspersentis johni* Baylis, 1929, *Heterosentis heteracanthus* Linstow, 1896 y *H. magellanicus*) en distintas especies de peces nototénidos. Por otro lado, Vales *et al.* (2011) registraron cistacantos encapsulados de *C. australe* y *C. cetaceum* en el mesenterio de la raneya *Raneya brasiliensis* Kaup, 1856 de Mar del Plata y el golfo San Jorge. Recientemente, Hernández-Orts *et al.* (2019a) reportaron cistacantos de *C. australe*, *C. bullosum* Linstow, 1892 y *C. cetaceum* y adultos de *A. johni* y *Breizacanthus aznari* Hernández-Orts, Alama-Bermejo, Crespo, García, Raga y Montero, 2012 en 20 especies de peces marinos de la plataforma patagónica.

Hypoechinorhynchus magellanicus fue descrita por Szidat (1950) a partir de ejemplares colectados en el intestino del róbalo en bahía Aguirre y localidades próximas

en Tierra del Fuego. Posteriormente, Gosztonyi (1979) redescubrió esta especie utilizando material colectado en róbalo de Puerto Deseado y Santa Cruz. Esta especie de acantocéfalo ha sido reportada en el intestino de *Champscephalus esox* Günther, 1861 y *Notocheirus hubbsi* Clark, 1937 en Santa Cruz y Tierra del Fuego (Gosztonyi 1979; Laskowski y Zdzitowiecki 2008, 2009). En la BSA y zonas de influencia, Landete (2018) registró un único ejemplar inmaduro de *H. magellanicus* en el intestino del pejerrey manila *Odontesthes smitti* Lahille, 1929. Este autor sugiere que el pejerrey manila representaría un hospedador accidental o euparaténico (es decir, una vía muerta) en el ciclo de vida para *H. magellanicus*. En este sentido, Carballo *et al.* (2011) reportaron prevalencias e intensidades bajas para *Hypoechinorhynchus* sp. (posiblemente *H. magellanicus*) en los intestinos del pejerrey manila y del pejerrey de Malvinas *O. nigricans* Richardson, 1848 de los golfos Nuevo y San Jorge en Patagonia.

El ciclo de vida completo de *H. magellanicus* es desconocido, pero es posible que utilice peces bentónicos costeros, principalmente al róbalo, como hospedadores definitivos, y posiblemente pequeños crustáceos que habiten el fondo como isópodos o anfípodos como hospedadores intermediarios (Szidat 1950, 1965; Kennedy 2006; Laskowski y Zdzitowiecki 2009). En la BSA la dieta del róbalo es oportunista (Gastaldi 2008), consumiendo principalmente isópodos *Sphaeroma* sp., crustáceos tanaidáceos, el cangrejo *N. granulata*, poliquetos y el alga *Enteromorpha prolifera* Müller, 1778. Por lo tanto, es posible que el isópodo *Sphaeroma* sp., que habita en los fondos barrosos y arenosos de la BSA, sea el hospedador intermediario para este acantocéfalo.

En el presente trabajo se registraron tres especies de *Corynosoma* en el róbalo. *Corynosoma australe* fue la más abundante y de mayor prevalencia a lo largo del ciclo estacional. Esta especie se ha reportado en más de 35 especies de peces y ocho mamíferos marinos, lo que lo convierte en el acantocéfalo con el mayor espectro de hospedadores en

Argentina (Hernández-Orts *et al.* 2019b). En el róbalo, cistacantos de una especie no identificada de *Corynosoma* sp. fueron reportados por Szidat (1950) y Gosztonyi (1979) en la zona austral de la costa argentina. Los hospedadores definitivos más comunes para *C. australe* en el norte de la Patagonia (incluyendo la BSA) son el lobo marino sudamericano *Otaria flavescens* Shaw, 1800 y el lobo marino de dos pelos *Arctocephalus australis* Zimmerman, 1783 (Aznar *et al.* 2004; Hernández-Orts *et al.* 2013), y en menor medida el pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* Forster, 1781 (Hernández-Orts *et al.* 2017a). Estas especies de depredadores marinos incluyen al róbalo en su dieta en las costas patagónicas (p. ej. Schiavini *et al.* 2005; Bustos *et al.* 2012; Silva *et al.* 2014), lo que sugiere que esta especie de pez tiene un rol importante en la transmisión de *C. australe* a sus hospedadores definitivos en la BSA y zonas de influencia.

Corynosoma cetaceum es un acantocéfalo que madura y se reproduce en el estómago de delfines (Aznar *et al.* 2012, Hernández-Orts *et al.* 2015). Cistacantos de esta especie han sido reportados en 17 especies de peces óseos como hospedadores paraténicos (Hernández-Orts *et al.* 2019a). En las costas de la BSA y zonas de influencia, esta especie fue registrada con altas prevalencias e intensidades en el estómago de delfines nariz de botella *Turciops truncatus* Montagu, 1821 (Romero *et al.* 2014). Esta especie de delfín habita permanentemente la BSA (Vermeulen y Cammareri 2009), por lo que representa el hospedador definitivo más importante para este acantocéfalo en la zona. Es importante mencionar que el róbalo no está registrado en la dieta del delfín nariz de botella en la BSA (Romero *et al.* 2014), por lo que transmisión de *C. cetaceum* a su hospedador definitivo a través de este pez podría ser ocasional. Por lo tanto, el presente trabajo sugiere que el róbalo es un hospedador paraténico para *C. cetaceum*, pero esta especie de pez no posee un papel importante en el ciclo de vida de este acantocéfalo.

Corynosoma shackletoni, se describió en el intestino de aves ictiófagas como la gaviota dominicana *Larus dominicanus* Lichtenstein, 1823 o el pingüino papúa *Pygoscelis papua* Forster, 1781 de islas subantárticas (Zdzitowiecki 1978; 1985). Adultos de esta especie de acantocéfalo también fueron reportados en el intestino de focas leopardo en la Antártida (Striukov 2004). Cistacantos de *C. shackletoni* han sido reportados en varias especies de peces de zonas australes y sub-antárticas (Laskowski y Zdzitowiecki 2009; Kuzmina *et al.* 2021). En la BSA, cistacantos de esta especie (identificados como *Andracantha* sp.) fueron colectados en el pejerrey escardón *Odontesthes argentinensis* Valenciennes, 1835 y en el pejerrey manila *O. smitti* por Landete (2018). También, cistacantos de esta especie de acantocéfalo (identificados como Polymorphidae gen. sp.) fueron registrados en pejerreyes escardón de Mar del Plata en la costa de Buenos Aires y en zonas de influencia de la BSA por Levy *et al.* (2019). El hospedador definitivo de esta especie de acantocéfalo en la BSA se desconoce, aunque posiblemente se trate de una especie de ave ictiófaga, tal como el pingüino de Magallanes. El róbalo de la BSA representa un nuevo registro de hospedador para *C. shackletoni* en Argentina y debido a la baja prevalencia que se observó, este acantocéfalo fue considerado como una especie rara.

El ciclo de vida de las especies de *Corynosoma* es complejo, utilizando anfípodos como hospedadores intermediarios (Zdzitowiecki y Presler 2001; Aznar *et al.* 2006; Laskowski *et al.* 2010), peces óseos como hospedadores paraténicos (Sinisalo y Valtonen 2003; Laskowski *et al.* 2008; Hernández-Orts *et al.* 2019a) y aves ictiófagas, cetáceos y principalmente pinnípedos como hospedadores definitivos (Aznar *et al.* 2001; 2012 Hernández-Orts *et al.* 2017a). En Argentina la identidad específica del hospedador intermediario continúa siendo desconocida mientras que existen muchos reportes de

peces que actúan como hospedadores paraténicos y varias especies de mamíferos marinos que actúan como hospedadores definitivos (Hernández-Orts *et al.* 2019b).

Profilicollis chasmagnathi utiliza crustáceos decápodos como hospedadores intermediarios y aves costeras como hospedador definitivo (Vizcaíno 1989; La Sala y Martorelli 2007; Lorenti *et al.* 2018). Recientemente, Levy *et al.* (2020) sugirieron que las infecciones de este acantocéfalo en peces óseos son accidentales y transitorias, siendo el resultado de la depredación de los cangrejos decápodos por parte de los peces. En el presente trabajo, dos ejemplares de *P. chasmagnathi* fueron observados junto con cangrejos decápodos en los intestinos de dos róbalo de la BSA. Estos cangrejos son parte importante de la dieta de los róbalo de la zona de estudio (Gastaldi 2008). En la BSA, el róbalo representa un nuevo registro de hospedador para *P. chasmagnathi* y posiblemente actúa como un hospedador euparaténico (*sensu* Odening, 1976), es decir, una “vía muerta” en el ciclo de vida de este acantocéfalo.

5.2. Comunidad y estructura poblacional de los acantocéfalos del róbalo en la BSA

Las fluctuaciones de los factores ambientales locales pueden regular la supervivencia y el éxito de transmisión de las poblaciones parásitas, provocando variaciones en los parámetros de infección de los parásitos (Pietroock y Marcogliese 2003). Estos cambios ambientales se asocian principalmente con variaciones en el ciclo de vida de los hospedadores intermediarios y/o con cambios ontogénicos en la biología de los hospedadores definitivos, ambos asociados, por ejemplo, a fluctuaciones en la temperatura del agua (Kennedy 2006). En la BSA los róbalo presentan una reversión sexual temprana comparada con otras zonas de su distribución, y con esta reversión devienen cambios en su comportamiento alimentario (Gastaldi 2008). Además, la

población del róbalo en la BSA presenta cambios estacionales en la dieta como resultado de los cambios en la disponibilidad de presas (Gastaldi 2008).

En concordancia con las hipótesis planteadas en este trabajo, los análisis de MLG sugieren que las fluctuaciones de la riqueza, abundancia y prevalencia de acantocéfalos estarían asociadas a la combinación de efectos temporales (cambios en factores abióticos estacionales) con la heterogeneidad de la talla del róbalo (diversidad de usos del hábitat y hábitos de alimentación). En este estudio, se registró que la talla de los róbalos es una fuente importante para explicar las variaciones de la abundancia y composición específica de la comunidad de parásitos, tal como observaron George-Nascimento *et al.* (2009) comparando la comunidad de parásitos entre años y localidades en el róbalo de las costas de Chile. Esto puede deberse a cambios en la composición de la dieta de los róbalos y a un subsecuente aumento en la tasa de ingesta de presas que transmiten los parásitos conforme avanza su edad. Además, hospedadores grandes pueden ofrecer mayor superficie y recursos para ser colonizados por nuevos parásitos. Así como lo señala Riffo (1994) en róbalos del Golfo de Arauco, el aumento de la abundancia y la acumulación de las especies de parásitos también estarían asociados a cambios producidos durante la ontogenia del hospedador. Las tasas regulares de consumo de presas y el uso “fiel” del hábitat pueden conferir una cierta regularidad a las comunidades de parásitos, ya que limitarían el reclutamiento y los niveles de infección de los parásitos (Balboa y George-Nascimento 1998). Por lo tanto, sería menos predecible la composición de especies de parásitos, en huéspedes que presentan gran variación de sus relaciones ecológicas.

La baja variabilidad de parámetros de infección descritos a lo largo del ciclo estacional, sugieren que los procesos locales y a corto plazo juegan un papel importante en la estructura espaciotemporal de las comunidades de acantocéfalos del róbalo. El presente estudio mostró que al menos en un ciclo estacional, las comunidades de

acantocéfalos en el róbalo son homogéneas, presentando un número relativamente bajo de especies. En este trabajo se describió, por primera vez, la composición de la estructura de la comunidad de acantocéfalos en el róbalo de la BSA y sus zonas de influencia.

Sin embargo, se ha sugerido que los niveles de infección de las formas larvarias de helmintos de larga duración permanecen estables durante periodos largos de tiempo (McClelland y Marcogliese 1994). Esto podría suponer que, a una escala temporal corta, por ejemplo, un ciclo anual, la prevalencia y abundancia de las larvas de estos parásitos no se verán afectados por cambios estacionales en peces de tamaños o edades similares (Braicovich y Timi 2010). Un aspecto que aún no está claro son los factores que promueven la estabilidad en los niveles de infección en distintas escalas temporales. En cistacantos, es posible que la homogeneidad en la prevalencia y abundancia observada entre estaciones estén relacionadas con la larga esperanza de vida de estas larvas en peces o con la homogeneidad de factores abióticos externos (Aloo y Dezfuli 1997; Costa *et al.* 2000; Kuzmina *et al.* 2021), aunque existen estudios que sugieren lo contrario (Fujimoto *et al.* 2013).

En esta tesina no se pudieron comparar róbalos de tamaños similares, y como resultado, se observó que el tamaño del hospedador explicó la variación en los niveles de infección de cistacantos de la especie más abundante (*Corynosoma australe*). Por otro lado, los MLGs mostraron que la estación podría estar relacionada con la variabilidad observada en la abundancia y prevalencia de *C. cetaceum*. Este resultado es difícil de explicar con base a los datos parasitológicos disponibles. Sin embargo, es posible que la variación en los niveles de infección de *C. cetaceum* estén relacionados con los procesos migratorios del róbalo a diferentes ambientes en la BSA y el GSM. Es importante resaltar, que en este trabajo únicamente exploró cambios en los niveles de infección relacionados con factores temporales (estaciones) y ontogenéticos (talla) del hospedador a corto plazo,

Por lo tanto, no podemos asegurar que los cistacantos hayan sido reclutados por el róbalo en la primera estación examinada (otoño 2017). Para poder examinar los patrones de reclutamiento de los cistacantos, es indispensable realizar estudios parasitológicos exhaustivos de róbalos de distintas edades y ambientes del golfo en una escala temporal mayor.

5.2.1. Proporciones de sexo de *Corynosoma* spp.

El róbalo cumple un rol diferente en el ciclo de vida de las especies de acantocéfalos consideradas componentes, por lo que las proporciones de los sexos de los acantocéfalos también serán distintas. La proporción de machos y hembras en los acantocéfalos se espera que sea similar, es decir 1:1, debido a la determinación cromosómica del sexo durante la fertilización (Crompton, 1985). Debido a que en los hospedadores paraténicos los acantocéfalos no se desarrollan o crecen, es de suponer que los cistacantos conserven una proporción similar a la observada en los hospedadores intermediarios. En este sentido, Valtonen y Niinimaa (1983) no reportaron diferencias significativas en la proporción de sexos de cistacantos de *Corynosoma semerme* Forssell, 1904 en varias especies de peces del mar Báltico.

En el presente estudio, los cistacantos de *C. australe* y *C. cetaceum* presentaron un ligero sesgo hacia las hembras. Hernández-Orts observó un patrón similar en la proporción de sexos de cistacantos de *C. australe* en varias especies de peces de la costa patagónica. Este autor adjudicó este sesgo hacia las hembras posiblemente a errores de muestreo, a un muestreo sesgado de larvas machos y hembras, y/o a una diferente mortalidad entre ambos sexos. En el presente estudio, el sesgo hacia las hembras podría estar relacionado con posibles diferencia en la mortalidad de ambos sexos de parásitos. En general se considera que las hembras son más longevas al tener más reservas

energéticas acumuladas puesto que después de la fecundación, deben formar los huevos que serán las nuevas larvas. Finalmente, al menos para los cistacantos de *C. cetaceum*, las estaciones para las cuales se identificó una desviación de la proporción hacia las hembras, presentan un número de róbalo infectados muy bajo, por lo que no podría confirmarse con certeza que este sea el patrón de la estructura de sexos para esta especie de acantocéfalo.

La esperanza de vida de los cistacantos de *Corynosoma* spp. encapsulados en el róbalo se desconoce, pero en base a datos de otras especies de *Corynosoma* se esperan que sean de varios años (Comiskey y MacKenzie 2000). Esto supondría que, durante el periodo de encapsulamiento, ambos sexos tendrían una mortalidad distinta, por lo cual los machos de ambas especies de *Corynosoma* poseerían una esperanza de vida menor. En cualquier caso, los factores que inducen que la proporción de sexos de cistacantos de *C. australe* y *C. cetaceum* se registren sesgadas hacia las hembras continúan siendo desconocidas. Sería indispensable emplear métodos experimentales incluyendo infecciones de hospedadores intermediarios y paraténicos con larvas de ambas especies de acantocéfalos para determinar la esperanza de vida y la mortalidad de estas larvas de parásitos.

5.2.2. Proporciones de sexo y patrones de reclutamiento para *H. magellanicus*

Hypoechinorhynchus magellanicus fue la única especie que presentó individuos adultos, encontrados en el intestino de los ejemplares de róbalo de ambos sexos, con abundancia alta en primavera (**Tabla 2**). También se observó que las prevalencias de esta especie fueron distintas entre estaciones y el valor más alto se registró durante el otoño. Hasta el día de hoy, no se han publicado trabajos específicos sobre la dinámica temporal de esta especie de acantocéfalo, sin embargo, George-Nascimento *et al.* (2009) registraron en

tres puntos de la costa centro-sur chilena que la prevalencia y abundancia de *H. magellanicus* no varió significativamente entre los años que se realizó el muestreo.

Para los parásitos dioicos, la proporción de sexos y el sistema de apareamiento (monógamos o polígamos) tienen un impacto profundo en la fecundidad y la relación entre el hospedador y el parásito (Morand y Rivault 1992). La variación temporal de los rasgos reproductivos de distintas especies de acantocéfalos que utilizan peces óseos como hospedador definitivo, ha sido registrada tanto en zonas tropicales (Carpio-Hernández *et al.* 2020) donde los individuos se reproducen durante todo el año, como en zonas templadas (Rauque *et al.* 2006) donde el patrón indica que la reproducción ocurriría solo en una época del año. Tingbao y Xinaghua (2001) y autores citados allí, observaron una pérdida marcada en machos adultos de varias especies de acantocéfalos (p. ej. *Neoechinorhynchus cylindratus* Van Cleave, 1913, *Echinorhynchus clavula* Dujardin, 1845 y *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788) durante el verano. Estos autores sugieren que durante esta estación la cópula ya se habría completado y los machos son eliminados como resultado, presumiblemente, de su corta esperanza de vida.

En el presente estudio, se observó que las pruebas para los distintos sexos no resultaron significativas entre las estaciones, lo cual podría deberse a que el número de róbalo infectados fue bajo. Sin embargo, la estacionalidad en la proporción de sexos comenzaría a marcarse con esta pérdida de machos adultos en otoño, y el consecuente aumento de la abundancia de los mismos hacia la primavera. Al contrario de lo que sucedió con los machos, las hembras adultas de *H. magellanicus*, presentan una disminución en su abundancia desde el otoño, donde ocurriría el reclutamiento, hacia las épocas más cálidas del año, alcanzando una proporción igual a la de los machos adultos en verano, lo cual sugiere que la reproducción de esta especie en el róbalo de la BSA ocurriría en esta estación.

Un aspecto interesante de los resultados observados en este trabajo es la ausencia de esta especie durante el verano. Esto podría estar relacionado con variaciones estacionales de factores físicos del agua: *i*) Cambios en la temperatura del agua a lo largo del ciclo estacional que inducirían diferencias en la abundancia y disponibilidad del hospedador intermediario relacionadas con su ciclo de vida; y *ii*) Cambios en la dieta del hospedador definitivo relacionados con el aumento en la temperatura del agua y por consiguiente, el incremento del metabolismo y los requerimientos energéticos del pez (Crompton 1985; Kennedy 2006). Otro factor que podría explicar la ausencia de *H. magellanicus* durante el verano, podría estar relacionado con los procesos migratorios del róbalo. En la BSA, este pez presenta una migración anual, desplazándose durante el verano hacia zonas retiradas de la costa de la bahía y sus zonas de influencia (Gastaldi 2008). Por tal motivo, es posible que la ausencia observada esté vinculada con que los róbalos examinados en verano 2018 dentro de la bahía, fueron de menor tamaño y por lo tanto tengan una dieta diferente a los adultos que se retiran a aguas más frías y profundas, estando menos expuestos a infecciones de este parásito.

6. CONCLUSIONES

Este trabajo representa el primer estudio sobre comunidades de acantocéfalos en el róbalo *E. maclovinus* de la BSA. Se cuantificaron e identificaron los acantocéfalos en órganos y cavidad visceral de 120 ejemplares de róbalos de la BSA y sector noroeste del GSM a lo largo de un ciclo estacional entre 2017 y 2018.

Como resultado de este trabajo de investigación se obtuvieron las siguientes conclusiones:

1. Se registraron cinco especies de acantocéfalos en el róbalo: *H. magellanicus*, *C. australe*, *C. cetaceum*, *C. shackletoni* y *P. chasmagnathi*. El róbalo representa un nuevo registro de hospedador para *C. shackletoni* y para *P. chasmagnathi*.
2. Tres especies de acantocéfalos colectadas en el róbalo, es decir *H. magellanicus*, *C. australe* y *C. cetaceum* fueron consideradas especies componentes, mientras que *C. shackletoni* se consideró como una especie rara y *P. chasmagnathi* como accidental.
3. Únicamente cistacantos de *C. australe*, *C. cetaceum* y *C. shackletoni* se registraron en róbalos en todas las estaciones.
4. *Hypoechinorhynchus magellanicus* fue la única especie que se encontró en estadio adulto, con altas abundancias y prevalencias, presentando diferencias significativas entre las estaciones, no siendo registrada durante el verano. Se registró por primera vez a *H. magellanicus* en el róbalo en el GSM.
5. En la zona de estudio, el róbalo cumple el rol de hospedador paraténico en el ciclo de vida de las todas especies de *Corynosoma* encontradas. Sin embargo, esta especie de pez es uno de los eslabones indispensables solo en la

transmisión de larvas de *C. australe*, y no así de *C. cetaceum* y *C. shackletoni*.

Estas especies podrían utilizar al róbalo ocasionalmente aprovechando la importancia relativa que tiene este pez como presa de posibles hospedadores definitivos en la BSA y sus zonas de influencia.

6. En la BSA y zonas de influencia, la talla del róbalo presenta una influencia importante en la variabilidad de la abundancia total de acantocéfalos, encontrándose aquellos peces de mayor tamaño, infectados con un mayor número de parásitos. Mientras que la riqueza total de especies de acantocéfalos presenta cambios relacionados con las fluctuaciones ambientales a lo largo del ciclo anual, siendo la primavera la estación con mayor número de especies de acantocéfalos.
7. La diversidad de acantocéfalos en el róbalo de la BSA es homogénea a lo largo de un ciclo anual. La combinación entre los efectos estacionales y ontogénicos del róbalo pueden ser los factores principales que determinan la estructura de las comunidades de este grupo de parásitos en la zona de estudio.
8. La proporción de sexos para *C. australe* y *C. cetaceum* se observó ligeramente sesgada hacia las hembras, esto podría estar relacionado con: *i*) El escaso número de róbalos infectados; *ii*) Un sesgo en el muestreo de los cistacantos machos y hembras; y *iii*) Posibles diferencias en la esperanza de vida entre ambos sexos.
9. La proporción de sexos de *H. magellanicus* no difirió entre estaciones y se vio sesgada hacia las hembras. Las variaciones observadas en la proporción de sexos de los distintos estados de desarrollo sugieren que el reclutamiento de esta especie ocurriría en el otoño, mientras que en el verano ocurriría la reproducción.

10. La ausencia de ejemplares de *H. magellanicus* en las muestras de róbalo colectadas en la BSA en el verano podrían ser explicadas por: *i*) Variaciones espacio-temporales en la abundancia y distribución de la población del hospedador intermediario; *ii*) Cambios estacionales en el hábito alimentario del róbalo; y *iii*) Procesos migratorios de los róbalo de tallas mayores durante el verano hacia zonas exteriores de la BSA y sus zonas de influencia.

BIBLIOGRAFÍA

- Aloo PA y Dezfuli BS (1997)** Occurrence of cystacanths of *Polyacanthorhynchus kenyensis* larvae (Acanthocephala) in four teleostean fishes from a tropical lake, Lake Naivasha, Kenya. *Folia Parasitologica*, 4:233–238.
- Amin OM (1987)** Acanthocephala from lake fishes in Wisconsin: ecology and host relationships of *Pomphorhynchus bulbocolli* (Pomphorhynchidae). *Journal of Parasitology*, 73:278–289.
- Amin OM (2013)** Classification of the acanthocephala. *Folia Parasitologica*, 60:273–305.
- Anderson D y Burnham K (2004)** Model selection and multi-model inference. 2nd edn. Springer-Verlag 63:10.
- Aznar FJ, Bush AO, Balbuena JA, Raga JA (2001)** *Corynosoma cetaceum* in the stomach of franciscanas, *Pontoporia blainvillei* (Cetacea): an exceptional case of habitat selection by an acanthocephalan. *Journal of Parasitology*, 87:536–541.
- Aznar FJ, Cappozzo HL, Taddeo D, Montero FE, Raga JA (2004)** Recruitment, population structure, and habitat selection of *Corynosoma australe* (Acanthocephala) in South American fur seals, *Arctocephalus australis*, from Uruguay. *Canadian Journal of Zoology*, 82:726–733.
- Aznar FJ, Pérez-Ponce de León G, Raga JA (2006)** Status of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) based on anatomical, ecological, and phylogenetic evidence, with the erection of *Pseudocorynosoma* n. gen. *Journal of Parasitology*, 92:548–564.
- Aznar FJ, Hernández-Orts J, Suárez AA, García-Varela M, Raga JA, Cappozzo HL (2012)** Assessing host-parasite specificity through coprological analysis: a case study with species of *Corynosoma* (Acanthocephala: Polymorphidae) from marine mammals. *Journal of Helminthology*, 86:156–164.

- Balboa L, George-Nascimento M (1998)** Variaciones ontogenéticas y entre años en las infracomunidades de parásitos metazoos de dos especies de peces marinos de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71:27–37.
- Barton K (2020)** MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.43.17. <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015)** Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67:1–48.
- Braicovich PE, Timi JT (2010)** Seasonal stability in parasite assemblages of the Brazilian flathead, *Percophis brasiliensis* (Perciformes: Percophidae): predictable tools for stock identification. *Folia Parasitologica*, 57: 260–212.
- Brickle P, Mackenzie K (2007)** Parasites as biological tags for *Eleginops maclovinus* (Teleostei: Eleginopsidae) around the Falkland Islands. *Journal of Helminthology*, 81:147–53.
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997)** Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis *et al.* Revisited. *Journal of Parasitology*, 83:575–83.
- Bustos RL, Daneri GA, Volpedo AV, Harrington A, Varela EA (2012)** The diet of the South American sea lion (*Otaria flavescens*) at Río Negro, Patagonia, Argentina, during the winter-spring period. *Iheringia. Série Zoologia*, 102:394–400.
- Calvo J, Morriconi E, Rae GA, San Román NA (1992)** Evidence of protandry in the subantartic notothenid, *Eleginops maclovinus* (Cuvier & Valenciennes, 1830) from the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Fish Biology*, 40:157–64.
- Carballo MC, Navone CG, Cremonte FT (2011)** Parasites of the Silversides *Odontesthes smitti* and *Odontesthes nigricans* (Pisces: Atherinopsidae) from Argentinean Patagonia. *Comparative Parasitology*, 78: 95–103.

- Carpio-Hernández DI, Violante-González J, Monks S, Rojas-Herrera AA (2020)** Temporal variation in infection levels and reproductive traits of the acanthocephalan *Pseudoleptorhynchoides lamothei* in the blue sea catfish *Ariopsis guatemalensis* (Günther 1864). *Folia Parasitologica*, 67:12–21.
- Ciancio JE, Pascual MA, Botto F, Frere E, Iribarne O (2008)** Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Limnology and Oceanography*, 53:788–798.
- Comiskey P, MacKenzie K (2000)** *Corynosoma* spp. may be useful biological tags for saithe in the northern North Sea. *Journal of fish biology*, 57:525–528.
- Costa G, Chubb JC, Veltkamp CJ (2000)** Cystacanths of *Bolbosoma vasculosum* in the black scabbard fish *Aphanopus carbo*, oceanic horse mackerel *Trachurus picturatus* and common dolphin *Delphinus delphis* from Madeira, Portugal. *Journal of Helminthology*, 74:113–120.
- Crompton DWT (1985)** Reproduction. En: *Biology of the Acanthocephala* (eds. Crompton DWT, Nickol BB), Cambridge University Press, Cambridge, UK. 213–271.
- Crompton DWT, Nickol BB (1985)** *Biology of the Acanthocephala*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Ferrari S, Alegre B, Gandini P (2004)** Dieta del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el sur de Santa Cruz (Patagonia Argentina). *Ornitología Neotropical*, 15:103–10.
- Fujimoto RY, Almeida ES, Diniz DG, Eiras JC, Martins ML (2013)** First occurrence of *Quadrigyrus nickoli* (Acanthocephala) in the ornamental fish *Hyphessobrycon eques*. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária*, 22:110–113.

- Gagliardini DA, Rivas AL (2004)** Environmental characteristics of San Matías gulf obtained from landsat-TM and ETM+ data. *Gayana*, 68:186–193.
- Gastaldi M (2008)** Caracterización y evaluación de la pesquería recreativa del róbalo *Eleginops maclovinus* (Pisces, Eleginopsidae) del golfo San Matías durante la temporada 2008. Tesis de Grado de la Universidad Nacional de Córdoba.
- Genchi SA, Carbone ME, Piccolo MC, Perillo GME (2010)** Déficit hídrico en San Antonio Oeste, Argentina. *Revista de Climatología*, 10:29–43.
- George-Nascimento M (1987)** Ecological helminthology of wildlife animal hosts from South America: a literature review and a search for patterns in marine food webs. *Revista Chilena de Historia Natural*, 60:181–202.
- George-Nascimento M, Muñoz G, Marquet PA, Poulin R (2004)**. Testing the energetic equivalence rule with helminth endoparasites of vertebrates. *Ecology Letters*, 7:527–531.
- George-Nascimento M, Mellado A, Saavedra S, Caravajal J (2009)** Variabilidad de las comunidades de parásitos metazoos del róbalo *Eleginops maclovinus* (Cuvier & Valenciennes, 1830) (Pisces: Eleginopsidae) en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82:199–220.
- Goater TM, Goater CP, Esch GW (2014)** Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites, 2nd edn. Cambridge, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- González RAC (1994)** La pesca artesanal marina en Río Negro (Argentina): Factores que inciden sobre su desarrollo y manejo. Actas del Taller sobre Diagnóstico y Perspectivas de las Pesquerías Artesanales en América Austral (Chile-Argentina). Pto. Montt (Chile).

- Gosztonyi AE (1979)** Biología del "Róbalo" *Eleginops maclovinus* (Cuvier & Valenciennes, 1830). Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Buenos Aires, Argentina.
- Hernández-Orts JS, Montero FE, Juan-García A, García NA, Crespo EA, Raga JA, Aznar FJ (2013)** Intestinal helminth fauna of the South American sea lion *Otaria flavescens* and fur seal *Arctocephalus australis* from northern Patagonia, Argentina. *Journal of Helminthology*, 87:336–437.
- Hernández-Orts JS, Paso Viola MN, García AN, Crespo EA, González RA (2015)** A checklist of the helminth parasites of marine mammals from Argentina. *Zootaxa*, 3:301–334.
- Hernández-Orts JS, Brandão M, Georgieva S, Raga JA, Crespo EA, Luque JL, Aznar FJ (2017a)** From mammals back to birds: Host-switch of the acanthocephalan *Corynosoma australe* from pinnipeds to the Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus*. *Plos One*, 12:1–23.
- Hernández-Orts JS, Smales Lesley R, Pinacho-Pinacho CD, Garcia-Varela M, Presswell B (2017b)** Novel morphological and molecular data for *Corynosoma hanna*e Zdzitowiecki, 1984 (Acanthocephala: Polymorphidae) from teleosts, fish-eating birds and pinnipeds from New Zealand. *Parasitology International*, 66:905–916.
- Hernández-Orts JS, Alama-Bermejo G, García NA, Crespo EA, Montero F, Raga JA, Aznar J (2019a)** Acanthocephalans from Marine Fishes from Patagonia, Argentina. *Journal of Parasitology*, 105:162–169.
- Hernández-Orts JS, Kuchta R, Semenas L, Crespo EA, González RA, Aznar FJ (2019b)** An annotated list of the Acanthocephala from Argentina. *Zootaxa*, 4663:1–64.

- Hudson PJ, Dobson AP, Lafferty KD (2006)** Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology and Evolution*, 21:381–385.
- Isacch JP, Costa CSB, Rodríguez-Gallego L, Conde D, Escapa M, Gagliardini DA, Iribarne OO (2006)** Distribution of saltmarsh plant communities associated with environmental factors along a latitudinal gradient on the south-west Atlantic coast. *Journal of Biogeography*, 33:888–900.
- Kabata Z (1985)** Parasites and diseases of fish cultured in the tropics. (1ª edición). Taylor & Francis, Londres y Philadelphia.
- Kennedy CR (1972)** The effects of temperature and other factors upon the establishment and survival of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) in goldfish, *Carassius auratus*. *Parasitology*, 65:283–294.
- Kennedy CR (2006)** Ecology of the Acanthocephala. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kuris AM, Hechinger RF, Shaw JC, Whitney KL, Aguirre-Macedo L, Boch CA, Lafferty KD (2008)** Ecosystem energetic implications of parasite and free-living biomass in three estuaries. *Nature*, 454:515–518.
- Kuzmina TA, Laskowski Z, Salganskij OO, Zdzitowiecki K, Lisitsyna OI, Kuzmin Y (2021)** Helminth Assemblages of the Antarctic Black Rockcod, *Notothenia coriiceps* (Actinopterygii: Nototheniidae) in Coastal Waters near Galindez Island (Argentine Islands, West Antarctic): Temporal Changes in the Endoparasite Community. *Acta Parasitologica*, 1-11.
- Lafferty KD, Kuris AM (1999)** How environmental stress affects the impacts of parasites. *Limnology and Oceanography*, 44:925–931.
- Landete D (2018)** Comunidades de metazoos parásitos de los pejerreyes escardón *Odontesthes argentinensis* y manila *O. smitti* (Atherinopsidae) de la Bahía San

Antonio (Golfo San Matías) y zona de influencia. Tesis de grado de la Universidad Nacional del Comahue.

La Sala LF, Martorelli SR (2007) Intestinal acanthocephaladiosis in Olrog's Gulls (*Larus atlanticus*): *Profilicollis chasmagnathi* as possible cause of death. Journal of Wildlife Diseases, 43:269–273.

Laskowski Z, Zdzitowiecki K (2008) New morphological data on the acanthocephalan *Hypoechinorhynchus magellanicus* Szidat, 1950 (Palaeacanthocephala: Arhythmacanthidae). Systematic Parasitology, 69:179–183.

Laskowski Z, Jeżewski W, Zdzitowiecki K (2008) Cystacanths of Acanthocephala in notothenioid fish from the Beagle Channel (sub-Antarctica). Systematic Parasitology, 70:107–117.

Laskowski Z, Zdzitowiecki K (2009) Occurrence of acanthocephalans in notothenioid fishes in the Beagle Channel (Magellanic subregion, subAntarctic). Polish Polar Research, 30:179–186.

Laskowski Z, Jeżewski W, y Zdzitowiecki K (2010) New data on the occurrence of Acanthocephala in Antarctic Amphipoda. Acta Parasitologica, 55:161–166.

Laskowski Z, Zdzitowiecki K (2017) Acanthocephalans in Sub-Antarctic and Antarctic. In: Klimpel S, Kuhn T, Mehlhorn H (eds) Biodiversity and Evolution of Parasitic Life in the Southern Ocean. Springer Nature, Gewerbestrasse, pp 141–182.

Levy E, Canel DM, Rossin A, Hernández-Orts J, González-Castro M, Timi JT (2019) Parasites as indicators of fish population structure at two different geographical scales in contrasting coastal environments of the south-western Atlantic. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 229:106–400.

- Levy E, Rossin MA, Braicovich PE, Timi JT (2020)** *Profylicollis chasmagnathi* (Acanthocephala) parasitizing freshwater fishes: paratenicity and an exception to the phylogenetic conservatism of the genus? *Fish Parasitology*, 119: 3957–3966.
- Licandeo RR, Barrientos CA, González MT (2006)** Age, growth rates, sex change and feeding habits of Notothenioid fish *Eleginops maclovinus* from the Central–southern Chilean coast. *Environmental Biology of Fishes*, 77:51–61.
- Lorenti E, Rodríguez SM, Cremonte F, D’Elía G, Diaz JI (2018)** Life Cycle of the Parasite *Profylicollis chasmagnathi* (Acanthocephala) On the Patagonian Coast of Argentina Based on Morphological and Molecular Data. *Journal of Parasitology*, 104:479–485.
- Marcogliese DJ (2004)** Parasites: Small players with crucial roles in the ecological Theater. *EcoHealth*, 1:151–164.
- Martín JP, Bastida R (2008)** Contribución de las comunidades bentónicas en la dieta del róbalo (*Eleginops maclovinus*) en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Latin American Journal of Aquatic Research*, 36:1–13.
- Mazio CA, Vara CD (1983)** Las mareas del golfo San Matías. Servicio de Hidrografía Naval, Armada Argentina, Buenos Aires, Inf. N°13: 32 pp.
- McClelland G, Marcogliese DJ (1994)** Larval anisakine nematodes as biological indicators of cod (*Gadus morhua*) populations in the southern Gulf of St. Lawrence and on the Breton Shelf, Canada. *Bulletin of the Scandinavian Society for Parasitology*, 4:97–116.
- Médoc V, Rigaud T, Motreuil S, Perrot-Minnot MJ, Bollache L (2011)** Paratenic hosts as regular transmission route in the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis*: Potential implications for food webs. *Naturwissenschaften*, 98:825–835.

- Monks S, Aviles-Torres S, Pulido-Flores G (2009)** *Gorgorhynchoides bullocki* (Acanthocephala: Rhadinorhynchidae) in fish from Bahía de Chetumal and the Laguna Río Huach system, Quintana Roo, Mexico. *Comparative Parasitology*, 76:105–109.
- Monks S (2021)** Zootaxa 20th Anniversary Celebration: section Acanthocephala. *Zootaxa*, 4979:31–37.
- Morand S, Rivault C (1992)** Infestation dynamics of *Blatticola blattae* graeffe (nematoda: thelastomatidae), a parasite of *Blattella germanica* (dictyoptera: blattellidae). *International journal of parasitology*, 22:983–989.
- Nickol BB, Crompton DWT, Searle DW (1999)** Reintroduction of *Profylicollis* Meyer, 1931, as a genus in Acanthocephala: Significance of the intermediate host. *Journal of Parasitology*, 85:716–718.
- Odening K (1976)** Conception and terminology of hosts in parasitology. *Advances in Parasitology*, 14:1–93.
- Perdiguero Alonso D (2008)** Comunidades parásitas del bacalao en aguas de Europa. Tesis doctoral. Universitat de València, Valencia.
- Petrochenko VI (1956)** Acanthocephala of Domestic and Wild Animals. Vol. I, Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, Moscow. English translation by Israel Program for Scientific Translations Ltd., 1971.
- Piola AR, Scasso LM (1988)** Circulación en el Golfo San Matías. *Geoacta*, 15:33-51.
- Pietroock M, Marcogliese DJ (2003)** Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in Parasitology*, 19:293–299.
- Poulin R (1998)** Evolutionary Ecology of Parasites: From individuals to communities, Chapman & Hall, London, UK.

- Poulin R (2010)** Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. Trends in Parasitology, 26:492–498.
- R Core Team (2020)** R: A Language and Environment for Statistical Computing. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Rauque CA, Semenas LG, Viozzi GP (2006)** Seasonality of recruitment and reproduction of *Acanthocephalus tumescens* (Acanthocephala) in fishes from Lake Moreno (Patagonia, Argentina). Journal of Parasitology, 92:1265–1269.
- Reiczigel J, Rózsa L (2005)** Quantitative Parasitology 3.0. Budapest, Hungary. <http://www.zoologia.hu/qp/qp.html>
- Riffo R (1994)** Fauna de parásitos metazoos del róbalo *Eleginops maclovinus* Valenciennes, 1890 (Pisces: Notothenidae): importancia de los parásitos como indicadores ecológicos del hospedador. Estudios Oceanológicos, 13:65–69.
- Rodríguez SM, Diaz JI, D'Elía G (2017)** Morphological and molecular evidence on the existence of a single estuarine and rocky intertidal acanthocephalan species of *Profilicollis* Meyer, 1931 (Acanthocephala: Polymorphidae) along the Atlantic and Pacific coasts of southern South America. Systematic Parasitology, 94: 527–533.
- Romero MA, Fernández M, Dans SL, García NA, Gonzáles RA, Crespo EA (2014)** Gastrointestinal parasites of bottlenose dolphins *Tursiops truncatus* from the extreme southwestern Atlantic, with notes on diet composition. Diseases of Aquatic Organisms, 108:61–70.
- Rozsa L, Reiczigel J, Majoros G (2000)** Quantifying Parasites in Samples of Hosts. Journal of Parasitology, 86:228–232.
- Saad JF, Narvarte MA, Abrameto MA, Alder VA (2019)** Drivers of nano- and microplanktonic community structure in a Patagonian tidal flat ecosystem. Journal of Plankton Research, 41:621–639.

- Sardella NH, Mattiucci S, Timi JT, Rodríguez DH, Nascetti G (2005)** *Corynosoma australe* Johnston, 1937 and *C. cetaceum* Johnston & Best, 1942 (Acanthocephala: Polymorphidae) from marine mammals and fishes in Argentinian waters: Allozyme markers and taxonomic status. *Systematic Parasitology*, 61:143–156.
- Sasal P, Jobet E, Faliex E, Morand S (2000)** Sexual competition in an acanthocephalan parasite of fish. *Parasitology*, 120:65–69.
- Schiavini ACM, Yorio PM, Gandini PA, Raya Rey AN, Boersma PD (2005)** Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *Hornero*, 20:5–23.
- Schmidt GD (1985)** Development and life cycle. En: *Biology of the Acanthocephala* (eds. Crompton DWT and Nickol BB). Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 273–305.
- Sielaff M, Schmidt H, Struck TH, Rosenkranz D, Welch DBM, Hankeln T, Herlyn H (2016)** Phylogeny of Syndermata (syn. Rotifera): Mitochondrial gene order verifies epizoic Seisonidea as sister to endoparasitic Acanthocephala within monophyletic Hemirotifera. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 96:79–92.
- Silva L, Saporit F, Vales D, Tavares M, Gandini P, Crespo EA, Cardona L (2014)** Differences in diet composition and foraging patterns between sexes of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) during the non-breeding period as revealed by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in feathers and bone. *Marine biology*, 161: 1195–1206.
- Sinisalo T, Valtonen ET (2003)** *Corynosoma* acanthocephalans in their paratenic fish hosts in the northern Baltic Sea. *Parasite*, 10:227–233.
- Striukov AA (2004)** The first finding of *Corynosoma shackletoni* Zdzitowiecki, 1978 (Acanthocephala: Polymorphidae) in marine mammals. *Parazitologija*, 38:265–268.

- Szidat L (1950)** Los parásitos del róbalo *Eleginops maclovinus* (Cuvier y Valenciennes, 1830). Primer Congreso Nacional de Pesquerías Marítimas e Industria Derivadas, Mar del Plata, 2:235–270.
- Szidat L (1965)** Estudios sobre la fauna de parásitos de peces antárticos. I. Los parásitos de *Notothenia neglecta* Nybelin. Servicio de Hidrografía Naval, Secretaría de Marina, República Argentina, Público H 910:1–84.
- Taraschewski H (2000)** Host-parasite interactions in Acanthocephala: A morphological approach. *Advances in Parasitology*, 46:1–179.
- Timi JT, Lanfranchi AL, Luque JL (2010)** Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasilianus* in the southwestern Atlantic: Infracommunities as a tool to detect geographical patterns. *International Journal of Parasitology*, 40:243–254.
- Tingbao Y, Xianghua L (2001)** Seasonal population dynamics of *Neoechinorhynchus qinghaiensis* in the carp, *Gymnocypris przewalskii*, from Qinghai Lake, China. *Journal of Helminthology*, 75:93–98.
- Vales DG, García NA, Crespo EA, Timi JT (2011)** Parasites of a marine benthic fish in the southwestern Atlantic: Searching for geographical recurrent patterns of community structure. *Parasitology Research*, 108:261–272
- Valtonen ET (1983)** Relationships between *Corynosoma semerme* and *C. strumosum* (Acanthocephala) and their paratenic fish hosts in the Bothnian Bay, Baltic Sea. *Acta Universitatis Ouluensis, Series A Scientiae Rerum Naturalium*, 155:1–32.
- Valtonen ET, Niinimaa A (1983)** Dispersion and frequency distribution of *Corynosoma* spp. (Acanthocephala) in the fish of the Bothnian Bay. *Aquilo Serie Zoologica*, 22:1–13.

- Venables WN, Ripley BD (2002)** Modern Applied Statistics with S. 4rd edn. Springer, New York. ISBN 0-387-95457-0.
- Vermeulen E, Cammareri A (2009)** Residency Patterns, Abundance, and Social Composition of Bottlenose Dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bahía San Antonio, Patagonia, Argentina. Aquatic Mammals, 35:379–386.
- Violante-González J, Villalba-Vásquez PJ, Monks S, García-Ibáñez S, Rojas-Herrera AA, Flores-Garza R (2016)** Reproductive traits of the acanthocephalan *Neoechinorhynchus brentnickoli* in the definitive host. Invertebrate Biology, 136:5–14.
- Violante-González J, Marquez-Silva NE, Monks S, García-Ibáñez S, Pulido-Flores G, Rojas-Herrera AA, Flores-Rodríguez P (2017)** Population dynamics of the acanthocephalan *Neoechinorhynchus brentnickoli* (Neoechinorhynchidae) in Pacific fat sleeper, *Dormitator latifrons*, from Tres Palos Lagoon, Guerrero, Mexico. Invertebrate Reproduction and Development, 61:34–40.
- Vizcaino SI (1989)** Acanthocephalan parasites of Argentine birds, morphological complements to the knowledge of *Polymorphus (Profilicollis) chasmagnathi* comb. nov. (Polymorphidae). Studies on Neotropical Fauna and Environment, 24:189–192.
- Wickham H, Bryan J (2019)** readxl: Read Excel Files. R package version 1.3.1. <https://CRAN.R-project.org/package=readxl>.
- Wickham H, François R, Henry L, Müller K (2021)** dplyr: A Grammar of Data Manipulation. R package version 1.0.3. <https://CRAN.R-project.org/package=dplyr>.
- Zdzitowiecki Z (1978)** *Corynosoma shackletoni* sp. n. from hosts in South Shetlands and South Georgia (Antarctic). The Bulletin of the Polish Academy of Sciences: Series Biological Sciences, 26:629–634.

Zdzitowiecki K (1985) Acanthocephalans of birds from South Shetlands (Antarctic). *Acta Parasitologica*, 30:11–24.

Zdzitowiecki K (1986) Acanthocephala of the Antarctic. *Polish Polar Research*, 97–117.

Zdzitowiecki K, Presler P (2001) Occurrence of Acanthocephala in intermediate hosts, Amphipoda, in Admiralty Bay, South Shetland Islands, Antarctica. *Polish Polar Research*, 205–212.