

Biologicas
340
T.D

UNIVERSITAT DE VALENCIA
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS DOCTORAL



ESTUDIO BIOLÓGICO DE LA HELMINTOFAUNA
DE LA FRANCISCANA (*Pontoporia blainvillei*)
(CETACEA) EN AGUAS DE ARGENTINA

Por

Francisco Javier Aznar Avendaño

Directores

Juan Antonio Raga Esteve
Juan Antonio Balbuena Díaz-Pinés



Valencia, junio 1995

UMI Number: U607673

All rights reserved

INFORMATION TO ALL USERS

The quality of this reproduction is dependent upon the quality of the copy submitted.

In the unlikely event that the author did not send a complete manuscript and there are missing pages, these will be noted. Also, if material had to be removed, a note will indicate the deletion.



UMI U607673

Published by ProQuest LLC 2014. Copyright in the Dissertation held by the Author.
Microform Edition © ProQuest LLC.

All rights reserved. This work is protected against
unauthorized copying under Title 17, United States Code.



ProQuest LLC
789 East Eisenhower Parkway
P.O. Box 1346
Ann Arbor, MI 48106-1346

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA
BIBLIOTECA CIÈNCIES

↳ Biológicas

Nº Registre 7908

DATA 6.VII.95

SIGNATURA

370.TD.

Nº LIBIS: 120368902

30 ms.

INDICE

1. INTRODUCCION GENERAL	1
1.1. La importancia del parasitismo en los estudios ecológicos	2
1.2. La naturaleza jerárquica de la organización de las poblaciones y comunidades helmínticas	4
1.3. Estudios ecológicos sobre parásitos de cetáceos y de la franciscana	6
1.4. Biología y ecología de la franciscana	7
1.5. Objetivos y justificación del trabajo	10
1.5.1. La inferencia 'débil', la demarcación de objetivos, y el interés de un estudio ecológico sobre helmintos de cetáceos	10
1.5.2. Objetivos	13
2. MATERIALES Y METODOS GENERALES	15
2.1. Obtención de los hospedadores. Homogeneidad del muestreo	16
2.2. Análisis y conservación de las muestras	18
2.2.1. Anatomía y análisis del estómago y el intestino	19
2.3. Métodos de conservación, aclarado y montaje de los individuos helmintos	20
2.4. Terminología empleada. Métodos analíticos generales	21
2.4.1. Terminología	21
2.4.2. Metodología	23
3. TAXONOMIA Y FAUNISTICA DE LAS ESPECIES DE HELMINTOS	25
3.1. Especies encontradas	26
3.2. Digenea	26
3.2.1. <i>Pholeter gastrophilus</i>	26
3.2.2. <i>Hadwenius pontoporiae</i>	27
3.3. Nematoda	32
3.3.1. <i>Anisakis simplex</i>	32
3.3.2. <i>Contracaecum</i> sp	33

3.4. Acanthocephala	34
3.4.1. <i>Polymorphus cetaceum</i>	34
3.4.2. Polymorphidae sp.	38
4. SELECCION DE HABITAT DE <i>H. pontoporiae</i> EN EL INTESTINO ..	39
4.1. Introducci3n	40
4.2. Materiales y M3todos	42
4.2.1. Colecci3n de datos	42
4.2.2. Patrones de maduraci3n.....	43
4.2.3. Patrones espaciales de distribuci3n, maduraci3n y fecundidad	43
4.2.4. Efectos del tama1o poblacional	45
4.3. Resultados	46
4.3.1. Patrones de maduraci3n	46
4.3.2. Patrones lineales de distribuci3n, maduraci3n y fecundidad	47
4.3.3. Efectos del tama1o poblacional	48
4.4. Discusi3n	49
5A. EL ESTOMAGO COMO HABITAT PARA <i>P. cetaceum</i>	55
5A.1. Introducci3n	56
5A.2. Materiales y M3todos	57
5A.2.1. Recolecci3n del material	57
5A.2.2. Patrones de distribuci3n	58
5A.2.3. Sex ratio	58
5A.2.4. Estructura de maduraci3n	59
5A.2.5. Biomasa media	60
5A.2.6. Desigualdades en biomasa	61
5A.2.7. Fecundidad	63
5A.3. Resultados	63
5A.3.1. Distribuci3n	64
5A.3.2. Sex ratio	64
5A.3.3. Estructura de maduraci3n	64
5A.3.4. Biomasa	65
5A.3.5. Variaciones individuales en biomasa	66
5A.3.6. Fecundidad	66
5A.4. Discusi3n	67

5B..	EJES ABIOTICOS DEL HABITAT Y ESTRATEGIAS DE <i>P. cetaceum</i> Y OTROS POLYMORPHIDAE PARCIALMENTE ESTOMACALES FRENTE A SUS CONGENERES INTESTINALES	72
5B.1.	Introducción	73
5B.2.	Materiales y métodos	76
5B.2.1.	Elección de especies de Polymorphidae. Criterio de decisión sobre las especies parcialmente estomacales en los géneros <i>Corynosoma</i> y <i>Polymorphus</i>	76
5B.2.2.	Variables empleadas	78
5B.2.2.1.	Variables morfométricas y merísticas ...	78
5B.2.2.3.	Variables reproductivas	80
5B.2.2.3.	Métodos de comparación	80
5B.3.	Resultados	82
5B.3.1.	Discriminación morfológica	82
5B.3.2.	Dimorfismo sexual en tamaño	84
5B.3.3.	Tamaño de los huevos	85
5B.4.	Discusión	85
5B.4.1.	Advertencias generales	85
5B.4.2.	Variaciones morfológicas y dimorfismo sexual invertido del tamaño	87
5B.4.3.	Tamaño del huevo	91
5B.4.4.	Consideraciones finales	92
5C.	UNA NOTA SOBRE LA BIOGEOGRAFIA DE LOS POLYMORPHIDAE PARCIALMENTE ESTOMACALES Y EL ORIGEN DEL DESPLAZAMIENTO HACIA EL ESTOMAGO	94
5C.1	Similitud morfológica entre las especies	95
5C.2	Distribución geográfica	96
5C.3	Potencialidad colonizadora del género <i>Corynosoma</i> y similitud ecológica de los hospedadores	96
5C.4	Inercia filogenética y colonización de un hábitat hostil	99
6..	EL ESTOMAGO QUIMICO COMO HABITAT PRINCIPAL DE <i>Anisakis simplex</i>	100
6..1	Introducción	101
6..2	Materiales y métodos	102
6..3	Resultados y discusión	103

7. ILA COMUNIDAD HELMINTICA DE <i>P. blainvillei</i>	106
7.1 Introducción	107
7.2 Materiales y métodos	111
7.2.1 Competencia	111
7.2.2 Caracterización de la comunidad; estabilidad; persistencia	113
7.2.3 Comparación de la riqueza de la comunidad componente con la de otras especies de cetáceos ...	114
7.3 Resultados	115
7.3.1 Competencia	115
7.3.2 Caracterización de la comunidad; estabilidad; persistencia	116
7.3.3 Comunidad componente en <i>P. blainvillei</i> y otros cetáceos	117
7.4 Discusión	118
7.4.1 Competencia y segregación de nichos intrahospedador	118
7.4.2 Abundancia y predecibilidad de las infracomunidades en <i>P. blainvillei</i> y <i>G. melas</i>	120
7.4.3 Riqueza de especies en la comunidad componente de <i>P. blainvillei</i> a nivel local y regional	123
7.4.4 La riqueza de la comunidad componente y la hipótesis de Balbuena y Raga (1993)	127
8. RESUMEN Y CONCLUSIONES	130
9. REFERENCIAS	136
10. ANEXO	163

1. INTRODUCCION GENERAL



1.1 La importancia del parasitismo en los estudios ecológicos

El parasitismo es muy probablemente el estilo de vida mayormente adoptado por los organismos (Price 1980, Esch y Fernández 1993). Los parásitos muestran una extraordinaria diversidad de formas y son absolutamente ubicuos. Tanto es así, que cualquier individuo animal o planta de vida libre es muy probable que albergue al menos algún parásito (Esch y Fernández 1993). A pesar de ello, la mayoría de las teorías y paradigmas en ecología han surgido de la observación y/o experimentación con organismos de vida libre (Bush y Aho 1990). El estudio ecológico de los parásitos se ha considerado históricamente como un aspecto marginal, siempre visto desde una perspectiva aplicada. Así, sólo aspectos tales como la epidemiología, la elucidación de ciclos vitales o efectos patológicos, y el uso de los parásitos como marcadores biológicos poseen una larga tradición investigadora.

No obstante, la reciente autorreflexión sobre la estructura de la teoría ecológica ha subrayado la naturaleza multicausal de cualquier patrón, y ha reconducido la antigua pregunta sobre cuál es el mecanismo hacia más bien cuán importante es cada mecanismo en el mundo real (Begon y col. 1990, Inchausti 1994). En este sentido, la gran representación del parasitismo como estrategia ha hecho que su estudio haya ido cobrando por derecho propio un lugar relevante en las investigaciones ecológicas (Bush y Aho 1990).

Además de por su elevada representación en la naturaleza, los helmintos, más concretamente, exhiben una serie de rasgos en su relación con el hospedador que los hace especialmente idóneos para explorar muchas de las cuestiones clave en ecología (Bush y Aho 1990):

(i) Están confinados a hospedadores únicos durante estadios específicos de su historia vital. Esto genera límites precisos en las fronteras del hábitat que ocupan, donde cualquier

población está contenida, y donde cualquier interacción puede tener lugar.

(ii) Los hospedadores son entidades replicables y homeostáticas. La replicación hace posible una comparación cuantitativa robusta de las entidades (poblaciones, comunidades) que alberga cada hospedador, y a diferentes escalas. El carácter homeostático elimina mucha de la variabilidad aleatoria asociada al ambiente, lo que favorece que los 'patches' (hospedadores) puedan considerarse similares, o al menos, que su variación pueda establecerse más predeciblemente con arreglo a ciertos factores (p.e., edad, sexo, etc.). Además, en ciertas partes del hospedador, como en el intestino (el órgano mayormente ocupado cuando los helmintos son adultos, Mettrick y Podesta 1974), la alta correlación entre condiciones y localización permite relacionar con precisión la posición con el nicho ocupado por el parásito (Holmes 1990b).

(iii) Existe una ausencia casi universal de ciertos tipos de interacciones, como la predación, que simplifica mucho la interpretación de los mecanismos sobre regulación poblacional y estructura de la comunidad.

(iv) Salvo raras excepciones, el hospedador nace sin parásitos. Por lo tanto, los procesos de colonización pueden abordarse rigurosamente usando aproximaciones experimentales y comparativas. (Es decir, los hospedadores se comportan como islas, Kuris y col. 1980, pero véase también Freeland 1983).

(v) En estado adulto, la población dentro de cada hospedador sólo se incrementa por inmigración. Esto simplifica el estudio de los factores que regulan el tamaño poblacional dentro de dichos hospedadores.

(vi) Debido a que las comunidades de helmintos aparecen en hábitats que por su parte están históricamente relacionados, es posible investigar el papel de la historia, la coevolución, la

colonización, y los efectos de las diferentes partes del ciclo vital de modos no disponibles en los sistemas de vida libre (Moore y Simberloff 1990).

Obviamente, estas particularidades entrañan algunas simplificaciones que impiden una comprensión inmediata y completa de todos los procesos que operan en sistemas de vida libre (Bush y Aho 1990). En cualquier caso, los sistemas parásito-hospedador tienen mucho que ofrecer a la actual teoría ecológica. El creciente interés por estos organismos ha culminado en un esfuerzo de sistematización y clarificación conceptual (Esch y col. 1990a). Este será nuestro punto de partida, y de él que hablaremos a continuación.

1.2 La naturaleza jerárquica de la organización de las poblaciones y comunidades helmínticas

Las poblaciones y comunidades de helmintos están organizadas a diferentes niveles, en donde operan diversos procesos ecológicos que cabe analizar de forma separada (Holmes y col. 1977, Holmes 1979, Holmes y Price 1986, Esch y col. 1990b, Esch y Fernández 1993). Llamamos 'infrapoblación' al conjunto de helmintos de una misma especie que parasita un mismo individuo hospedador. A éste nivel pueden operar tanto la competencia intraspecífica como las respuestas inmunológicas del hospedador (Bradley 1974, Anderson y May 1978, Keymer 1982). La 'suprapoblación' representa el conjunto de todas las infrapoblaciones de una especie de helminto (en cualquier estado de desarrollo) dentro de un ecosistema determinado. A este nivel funcionan los complejos procesos de dispersión y transmisión (a través de las redes tróficas), así como ciertos tipos de regulación densodependiente (Bradley 1974). El nivel infra y suprapoblacional interactúan de forma muy compleja, que no detallaremos aquí (véase, p.e., Esch y Fernández 1993). Por otra parte, se ha acuñado también el término 'metapoblación' para referirse al conjunto de infrapoblaciones de una especie de helminto en una única especie hospedadora dentro de un

ecosistema. El concepto es operativo debido a su carácter analítico. En primer lugar, los procesos regulatorios que actúan a nivel de la población de hospedador (p.e., mortalidad causada por el parásito, normalmente ligada a la distribución contagiosa de éste, véase Cap. 2, Pto 2.4.) son más fácilmente aprehensibles a nivel meta, que suprapoblacional. En segundo lugar, no todos los hospedadores juegan un mismo papel en el mantenimiento de la suprapoblación. De acuerdo con la especificidad evolutiva del parásito, cabe distinguir entre 'hospedadores requeridos', 'apropiados', e 'inapropiados' (Holmes 1976, 1979). Los primeros son esenciales para mantener las suprapoblaciones; los segundos contribuyen de forma sustancial, pero no son suficientes por sí solos, en tanto que los terceros actúan como un sumidero para el sistema. Por último, se ha demostrado, al menos teóricamente, que si existe regulación densodependiente en una de las especies hospedadoras utilizadas por una especie dada de helminto (no necesariamente las requeridas), toda la suprapoblación quedaría regulada (Anderson 1976, Holmes y col. 1977). Esto hace aconsejable el estudio separado de las metapoblaciones para entender la dinámica global de la suprapoblación.

En el caso de comunidades, los conceptos son en cierto modo paralelos a los anteriores. Es decir, las 'infracomunidades' son conjuntos de infrac poblaciones que coexisten en un mismo hospedador individual, donde pueden darse las interacciones interespecíficas. La 'comunidad componente' sería el conjunto de infracomunidades en una especie hospedadora de un ecosistema dado. La comunidad componente es un concepto ecológicamente más real cuando el conjunto de especies de helmintos que pueden aparecer en cada infracomunidad está esencialmente filtrado a nivel de especie hospedadora (por especificidad) (Holmes 1990a). Cuando la especificidad es poco importante, la combinación de especies de cada infracomunidad es más aleatoria, y la comunidad componente es la simple suma de infracomunidades. Por último, la 'comunidad compuesta' consiste en todas las comunidades parásitas de un ecosistema. El concepto es racional, pero normalmente sólo resulta operativo cuando se usa para entender el intercambio de



especies de helmintos en una comunidad de hospedadores relacionados (Véase Holmes y col. 1977, Stock y Holmes 1987a). La especificidad, tal como la hemos entendido más arriba, hace que los hospedadores requeridos y apropiados tiendan a relacionarse filogenéticamente. Esto normalmente restringe mucho el número de especies hospedadoras necesaria para entender la estructura de un grupo escogido de comunidades helmínticas.

1.3. Estudios ecológicos sobre parásitos de cetáceos y de la franciscana

El estudio ecológico de los parásitos de cetáceos refleja fielmente la situación comentada en el punto 1.1. No obstante, en este caso habría que añadir además las imposibilidades metodológicas y logísticas propias de sistemas observacionales no manipulables (véase el punto 1.5.1.). Así pues, existe una cierta tradición en el estudio de patologías parasitarias (véase Howard y col. 1983, Dailey 1985), un cierto conocimiento de los ciclos vitales de especies de parásitos de cuyos estados intermediarios infestan hospedadores de interés comercial (p.e., *Anisakis simplex* en peces, Smith y Wootten 1978), y un interés creciente de los parásitos de cetáceos como marcadores poblacionales (p.e., Walker 1990, Dailey y Vogelbein 1991, Mead y Potter 1990).

Desde un enfoque más centrado en el parásito, uno de los primeros (y escasos) trabajos que trató con cierta profundidad las peculiaridades filogenéticas, ecológicas y biogeográficas de la helmintofauna de los cetáceos se debe a Delyamure (1955). No obstante, desde una perspectiva teórica más actual (es decir, bajo la concepción de una organización jerárquica), los estudios son prácticamente inexistentes. En realidad, podrían reducirse a las investigaciones sobre las comunidades intestinales del calderón común (*Globicephala melas*) y pulmonares de la marsopa común (*Phocoena phocoena*) (Balbuena 1991, Balbuena y Raga 1993, y Balbuena y col. 1994). La aportación fundamental

de estas investigaciones ha sido la de enfatizar la importancia de los determinantes históricos en las comunidades componentes de helmintos de cetáceos. (Esta temática se desarrollará extensamente en el capítulo 7).

En el caso de la franciscana (*Pontoporia blainvillei*), se han realizado básicamente estudios taxonómicos. Schmidt y Dailey (1971) Brownell (1975, 1981, 1989), Kagei y col. (1976), identificaron diferentes especies de helmintos a partir de material de un nutrido número de delfines capturados accidentalmente en Uruguay durante el periodo 1970-1973. Muy recientemente, se ha ampliado la información parasitológica con datos de la costa sur de Brasil (Santos y col. en prensa). Hasta la fecha, no se dispone de datos de la costa de Argentina.

1.4 Biología y ecología de la franciscana

La franciscana, tonina, o delfín del Río de la Plata (*Pontoporia blainvillei*) es uno de los odontocetos actuales más pequeños. Su distribución se restringe a la zona central de la costa occidental Sudamericana, desde la Península de Valdés (42° 30'S) en Argentina, hasta el río Doce (19° 37'S), en Brasil (véase Fig. 1.1.). Tradicionalmente se ha considerado como el único representante marino de los "delfines de río" (fam. Platanistidae). No obstante, las relaciones filogenéticas dentro del grupo han cambiado radicalmente en los últimos años (véase Barnes y col. 1985, De Muizón 1988). Así, actualmente el grupo se considera parafilético, y *P. blainvillei* (familia Pontoporiidae) sólo se relacionaría más directamente con *Inia geoffrensis*, el delfín del Amazonas (superfamilia Iniioidea).

Pontoporia blainvillei es una especie comparativamente bien conocida con respecto a otros cetáceos sudamericanos (vease Capozzo y Junín 1991). No obstante, algunos de los aspectos clave necesarios para su conservación (tamaño poblacional, número de stocks, migración) son virtualmente desconocidos (Perrin y Brownell 1989, Monzón y Corcuera 1991). Se trata de una especie

costera (probablemente la que más, de entre todos los cetáceos de la costa occidental sudamericana). Se ha observado extremadamente cerca de la costa en primavera (Crespo y Harris 1992, -ha llegado a acercarse incluso a menos de 10 m de la playa, Junín y Castello 1994), y algo más alejada de ella en invierno (Bordino e Iñiguez 1994). Aunque se ha especulado sobre posibles movimientos migratorios a lo largo de la costa (Pilleri 1971), lo cierto es que no se sabe si realiza algún tipo de desplazamiento regional. Hay alguna evidencia de que podría ser sedentaria en Argentina y Uruguay durante la primavera (Aznar y col. en prensa). Además, la especie es fundamentalmente solitaria, o, a lo sumo, forma grupos de pequeño tamaño.

La mayor parte de la información biológica sobre *P. blainvillei* proviene de las intensas capturas accidentales en pesquerías, sobre todo en Uruguay y Argentina (Praderi y col. 1989, Pérez-Macri y Crespo 1989, Corcuera y col. 1994). En Brasil, sólo la alimentación se ha estudiado con cierto detalle (Pinedo 1982). Las capturas accidentales han permitido obtener información abundante sobre biología reproductora (Brownell 1984, Monzón y Corcuera 1991), alimentación (Fitch y Brownell 1971, Pinedo 1982, Pérez-Macri 1987, Brownell 1981,1989) y anatomía (Yamasaki y col. 1974, 1975a,b, 1976a,b).

El ciclo reproductor de *P. blainvillei* es bianual en Uruguay, pero existen indicios de que pueda ser anual en Argentina. El sistema de apareamiento no se conoce con certeza, pero la predicción a partir del tamaño testicular es que no sería típicamente poligámico como el de otros cetáceos (Brownell 1989). En Uruguay y Argentina, los partos suelen tener lugar a mitad de primavera (mitad de noviembre-mitad de diciembre). Cada hembra pare un único descendiente tras unos 10-11 meses de gestación. El periodo de lactancia dura unos 9 meses, aunque a partir del tercero las crías comienzan a consumir alimento sólido. En Uruguay, los individuos alcanzan la madurez sexual a una media de 2,7 años, para una esperanza de vida estimada de unos 15 años. En Argentina, se ha sugerido que las hembras pueden alcanzar la

madurez sexual entre los 5 y 7 años, aunque sobre el análisis un tamaño muestral muy bajo (Corcuera y Monzón 1990).

En general, la franciscana se alimenta de un gran número de peces demersales y bentónicos, a los que puede alcanzar gracias a su rostro extremadamente alargado. La otra parte esencial de su dieta son los cefalópodos, y en concreto, el calamar *Loligo sanpaulensis*. La dieta se ve complementada con camarones. El espectro alimentario difiere parcialmente en las tres áreas donde se han estudiado contenidos estomacales (norte de Argentina, Uruguay y sur de Brasil). Este es un reflejo del moderado oportunismo trófico de la especie. P.e., cuando se introduce en zonas relativamente salobres, como el río de la Plata, la dieta cambia en gran medida (Praderi 1986). En cualquier caso, un resultado similar de todos los estudios es que, aunque la franciscana preda sobre un amplio número de especies, sólo dos o tres constituyen la base esencial de su dieta. Se han detectado diferencias regionales en la selección de tamaño de presa, y cambios estacionales (Brownell 1989). Asimismo, en el sur de Brasil también se han detectado variaciones cuantitativas relacionadas con el sexo (las hembras comen más cefalópodos que los machos), y la edad (los inmaduros comen más decápodos que los adultos) (Pinedo 1982).

Desde un punto de vista parasitológico, hay dos aspectos anatómicos de notable interés en esta especie. El primero de ellos es la ausencia de estómago mecánico, típico de todos los cetáceos (véase sección 2.2.1). La ausencia de dicha estructura en la franciscana (y en otras cuatro especies de cetáceos) sigue siendo un tanto misteriosa en términos funcionales (Yamasaki y Kamiya 1981). El segundo aspecto llamativo es la extremada longitud del intestino (una media de 45 m); probablemente es el vertebrado con un intestino más largo respecto a su longitud corporal. La importancia de ambos rasgos se verá plenamente justificada en las secciones subsiguientes (véase también sección 2.2.1).

1.5 Objetivos y Justificación del trabajo

1.5.1 La inferencia 'débil', la demarcación de objetivos, y el interés de un estudio ecológico sobre helmintos de cetáceos

Frecuentemente se ha definido la ecología como "el análisis experimental de la distribución y abundancia". El término 'experimental' plantea el problema básico de cualquier estudio ecológico meramente observacional: trabaja sobre 'inferencia débil', es decir, sobre vínculos inciertos entre patrones y mecanismos. En ecología, la simple descripción estadística de patrones es siempre el punto de partida. Sin embargo, las medidas correlacionales no pueden elucidar mecanismos sin ayuda de experimentación o modelización (Price 1986, Aho, 1990, Simberloff 1990, Levin 1992, Janovy y col. 1992, Sousa 1994). Esto puede ilustrarse bien con un par de ejemplos. El primero (Scheffer y Beets 1994) alude a los problemas de causalidad. Sin información adicional ni experimentación, podría asumirse que el balanceo de los árboles produce el viento, o viceversa. La variación en el sistema es predecible y podemos decir, en un sentido laxo, que tenemos un patrón. Obviamente, el problema estriba en determinar qué es causa y qué consecuencia (si es que se asume una causa única). (Desde un punto de vista aplicado, la diferencia no es trivial si decidieramos cortar árboles para evitar que el viento soplará). El otro ejemplo trata de la imposibilidad de elección entre varias hipótesis alternativas. Abramsky y Sellah (1982) descubrieron un patrón interesante en la selección de hábitat de dos especies relacionadas, A y B. En condiciones de alopatria, una población de A colonizaba dos hábitats distintos, X e Y. Otra población de A, geográficamente cercana, habitaba en condiciones de simpatria con B. Sin embargo, en este caso, A sólo se encontró en el hábitat X, mientras que B colonizó Y. De este patrón podría inferirse (quizá con gran convicción) que entre ambas especies había un fenómeno de exclusión competitiva. Pero cuando Abramsky y Sellah (1982) eliminaron toda la población de B, la población de A en dicha área ni incrementó en número ni colonizó el hábitat Y. Al parecer, la falta de preferencia por el hábitat Y era un

carácter genéticamente fijado en esta población. La mayoría de situaciones interpretativas sin experimentación quizá no deparan sorpresas tan extremas, porque se dispone de información adicional que permite escoger preferentemente alguna(s) hipótesis de entre un conjunto de alternativas potenciales. Podríamos decir que tenemos especulación disciplinada, y que, dependiendo de la "disciplina" del observador, dicha especulación puede ser cabal o no. A la inversa, sólo existe un número limitado de cuestiones a las que se puede tratar de responder con cierta credibilidad. Por tanto, un problema que hay que reconocer de entrada es que las interpretaciones de este trabajo se basan, necesaria e ineludiblemente, en el análisis de patrones.

Las investigaciones sobre helmintos de cetáceos sufren también la incertidumbre de los muestreos. Los patrones obtenidos en otros sistemas parásito-hospedador donde la experimentación es muy dificultosa, pueden a veces confrontarse con "experimentos naturales" diseñados sobre muestreos futuros específicamente orientados. Razones éticas (o en todo caso, legales) impiden incluso esta aproximación en los cetáceos. Nótese que el problema puede afectar incluso a la homogeneidad del muestreo, y, con ello, a la posibilidad de obtener alguna información ecológica de interés (véase Janovy y col. 1992). En definitiva, las preguntas con sentido que un ecólogo podría hacerse en este caso vienen mayormente determinadas por los avatares del muestreo. En otras palabras, los objetivos en este estudio se trazaron racionalmente sobre la base de lo que había disponible.

De un modo más formal, este problema tiene que ver con la distinción entre investigaciones centradas en 'problemas' frente a las centradas en 'sujetos'. De algunos trabajos recientes sobre ecología parasitaria (p.e, Bates y Kennedy 1991a,b, Bush y col. 1993, etc.), se puede extraer la conclusión de que sólo el uso de sistemas parásito-hospedador manipulables permite dirigirse a la mayoría de cuestiones clave en ecología de poblaciones y comunidades de parásitos. Así pues, ¿qué tiene que ofrecernos el estudio ecológico de los parásitos de cetáceos?

Nosotros distinguiríamos al menos dos aportaciones esenciales. En primer lugar, resulta de importancia capital la simple descripción de patrones, si se obtienen a escalas relevantes en el contexto de problemas ecológicos bien delimitados. P.e., Aho y Bush (1993) trataron el problema de las interacciones entre procesos locales y regionales como determinantes de la riqueza local de especies de helmintos. Sin embargo, un requisito aparentemente trivial estaba sin solucionar: en la mayoría de estudios que usaron no se había registrado numéricamente si las especies locales eran raras o frecuentes, de modo que dichos autores tuvieron que estimar la riqueza local a partir de listados. Es decir, en cualquier programa de investigación (*sensu* Lakatos 1975, o Kuhn 1977) la mayoría del esfuerzo debe depositarse en describir el mundo bajo reglas provisionales conscientes. Generar materia prima adecuada para la solución de enigmas (*sensu* Kuhn 1977) es la función imprescindible y el destino de mucha investigación. El otro aspecto importante es que los patrones que se obtienen en sistemas aparentemente extremos pueden circunscribir conjuntos razonablemente restringidos de mecanismos; a veces, pueden sugerir alternativas no contempladas desde el estudio de sistemas más convencionales. Los resultados de Blair y Hudson (1992) sobre las desigualdades en la maduración en poblaciones de trematodos del dugon (*Dugong dugon*), o la sugerencia de Balbuena y Raga (1993) acerca de la importancia de la historia en la estructuración de las comunidades helmínticas de cetáceos, podrían ser buenos ejemplos de esta situación.

A propósito de la competencia y la teoría de nichos, Simberloff (1982) expresó su preferencia por plantear preguntas modestas y curiosas en el contexto de sistemas concretos, en vez de tratar de utilizarlos sistemáticamente para contrastar teorías generales. Nosotros hemos tomado esta idea en un sentido amplio, tratando de ofrecer respuestas a algunas de las cuestiones que se nos han planteado durante la exploración de este sistema "duro", y completamente virgen.

1.5.2 Objetivos

Como ya se ha sugerido, los objetivos se trazaron a partir de la disponibilidad del material, el tipo de muestreo (véase Cap 2, Pto 2.1), la 'promesa de éxito' de las posibles cuestiones, y la problemática expuesta en los anteriores trabajos sobre comunidades de helmintos en cetáceos (véase más abajo, y el capítulo 7). Planteamos un esquema de análisis jerárquico, que englobase aspectos a nivel de individuos, poblaciones y comunidades. Los objetivos del presente trabajo fueron los siguientes:

1) Incrementar el conocimiento sobre la parasitofauna de la franciscana en aguas de Argentina, donde todavía no había sido estudiada. Asimismo, aportar nuevos datos sobre la biogeografía de las especies de helmintos encontradas.

2) Elucidar patrones de selección de hábitat dentro del hospedador de las tres especies de helmintos principales de *P. blainvillei* en el área de estudio. La selección de hábitat es un fenómeno individual (Rosenzweig 1991). No obstante, en un estudio de estas características, las elecciones comportamentales deben transformarse en medidas de distribución de la población en diferentes tipos de hábitats. En este sentido, nuestro objetivo explícito fue el de relacionar la selección de hábitat con la estructura infrapoblacional de cada una de las tres especies. Para cada una de las tres especies, la pregunta más relevante a la que se pretendió contestar estará mejor contextualizada en su capítulo correspondiente.

Con respecto a este objetivo, hay que señalar tres advertencias previas: (i) la interpretación puede ser extremadamente compleja en situaciones multiespecie. La elección de un estudio en profundidad de selección de hábitat en un sistema de difícil análisis respondió a una promesa de éxito inicial: una exploración preliminar indicó cada especie mostraba preferencias de hábitat claramente distintas y no compartidas.

Por ello, no se esperaban *a priori* interacciones importantes entre especies; (ii) la interpretación de la selección de hábitat depende totalmente de la escala de análisis (Lymbery y col. 1989, Orians y Wittenberger 1991). En nuestro caso, la escala temporal está fijada de antemano (es decir, sólo tenemos "instantáneas" del proceso). Asimismo, en el análisis espacial teníamos que evitar los artefactos de posibles movimientos post-mortem de los vermes (Crompton 1973), por lo que la escala no podía ser excesivamente fina, pero tampoco trivial. Se planteó la escala de división del hábitat atendiendo a dicho compromiso; (iii) sólo se consideró el eje lineal entro del tracto digestivo, puesto que es el único potencialmente accesible en un estudio de estas características.

3) Investigar la influencia de los factores ecológicos y evolutivos en la organización de las comunidades helmínticas de *P. blainvillei*. Atendiendo a la estructuación jerárquica de las comunidades helmínticas arriba expuesta, planteamos tres cuestiones más concretas dentro de este objetivo:

3a. Discutir la importancia de la competencia interespecífica en la estructuración de las infracomunidades, a la luz de los resultados del objetivo 2. Este es un aspecto que raramente se ha tocado en el caso de las comunidades helmínticas de cetáceos (véase Balbuena 1991).

3b. Comparar la riqueza, diversidad y predecibilidad de las infracomunidades de helmintos en la franciscana con respecto a las del calderón común, la única especie de cetáceo analizada previamente en conjunto (Balbuena 1991, Balbuena y Raga 1993).

3c. Evaluar la importancia de las consecuencias ecológicas de la historia evolutiva de los cetáceos en la riqueza de la comunidad componente actual de los helmintos de la franciscana.

2. MATERIALES Y METODOS GENERALES

2.1 Obtención de los hospedadores. Homogeneidad del muestreo

Los delfines utilizados en el presente estudio provienen de dos localidades de la provincia de Buenos Aires (Argentina): Necochea (38°37'S, 58°50'W) y Claromecó (38°52'S, 60°05'W) (Fig. 2.1.). Ambas están separadas por unos 140 km, pero el área de pesca cubierta por la flota de ambas localidades es prácticamente adyacente (Fig. 2.1.). La recolección de los delfines y la toma de los parámetros biológicos principales fue llevada a cabo por J. Corcuera, F. Monzón, del Museo Argentino de CC. Naturales.

En Necochea y Claromecó, dos artes de pesca producen mortalidad de pequeños cetáceos durante la primavera y comienzos del verano: las redes de cerco (utilizadas para la captura de la anchoa, *Engraulis anchoita* y la caballa, *Scomber japonicus*) y los trasmallos (utilizados para diferentes especies de tiburones: *Galeorhinus galeus*, *Mustelus* spp., *Eugomphodus taurus* y *Squatina argentina*). En Necochea, se hizo un seguimiento de las capturas accidentales en trasmallos durante la primavera de 1988-1990. En Claromecó, las actividades pesqueras se controlaron durante la primavera de 1989-1990 (véanse detalles de los periodos de seguimiento en Corcuera y col. 1994). En ambas localidades, la especie principalmente afectada por las capturas durante dicho periodo fue la franciscana (46 individuos), aunque también se capturaron 8 marsopas espinosas (*Phocoena spinipinnis*), 2 delfines oscuros (*Lagenorhynchus obscurus*) y un delfín común (*Delphinus delphis*).

En la Tabla 2.1. se encuentran los datos sobre sexo, edad, longitud, fecha, distancia a la costa y profundidad de captura de las 46 franciscanas (véanse detalles sobre la obtención de estos datos en Corcuera y col. 1994). Respecto al sexo, hubo una mayor proporción global de machos (29) frente a hembras (17), aunque sin diferir de una proporción 1:1 ($X^2= 3,13$ gl=1 $p>0.05$). La proporción de sexos tampoco varió de forma significativa entre años ($X^2= 2,88$ gl=2 $p> 0,05$). La edad pudo estimarse en 42 de los

46 delfines (Tabla 2.1.). Una buena parte de los individuos de la muestra fueron jóvenes (criterio: < 2,7 años, 27 individuos); 19 fueron adultos. Nueve individuos fueron menores de un año (de 8 meses de edad). Falta, por consiguiente, una total representación de individuos adultos seniles. Esta parece ser la norma en las capturas de las costas de Argentina (véase Pérez-Macri y Crespo 1989). La mediana de la edad no difirió significativamente entre años (test de Kruskal-Wallis, $H=0,425$, $p \gg 0,05$), ni con respecto al sexo (test de Mann-Whitney, $U=159$, $P > 0,05$). El reducido tamaño muestral no permitió evaluar fiablemente efectos de interacción entre sexo, edad y año. En cualquier caso, la muestra parece notablemente homogénea respecto a dichas variables por separado. Con respecto a la distancia a la costa y la profundidad de captura, casi la totalidad de las capturas (89,1 %) ocurrieron entre 0,2 y 5 millas náuticas. Buena parte de las capturas corresponden a profundidades de 2-10 m (41,3 %); el 95% estuvo comprendido entre 2-40 m.

La variable con mayor heterogeneidad interanual fue la fecha de captura. En la Tabla 2.1. puede verse que, correspondiendo con los periodos de seguimiento (Corcuera y col. 1994), las capturas se concentraron a principios de octubre, en 1988; a mediados de diciembre, en 1989; y en la segunda quincena de octubre, en 1990. Esto significa que los efectos anuales y los mensuales quedan inevitablemente confundidos.

Janovy y col. (1992) establecieron dos condiciones de homogeneidad de muestreo de hospedadores, en el contexto de un estudio de comunidades parásitas. En primer lugar, los hospedadores deberían provenir de una única localidad. Evidentemente, esto depende de la escala de estudio (que puede variar por factores tales como el tamaño del hospedador, y su movilidad); también depende de los objetivos marcados. Necochea-Claromecó puede tratarse a todos los efectos como una única localidad, ya que la región posee características similares, las áreas de pesca son adyacentes, y el tipo de análisis en las comunidades no requirió escalas más finas (véase cap.7). La

segunda condición es que el muestreo se realice en periodos más cortos que el necesario para que los parásitos completen su ciclo vital. Esta condición se cumple con seguridad, dada la gran concentración temporal de todos los muestreos.

En definitiva, el muestreo de *P. blainvillei*, aunque repartido en tres años, es considerablemente homogéneo. Sólo cabe señalar dos factores de sesgo: la falta de individuos adultos seniles y la no homogeneidad temporal entre años dentro del trimestre primaveral. El efecto de ambos se evaluará pertinentemente, si es el caso, en capítulos posteriores.

2.2. Análisis y conservación de las muestras

Los trasmallos se revisaron diariamente (salvo que las condiciones climatológicas no lo permitiesen), por lo que el tiempo máximo transcurrido entre la muerte y la recogida de los delfines fue de 24 horas, salvo en dos casos en que fue de 48. Los delfines se analizaron inmediatamente tras su captura, o se congelaron a -30°C para su posterior examen.

La mayoría de los análisis se efectuaron en el Laboratorio Hidrobiográfico de Puerto Quequén, cerca de Necochea. La piel y aberturas naturales se examinaron *in situ* para buscar ectoparásitos o forontes. La grasa y músculo de la región anogenital se cortó en intervalos de aprox. 1 cm, buscando larvas de cestodos Phyllobothriidae. Los pulmones se cortaron siguiendo los bronquios, y cortando minuciosamente el parénquima. El corazón, páncreas e hígado se cortaron a intervalos regulares y las rodajas se lavaron y examinaron bajo cedazo (luz: 1 mm). También se examinaron los senos aéreos. Por su especial interés, el análisis de estómago y el intestino se detallará a continuación. Los intestinos se conservaron congelados, en formol, o en alcohol, y fueron posteriormente analizados en la Facultad de CC. Biológicas de la Universidad de Valencia.

2.2.1 Anatomía y análisis del estómago y el intestino

El estómago de los cetáceos está subdividido, anatómica y funcionalmente (fig. 2.2a.). La parte final de un esófago queratinizado se ensancha para formar una bolsa denominada 'estómago mecánico'. Una de las funciones del estómago mecánico es la de almacenamiento (ya que las presas llegan enteras) (Desportes 1985). En esta cámara existe también una intensa acción mecánica, y probablemente química, gracias al jugo gástrico procedente del estómago propiamente dicho (Desportes 1985). Tras esta bolsa se abre el estómago *sensu stricto*, que es bilocular. Existe una primera parte fúndica, el 'estómago químico', o 'principal', cuya mucosa es puramente glandular. En él tiene lugar la digestión química principal del alimento. El estómago químico conecta, mediante un estrecho 'conducto de conexión', con el 'estómago pilórico', cuya mucosa secreta mucus y regula el pH antes de que el quimo pase al duodeno (Harrison y col. 1970, Smith 1972). El conducto de conexión parece funcionar como un esfínter, que impide el paso de materiales duros, y quizá el agua de mar que entra con el alimento (Harrison y col. 1970, Smith 1972, Yamasaki y col. 1974). Histológicamente, puede considerarse como parte del estómago pilórico. El estómago pilórico desemboca en el intestino; ambos están separados por el esfínter pilórico. Otra particularidad de los cetáceos es que la zona proximal del duodeno se ensancha transversalmente para formar una 'ampolla duodenal', cuya función no resulta del todo clara. De acuerdo con ciertos autores, podría ser un lugar de retención de bilis, puesto que los cetáceos no poseen vesícula biliar (Yamasaki y col. 1976a). Sin embargo, en la franciscana, el conducto hepatopancreático desemboca más abajo, por lo que la explicación no parece ser universal (Yamasaki y col. 1975a, 1976a). En cualquier caso, Read (1950) consideró que en los vertebrados en general existía una continuidad entre la zona pilórica del estómago y la región de las glándulas de Brunner (correspondiente al duodeno más proximal). En cetáceos, Olsen y col. (1994) observaron que la mucosa de la ampolla duodenal era microscópicamente similar a la de la estómago pilórico.

El estómago de la franciscana muestra una diferencia fundamental con este patrón general: no presenta estómago mecánico, de manera que las presas se acumulan en el estómago químico (véase Yamasaki y col. 1974) (fig.2.2b.). La falta de estómago mecánico se ve compensada por un mayor tamaño del estómago químico, en comparación con el de otras especies de cetáceos (véase, p.e., Harrison y col. 1970, Desportes 1985). Los contenidos del estómago se separaron en las cámaras principales. El conducto de conexión se incluyó como parte del estómago pilórico. La ampolla duodenal se separó como tal del resto de intestino. Los contenidos se lavaron en un cedazo (luz: 1 mm), recogiendo todos los helmintos.

El intestino de la franciscana es excepcionalmente largo (40-52 m), y en él sólo es regionalmente distinguible un corto intestino grueso (73-90 cm) (Yamasaki y col. 1975a). En 20 casos, el intestino *sensu stricto* (es decir, desde el final de la ampolla) se cortó en secciones de 1 m. En los 26 casos restantes, se dividió en 30 secciones de igual longitud, lo que hace que las distribuciones de los helmintos sean más exactamente comparables. El contenido de cada sección se lavó sobre un cedazo de 0.02 mm.

2.3 Métodos de conservación, aclarado y montaje de los individuos helmintos

La congelación de los hospedadores y/o sus vísceras puede afectar el estudio de los helmintos desde un punto de vista taxonómico (Gibson 1985), debido a la formación de cristales de hielo que pueden dañar las estructuras de éstos. Por ello, este problema potencial se tuvo presente a la hora de valorar ciertos caracteres morfológicos de utilidad en la determinación de las especies, en especial los relacionados con la estructura de tegumentos y epitelios, como espículas, papilas, etc.

Los especímenes recolectados se lavaron en solución salina 9%, conservándose en alcohol 70%. Los acantocéfalos y nematodos

se aclararon en glicerina o lactofenol, según fuesen de pequeño o gran tamaño, respectivamente. Para su determinación se montaron en preparaciones extemporáneas. En el caso de los digénidos, los especímenes se tiñeron en Acetocarmín de Semichon y Azul Celeste, se deshidrataron en un tren de alcoholes de riqueza creciente, se aclararon en xilol, y se montaron en Bálsamo de Canadá. En una de las dos especies de digénidos, *Hadwenius pontoporiae*, también se practicaron cortes seriados de 10-15 μm , y se tiñeron con hematoxilina ácida de Ehrlich y eosina.

2.4 Terminología empleada. Métodos analíticos generales

2.4.1. Terminología

La terminología del presente trabajo sigue la recomendada y usada por Margolis y col. (1982), Bush y Holmes (1986b), y Esch y col. (1990b). No obstante, es necesario hacer algunas aclaraciones sobre el uso y denominación de algunos términos.

En primer lugar, en este trabajo se asume que 'hábitat' y 'localización' son aproximadamente intercambiables. Margolis y col. (1982) hablan de 'site' o 'location' para referirse al tejido, órgano, o parte del hospedador donde se encuentra un parásito, y reservan el término 'hábitat' no sólo para la localización física, sino también para las características físicas y químicas sociadas a dicha localización. En el tracto digestivo, cada localización muestra un conjunto de características predecibles, que permiten asumir que cada localización es equivalente a un hábitat (dentro de una escala definida). En el mismo contexto, Holmes (1990b) estableció un paralelismo entre 'hábitat' y 'nicho', debido a que el fuerte gradiente fisicoquímico en la región gastrointestinal permite que la posición ocupada por un helminto pueda usarse como una primera aproximación del nicho ocupado por éste. Por tanto, podemos hablar de nicho (en el sentido lineal arriba indicado) para

referirnos a las distribuciones más o menos restringidas de cada helminto dentro del tracto digestivo.

Respecto al uso del término 'nicho', se ha utilizado en un sentido infrapoblacional, y metapoblacional. Al primero se le ha denominado 'realized' en inglés; al segundo, 'fundamental'. En este trabajo se usarán las traducciones literales de dichos términos ('realizado/a' y 'fundamental') para ofrecer un paralelismo sencillo de seguir. En el mismo sentido se utilizarán los términos 'distribución realizada' (la de una infrapoblación dentro del hospedador), y 'fundamental' (la del conjunto de hospedadores).

El término 'metapoblación', como ya se adelantó (Pto. 2.2.) tiene un significado ecológico, el de el conjunto de infrapoblaciones de un parásito en una población de hospedadores. Sin embargo, también se ha usado en un sentido muestral, para indicar el conjunto de infrapoblaciones de una especie de parásito en una muestra analizada de una especie hospedadora. Aquí también se empleará 'metapoblación' en ese contexto.

En este trabajo hemos acuñado algunos términos por las necesidades particulares a la hora de expresar algunos conceptos. A nivel poblacional, la necesidad de distinguir entre fracciones de infrapoblación que habitan en diferentes hábitats dentro de una escala definida, nos ha obligado a introducir el término 'subinfrapoblación, no muy eufónico, pero económico en cualquier caso. Del mismo modo, hablaremos de 'abundancia total' para referirnos a la suma de individuos de cualquier especie de helminto dentro de un hospedador individual, y, por tanto, la 'abundancia media' no es sino la media de vermes de cualquier especie, calculada en una muestra de hospedadores, e incluyendo individuos no parasitados (por equivalencia con la 'abundancia media' de Margolis y col. 1982, para cada especie de parásito). En el mismo sentido, se utilizarán los términos 'prevalencia', 'abundancia' e 'intensidad' para subinfrapoblaciones definidas (p.e., 'prevalencia intestinal de la especie 'x'), aun cuando

originalmente son conceptos que se utilizan considerando la infrapoblación global.

El término 'intensidad-dependencia' y sus derivados no son equivalentes a 'densidad-dependencia' en el caso de los parásitos, porque existen mecanismos de regulación dependientes de la intensidad, pero no necesariamente tienen relación con la densidad (p.e., las respuestas inmunes del hospedador).

No existe un equivalente castellano apropiado para el término 'assemblage', que se refiere (en un sentido "aséptico") a la confluencia espacio-temporal de un conjunto de especies, sin implicar una estructura emergente (por medio de interacciones entre ellas) (Simberloff 1990, Janovy y col. 1992). En este último caso, algunos autores hablan entonces de 'communities'. En puridad, el término castellano 'comunidades' debe utilizarse pues en ambos sentidos, sin implicar necesariamente una entidad superorganísmica.

Se ha mantenido, por economía, el término anglosajón 'fitness'. También por economía, diversas localizaciones y nombres de los parásitos se han abreviado en el texto, y en las tablas y figuras. A fin de evitar confusiones, nótese que están definidas cuando aparecen por primera vez.

2.4.2. Metodología

La práctica totalidad de los análisis efectuados en este trabajo son exploratorios. Nótese que la diferencia entre análisis exploratorios y confirmatorios conlleva diferentes niveles de exigencia en la aplicación de técnicas estadísticas (Williams 1983). En ese sentido, algunas exigencias (p.e., que un coeficiente de correlación deba ser $> 0,7$ para tener significado biológico, Riggs y col. 1987) pueden parecer excesivas. Con todo, se ha procurado mantener el máximo nivel de exigencia en la aplicación de los tests.

Buena parte del trabajo de elucidación de patrones se basa en análisis correlacionales. Puesto que el nivel de significación real depende del número de pruebas efectuadas (Wilkinson 1990), todos los análisis que implicaban comparaciones múltiples se corrigieron por la desigualdad de Bonferroni (dividir el nivel de significación por el número de pruebas realizadas). La idoneidad de todos los análisis de regresión se evaluó muy cuidadosamente, examinando los residuales, con respecto a normalidad, homocedasticidad, autocorrelación, y presencia de puntos influyentes o extremos (Netter y col.1985). Los análisis discriminantes se plantearon desde un punto de vista exploratorio y descriptivo (véase las implicaciones de esta aproximación en Williams 1983).

En nivel de significación se estableció en $p < 0,05$, pero siempre "calibramos" los niveles de significación de los tests dentro de cada contexto. A pesar de la trivialidad de este comentario, no queremos dejar de hablar en favor de una mayor flexibilidad en las interpretaciones, por encima de la tendencia extendida de obtener realidades inmediatas o no a partir de la significación de los tests estadísticos (Cohen 1994).

La mayoría de los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS/PC+ para DOS y Windows, así como el programa SYSTAT para Windows. El cálculo de los cuartiles de las distribuciones lineales de los helmintos y el índice de Levins (véase cap. 4 y 5) se realizó con el programa 'Infracom' elaborado por A. Shostack, al que agradecemos profundamente su cesión.

3. TAXONOMIA Y FAUNISTICA DE LAS ESPECIES DE HELMINTOS



3.1 Especies encontradas

En las 46 franciscanas analizadas se hallaron 6 especies de helmintos, todas en el tracto digestivo: 2 digénidos, 2 nematodos y 2 acantocéfalos. A continuación se hará un breve análisis sobre la taxonomía y faunística de cada una de dichas especies.

3.2 DIGENEA

3.2.1 *Pholeter gastrophilus* (Kossack, 1910)

SUPERFAMILIA: Hemiuroidea Faust, 1929 (la pertenencia a esta superfamilia está en revisión, Gibson com. pers.)

FAMILIA: Pholeteridae Dollfus, 1939

GENERO: *Pholeter* Odhner, 1914

ESPECIE: *Pholeter gastrophilus* (Kossack, 1910) Odhner, 1914

SINONIMOS: *Distomum gastrophilus*

Material examinado

Tres especímenes procedentes de un quiste hallado en el estómago químico de una franciscana. El material se encuentra depositado en el Departamento de Biología Animal (DBA), Universidad de Valencia (UV).

Criterios de identificación

La especie se ajusta perfectamente a las descripciones dadas en Dollfus (1973/74), Raga (1985) y Balbuena (1991). El hecho de haberlos encontrado en un quiste estomacal característico facilitó la identificación.

Comentarios

La especie es típica de odontocetos, dentro de los cuales se ha citado en al menos 10 especies (Aznar y col. 1992, Raga 1994). Balbuena (1991), a raíz de las citas bibliográficas

existentes en su momento, la consideró como una especie de distribución Noratlántica y Mediterránea. Tras una extensa revisión bibliográfica, hemos encontrado muy pocas citas de la especie en el Hemisferio Sur: en *Tursiops truncatus* (Waerebeek y col. 1990), *Lagenorhynchus obscurus* (van Waerebeek, manuscrito no publicado) y *Delphinus capensis* (Alfaro y col. 1994), todas en la costa peruana, Pacífico suroriental. Es posible que la escasez de citas meridionales refleje en cierta medida la mayor cantidad de análisis efectuados el Hemisferio Norte. No obstante, consideramos que el número de trabajos sobre aspectos parasitológicos de cetáceos del Hemisferio Sur se ha incrementado lo suficiente como para sugerir que *P. gastrophilus* quizá podría ser más rara en regiones meridionales (véase, p.e., Torres y col. 1992, Santos y col. en prensa). Corcuera y col. (en prensa) la citaron en *Phocoena spinipinnis*, en el área de Necochea-Claromecó. Esta, y la cita del presente trabajo, son las más meridionales para la especie. Es además el primer registro de *P. gastrophilus* en la franciscana.

3.2.2. *Hadwenius pontoporiae* Raga, Aznar, Balbuena et Dailey, 1994, sp. n.

SUPERFAMILIA: Echinostomatoidea Faust, 1929

FAMILIA: Campulidae Odhner, 1926

GENERO: *Hadwenius* Price, 1932

ESPECIE: *Hadwenius pontoporiae* Raga, Aznar, Balbuena et Dailey, 1994

Material examinado

20 especímenes recogidos del duodeno anterior de 3 intestinos frescos. El holotipo y paratipo está depositado en la United States National Museum Helminthological Collection (USNMHC) (nº de registro 82915 y 82916, respectivamente). Pueden encontrarse dos paratipos adicionales en el Natural History Museum (NHM) de Londres (nº de registro 1993.5171-2). Existe gran cantidad de material conservado en el DBA, UV.

Descripción (véanse fig. 1-6)

(Todas las medidas (rango (media)) se dan en μm , mientras no se señale lo contrario).

Con los caracteres del género. Cuerpo alargado, esbelto, aplanado dorsoventralmente, 3,37-9,77 mm (6,11 mm) de longitud, con la anchura máxima por detrás del testículo posterior, 341-813 (605). Tegumento espinoso; las espinas miden 11-18 (14) y están más concentradas en la mitad anterior del cuerpo. Ventosa oral subterminal, 125-198 (160) de longitud por 116-176 (147) de anchura. Acetábulo más grande que la ventosa oral, en el primer cuarto del cuerpo, con una longitud de 246-349 (297) por 258-369 (316) de anchura. La distancia entre ventosas mide 629-1,903 (1,021), y la prefaringe 24-317 (130). Faringe piriforme, 143-227 (184) de longitud y 88-123 (100) de anchura. Esófago de longitud muy variable, normalmente corto. Intestino en forma de H, cuyos ciegos terminan difusamente cerca del margen posterior del cuerpo. Los ciegos intestinales anteriores se extienden por encima del margen posterior de la ventosa oral. Vesícula excretora tubular, con poro terminal. Los ciegos anteriores y posteriores sin divertículos laterales internos o externos.

Testículos alargados, ovalados, enteros, en tándem; situados en el tercer cuarto del cuerpo. El testículo anterior mide 193-513 (322) de longitud por 115-205 (164) de anchura. El testículo posterior, 205-431 (320) por 147-267 (214). La distancia intertesticular mide 90-472 (214). El segundo testículo se encuentra a 1,09-3,06 mm (1,99 mm) del extremo caudal del cuerpo. La bolsa del cirro mide 0,68-1,15 mm (0,91 mm) de longitud y se extiende hacia atrás, más allá del acetábulo; contiene una vesícula seminal situada en su extremo proximal. Cirro armado. La bolsa del cirro se abre a un poro genital medial

inmediatamente anterior al margen del acetábulo. El poro genital se encuentra a 0,56-2,00 mm (1,05 mm) del margen anterior del cuerpo.

Ovario oval o suboval, pretesticular, situado ligeramente hacia la derecha de la línea media, 100-256 (177) de longitud por 65-178 (119) de anchura. Se sitúa a 8-170 (124) del testículo anterior y a 0,80-2,09 mm (1,2 mm) del acetábulo. El ootipo y la glándula de Mehlis se sitúan en posición más anterior que el ovario. No existe receptáculo seminal. El reservorio vitelino es conspicuo, ovoide, localizado entre el ootipo y el ovario, a veces ventral al ovario, 53-170 (102) de longitud por 32-90 (71) de anchura. Vitelógenas dispuestas en manojos acinosos, profusos, que comienzan a nivel de la vesícula seminal y se extienden hacia la extremidad posterior. Utero enrollado en el área preovárica entre los ciegos, ensanchándose hacia un metratermo no armado, antes de abrirse en el poro genital. Huevos ovales, truncados en el polo opercular, de sección transversal triangular en el polo abopercular, y de sección transversal circular en el polo opercular; con una longitud de 54-59 (56, n=40) por 32-37 (34, n=40) de anchura.

Etimología: El nombre específico 'pontoporiae' se deriva del nombre genérico del hospedador, enfatizando que éste es el primer registro de un miembro del género *Hadwenius* en un hospedador de la familia Pontoporiidae.

Discusión

Actualmente se reconocen 36 especies dentro de la familia Campulidae Odhner, 1926. Todos sus representantes parasitan mamíferos acuáticos, principalmente cetáceos marinos y de aguas dulces, pero también pinnípedos, y la nutria marina (*Enhydra lutris*). Los campúlidos se encuentran en todos los océanos del mundo.

La taxonomía de esta familia es confusa y necesita revisión

(vase 'Comentarios finales'). Yamaguti (1971) consideró 6 subfamilias: Campulinae Stunkard et Alvey, 1930; Hunterotrematinae Yamaguti, 1971; Lecithodesminae Yamaguti, 1958; Odhneriellinae Yamaguti, 1958; Orthosplanchninae Yamaguti, 1958, y Synthesiinae Yamaguti, 1958. Sin embargo, Adams y Rausch (1989) sinonimizaron Odhneriellinae y Orthosplanchninae, y Skrjabin (1976) indicó que, debido a la presencia de ciegos intestinales anteriores, *Synthesium tursionis* (Marchi 1873), el único miembro de la subfamilia Synthesiinae, debería transferirse a Orthosplanchninae. Por tanto, a falta de otros estudios, quedarían 4 familias: Campulinae, Lecithodesminae, Hunterotrematinae, y Orthosplanchninae.

Los especímenes estudiados exhiben un cuerpo alargado, el intestino sin divertículos laterales, y el acetábulo se sitúa en el tercio anterior del cuerpo; todos ellos son caracteres de los Orthosplanchninae (Yamaguti 1971, Adams y Rauch 1989). De acuerdo con los criterios taxonómicos más recientes (Adams y Rausch 1989), esta familia comprendería tres géneros: *Orthosplanchnus* Odhner, 1905; *Oschmarinella* Skrjabin, 1947; y *Hadwenius* Price, 1932. Los presentes especímenes deberían incluirse dentro del último género porque presentan una elevada ratio corporal longitud/anchura; poseen un eirro espinoso, alargado y claviforme, y un metratermo no armado; por último, las vitelógenas no se extienden hacia el nivel acetabular.

Adams y Rauch (1989) consideraron 5 especies dentro del género *Hadwenius*: *H. seymuri* Price 1932, *H. nipponicus* Yamaguti 1951, *H. mironovi* (Krotov et Delyamure, 1952), *H. elongatus* (Ozaki, 1935), y *H. subtilis* (Skrjabin, 1959). Recientemente se ha descubierto otra especie adicional, *H. delamurei* (Raga et Balbuena 1988), y *S. tursionis* se ha transferido también al género *Hadwenius* (Fernández y col. 1994). Tres especies de la subfamilia Orthosplanchninae tienen todavía una posición genérica incierta: *Orthosplanchnus sudarikovi* Treshchev, 1966, *Odhneriella* (*Campula*) *gondo* (Yamaguti, 1942) y *Leucasiella arctica* Delyamure et Kleinenberg, 1958. Por tanto, dichas especies deben permanecer

como *incertae sedis* y no se considerarán a efectos comparativos en esta discusión.

Las diferencias entre las especies de *Hadwenius* se encuentran en la tabla 3.1. *Hadwenius seymouri* difiere de la nueva especie en el tamaño del cuerpo y de los huevos, la situación de la ventosa oral y las gónadas, y la extensión de las vitelógenas (Price 1932), mientras que *H. elongatus* difiere en el tamaño corporal, y en la morfología de los testículos (Ozaki 1935). *Hadwenius nipponicus* presenta mayor tamaño corporal y de sus huevos; las vitelógenas comienzan a nivel testicular (Yamaguti 1951). *Hadwenius mironovi* puede distinguirse por la disposición de las gónadas y vitelógenas, y por tener una bolsa del cirro más corta y los huevos de mayor tamaño (Delyamure 1964). *Hadwenius subtilis* presenta un tamaño corporal mucho mayor y la ventosa oral es terminal (Balbuena y col. 1989). Los especímenes estudiados se parecen estrechamente a *H. delamurei* en el tamaño del cuerpo y de los huevos, la posición de la ventosa oral, la forma de los testículos y la distribución de las vitelógenas. Sin embargo, *H. pontoporiae* sp. n. difiere claramente en la posición de las gónadas y la longitud de la bolsa del cirro. También muestran una forma diferente en sus huevos. En *H. pontoporiae* sp. n. son de sección transversal circular en el polo opercular (fig. 3.4), mientras que son triangulares en *H. delamurei* (Raga y Balbuena 1988, Balbuena 1991). Por último, *Hadwenius tursionis* difiere claramente de *H. pontoporiae* sp. n. por su mayor longitud corporal y de la bolsa del cirro, el menor tamaño de los huevos, la forma de los testículos, y la posición de la ventosa oral y las gónadas.

Comentarios

Este es el primer registro de un trematodo de la familia Campulidae como parásito de la franciscana, y de una especie de *Hadwenius* en el Atlántico Sur y el Hemisferio Sur. Por otra parte, en un reciente análisis morfométrico de las subfamilias de Campulidae (Salvador y col. en prensa), *H. pontoporiae*

aparecía coherentemente agrupada con el resto de las especies del género, dentro de la subfamilia Ortosplachninae.

3.3. NEMATODA

3.3.1. *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878)

ORDEN: Ascaridida Skrjabin et Shultz, 1940

SUPERFAMILIA: Ascaridoidea (Baird, 1853)

FAMILIA: Anisakidae (Railliet et Henry, 1912)

GENERO: *Anisakis* Dujardin, 1845

ESPECIE: *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Krabbe, 1878)

SINONIMOS: *Anisakis alata* Hsü, 1933; *A. catodontis* Baylis, 1929; *A. ivanzkii* Mozgovoi, 1949; *A. kogiae* Johnston et Mawson, 1959; *A. kuekenthalii* (Cob, 1888); *A. patagonica* (von Linstow, 1880); *A. pegreffii* Campana-Rouget et Biocca, 1955; *A. rosmari* (Baylis, 1916); *A. similis* (Baird, 1853); *A. tridentata* Kreis, 1939.

Material examinado

109 especímenes; de ellos, 17 machos y 18 hembras adultas. El material se encuentra depositado en NHM (n° de registro 1993.5201-5205), y en el DBA, UV.

Criterios de identificación

Se determinó que pertenecían a la familia Anisakidae, y al género *Anisakis*, de acuerdo con los criterios de Hartwich (1974). La especie se determinó como *A. simplex* (sólo los machos) de acuerdo con los criterios de Davey (1971). Es importante señalar que se ha detectado la presencia de varias especies gemelas dentro de esta denominación específica (véase, p.e., Nacetti y col. 1986).

Comentarios

Anisakis simplex es una especie típica de cetáceos,

absolutamente inespecífica (Kagei 1969, Davey 1971, Smith y Wootten 1878). Davey (1971) la consideró característica de aguas frías (latitudes por encima de los 40° N y por debajo de los 36° S), siendo sustituida por *A. typica* en aguas templadas y cálidas (la franja interior definida por dichas latitudes). Efectivamente, la especie de *Anisakis* descubierta en franciscanas de Uruguay (Punta del Diablo, por encima de 36° S) fue *A. typica* (Kagei y col. 1976). Por el contrario, *A. simplex* es la única especie encontrada en Necochea-Claromecó (por debajo de 36° S), confirmando la observación de Davey (1971). No obstante, Smith y Wootten (1978) consideraron que la distinción entre ambas especies no era excesivamente clara. Esta es la primera cita de *A. simplex* en la franciscana.

3.3.2. *Contracaecum* sp.

ORDEN: Ascaridida Skrjabin et Shultz, 1940

SUPERFAMILIA: Ascaridoidea (Bair, 1853)

FAMILIA: Anisakidae (Railliet et Henry, 1912)

GENERO: *Contracaecum* (Railliet et Henry, 1912) sensu Hartwich (1957)

ESPECIE: *Contracaecum* sp.

Material examinado

7 especímenes, todos ellos larvas. El material se encuentra depositado en el DBA, UV.

Criterios de identificación

Se determinó que pertenecían a la familia Anisakidae, y al género *Contracaecum*, de acuerdo con los criterios de Hartwich (1974). La falta de adultos y el estado deficiente de conservación impidió la determinación específica.

Comentarios

Contracaecum es un género típico de aves piscívoras y pinnípedos (Fagerholm 1990). Se tienen citas de este género en unas 4 especies de cetáceos (Arvy 1982, Raga 1994). Estos registros son probablemente accidentales. El origen de los *Contracaecum* hallados en las franciscanas de Necochea-Claromecó es incierto. Se encontraron especímenes de este género en las franciscanas de Punta del Diablo (Uruguay) (Dailey y Brownell 1972, Brownell 1981), aunque no está claro si podrían ser en realidad *Anisakis typica* (Brownell 1989). *Pontoporia blainvillei* podría haberse infestado con *Contracaecum* de aves, o de pinnípedos. En este contexto, *Contracaecum ogmorhini*, un parásito característico de otáridos, se ha citado en dicha área (Fagerholm y Gibson 1987). Dadas las concentraciones poblacionales de *Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis* en la costa occidental sudamericana (Vaz-Ferreira 1981, Bonner 1981), y la dieta ictiófaga similar de los cetáceos costeros y pinnípedos en dicha área, la posibilidad de que *C. ogmorhini* infestase la franciscana podría ser bastante probable.

3.4. ACANTHOCEPHALA

3.4.1. *Polymorphus cetaceum* (Johnston et Best, 1942) Schmidt et Dailey, 1971

CLASE: Palaeacanthocephala Meyer, 1931

ORDEN: Polymorphida Petrochenko, 1956

FAMILIA: Polymorphidae Meyer, 1931

GENERO: *Polymorphus* Lühe, 1911

ESPECIE: *Polymorphus cetaceum* (Johnston et Best, 1942) Schmidt et Dailey, 1971

SINONIMOS: *Corynosoma cetaceum* Johnston et Best, 1942

Material examinado

20 especímenes, 10 machos y 10 hembras. El material se encuentra depositado en el NHM (nº de registro: 1993.5181-5200) y en el DBA, UV.

Criterios de identificación

La descripción coincide perfectamente con las dadas por Johnston y Best (1942), Kagei y col. (1976) y Figueroa y Puga (1990) para la diagnosis de esta especie.

Comentarios

La historia de esta especie ha sido bastante confusa, y refleja la necesidad de una profunda revisión dentro de la familia Polymorphidae (Smales 1986). La especie fue descrita en 1942 por Johnston y Best como *Corynosoma cetaceum*, en el delfín común (*Delphinus delphis*) y el delfín mular (*Tursiops truncatus*). Johnston y Best (1942) reconocieron que los dos sexos de esta especie carecían de espinas genitales, el único criterio de separación del género *Corynosoma* Lühe, 1904 con respecto a *Polymorphus* Lühe, 1911 (según Johnston y Best 1942, Schmidt y Dailey 1971). Sin embargo, dichos autores advirtieron que la especie por ellos descrita combinaba tantas características del concepto original de *Corynosoma*, que la falta de espinas genitales no tenía por qué excluirla necesariamente de dicho género.

La siguiente cita de *C. cetaceum* se debe a Brownell y Ness (1970), como parásito estomacal de la franciscana en Uruguay. Sin embargo, Schmidt y Dailey (1971), trabajando con material cedido por Brownell, transfirieron la especie al género *Polymorphus*, basándose en la falta de espinas genitales, no halladas siquiera en los machos. Por consiguiente, la especie quedó denominada como *Polymorphus cetaceum* (Johnston et Best, 1942) Schmidt et Dailey, 1971. Curiosamente, en el listado sobre helmintos de mamíferos marinos que los mismos Dailey y Brownell (1972) ofrecieron un año después, *Polymorphus cetaceum* reapareció como *Corynosoma* sp. Además, en 1976, Kagei y col. volvieron a resituarse al ya establecido *Polymorphus cetaceum* como *Corynosoma cetaceum* porque coincidía con la descripción original. Kagei y col. (1976) no consultaron el trabajo de Schmidt y Dailey (1971).

En las citas posteriores, todas debidas a Brownell (1975, 1981, 1989) la especie fue denominada definitivamente como *Polymorphus cetaceum*. Sin embargo, fue identificada de nuevo como *Corynosoma cetaceum* en la más reciente descripción de nuevo material proveniente del estómago de la marsopa de anteojos (*Cephalorhynchus eutropia*) en Chile (Figueroa y Puga 1990), basándose en la descripción original. En los trabajos más recientes sobre la parasitofauna de la franciscana (Aznar y col. 1994) y la marsopa espinosa (*Phocoena spinnipinis*) (Corcuera y col. en prensa), ambas en Argentina, se denominó como *P. cetaceum*.

Esta historia muestra la poco nítida frontera que separa los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma*, y que se manifiesta incluso por la existencia de especies con caracteres transicionales (véase Van Cleave 1953b). La presencia de espinas genitales no se reconoce como un carácter diagnóstico necesario del género *Corynosoma*, ni por Yamaguti (1963) ni por Petrochencko (1971) (aunque ambos reconocen que la mayoría de las especies las tienen). De hecho, al menos en *Corynosoma falcatum* van Cleave 1953 y *Corynosoma tunitae* (Weiss, 1914), ninguno de los dos sexos las posee (véase van Cleave 1953a, Zdzitowiecki 1986c, respectivamente). Además, *Corynosoma clavatum* Goss 1940, se describió originalmente sin espinas (y se consideró indistintamente como *Polymorphus clavatum* y *Corynosoma clavatum*, véase Johnston y Best 1942); posteriormente, también se han encontrado machos con espinas genitales (Johnston y Best 1942). Van Cleave (1953b) trató el problema de las espinas genitales con cierto detalle. Por una parte, las espinas pueden no ser observables porque se pierden o se disimulan por la actividad normal de ciertas funciones (p.e., pueden quedar mutiladas o arrancadas en las hembras cuando el tapón copulatorio se desprende, o pueden quedar invisiblemente situadas en el interior del vestíbulo genital, si éste se forma). En nuestro material no encontramos espinas genitales ni sus trazas en ningún ejemplar. No obstante, Van Cleave (1953b) reconoció también que existen

numerosas especies adscritas al género *Corynosoma* para las que no existe ninguna evidencia de que posean espinas genitales. En estos casos, este autor argumentó que quizá todas no fueran realmente *Corynosoma* (aunque fue él mismo quien describió *Corynosoma falcatum*, de pinnípedos, con un criterio de separación de *Polymorphus* no explícitamente definido).

Es importante hacer algunas puntualizaciones sobre el problema taxonómico de *P. cetaceum* desde otra perspectiva no puramente dicotómica (ausencia/presencia de espinas genitales). Básicamente, *Polymorphus* es un grupo parásito de aves. Además de *P. cetaceum* y un pariente muy cercano, *P. arctocephali*, que parasita pinnípedos australianos (Smales 1986), sólo otra especie parece haber colonizado con éxito a los mamíferos: *Polymorphus paradoxus* Connell et Corner, 1957 (Schmidt y Dailey 1971). Esta especie parasita roedores acuáticos en Norteamérica (McDonald 1988). Sin embargo, no existe una coincidencia morfoanatómica en los tres *Polymorphus* que parasitan mamíferos. *Polymorphus paradoxus* posee 4 glándulas cementantes tubulares (véase Smales 1986), un carácter típico del género (3-4 glándulas tubulares, Yamaguti 1963, Petrochenko 1971). Por el contrario, *Polymorphus cetaceum* y *P. arctocephali* poseen 6 glándulas claviformes (Kagei y col. 1976, Smales 1986), características del género *Corynosoma* (Yamaguti 1963, Petrochenko 1971). Por otra parte, *Corynosoma* parasita fundamentalmente pinnípedos, pero secundariamente a un nutrido número de mamíferos y aves marinas, gracias a su alto potencial de colonización (véase cap. 5, apartado C). Además, posee una nutrida representación en los pinnípedos y aves del Hemisferio Sur (Delyamure 1955, Zdzitowiecki 1986d, 1991), en zonas geográficamente próximas, donde aparecen exclusivamente *P. cetaceum* y *P. arctocephali* (Cap. 5C).

En conclusión, pese a su incierta posición taxonómica (Smales 1986), creemos que existe evidencia suficiente para considerar que *P. cetaceum* (y, probablemente, *P. arctocephali*), son morfológicamente más próximos al actual género *Corynosoma*, que a *Polymorphus*. Por otra parte habría que cuestionar que la

presencia o no de espinas genitales pueda ser, *per se*, un criterio válido de discriminación.

Las cuestiones biogeográficas se tratarán ampliamente en el cap. 5C.

3.4.2. Polymorphidae sp.

CLASE: Palaeacanthocephala Meyer, 1931

ORDEN: Polymorphida Petrochenko, 1956

FAMILIA: Polymorphidae Meyer, 1931

Material examinado

1 espécimen recogido en la sección intestinal 27 (de 30).
Se encuentra depositado en el DBA, UV.

Criterios de identificación

El ejemplar cumple el criterio de poseer espinas corporales, y parasitar aparentemente a un mamífero marino. Por ello, se asdribió tentativamente a esta familia. El mal estado del ejemplar impide llegar más allá en la identificación.

4. SELECCION DE HABITAT DE *H. pontoporiae* EN EL INTESTINO

4.1. INTRODUCCION

En términos generales, la selección de hábitat es un proceso jerárquico en el que un organismo escoge primeramente un sitio general para vivir (un hábitat), y posteriormente toma decisiones sobre el uso de sus diferentes partes ('patches'), el modo en que las explota, y las respuestas a los objetos específicos que encuentra (Orians y Wittenberger 1991). Teóricamente, se asume que los organismos pueden evaluar el éxito reproductivo potencial de los diferentes hábitats (Sukhdeo 1991), y que su decisión tiende a ser óptima para cada conjunto dado de condiciones (Rosenzweig 1991). Cada una de estas decisiones responde a causas complejas que varían con la escala de uso del hábitat. Por tanto, cualquier análisis requiere situar la escala a la que dicho comportamiento se observa (Lymbery y col. 1989). A la hora de investigar mecanismos es también fundamental definir el nivel de causación (Lymbery y col. 1989, Sukhdeo 1990). A este respecto, las 'causas próximas' y 'últimas' generales de los sistemas biológicos (Mayr 1988, Sukhdeo 1990), pueden subdividirse más finamente como causaciones próximas, funcionales, filogenéticas, y ontogenéticas (Tinbergen 1951). En el caso de los helmintos, probablemente la mayor parte de estudios se han centrado en los aspectos funcionales de la selección de hábitat (véase Holmes 1973, 1990b; Rohde 1979, 1991, Price 1980, Sukhdeo 1991).

Los helmintos del tracto digestivo son transportados pasivamente con la ingesta, por lo que al menos parte de las decisiones fundamentales sobre la selección del hábitat dentro del hospedador debe estar necesariamente preprogramada (Sukhdeo 1990, 1991). Esta estrategia es exitosa debido al carácter fuertemente homeostático del hospedador, de manera que, al menos dentro de ciertas escalas, la selección de hábitat, y algunos de sus cambios, son altamente predecibles (Sukhdeo 1990). La mayor parte de las investigaciones han consistido precisamente en mostrar si, al menos a cierta escala, existían patrones de

activación y localización dentro de sus hospedadores, así como cambios temporales predecibles en el uso del hábitat (p.e., debido a cambios ontogenéticos del parásito, o como respuesta a variaciones periódicas en el nivel de nutrientes, etc.) (Ulmer 1971, Crompton 1973, 1976). Por debajo de esta predecibilidad, se asume que deben existir decisiones individuales que responden a variaciones temporales impredecibles en el nivel de recursos (véase p.e., Croll y Smith 1977), respuestas inmunes (p.e., Sukhdeo y Mettrick 1983), o presencia de competidores (p.e., Stock y Holmes 1987b), de modo formalmente similar al caso de organismos de vida libre (Rosenzweig 1991). Buena parte de estas respuestas pueden ocurrir a escalas demasiado finas como para poder detectarse en estudios convencionales (pero véase Lymbery y col. 1989).

Mucha de la investigación ecológica general sobre selección de hábitat se ha destinado a contrastar, a nivel individual, la teoría de la respuestas óptimas (Begon y col. 1990, Rosenzweig 1991). Sin embargo, desde una perspectiva poblacional, la cuestión clave sería determinar las consecuencias de una selección óptima de hábitat sobre las interacciones poblacionales, o, a la inversa, cómo esta selección se ve influida por la competencia (y, en sistemas de vida libre, por la predación) (Rosenzweig 1991). En cualquier sistema con una única especie, la selección de hábitat se ve principalmente influida por la competencia intraespecífica (Rosenzweig 1991) (en los parásitos, habría que añadir las respuestas inmunológicas locales, que a menudo son dependientes del tamaño de la población, Wakelin 1976, Sukhdeo y Mettrick 1983). Según el mecanismo mayormente aceptado, el aumento poblacional tiende a difuminar la preferencia por un hábitat concreto porque es probable que pierda comparativamente sus ventajas si está ya densamente ocupado (Rosenzweig 1991). En el caso ideal, esto originaría que la población se repartiese equitativamente en los distintos hábitats en función de su disponibilidad de recursos (con lo que el fitness se equilibraría de forma densodependiente, véase Rosenzweig 1991). La situación real es que a menudo los

hábitats alternativos son intrínsecamente subóptimos, y esto puede ocasionar regulación densodependiente. En el caso de los helmintos, se suele hablar de mayor o menor especificidad (o restricción) por ciertas localizaciones ('sites') dentro del hospedador. Si una elevada especificidad de localización se relaciona con una estrecha dependencia por ciertos recursos, cuando se alcanza la capacidad de carga, los nuevos individuos que ingresan en la infrapoblación se situarán fuera del hábitat óptimo. Esto puede generar la mortalidad temprana de dichos individuos (p.e., Burlingame y Chandler 1941, Brown 1986, Edwald y Nickol 1989), o que su desarrollo o fecundidad sean comparativamente peores (p.e., Michael y Bundy 1989). En este sentido, se asume frecuentemente que los patrones de desplazamiento de hábitat como respuesta a interacciones intra o interespecíficas tienen ipso facto consecuencias sobre el fitness (p.e., Bush y Holmes 1986b, Munro y col. 1989, Haukisalmi y Hettonen 1993). Esto resulta imposible de probar sin experimentación (véase Bates y Kennedy 1991a, Goater 1992).

Hadwenius pontoporiae es la única especie parásita de *P. blainvillei* que aparece en el intestino propiamente dicho (véase también cap. 7). Esto hace que tengamos en la práctica monoinfestaciones naturales de esta especie. Obtuvimos provecho de la simplicidad de esta situación para (i) explorar patrones lineales de distribución, maduración y fecundidad en el intestino y (ii) discutir, a la escala elegida, la relación entre la dinámica de transmisión, la selección de hábitat y los efectos intensodependientes potenciales. Esta es la primera vez que se ha analizado la selección de hábitat de una especie de helminto de un cetáceo más allá de una cita más o menos precisa de su localización post-mortem.

4.2. MATERIALES Y METODOS

4.2.1. Colección de datos

El estudio se basó en los 26 hospedadores cuyas secciones

se habían dividido proporcionalmente. De ellos, 6 eran de 1989 y 20 de 1990. El análisis se ciñó a las infrapoblaciones de *H. pontoporiae* en el intestino propiamente dicho (es decir, excluyendo la ampolla duodenal), puesto que menos del 0.5 % de la metapoblación se encontró en ampolla o estómago (véase también cap. 7). El método de análisis de los intestinos está descrito en el cap.2, Pto 2.2.1.

4.2.2. Patrones de maduración

Los especímenes de *H. pontoporiae* se clasificaron en cuatro estados progresivos de madurez (véase Smyth y Halton 1983, Ginetsinskaya 1988; hay un procedimiento similar en Kuntz y Font 1984): Los individuos completamente inmaduros, sin gónadas, se clasificaron como estado 1; con primordios genitales claramente visibles, pero sin vitelógenas, como estado 2; con gónadas y vitelógenas aparentes, pero sin huevos, como estado 3; por último, los individuos completamente desarrollados, con huevos, se clasificaron como estado 4. Se denominará a los individuos del estado 4 también como 'individuos grávidos'.

La estructura de maduración se examinó determinando si había una ordenación consistente de la cantidad de cada estado en cada infrapoblación (test de concordancia de Kendall). Asimismo, se vio si había una covariación concordante en el número de individuos de los diferentes estados, en conjunto (test de concordancia de Kendall) y por pares (coeficiente de correlación de Spearman). Puesto que las ausencias múltiples podrían producir concordancias espúreas, repetimos estos análisis excluyendo casos con ceros en cualquiera de los estados.

4.2.3. Patrones espaciales de distribución, maduración y fecundidad

Los patrones espaciales de distribución, maduración y fecundidad se analizaron usando una aproximación de eje de nicho lineal (Bush y Holmes 1986b). Se intentó minimizar la influencia

de puntos extremos usando, como descriptores principales de las distribuciones lineales, los cuartiles estándar (es decir, la mediana (Q50), y los cuartiles anterior (Q25) y posterior (Q75)). Además, se asumió que los vermes únicos hallados en secciones separadas del resto de la infrapoblación por una sección vacía eran senescentes, y se omitieron en los análisis. Siguiendo dicho criterio se eliminaron 8 de los 13.420 vermes de la metapoblación.

La distribución de *H. pontoporiae* en cada infrapoblación se midió como el porcentaje de individuos en cada sección. Se investigaron tendencias monotónicas de dichos valores usando un variante del test de Page para medidas relacionadas (Meddis 1984). Los patrones lineales de maduración se estudiaron mediante cuatro métodos. En primer lugar, calculamos para cada infrapoblación el porcentaje de vermes grávidos por sección (n° de vermes gravidos en la sección i / n° total de individuos en la sección i). Puesto que el número de secciones ocupadas varió entre hospedadores, se usó un test aproximado para un diseño de bloques incompletos y no balanceados (Meddis 1984) con el fin de investigar tendencias monotónicas en el porcentaje de maduración por sección. (Por brevedad, llamaremos a dicho diseño 'test de Meddis'). En segundo lugar, se emplearon los percentiles 0, 25, 50, 75 y 100 para describir las distribuciones realizadas y fundamental de cada estado de maduración. Dichos percentiles se calcularon asumiendo una distribución uniforme de los vermes dentro de cada sección (véase Bush y Holmes 1986b). En tercer lugar, calculamos el índice de amplitud de nicho estandarizado de Levins (ec. 11.1 en Krebs 1989) para cada estado. Este índice tiene en cuenta el número de unidades de un recurso dado (en este caso, secciones), y el grado de uniformidad de la distribución de una población en dichas unidades. Finalmente, se calcularon las covariaciones pareadas de las posiciones de Q25, Q50 y Q75 de todos los estados de madurez mediante coeficientes de correlación de Spearman.

La fecundidad se midió como el número de huevos en utero

(véase, p.e., Adamson y Noble 1993). El bajo número de huevos de esta especie permitió usar un procedimiento sencillo: montarlos individuos en fresco, y contar directamente sus huevos bajo microscopio óptico con ayuda de un contador manual. El objetivo era explorar tendencias monotónicas de la fecundidad respecto a la sección mediante un test de Meddis. En este punto, son posibles varias estrategias. Se descartó la posibilidad de estimar la fecundidad de todos los individuos grávidos (más de 11.000) puesto que el esfuerzo excedería con mucho la cantidad de información relevante que podría obtenerse (véase Bates y Kennedy 1991a). El problema fue cuántos individuos muestrear, debido a la heterogeneidad en el número de ellos por sección, que podía ir desde 1 (en varios casos), a centenares. Se determinó escoger un único individuo grávido, al azar, por sección (obviamente, el muestreo estaría a priori determinado en las secciones con un único verme grávido). Esta era la vía menos costosa, y la estadísticamente más conservativa (la probabilidad de hallar un patrón monotónico, si realmente existe, es menor tomando un único verme grávido por sección que tomando una muestra mayor). Por tanto, se tuvo en cuenta la mayor probabilidad de cometer un error tipo II.

4.2.4. Efectos del tamaño poblacional

Se usó un análisis de regresión múltiple por pasos para investigar posibles predictores de la variación en el porcentaje de individuos grávidos en las infrapoblaciones. Como variables predictoras se escogieron la intensidad total (I), y la longitud intestinal (LI), o, alternativamente, la longitud del hospedador (LH). LI permite evaluar groseramente el efecto del tamaño del hábitat, y es aconsejable utilizarla sobre todo cuando se usan hospedadores de tamaños dispares, como era nuestro caso (véase Bates y Kennedy 1991a). Se escogió alternativamente LH porque el intestino puede sufrir cierta relajación aleatoria post-mortem, y por ello LH podría permitir una exploración más precisa del efecto antes indicado. Previamente se demostró que había una relación lineal entre ambas: $r^2=0,402$, $F=16,13$, 24 gl., $p=0,001$.

La inclusión de cualquiera de estas dos variables en el análisis de regresión permite controlar el efecto de la longitud intestinal sobre la intensidad. Al porcentaje de estado 4 se le aplicó la transformación arcoseno para normalizar su distribución (Zar 1984).

De la misma manera, se utilizaron modelos de regresión múltiple para determinar si I y LI (o LH) eran predictores significativos de la variación de la posición de Q25, Q50 y Q75 de cada estado de maduración.

Por último, se construyó un modelo de regresión múltiple por pasos para explorar la relación funcional entre la fecundidad media en cada hospedador (calculada a partir del muestreo descrito más arriba), e I, LI (o LH), y el número de secciones ocupadas por vermes grávidos por hospedador. Dado que la intensidad y el número de secciones ocupadas mostraron una correlación positiva (véase más abajo), este análisis ayudaría a discriminar el efecto de la sección, evaluado también por el test de Meddis, respecto a un posible efecto global de la intensidad sobre la fecundidad de todos los vermes, independientemente de su posición (es decir, un efecto de hacinamiento, o 'crowding'). El número ocupado de secciones puede ser una medida apropiada del efecto sobre la posición lineal de los vermes porque las distribuciones de los individuos grávidos era continuas y comenzaban en la primera sección en todos los hospedadores.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Patrones de maduración

Hadwenius pontoporiae apareció en todos los hospedadores, mostrando una intensidad de 515 (708) individuos, una mediana de 239 y un rango de 9-3198 en el subconjunto de los 26 hospedadores analizados.

La prevalencia, intensidad, rango y número total de los individuos de cada estado de madurez puede verse en la Tabla 4.1. El estado 4 apareció en todos los hospedadores y representó la mayor proporción del número total de individuos en cada infrapoblación (rango: 55-100%); cerca de un 82% de la metapoblación. Por su parte, los estados 2 y 3 mostraron los valores más bajos de prevalencia e intensidad. La ordenación de intensidades de los estados de madurez fue altamente concordante en las infrapoblaciones (test de Kendall, $W=0,73$, $n=26$, 3 gl, $p<0,001$). Se observó un nivel similar de concordancia cuando se excluyeron los valores de cero ($W=0,83$, $n=14$, 3 gl, $p<0,001$). Todas las infrapoblaciones en las que faltaba algún estado inmaduro mostraron intensidades inferiores a la mediana. De hecho, las tres con menor intensidad (9, 23, y 32 vermes) estaban sólo compuestas por individuos grávidos. La covariación global en las intensidades de los cuatro estados de madurez fue también altamente concordante (todos los hospedadores: $W=0,84$, $gl=25$, $p=0,001$; excluyendo valores de cero: $W=0,81$, $gl=13$, $p<0,001$). Por tanto, todas las comparaciones pareadas fueron significativas (todas $rs > 0,7$, $p<0,005$).

4.3.2. Patrones lineales de distribución, maduración y fecundidad

Hadwenius pontoporiae se encontró principalmente en las dos primeras secciones del duodeno (Fig. 4.1.). De hecho, dichas secciones aparecieron siempre colonizadas. A nivel infrapoblacional, 79,1 (24,5)% de los vermes ocuparon dicha región (56% de la metapoblación). El número de secciones ocupadas se incrementó ($rs= 0,86$, $n=26$, $p<0,001$) y la distribución media se desplazó posteriormente, a mayores intensidades (Fig. 4.1). Por otra parte, el porcentaje de ocupación por sección disminuyó de forma muy significativa a lo largo del intestino (variante del test de Page, $z=13,55$, $p<0,001$) (Fig. 4.1.).

Los individuos grávidos también se concentraron en la región más anterior del duodeno (Fig. 4.2.). El porcentaje de individuos grávidos por sección decreció claramente a lo largo del intestino

(test de Meddis, $z=9,88$, $p<0,001$) (Fig. 4.2.). La Fig. 4.3. muestra las posiciones fundamentales y realizadas de los percentiles 0, 25, 50, 75 y 100 para cada estado de madurez. Nótese la ordenación de las distribuciones hacia el comienzo del intestino de acuerdo con el grado progresivo de madurez, tanto en la distribución fundamental como en la media de las realizadas (Fig. 4.3., Tabla 4.2.). La consistencia de este patrón a nivel infrapoblacional se vió apoyada por los tests de Meddis: para Q25 ($n=23$, $z=5,59$, $p<0,001$), Q50 ($n=23$, $z=7,51$, $p<0,001$) y Q75 ($n=23$, $z=7,7$, $p<0,001$). Se observó también la misma ordenación en la amplitud de nicho fundamental y la media de las realizadas (Tabla 4.2.). Cada estado mantuvo una notable fidelidad de posición (*sensu* Kennedy 1985a), puesto que la varianza de la posición de Q50 fue menor que la media en todos los casos (Tabla 4.2.).

A pesar de la similitud entre la distribución fundamental y la media de las realizadas, la posición de los cuartiles fundamentales se situó característicamente más atrás que las medias de los realizados en los estados 2, 3 y 4. Por el contrario, Q50 del estado 1 se situó en la misma posición en ambos casos, y el intervalo intercuartílico se expandió sólo ligeramente tanto en sentido anterior como posterior (Fig. 4.3). Además, el coeficiente de variación de Q50 de dicho estado fue el menor de los cuatro (Tabla 4.2). La Tabla 4.3. representa la covariación entre la posición de Q25, Q50 y Q75 entre todos los estados de madurez. Los tres cuartiles se correlacionaron positivamente (todas $r > 0,7$, $p < 0,05$) en el caso de los estados 2, 3 y 4. En el estado 1, la covariación decreció en todos los casos conforme el cuartil era más posterior. Así, las correlaciones fueron más débiles en Q50, e incluso no estadísticamente significativas en Q75.

Hubo una relación monotónica negativa débil, pero significativa, entre la fecundidad y la sección intestinal (test de Meddis, $z= 2,11$, $p < 0,025$) (Fig. 4.4.).

4.3.3. Efectos del tamaño poblacional

Cuando se usaron los dos modelos utilizando I y LI, o I y LH (todas transformadas logarítmicamente), el porcentaje de individuos grávidos mostró una débil disminución significativa con el aumento de I ($r^2=0,189$, $F=5,592$, 24 df. $p=0,026$).

Por otra parte, la posición de Q25, Q50 y Q75 de los estados 2, 3 y 4 se desplazó significativamente en sentido posterior sólo en respuesta a incrementos de I (Tabla 4.4.). Sin embargo, no hubo ningún predictor significativo en el caso del estado 1. La relación fue exponencial en todos los casos. Por tanto, las regresiones se construyeron tras la transformación logarítmica de las variables dependientes e independientes para conseguir la linealidad. Nótese que la pendiente de los estados de maduración decrece en el sentido 2, 3, 4 (salvo en el caso de Q75 en 3, cuya pendiente es mayor que en 2).

El análisis de regresión múltiple que tomaba la fecundidad media como variable dependiente, seleccionó sólo el número de secciones ocupadas como un predictor negativo débil ($r^2=0,168$, $F=4,833$, 24gl., $p<0,05$).

4.4. DISCUSION

Hadwenius pontoporiae parece ser especialista de la franciscana, al menos durante la primavera (véase el cap. 7). Todas las franciscanas estaban infestadas y las infrapoblaciones de *H. pontoporiae* compuestas mayormente por individuos grávidos. Esto sugiere además que en el periodo de muestreo hubo infestaciones frecuentes, con reproducción activa del parásito. Por otra parte, la estructura de maduración en este periodo es muy predecible. La ordenación concordante de la cantidad relativa de cada estado de madurez puede ser la simple consecuencia de lo que dura cada uno en condiciones de desarrollo activo. Diversas infestaciones experimentales han demostrado que la maduración en los trematodos es rápida, siendo el estado grávido, con mucho, el de mayor duración (p.e., Kinsella 1971, Franco y col. 1986, Scholz y col. 1994). Esta hipótesis se ve adicionalmente

sustentada porque la cantidad de todos los estados aumenta muy congruentemente. En este sentido, sucesivas inmigraciones en periodos cortos aumentarían la probabilidad de hallar estados de duración breve. Este proceso debe estar ligado, al menos parcialmente, a incrementos de intensidad, y podría explicar (i) la ausencia de los estados 1, 2 y 3, a baja intensidad (véase, p.e., Helle y Valtonen 1980), (ii) la débil disminución del porcentaje de individuos grávidos conforme aumenta aquélla. En definitiva, la estructura de maduración parece responder primariamente a un modelo de inmigración continuada. Sin embargo, no es posible determinar si además el incremento de la intensidad afecta negativamente a la maduración, como se ha sugerido en las poblaciones naturales de otros helmintos (Holmes y col. 1977).

En los análisis de distribución lineal hemos asumido que los movimientos *post-mortem* no han enmascarado sustancialmente la distribución en vida de los parásitos. A la escala empleada, esto parece bastante verosímil. En primer lugar, dada la longitud de cada sección (más de un metro de media), en comparación con el minúsculo tamaño medio del parásito (6.11 x 0.60 mm, véase el cap.3, Pto. 3.2.2.) es difícil que cualquier movimiento *post-mortem* pueda producir patrones reconocibles. En segundo lugar, los patrones observados pueden interpretarse según procesos ecológicos bien conocidos.

A la escala empleada, nuestros resultados sugieren tres patrones en la selección de hábitat de *H. pontoporiae*. En primer lugar, la exquistación y fijación de todos los vermes viables parece tener lugar en el tercio anterior del intestino. En segundo lugar, los individuos grávidos muestran una clara preferencia por el duodeno más anterior. Nótese que el estado 4 posee un nicho fundamental mucho más restringido que 2 ó 3 (Fig. 4.3.); de hecho, el nicho fundamental va restringiéndose de forma secuencial (1,2,3 y 4) (Fig. 4.3., Tabla 4.2.). Este patrón apoya la idea de una especialización de individuos grávidos por la zona anterior del duodeno (véase Holmes 1990b). En tercer lugar, las metacercarias se exquistarían más atrás de la posición ocupada

por los individuos grávidos. Si esto es así, *H. pontoporiae* migraría hacia el duodeno anterior conforme se desarrollase. Existen evidencias sólidas que apoyan esta interpretación: (i) existe una ordenación muy conservada en las distribuciones de cada estado de madurez y (ii) una gran fidelidad de localización de cada estado (la del estado 1 es particularmente invariable); (iii) las posiciones de los estados 2, 3 y 4 covarían estrechamente. Sin embargo, en el caso del estado 1, la covariación disminuye en Q50, y, sobre todo, Q75. Esto sugiere la migración hacia el principio del intestino de los individuos del estado 1 conforme se desarrollan. (Téngase en cuenta que la división en estados discretiza un proceso de naturaleza continua, así que no es extraño que sólo la parte anterior de 1 covarie con el resto); (iv) las posiciones de Q25, Q50 y Q75 del estado 1 son insensibles al incremento de intensidad, al contrario que el resto de estados; además, la media de las distribuciones realizadas y la fundamental coinciden casi exactamente. La evidencia (iv) descarta interpretar la ordenación de los estados de madurez y el desplazamiento posterior de las distribuciones como resultado de reinfestaciones sucesivas que ocupan paulatinamente regiones posteriores. Este proceso debería afectar también a la posición del estado 1.

El modo en que varían las posiciones de 2, 3 y 4 cuando aumenta el tamaño poblacional es coherente con los patrones anteriores. Como se ha visto (Tabla 4.2., Fig. 4.3.), cada estado muestra un nicho fundamental secuencialmente más restringido (2, 3, y especialmente 4). Las pendientes de las rectas que relacionan posición e intensidad, y la varianza explicada del modelo, decrecen en el mismo sentido (el estado 4 cambia sus posiciones en mucha menor medida que 2 y 3 cuando aumenta la intensidad) (Fig. 4.4.). Es decir, la posibilidad de variación de posición de cada estado a intensidad creciente es mayor cuanto mayor es su nicho fundamental. Esto tiene una explicación lógica: los individuos de una nueva reinfestación sólo comenzarán a convertirse en estado 4 cuando se encuentren cerca del comienzo del intestino, por lo que las posiciones de la distribución de

4 podrán variar sólo dentro de un margen estrecho. Lo mismo es aplicable para 2 y 3. Por otra parte, la variación de Q25, Q50 y Q75 es exponencial en los tres estados. Esta tendencia parece señalar los límites posteriores más probables donde comienzan las transiciones entre estados de maduración.

Los resultados obtenidos en *H. pontoporiae* son muy coherentes con los de muchos estudios experimentales que muestran cambios ontogenéticos de hábitat (p.e., Uglem y Beck 1972, Crompton 1973, 1976; en trematodos, Fried y Freeborne 1984, Gavet y Fried 1994), coincidiendo a menudo con el que proponemos para *H. pontoporiae* (p.e., Burlingame and Chandler 1941, Bansemir y Sukhdeo 1994; en trematodos, Hosier y Fried 1991).

El desplazamiento y extensión poblacional con el aumento de intensidad ocurre en muchos otros sistemas, tanto experimentales como naturales (p.e, Crompton 1973, Sukhdeo y Croll 1981, Michael y Bundy 1989, Munro y col. 1989). En el caso de *H. pontoporiae*, podría deberse a dos procesos no excluyentes: a) a mayor intensidad, habría simplemente una mezcla de infestaciones más antiguas (cuyos individuos ya han realizado cierta migración) y de nuevos individuos recién inmigrados, que estarían comenzando la migración más atrás; b) a mayor intensidad, pueden generarse también respuestas intensodependientes, debido a la progresiva concentración poblacional en el duodeno anterior (véase Rosenzweig 1991). Es decir, habría desplazamiento posterior, o más bien retardo en la migración, a causa de la competencia intraspecífica por explotación (Sukhdeo 1991), o interferencia (véase Roberts e Insler 1982, Cook y Roberts 1991, Yao y col. 1991), y/o respuestas inmunes de carácter local (Sukhdeo y Metrick 1983) en el duodeno anterior. Los efectos de los mecanismos anteriores son indistinguibles sin un control cronológico de las infestaciones.

La misma imposibilidad anterior impide saber si hay o no efectos intensodependientes de la selección de hábitat sobre la fecundidad. El descenso de fecundidad con la sección parece ser

un efecto genuino de la posición, y no de un efecto 'crowding' global de la intensidad pero ¿cómo se explicaría? Existe mucha evidencia experimental sobre el desarrollo del género *Echinostoma* en el intestino de diferentes roedores (probablemente uno de los sistemas experimentales mejor conocidos usando trematodos). El estado grávido se alcanza rápidamente (dentro de los primeros 14 días post-infección (p.e., Franco y col. 1986, 1988, Manger y Fried 1993)). Sin embargo, los individuos grávidos siguen ganando tamaño y peso hasta la aprox. la 7-12a semana (p.e., Franco y col. 1986, Hosier y Fried 1991). *Echinostoma caproni* en hámster sufre un aumento sostenido de fecundidad al menos hasta la 5a semana (Christensen y col. 1990). (Se da la circunstancia de que, *E. caproni* en el ratón lleva también a cabo una migración posteroanterior conforme se desarrolla (Hosier y Fried 1991)). Es decir, el patrón de descenso de fecundidad de *H. pontoporiae* con la sección puede indicar simplemente que los individuos grávidos posteriores, siendo más recientes, no han alcanzado todavía su pleno potencial reproductor en localizaciones más anteriores.

En el caso de los helmitos intestinales, Price (1980) consideró que la extensión del hábitat ocupado con el aumento de intensidad indica que existen pocas constricciones sobre la selección de hábitat, y que los recursos intestinales se reponen tan rápidamente que sólo raramente son limitantes. Es decir, aunque hubiera competencia, no está claro que esto afectase el éxito reproductor apreciablemente. Esta observación no es universal (véase, p.e. Michael y Bundy 1989). A la escala empleada, los patrones de selección de hábitat de *H. pontoporiae* parecen mayormente explicables por inmigración. Es posible que también haya algún efecto intensodependiente sobre la selección de hábitat (p.e., un periodo más dilatado para llevar a cabo la migración). No obstante, los tamaños de infrapoblación de *H. pontoporiae* parecen pequeños en comparación con la extensión del duodeno en un intestino tan largo, donde los recursos deben descender muy gradualmente (Metrick y Podesta 1974) (compárese esta situación con la de algunos estudios experimentales donde

se demuestra regulación intensodependiente: se inoculan hasta 500-1000 larvas en intestinos menores de un metro (p.e., Ahmad y James 1987, Franco y col. 1988, Michael y Bundy 1989)). Cabría entonces plantearse en qué medida afectaría al fitness la posible intensodependencia en la selección de hábitat, dentro del rango de intensidades observado (que corresponde a condiciones naturales). Quizá debería enfatizarse y considerarse más la distinción entre el 'hecho' de la competencia, y sus posibles consecuencias ecológicas y evolutivas (véase Southwood 1988) en los estudios sobre helmintos intestinales.

55 EL ESTOMAGO COMO HABITAT PARA *Polymorphus cetaceum*

5A.1. INTRODUCCION

El estado adulto de todas las especies de acantocéfalos vive y se reproduce en el tracto digestivo de vertebrados (Crompton 1985). La inmensa mayoría de especies se localiza el intestino (particularmente la región media, Petrochencko 1971), debido a sus requerimientos nutricionales (moléculas sencillas) y su modo de captación del alimento (por absorción a través de la pared corporal) (Crompton 1973). No obstante, algunas especies que parasitan peces se han citado el estómago (Petrochenko 1971). Este hecho parece estar relacionado con el hecho de que la absorción de nutrientes en estos vertebrados puede comenzar ya en dicho órgano (Crompton 1973). Dentro de los grupos que parasitan aves y mamíferos, sólo tres representantes de los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma* (fam. Polymorphidae) han colonizado el estómago de forma parcial: *Corynosoma hamanni*, *Polymorphus arctocephali*, y, sobre todo, *Polymorphus cetaceum* (Brownell 1981, Zdzitowiecki 1984b, Smales 1986, Aznar y col. 1994). Las tres especies parasitan también el intestino, y dentro de éste, la región más anterior del duodeno (al menos en el caso de *P. cetaceum* y *C. hamanni*).

En general, el estómago de aves y mamíferos podría considerarse teóricamente como un hábitat muy hostil para animales que requieren una fijación permanente, y que se alimentan por absorción. Por una parte, el grado de perturbación física en el estómago es muy intensa; por otra, las funciones de digestión y absorción en aves y mamíferos están mucho más regionalizadas que en los peces, y la absorción tiene lugar en el intestino. La excepcionalidad de la colonización estomacal de *P. cetaceum* y otros Polymorphidae plantea problemas ecológicos y evolutivos muy interesantes: ¿puede considerarse un hábitat preferido para estas especies, o al menos equiparable al duodeno? ¿Qué consecuencias podría tener la colonización del estómago desde el punto de vista de las estrategias vitales? ¿Por qué dichas especies han colonizado el estómago, si el resto de

especies de *Corynosoma* y *Polymorphus* son típicamente intestinales? En este capítulo abordaremos algunos aspectos de estos interrogantes desde diferentes puntos de vista.

En este primer apartado se planteó la comparación de las subinfrapoblaciones estomacales e intestinales de *P. cetaceum*, con el fin de establecer si existían diferencias claras en la estructura poblacional o en algunos parámetros reproductivos. A pesar de que *P. cetaceum* ha sido citada como especie estomacal en muchas especies hospedadoras (Schmidt y Dailey 1971, Kagei y col. 1976, Brownell 1981, 1989, Torres y col. 1992, Corcuera y col. en prensa) hasta la fecha no existen datos cuantitativos que permitan esclarecer cuál es el significado ecológico de la selección de este hábitat. El estómago podría ser un hábitat accidental, o un mero lugar de activación de infestaciones tempranas que madurarían posteriormente en el intestino. Por otra parte, la colonización de un hábitat teóricamente periférico podría ser el resultado de mecanismos intensodependientes (véase el Cap.4). En otras especies de acantocéfalos se ha constatado que los individuos fuera del hábitat preferido son capaces de sobrevivir, pero su potencial reproductivo queda negativamente afectado (Kennedy 1985b). Por tanto, en este apartado, el objetivo fue medir y comparar todos los parámetros ecológicos y biológicos disponibles (distribución, sex ratio, maduración, biomasa, fecundidad) de *P. cetaceum* en el estómago y el duodeno, a fin de investigar cómo se relacionaba la estructura infrapoblacional de esta especie con su selección de hábitat dentro del hospedador.

5A.2. MATERIALES Y METODOS

5A.2.1. Recolección del material

El estómago químico (abreviado EQ), el estómago pilórico (EP), la ampolla duodenal (AD) y el intestino sensu stricto (I) se trataron como localizaciones independientes para la recolección de *P. cetaceum* (Véase Cap. 2, pto. 2.2.1.). El

análisis preliminar mostró que el intestino propiamente dicho poseía una fracción muy pequeña de la población total (0.78%), y se encontraba mayormente libre en el lumen. Se consideró que dicha fracción correspondía a individuos senescentes, arrastrados desde posiciones anteriores. Por tanto, los análisis se centraron en el resto de localizaciones. Sólo se hará referencia a esta fracción (I) de población cuando se considere conveniente.

5A.2.2. Patrones de distribución

Para determinar patrones generales en la distribución se empleó el material obtenido en 44 franciscanas. En primer lugar, se analizó si las prevalencias por cámara seguían o no un patrón al azar, por medio del test de Cochran (Conover 1980). Por otra parte, no fue posible medir la superficie del estómago químico, pilórico, y la ampolla duodenal, durante las necropsias de *P. blainvillei*. Por tanto, sólo se pudieron estimar intensidades, y no densidades, una medida complementaria de distribución muy valiosa. La covariación global y por parejas de la intensidad de cada cámara se examinó mediante el test de concordancia de Kendall y el coeficiente de correlación de Spearman. Los análisis se repitieron para machos y hembras separadamente. El nivel de significación de las matrices de correlaciones se corrigió por la desigualdad de Bonferroni.

Se determinó también si existían diferencias en la distribución lineal de machos y hembras. Para ello, se asumió una distribución uniforme dentro de cada cámara (véase Cap. 4), y se calculó la mediana (Q50). Se utilizó un test de signo para determinar si existían o no diferencias significativas en la posición de la mediana en machos y hembras. Se prefirió éste test al de Wilcoxon porque la medida de Q50 en este caso tiene poco significado como valor de posición real, y sí como valor de posición relativa a la que puede aplicarse rangos (Conover 1980).

5A.2.3. Sex ratio

La comparación de sex ratio entre cámaras presentó el problema de las reinfestaciones (que alteran heterogéneamente la sex ratio de delfín a delfín), y el de la gran variabilidad en el tamaño poblacional entre cámaras. El primer problema impide usar adecuadamente una prueba G si se quiere realizar un análisis a nivel infrapoblacional (véase algunos ejemplos en Zar 1984). El segundo problema genera diferencias en la precisión con que una proporción puede calcularse, y esto puede originar distribuciones extrañas (Sokal y Rohlf 1981, Gregory y Blackburn 1991). Los intentos para normalizar las distribuciones (Sokal y Rohlf 1981, Zar 1984) no dieron resultado. Potencialmente, es posible utilizar de forma alternativa una ANOVA de dos vías no paramétrica (en este caso, el test de Quade para k muestras relacionadas, véase Conover 1980). Sin embargo, la opción finalmente adoptada fue calcular intervalos de confianza del 95% para la sex ratio en cada cámara por medio de un bootstrap (Efron 1981, Krebs 1989, Sprent 1993). La ventaja del método es que se usa la información en bruto y la sex ratio de cada hospedador tiene el mismo peso en el análisis. El estimador máximo verosímil de la sex ratio para cada cámara en cada hospedador se tomó de la distribución binomial (calculado como: $\frac{\sum n^{\circ} \text{ de machos de } P. \text{ cetaceum en el delfín } i \text{ en la cámara } k}{\sum n^{\circ} \text{ total de } P. \text{ cetaceum en el delfín } i \text{ en la cámara } k}$). Para calcular los intervalos de confianza se simularon 1000 réplicas de dicho estimador para cada cámara. Las réplicas se obtuvieron muestrando con reemplazamiento entre parejas de valores de machos y número total en cada cámara en cada hospedador (obviamente, excluyendo casos de no colonización). Los intervalos de confianza se corrigieron por el método del percentil corregido para el sesgo (Efron 1982).

5A.2.4. Estructura de maduración

En el resto de los análisis que siguen, se optó por escoger aquellos hospedadores en los que cada una de las tres cámaras estuvieran colonizadas por al menos 10 hembras. La elección de las hembras se justifica porque a través de ellas se puede explorar con bastante exactitud el efecto de la localización

sobre la reproducción en cada subinfrapoblación (véase formalmente la misma estrategia en Helle y Valtonen 1980, 1981, Brown 1989, Bates y Kennedy 1990). Se escogieron de este modo 29 hospedadores. Es difícil asumir que se exista un sesgo sistemático al escoger dichos hospedadores desde el punto de vista del objetivo marcado.

Con respecto a la maduración, las hembras se clasificaron en tres estados: 1) hembras sin bolas ováricas, o sólo con bolas ováricas; 2) hembras con una mezcla de bolas ováricas y acántores (huevos) en desarrollo; 3) hembras con una mezcla de bolas ováricas, acántores en desarrollo y acántores completamente desarrollados (véase una clasificación similar en Brown 1989, Bates y Kennedy 1990). Se investigaron tres tipos de patrones: (i) diferencias de intensidad entre estados de maduración dentro de cada cámara, por medio del test de Quade para muestras relacionadas. Este test parece ser más potente que test de Friedman cuando el número de tratamientos (cámaras) es menor de 5 y los valores numéricos tienen significado real (Conover 1980). Se utilizaron también comparaciones múltiples a posteriori. Se planteó efectuar, si fuese necesario, comparaciones entre el porcentaje relativo de cada estado de maduración en diferentes cámaras (previa transformación arcoseno de los porcentajes, y mediante tests t pareados cuyo nivel de significación se corregiría por la desigualdad de Bonferroni); (ii) covariación global y por parejas de cada estado de desarrollo, similarmente al caso de la distribución; (iii) diferencias en la distribución lineal de los estados, de forma similar al de la distribución de machos y hembras (véase punto 5A.2.2.). Sin embargo, en este caso se empleó un test de Friedman (la extensión del test de signo para más de dos muestras).

5A.2.5. Biomasa media

La biomasa media de la subinfrapoblación de cada cámara se calculó para cada estado de maduración. De este modo, se minimizó el efecto de la edad de las infestaciones, que podría afectar de

forma diferente a cada cámara. Se estimó el peso húmedo completo de cada fracción, y se dividió por el número de individuos de la misma. La estimación del peso húmedo consiste en introducir previamente cada muestra en agua del grifo durante una noche, para evitar que el pesaje se vea afectado por la rápida evaporación del fluido conservante. En el momento de pesado, la muestra se coloca brevemente sobre papel secante para retirar el exceso de agua. Se usó una balanza con una precisión de 0.0001 g.

De forma similar 5A.2.4., los patrones que se exploraron respecto a la biomasa media por cámara fueron: (i) diferencias de peso de cada estado de desarrollo entre las tres cámaras (dentro de cada cámara, la comparación es trivial), por medio del test de Quade; (ii) covariaciones globales y pareadas en la biomasa media de los tres estados de desarrollo entre las tres cámaras, de modo similar a análisis anteriores.

5A.2.6. Desigualdades en biomasa

La medida de variación individual (inequality) en variables relacionadas con el fitness (biomasa, fecundidad) en una población permite obtener información sobre la forma en que los diferentes individuos contribuyen a generar nuevos efectivos (Weiner y Solbrig 1984, Weiner 1985; Dobson 1986). Este proceso puede tener consecuencias muy importantes desde el punto de vista genético y evolutivo, puesto que los diferentes genotipos pueden estar muy desigualmente representados de una generación a otra (Shostack y Dick 1987). La idea subyacente es simple: p.e., dos cámaras estomacales pueden presentar medias similares en biomasa o fecundidad, pero la variación individual de dichas variables podría diferir sustancialmente de una cámara estomacal a otra.

La variación individual en una cierta variable α puede evaluarse mediante un índice simple, el coeficiente de Gini (G). Este índice es el promedio aritmético del valor absoluto de las diferencias de α entre todos los pares de individuos.

Matemáticamente se expresa de la siguiente forma:

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |x_i - x_j|}{2n^2x}$$

Formalmente, el valor mínimo de G es 0, cuando cada individuo de la población posee el mismo valor de x . El índice G debe multiplicarse por $n/(n-1)$ (siendo n el número de individuos utilizados) para dar un valor no sesgado de la verdadera población G (Weiner 1985). Sin embargo, valores idénticos de G pueden provenir de una distribución de desigualdad exactamente opuesta (Dobson 1986). Para interpretar mejor los valores de G , se contruyen adicionalmente diagramas de Lorenz (Weiner 1985). Estos diagramas se construyen representando los datos como el número cumulativo de individuos (eje x) frente a la variable x acumulada (eje y). La desigualdad es tanto mayor cuanto la curva generada esté por debajo de la línea recta de $x=y$ ($G=0$) (véase, p.e., Dobson 1986). Los diagramas sí permiten comprobar si valores de G iguales corresponden a una misma distribución de desigualdad entre los individuos de la población.

En las infrapoblaciones de *P. cetaceum* se evaluó la variación individual en biomasa de las hembras en cada cámara (el procedimiento en el caso de la fecundidad sería excesivamente costoso cuando se usa con miles de individuos; véase 5A.2.7., y la Discusión de este apartado). La condición eutélica de los acantocéfalos hace bastante difícil encontrar una relación muy directa entre biomasa y el éxito reproductivo, al contrario que en otros grupos de helmintos con patrones de crecimiento indeterminado (Dobson 1986). Sin embargo, es posible usarla como medida exploratoria. Para ello, se escogieron 10 hospedadores al azar, y se pesaron individualmente las hembras de cada cámara, por el mismo procedimiento citado en el punto 5A.2.5. Después se calculó G en cada subinfrapoblación de hembras y se representaron los diagramas de Lorenz de cada una. También se calculó G para las hembras del estado 3 únicamente, con el fin de reducir parte de la variabilidad individual debida a reinfestaciones

temporalmente diferentes. Para obtener una estimación general para cada cámara, se aplicó un bootstrap sobre la media de los valores de G obtenidos para las subinfrapoblaciones, a fin de generar intervalos de confianza del 95%. Los intervalos se calcularon sobre 2000 iteraciones.

5A.2.7. Fecundidad

La fecundidad se evaluó como número de acantores/hembra. Esta puede ser la medida sustitutiva más directa de potencial reproductivo individual (Sukhdeo 1990, Adamson y Noble 1993). Obviamente, se trata de un muestreo único y puntual, por lo que los resultados deben tomarse con cautela (Crompton 1985, Shostack and Dick 1987). No se tomó en cuenta el número de bolas ováricas porque aunque todas pueden ser potencialmente fecundadas (Parshad y Crompton 1981), no ofrecen datos inequívocos sobre la descendencia real que se está produciendo (Crompton 1985). El procedimiento fue escoger 15 hospedadores cuyas cámaras estomacales contuviesen más de 5 hembras del estado 3. Entonces se muestrearon al azar 5 hembras por cámara en cada hospedador. La fecundidad se estimó por medio de submuestras. Cada hembra escogida se pesó previamente, y después sus contenidos se lavaron en un recipiente con agua, ajustando el volumen a 10 ml. El contenido se agitó continuamente con un agitador magnético durante al menos 5 minutos. Se escogieron después 10 muestras separadas de 10 μ l con una micropipeta, y se contó el número de acantores de cada una. El número medio de acantores obtenido se extrapola entonces para el volumen total. Puede verse un protocolo muy similar en Bates y Kennedy (1990).

De forma similar a las variables anteriores, se investigaron diferencias en la fecundidad media obtenida en cada cámara en cada hospedador mediante un test de Quade. Por otra parte, se exploró la covariación entre dichos valores entre cámaras usando correlaciones de Spearman y el test de Kendall.

5A.3. RESULTADOS

5A.3.1 Distribución

Polymorphus cetaceum apareció en todos los hospedadores muestreados. En la Tabla 5A.1. pueden verse los parámetros básicos de su distribución general en las 3 cámaras estomacales. La mayoría de los individuos se hallaron firmemente fijados a la pared en las tres cámaras. Un 87.1% de la metapoblación se halló en el estómago. La evidencia de que las ausencias de *P. cetaceum* en las tres cámaras se producían al azar fue equívoca (test de Cochran $Q=6.1667$, 2 gl. $p=0.046$). Por otra parte, aunque los valores de intensidad no estaban corregidos para el tamaño de la cámara, un porcentaje mayoritario de la población se encontró en EP y AD. EQ estuvo comparativamente muy poco colonizado, a juzgar por el tamaño de dicha cámara (véase fig. 2.2.).

Hubo una covariación global poco concordante entre las intensidades totales de cada cámara ($W=0.493$, 43 gl., $p<0.025$). Sin embargo, en la Tabla 5A.2. puede verse que aunque no muy estrechas, las asociaciones fueron positivas y significativas entre EP-AD en la intensidad total, y en la de machos y hembras separadamente. EQ no mostró ninguna correlación ni con EP ni con AD. La mediana de la distribución de machos y hembras no difirió significativamente ($p>0.05$).

5A.3.2. Sex ratio

La variación sex ratio entre cámaras siguió un patrón característico (Fig. 5A.1.). Los estimadores globales mostraron una sex ratio más cercana a 1:1 en EQ, y que se desplazó más a favor de las hembras en EP y AD. Sin embargo, en I la sex ratio favoreció a los machos (53 %). Los intervalos de confianza del 95% para la sex ratio de cada cámara mostraron que éstos eran completamente disjuntos en EQ y EP, y con un grado sensiblemente mayor de solapamiento entre EQ y AD (Fig. 5A.1.).

5A.3.3. Estructura de maduración

La prevalencia, intensidad y los porcentajes relativos de maduración por cámara se encuentran en la Tabla 5A.3. Puede verse que las hembras el estado 3 fueron las más numerosas en EP y AD, pero no en EQ. Además, las diferencias en la abundancia de cada estado entre cámaras no fueron congruentes (Tabla 5A.4.): hubo comparativamente más hembras del estado 1 en EQ que en EP y AD (Tabla 5A.3.). Sin embargo, los porcentajes relativos de cada estado en EP y AD fueron muy similares (Tablas 5A.3., 5A.4.). De hecho, los tests t pareados para los porcentajes relativos no mostraron diferencias significativas entre EP y AD para ninguno de los tres estados (todos $t < 2.048$, 28 gl., $p > 0.05$).

Por otra parte, el patrón de covariación entre la abundancia de cada estado entre cámaras resultó ser muy similar al de la intensidad total (Tabla 5A.5). Las correlaciones fueron moderadamente altas y significativas para los tres estados de maduración sólo entre EP y AD.

El test de Friedman sobre las diferencias en la mediana de las distribuciones de los tres estados de madurez fue altamente significativo ($T=13,9$, $p < 0.001$), pero correspondió a una concordancia relativamente baja ($W= 0.332$). Esto se explica porque la comparación múltiple a posteriori reveló que era únicamente el estado 1 el que poseía una localización significativamente más anterior ($p > 0.05$) que los estados 2 y 3.

5A.3.4. Biomasa

Las biomásas medias de cada estado para cada cámara se encuentran en la Tabla 5A.6. Los tests de Quade no mostraron diferencias en la biomasa de los estados 2 y 3 entre las tres cámaras ($p > 0.05$), pero sí en el estado 1 ($T=5.42$, $p < 0.01$). Por un test a posteriori (Conover 1980) se supo que las hembras del estado 1 tenían significativamente menor biomasa en EQ respecto a AD; ($p > 0.05$); entre EQ y EP rozaban el nivel de significación.

Los patrones de covariación de biomasa media entre cámaras

resultaron sustancialmente diferentes a los de variables anteriores (Tabla 5A.7). En este caso, además de una correlación positiva significativa en la biomasa media de los 3 estados entre EP y AD (aunque con una probabilidad algo mayor de $p=0.05$ en el estado 2), también lo fue entre EQ y EP en la biomasa de los estados 2 y 3, y entre EQ y AD en el estado 3. Nótese que las asociaciones tendieron a ser más estrechas en el caso del estado 3.

5A.3.5 Variaciones individuales en biomasa

Se pesaron individualmente 5.409 hembras para el cálculo de los coeficientes de Gini. Los coeficientes para las subinfrapoblaciones totales, para las hembras del estado 3, en cada cámara se encuentran en la Figura 5A.2. Como cabía esperar, dichos índices fueron bajos en conjunto (se comprobó que los índices correspondieron a curvas de Lorenz muy similares en todos los casos). Los intervalos de confianza sugieren que dichos índices no eran claramente diferentes entre cámaras en ninguno de los dos casos. Sin embargo, cabe distinguir dos patrones: utilizando todas las hembras, el Gini medio decreció según la secuencia EQ-EP-AD (Fig. 5A.2a). Por otra parte, las hembras del estado 3 mostraron G medios e intervalos de confianza muy similares entre EP y AD. En EQ, G fue menor, pero con un intervalo de confianza sensiblemente más amplio (5A.2b).

5A.3.6. Fecundidad

En términos generales, la biomasa mostró una relación positiva muy baja con la fecundidad ($r_s=0.371$, $n=225$, $p<0.001$). La biomasa media de los individuos usados para los cálculos de fecundidad no difirió significativamente entre las cámaras en ninguno de los hospedadores (test de Quade, $T=0.112$, $p\gg 0.05$). Los valores de fecundidad media por cámara fueron bastante similares entre las tres cámaras ($\times 10^3$) (EQ: 50.82 ± 32.34 , EP: 48.16 ± 25.26 , AD: 44.33 ± 25.12). El test de Quade no mostró diferencias significativas en fecundidad ($T=0.104$, $p\gg 0.05$). Sin

embargo, los valores de fecundidad media por cámara en cada hospedador covariaron de forma muy concordante ($W= 0.91$, $g1=14$, $p<0.0001$). Los valores de correlación por pares fueron los siguientes: EQ-EP, $r_s=0.875$; EP-AD, $r_s= 0.839$; EQ-AD, $r_s= 0.879$; todas las $p< 0.001$.

5A.4. DISCUSION

Como expuso ya en el caso de *H. pontoporiae*, un primer hándicap en el estudio de selección de hábitat de *P. cetaceum* es el de las migraciones *post-mortem*. A este respecto, existen argumentos convincentes de que dicho proceso, si ha existido en este caso, debe haber alterado de forma negligible la distribución en vida de *P. cetaceum* a la escala empleada. En primer lugar, la gran mayoría de los acantocéfalos se hallaron fijados a las paredes estomacales, tal y como se observado en otros análisis del estómago de *P. blainvillei* (Yamasaki y col. 1974, Brownell 1981). Podría asumirse *ad hoc* que hubo cambios *post-mortem* en el lugar de fijación; aun así, las constricciones anatómicas del estómago de *P. blainvillei* probablemente impedirían flujos importantes de individuos antes de su muerte. La comunicación entre EQ y EP se realiza mediante un conducto de conexión relativamente angosto (1,5 cm de diámetro) y de recorrido muy tortuoso (véase Yamasaki y col. 1974, y la figura 2.1.) (recordemos su función de esfínter, Cap. 2, pto. 2.2.1.). Por su parte, EP y AD están conectados por el esfínter pilórico, cuya musculatura circular oblitera en gran medida la comunicación entre ambas cámaras, incluso en condiciones de dilatación (Yamasaki y col. 1974).

Un segundo problema es que la intercomunicación entre las cámaras hace que los individuos senescentes de una cámara puedan permanecer temporalmente en cámaras posteriores, confundiendo la dinámica propia de cada una. Desgraciadamente, durante la recolección del material no se separaron los individuos fijados a la pared, de los hallados sueltos en el lumen; esto habría ayudado a estimar si este proceso era importante. No obstante,

cabe esperar que el efecto sea débil. Como ya se ha señalado, la gran mayoría de los individuos estaban fijados (el intestino, donde casi ninguno lo estaba, fue excluido como localización de vida). Además, el tiempo de residencia en cada cámara debe suponerse relativamente corto, tratándose de individuos muertos en zonas de flujos turbulentos, y teniendo en cuenta que los odontocetos realizan digestiones muy frecuentes (Smith 1972).

En conclusión, podría considerarse que los patrones obtenidos son un reflejo bastante fiel de la distribución en vida de las infrapoblaciones de *P. cetaceum*. Además, los resultados son coherentes con la información previa conocida en otras especies de acantocéfalos, como se verá a continuación.

Desde el punto de vista de la colonización, hay evidencia sólida de que la activación de nuevos *P. cetaceum* parece ocurrir de forma preferente en EQ. En primer lugar, ello viene sugerido por los valores de sex ratio en cada cámara. La determinación cromosómica del sexo en los acantocéfalos origina machos y hembras equiprobablemente (Parshad y Crompton 1981, Crompton 1985), y en los hospedadores intermediarios o paraténicos, la proporción 1:1 parece conservarse (Nickol y Heard 1973, Crompton 1985, Kennedy 1993). Sin embargo, en el hospedador definitivo, los machos, salvo raras excepciones, duran mucho menos que las hembras, y a medida que avanza la edad de la infestación se pierden diferencialmente más (Muzzal 1980, Helle y Valtonen 1980, 1981, Amin 1987). Es decir, una fracción importante de la subinfrapoblación de EQ correspondería a individuos recién activados. La sex ratio es más favorable a las hembras en EP y AD probablemente porque dichas cámaras poseen efectivos recientes en mucha menor medida. Asimismo, el ligero aumento y mayor variación en la sex ratio en AD frente a EP podría explicarse por la acumulación de algunos individuos senescentes arrastrados desde EQ y EP. Puesto que los individuos muertos de las tres cámaras deben terminar acumulándose en el intestino antes de ser eliminados, los machos deben sobrepasar allí en número a las hembras por mera probabilidad, tal como se observa.

Otra evidencia importante es que las hembras sin fertilizar (estado 1) se distribuyen más anteriormente que las de los estados 2 y 3. Esta diferencia refleja la proporción mayoritaria de dichas hembras en EQ; de hecho, es el estado con mayor abundancia media en dicha cámara. Además, la biomasa media de las hembras del estado 1 en EQ es significativamente menor que las de EP y AD. Dicha diferencia está muy probablemente ligada al carácter reciente del estado 1 en EQ. Se observó frecuentemente que muchas hembras de esta cámara eran muy pequeñas, y no poseían siquiera bolas ováricas.

Por último, si la activación de los individuos de nuevas infestaciones tiene lugar en mayor medida en EQ, esto provocaría una falta de covariación tanto en los números globales de machos y hembras como en los diferentes estados de desarrollo de las hembras entre EQ y las otras dos cámaras, tal como se observa. Obviamente, las nuevas inmigraciones que llegan a EQ son contingentes respecto al tamaño poblacional existente en EP y AD.

Polymorphus cetaceum no parece mostrar preferencias evidentes de selección entre EP y AD, ya que su prevalencia, sex ratio, estructura de maduración, biomasa media, desiguales en biomasa, y fecundidad son muy similares, y las covariaciones entre dichas cámaras muy consistentes en todas las variables consideradas. El único aspecto que merece comentarse es la diferencia de intensidad. Ya se explicó previamente que no se pudo calcular la densidad como medida de comparación. Sin embargo, la intensidad de *P. cetaceum* en EP es unas 5.5 veces la de AD. A este respecto, merecería la pena comparar en futuros análisis si la superficie que ofrece EP es otras tantas veces mayor que la de AD.

La cuestión más interesante es por qué EQ ofreció valores tan bajos de intensidad de *P. cetaceum*, siendo la cámara de mayor tamaño. EQ no puede considerarse únicamente como un lugar de activación, puesto allí se encontró una cantidad sustancial de hembras grávidas. Parte de los individuos en dicha cámara se

hallaron fijados. Más concretamente, en otros estudios se ha señalado una fijación en la región aboral (Yamasaki y col. 1974). Puesto que las presas consumidas por el hospedador ingresan enteras directamente a EQ, donde tiene lugar la primera digestión, (véase Cap. 2, Pto. 2.2.1.), éste es el lugar de abrasión, privación trófica, y turbulencia máximas para *P. cetaceum*. La región aboral es la única región de la cámara donde el quimo ya fluído se concentra para pasar hacia EP (Harrison y col. 1970, Olsen y col. 1994). En otras palabras, la superficie efectiva de EQ desde el punto de vista de *P. cetaceum* debe ser presumiblemente muy reducida.

Anteriormente se ha comentado que las diferencias de localización relativa entre los tres estados de desarrollo de las hembras probablemente se debe a que la activación se produce mayoritariamente en EQ. Sin embargo, no es posible determinar si existen adicionalmente migraciones ontogenéticas en sentido posterior, como se ha observado en bastantes especies de acantocéfalos intestinales (Awachie 1966, Uglem y Beck 1972, Amin 1975, Valtonen 1983), pero no en otras (Kennedy y col. 1976, Kennedy y Lord 1982). Sin embargo, la fracción de hembras grávidas de EQ no mostró diferencias sustanciales en su biomasa media, grado de variación individual en biomasa, y fecundidad, con respecto a las de EP y AD. Más aún, las correlaciones entre la biomasa media y la fecundidad del estado 3 fueron positiva y significativamente altas. Esto sugiere fuertemente que las hembras de las infrapoblaciones muestreadas deben pertenecer temporalmente a las mismas infestaciones, y que se han asentado sin mucha especificidad. Este punto parece particularmente claro puesto que la fecundidad en los acantocéfalos depende de una compleja mezcla de factores (Crompton 1985, Kennedy 1985b, Kennedy 1993), y difícilmente ofrece patrones tan coherentes como en este caso (véase p.e., Munro y col. 1989, Bates y Kennedy 1990). No obstante, la hipótesis anterior no aclara por qué entonces no hubo una correlación similar entre el número de hembras 3. Aquí la limitación en la superficie de la región aboral de EQ podría jugar cierto papel, puesto que dependerá

mucho más directamente del tamaño real de EQ que el caso de EP y AD. Es decir, sin una medida directa de la densidad, es posible obtener correlaciones en fecundidad y biomasa media, pero no en número (véase la relación entre el tamaño del órgano y la ausencia de patrones en Bates y Kennedy 1991a).

En respuesta a la primera pregunta planteada en la introducción, la conclusión parece ser que *P. cetaceum*, a la escala de análisis adoptada, se activa mayoritariamente en EQ y es capaz de sobrevivir y madurar en EQ, EP y AD. Al parecer, tampoco existe una gran especificidad de fijación con tal de que el alimento esté al menos convertido en quimo. Los procesos digestivos en EP y AD no difieren sustancialmente; además, no contribuyen en gran medida a un procesado químico más fino del alimento ya digerido en EQ (Harrison y col. 1970, Smith 1972). En ese aspecto, la región aboral de EQ podría ser nutricionalmente similar para *P. cetaceum*. Sin embargo, de todo esto no se deduce necesariamente que no existan preferencias de hábitat más específicas a escalas más pequeñas, ni diferencias en el éxito reproductivo entre ellas. El éxito reproductivo de los acantocéfalos depende de un conjunto de factores que a menudo se superponen e interactúan de forma muy compleja (Crompton 1985, Kennedy 1993). Por citar tres de los más importantes, cabe señalar la disponibilidad de individuos del sexo opuesto, la disponibilidad de recursos tróficos, y los efectos negativos de la intensidad (que puede provocar fenómenos de intensodependencia). Este tipo de interacciones son esencialmente inextricables en poblaciones naturales (Bates y Kennedy 1991a), máxime sin una medida del tamaño de la cámaras.

5B. EJES ABIOTICOS DEL HABITAT Y ESTRATEGIAS DE *P. cetaceum* Y
OTROS POLYMORPHIDAE PARCIALMENTE ESTOMACALES FRENTE A SUS
CONGENERES INTESTINALES

5B.1. INTRODUCCION

Southwood (1988) reconoció que la mayoría de modelos que explican las estrategias de historia vital de los organismos, invocan ciertas características críticas comunes de sus hábitats. Formalmente, en cualquier hábitat cabría distinguir dos ejes abióticos, y otro biótico, sobreimpuesto. El primer eje sería el grado de perturbación, que Southwood (1988) definió como el grado de predecibilidad del hábitat respecto a las necesidades del organismo. El segundo eje sería el grado de adversidad, es decir, el conjunto de factores abióticos que actúan negativamente sobre la productividad. El tercer eje, que dotaría de complejidad a la comunidad, incluiría la intensidad y frecuencia de interacciones intra e interespecíficas. Según Southwood (1988), los valores de dichos ejes permiten predecir un número delimitado de tácticas básicas entre las que cualquier organismo escogería (véase el esquema en Southwood 1988; también Begon y col. 1990).

La aplicación general del modelo de Southwood (1988) a los parásitos parece controvertida porque se considera más determinante la adecuación de sus ciclos vitales a las imposiciones comportamentales y tróficas del hospedador (Esch y Fernández 1993). Sin embargo, los ejes del hábitat ocupado por una especie de helminto dentro del hospedador podrían determinar teóricamente algunos rasgos importantes de su estrategia vital. Si bien se ha prestado mucha atención a la influencia de las interacciones (véase, p.e., Holmes 1973, Simberloff 1990), raramente parece haberse planteado de forma general la influencia de la adversidad y la perturbación (véase Esch y Fernández 1993). Sin embargo, la adecuación a cada hábitat dentro del hospedador puede exigir importantes cambios morfológicos y estructurales, e incidir directamente sobre las tácticas seguidas (considérese, p.e., el tamaño). De hecho, en el caso de los acantocéfalos, Petrochenko (1971) consideró que la búsqueda de estrategias de establecimiento exitoso en el contexto del intenso peristaltismo y flujo intestinales debía tener gran importancia sobre la

evolución de este grupo.

Polymorphus cetaceum ha colonizado un hábitat con valores extremos de adversidad (sensu Southwood (1988)) o perturbación (sensu Grime (1977) y Rykiel (1985) (cf. Southwood 1988)). (No entraremos a discutir los conceptos con tal de que quede claro a que nos estamos refiriendo. Ahora no hablamos de predecibilidad, sino de fuerzas que inciden negativamente sobre la supervivencia, y que suponen para el organismo unos costos adicionales frente a hábitats presumiblemente mejores. No obstante, las predicciones sobre las estrategias dependen de cómo se haya considerado cada concepto -véase Southwood 1988). Respecto al eje de adversidad, el estómago y la región más anterior del intestino podrían teóricamente diferenciarse del resto de intestino por el conjunto de las siguientes características:

1) Niveles nutricionales. En el estómago y el comienzo del intestino el alimento está en una fase anterior de procesado, con nutrientes menos disponibles para un absorbedor de moléculas sencillas (Crompton 1973).

2) Carácter físico de la ingesta. El grado de desmenuzamiento de la ingesta es comparativamente menor en la zona anterior (Smith 1972, Olsen y col. 1994), por lo que la posibilidad de abrasión es mayor.

3) Intensidad y frecuencia del peristaltismo y del flujo de la ingesta. El grado de peristaltismo e intensidad de flujo disminuye anteroposteriormente (Crompton 1973, Mettrick y Podesta 1974), y es máximo en la zona más anterior (Croll 1976, Stock y Holmes 1981). Además, el tipo de ondas asociadas al proceso de digestión estomacal durante el mezclado del alimento podría determinar también flujos intensos y energéticos. El vaciado del estómago también sugiere flujos particularmente intensos en el conducto de conexión, y la zona pilórica y el comienzo del duodeno.

4) Predecibilidad del flujo. En el intestino, el movimiento del flujo intestinal está polarizado en sentido anteroposterior. Sin embargo, en el estómago, el mezclado del alimento debe producir un flujo mucho más errático, favorecido por el mayor tamaño de la cámara. Este factor puede ser especialmente relevante para la fracción de la población de *P. cetaceum* que habita en el estómago pilórico. El estómago pilórico permanece cerrado temporalmente durante el procesado del alimento en dicha cámara (Olsen y col. 1994).

5) Tipo de arrastre. El tipo de arrastre que sufrirá un cuerpo fijo depende del número de Reynolds (véase Nachtigall 1983, Vogel 1988). Si se trata de fluidos viscosos a velocidades bajas, predominará el arrastre por fricción, y, por tanto, el factor importante para un cuerpo fijo sería la superficie expuesta. Por contra, si fueran fluidos muy poco viscosos a altas velocidades, predominaría el arrastre por presión, y lo importante sería la forma del organismo en el plano perpendicular a la dirección del flujo. En situaciones intermedias, ambos componentes interactúan. La ingesta está de lejos de comportarse como un líquido newtoniano. Cabe más bien hablar de un flujo pastoso (Crompton 1973). Esto probablemente convierte a las fuerzas de rozamiento en la componente más general de arrastre en todo el tracto. Sin embargo, puede suponerse que el grado de licuación de la ingesta crecerá hacia el final del intestino delgado (antes de la compactación de las heces), por lo que el arrastre por fricción puede ser comparativamente más importante en la región anterior del tracto, y en el intestino grueso.

Las diferencias de predecibilidad entre la región ocupada por *P. cetaceum*, y otros hábitats no resulta tan aparente desde el punto de vista de un acantocéfalo. A gran escala, el carácter homeostático de cualquier hospedador (véase el cap.1 y 6) debe suponer niveles similares de predecibilidad en las condiciones fisicoquímicas de cada hábitat. El mayor grado de impredecibilidad para un grupo absorbedor podría venir



determinado por las variaciones asociadas con la cantidad y calidad de los nutrientes exógenos. P.e., los cambios de dieta en el hospedador pueden producir variaciones importantes en los niveles de nutrientes (Bundy y Golden 1987); diversos parámetros ambientales determinan cambios fisiológicos y/o comportamentales en el hospedador que pueden incidir impredeciblemente sobre su alimentación (Esch y col. 1975). Es difícil establecer a priori si este proceso afecta más o menos a la región anterior del tracto que a otras partes.

En definitiva, la diferencia entre la región anterior del tracto, y el resto podría venir fundamentalmente definida por las variaciones en el grado de adversidad. ¿ Podrían tener estas diferencias algún impacto sobre la morfología, y/o sobre algún aspecto de la estrategia reproductora de los acantocéfalos? El problema es tremendamente complejo, sobre todo en su segundo aspecto. En esta sección nos planteamos una exploración básica de las variaciones morfológicas de *P. cetaceum*, y otras especies parcialmente estomacales de los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma*, con respecto a sus congéneres netamente intestinales. El objetivo era ver si los resultados eran congruentes con lo que podría predecirse para un hábitat de adversidad extrema. Con el mismo fin se examinó asimismo la única información disponible sobre una variable más directamente relacionada con la reproducción, el tamaño del huevo (acántor).

5B.2. MATERIALES Y METODOS

5B.2.1. Elección de especies de Polymorphidae. Criterio de decisión sobre las especies parcialmente estomacales en los géneros *Corynosoma* y *Polymorphus*.

Dentro de la familia Polymorphidae, se compararon sólo las especies de los géneros *Corynosoma* y *Polymorphus*. La elección de éste último se justifica por razones obvias. No obstante, dentro del mismo se escogió únicamente las especies del subgénero *Polymorphus*, dado que es el de nuestra especie (*Polymorphus* (P.)

cetaceum) (Schmidt y Dailey 1971), y que su morfología difiere considerablemente de la del subgénero restante, *Profilicollis* (véase, p.e., Yamaguti 1963, Petrochenko 1971). Se escogió asimismo el género *Corynosoma* porque una de las dos especies parcialmente estomacales pertenece a dicho género (véase más abajo), y por la vinculación original de *P. cetaceum* a dicho género. Como hemos visto (Cap. 4, Pto. 3.4.1.) existen razones de peso para creer que *P. cetaceum* está más emparentado con *Corynosoma* que con *Polymorphus*. De hecho, se hará más hincapié en las relaciones con este segundo género.

El listado básico de especies de ambos géneros se escogió de Amin (1985a), al que se añadieron especies descritas con posterioridad (véase Tabla 5B.1.). Se eliminaron también las que actualmente se han sinonimizado. Las descripciones y hábitats de las especies provienen fundamentalmente de Yamaguti (1963), Petrochenko (1971), McDonald (1988); se obtuvo información adicional de Margolis (1954), y Margolis y Dailey (1972). Otros muchos datos provienen de descripciones originales, o descripciones más detalladas (Tabla 5B.1.). Se excluyó toda especie cuya descripción se hubiera basado en un único espécimen, o especímenes inmaduros. Si cualquiera de ambas posibilidades se daba sólo en un sexo, la información del otro sí se utilizó. (La única excepción a esta regla la constituye *Polymorphus arctocephali*, en cuyas hembras no se encontraron huevos (Smales 1986). No obstante, es uno de los muy escasos acantocéfalos estomacales y se consideró importante incluirlo en los análisis).

Existen 4 especies de los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma* que se hayan citado parcialmente en el estómago. Además de *P. cetaceum*, su congénere más próximo, *P. arctocephali*, se encontró en el estómago e intestino delgado de *Arctocephalus pusillus* (Pinnipedia) (Smales 1986). No se dispone de información más cuantitativa, pero dada la extrema cercanía taxonómica a *P. cetaceum* y su la gran proximidad geográfica de ambas especies (véase Johnston y Best 1942, Smales 1986), se consideró tentativamente como especie de preferencias de hábitat similares,

y por tanto parcialmente estomacal. *Corynosoma hamanni* ha sido citada en numerosas ocasiones en el estómago, incluso bajo otras denominaciones específicas anteriores (Zdzitowiecki 1984b, véase también Hoberg 1986). Zdzitowiecki (1984b, 1986d, 1991) la consideró fundamentalmente como habitante del duodeno más anterior, pero como colonizador parcial de la región pilórica del estómago, en varias especies de focas antárticas (la región pilórica en focas es estructuralmente bastante similar a la de cetáceos, véase Lick (1991), y por tanto, la distribución de *C. hamanni* es razonablemente similar a la de *P. cetaceum*, aunque no tan anterior). Margolis y Arai (1989), y Lunneryd (1992) citaron a *Corynosoma strumosum* en el estómago de pinnípedos. *Corynosoma strumosum* se conoce desde antiguo (es la especie tipo del género) como un habitante típico de la región media del intestino (p.e., Helle y Valtonen 1980, 1981). La cita de Margolis y Arai (1989) en el estómago se encuentra en una recensión muy general de varias fuentes. En Lunneryd (1992) puede encontrarse información más precisa, que sugiere que los muy escasos individuos hallados en el estómago eran accidentales. En consecuencia, se consideró como especies de *Corynosoma* y *Polymorphus* de distribución anterior extrema, incluyendo en parte al estómago, a *P. cetaceum*, *P. arctocephali* y *C. hamanni* (por brevedad, se las denominará 'estomacales').

5B.2.2 Variables empleadas

5B.2.2.1 Variables morfométricas y merísticas

Se escogieron variables simples que pudieran relacionarse directamente con el eje de adversidad, sobre todo en lo concerniente a flujo y peristaltismo. Además, dichas variables son las que universalmente se encuentran en todas las descripciones, a pesar de que sean antiguas. Un problema previo fue que la mayoría de las descripciones proporcionaban rangos o valores únicos, pero no valores medios calculados sobre un número conocido de especímenes. Los criterios que se tomaron fueron: (i) escoger sólo la descripción más completa de cada especie (ii)

tomar como válidos los valores únicos (salvo que explícitamente se basaran en un único espécimen), (iii) usar la media del rango como valor típico de la medida. Se asumió que (ii) ofrece la misma información que (iii). Asimismo, se consideró que el error derivado de (iii) se distribuía aleatoriamente entre las diferentes especies. Los valores se calcularon por separado para machos y hembras, a menos que se indique lo contrario.

Las variables escogidas fueron las siguientes (véase Fig. 5B.1.):

- Longitud (L) y anchura máxima corporal (A). La longitud corporal se calculó como (longitud total) - (longitud probóscide). Puesto que los integrantes de ambos géneros son geoméricamente similares, se consideró como una primera aproximación a la porción del animal en contacto con el lumen. Por otra parte, la anchura máxima en todos los Polymorphidae se da característicamente en la región más anterior del tronco (fig 5B.1.).

- Ratio longitud/anchura (RATIO). Se escogió como una medida explícita del grado de estilización del animal. Tiene interés desde el punto de vista de la superficie expuesta.

- Longitud (LP) y anchura máxima (AP) de la probóscide. Las probóscides de las especies de *Polymorphus* (subgénero *Polymorphus*) y *Corynosoma* tienden a ser cilíndricas (Fig. 5B.1.), salvo escasas excepciones (P.e., *P. magnus*, *P. trochus*, véase Petrochenko 1971, McDonald 1988). El empleo de la longitud de la probóscide y su anchura informan complementariamente sobre el anclaje relacionado directa o indirectamente con la superficie que ofrece la probóscide (cuyo eje más informativo sería la longitud), y con su resistencia a la tracción (que depende de la sección, por lo que el eje más informativo debe ser la anchura).

- Armadura de la probóscide. En este apartado se incluyeron dos variables: (i) número total de ganchos en la probóscide (NG),

calculado como el producto del número de filas y el número de ganchos por fila. Esta medida es común para machos y hembras (ii) tamaño de los ganchos (TG). El mucron es la parte externa y visible del gancho (Fig. 5B.1.), y es la medida mayoritariamente ofrecida en las descripciones. Desgraciadamente, son muy escasos los estudios en los que se da una enumeración de medidas de mucron para cada fila. Normalmente se da un rango de valores máximos, o un único valor máximo para la especie. Salvo muy raras excepciones (quizá, *C. falcatum*, Van cleave (1953a,b)), el patrón de diferencias en tamaño de los ganchos es muy similar, y no cabe asumir que un único gancho, o fila, difiera exageradamente del resto (véanse numerosos ejemplos en Petrochenko 1971). Por tanto, se asumió que el tamaño máximo del mucron podría funcionar tentativamente como un índice de desarrollo relativo de los ganchos en ambos sexos. Esta medida es común para machos y hembras.

Además de la información de machos y hembras de las 3 especies estomacales, se obtuvo información morfométrica completa de 12 machos del género *Polymorphus* y 21 del género *Corynosoma*; y de 11 hembras de *Polymorphus* y 20 de *Corynosoma* (Tabla 5B.1.). El número actual de especies de *Polymorphus* se estimó en 29, y de *Corynosoma*, 41.

5B.2.2.3 Variables reproductivas

La única variable disponible en términos comparativos fue el tamaño del huevo. Este se midió asumiendo que su forma era un elipsoide regular (véase Petrochenko 1971), y calculando su volumen a partir de su diámetro mayor (D) y sus diámetros menores (d) (fórmula: $V = 3/4 \pi D d^2$). Se obtuvo información de 20 especies del género *Polymorphus*, y de 26 del género *Corynosoma* (Tabla 5B.1.).

5B.2.4. Métodos de comparación

Se efectuó de forma preliminar una comparación de todas las

variables anteriores entre las especies estomacales e intestinales, pero haciendo especial hincapié entre las especies estomacales y las especies del género *Corynosoma*. Esto se hizo porque se sospechaba que *P. cetaceum* y *P. arctocephali* eran morfométricamente más parecidos a *Corynosoma*, de modo que la inclusión de especies de *Polymorphus* podía extremar artificialmente las diferencias entre el grupo estomacal y el intestinal. En el caso del volumen del huevo, se establecieron tres grupos: *Polymorphus* intestinales, *Corynosoma* intestinales, y estomacales, y sus distribuciones de valores se compararon mediante un diagrama Box (Wilkinson 1990).

A priori, salvo la variable 'ratio', el resto de variables morfométricas se transformaron logarítmicamente y se sometieron a un ANOVA de una vía y un análisis discriminante. También se construyó una matriz de correlaciones entre variables, promediando las matrices de covarianza separadas para cada grupo, y entonces calculando la matriz de correlaciones (Norusis 1986). Todos estos análisis se efectuaron considerando dos casos: el conjunto de especies intestinales frente a las estomacales (caso 1), y utilizando sólo las especies intestinales del género *Corynosoma*, frente a las estomacales (caso 2). Debido al dimorfismo sexual en tamaño (Crompton 1985), los análisis se efectuaron para machos y hembras separadamente. En el discriminante, el test de Box mostró que, en las cuatro comparaciones, las varianzas del grupo estomacal y el intestinal eran homogéneas. Se asumió la multinormalidad (en el grupo de las intestinales, todas las variables eran normales, test de Lilliefords, $p > 0.05$, aunque esto no necesariamente garantiza la multinormalidad, Norusis 1986). Se aplicó un procedimiento por pasos basado en la minimización de la lambda de Wilks (véase Norusis 1986). El criterio de selección fue el de la minimización de la Lambda de Wilks (Norusis 1986). Como resultado final, sólo las variables que son útiles para la separación de los grupos son las que permanecen en el modelo, excluyéndose las que dan información redundante o no mejoran la separación (Norusis 1986, Bray y des Clers 1992).

5B.3. RESULTADOS

5B.3.1. Discriminación morfológica

Todos los descriptivos de las variables para cada grupo se encuentran en la tabla 5B.2. Como patrones preliminares interesantes, pueden destacarse los siguientes: (i) Las hembras de las especies intestinales mostraron mayor longitud media que sus machos, y correlativamente, mayor anchura. Sin embargo, las hembras de las estomacales fueron más cortas, pero más anchas, que sus machos; (ii) el tamaño de la probóscide y el número de ganchos fue mayor en las especies estomacales; (iii) los coeficientes de variación de todas las variables fueron menores en las especies estomacales.

Las correlaciones entre las variables morfométricas pueden verse en la tabla 5B.3. Como patrones generales válidos para los casos 1 y 2, tanto en machos como en hembras, cabe destacar: (i) NG no mostró correlaciones altas ($r > 0.6$, según el criterio de Bray y Des Clers 1992) con ninguna otra variable; (ii) L y A, LP y AP, se relacionaron intensa, y positivamente, en todos los casos. Lo mismo ocurrió entre A, y AP y LP; también en el caso de AP y TG.

En el caso de los machos, el análisis univariante 1 detectó diferencias significativas en LP ($F = 8,31$, $p = 0,007$) y A ($F = 5,46$, $p = 0,025$); el univariante 2, sólo en LP ($F = 5,92$, $p = 0,024$), aunque A rozó el nivel de significación ($F = 3,83$, $p = 0,06$). El análisis discriminante por pasos escogió la variable LP como la única que separaba ambos grupos, tanto en el caso 1 como en el 2. Como puede verse, la significación fue mayor en el caso de la comparación 1. El porcentaje global de casos bien clasificados fue de un 100% en el caso de las especies estomacales. Seis y 4 especies intestinales de las comparaciones 1 y 2, respectivamente, se clasificaron de forma incorrecta como estomacales. En conjunto, un 83,8% y un 83,3% de los casos se clasificaron correctamente. En términos absolutos, sólo 2

especies (del género *Corynosoma*) mostraron un valor de LP mayor al mínimo del de las especies estomacales (0,97 mm). En la Figura 5B.2a. se observa que las especies estomacales parecen seguir grosso modo el comportamiento general que podría predecirse para su longitud corporal (sobre todo, *P. cetaceum*). Sin embargo, cuando se incluyeron los datos de dos descripciones más de *P. cetaceum* en otros hospedadores para efectuar una prospección cualitativa (Fig. 5B.2a.), se apreció una tendencia algo más nítida de los estomacales a poseer probóscides comparativamente largas para su longitud corporal.

En el caso de las hembras, los análisis univariantes 1 y 2 sólo detectaron diferencias significativas en LP ($F= 7,18$, $p= 0,011$; $F=4,77$ $p=0,04$, respectivamente). El análisis por pasos escogió sólo la variable LP como discriminante en la comparación 1 (las correlaciones con las otras variables pueden verse en la Tabla 5B.3.). En la comparación 2, el análisis seleccionó a L y LP. Las correlaciones de las variables discriminantes con respecto a la variable canónica se encuentran en la Tabla 5B.4. Puede verse que AP (como cabría esperar), se relaciona positiva y moderadamente con la función canónica. Nótese también que L varía negativamente. Es decir, las especies estomacales tienden a ser más cortas y a tener probóscides más grandes. El porcentaje de casos bien clasificados en el grupo estomacal fue del 100% en las comparaciones 1 y 2; 6 y 3 especies intestinales fueron incorrectamente clasificadas como estomacales, respectivamente. En conjunto, un 82,4% y un 87% se clasificaron bien. En la Figura 5B.2b. se encuentra el gráfico de dispersión de la longitud de la probóscide frente a la longitud corporal, donde se muestra la separación neta de las especies estomacales frente al resto. Se exploró la posición de otra descripción de hembras de *P. cetaceum* (Johnston y Best 1942), y su separación del resto de intestinales es todavía más acusada (Fig. 5B.2b.).

En la exploración bruta de variables, se observó que la variable $RATIO (L/A)$ exhibía valores mínimos para las hembras de especies estomacales, como podría esperarse del patrón

cualitativo de variación entre L y A comentado más arriba (Tabla 5B.2.). De hecho, en términos absolutos, sólo una especie (*C. validum*) mostró una ratio dentro del rango de las estomacales (Figura 5B.3.). Las dos descripciones de *P. cetaceum* coincidieron en mostrar los valores extremos de RATIO. Por ello, se consideró interesante repetir los discriminantes 1 y 2 eliminando L y A, e introduciendo RATIO en su lugar. En el caso 1, el análisis escogió LP y RATIO. Pueden verse las correlaciones del resto de variables con la función discriminante canónica en la Tabla 5b.5. Los resultados indican que conforme aumenta la ratio, el tamaño de la probóscide, el número de ganchos y el tamaño de los ganchos disminuye. El 100 % de las especies estomacales se clasificaron bien, y sólo 3 de las 31 intestinales se incluyeron incorrectamente como estomacales. Hubo un 91,2% de clasificación correcta. En el caso 2, el análisis sólo seleccionó la variable RATIO. Ninguna variable covarió sustancialmente con ésta (Tabla 5B.5.). De nuevo, el 100% de las estomacales se clasificaron bien, y sólo hubo 2 intestinales mal clasificadas de las 20 restantes. El porcentaje global de clasificación correcta fue de un 91,3%.

5B.3.2. Dimorfismo sexual en tamaño

El conjunto de comparaciones anteriores permitió detectar un patrón interesante en las relaciones de tamaño y forma entre machos y hembras de los géneros *Corynosoma* y *Polymorphus*. Las hembras de las tres especies estomacales, y sólo dos intestinales más (*C. validum* y *C. pseudohamanni*) fueron más cortas que sus machos. Esto puede deducirse de los patrones comentados respecto a la Tabla 5B.2. Se exploraron adicionalmente 43 especies más de *Corynosoma* y *Polymorphus* intestinales (Tabla 5B.1.) y dicho patrón no se detectó (véase también la Figura 5B.4.). En la gran mayoría de casos (30), las hembras fueron más largas que sus machos; en 13, los dos sexos fueron considerados como iguales por el autor. Sólo en *P. cetaceum* y *P. arctocephali* el rango de longitudes de las hembras no se solapó con el de los machos (Fig. 5B.4.). Una observación importante es que en todos los casos de

hembras mayores que machos, el mayor tamaño estuvo asociado con una mayor anchura. Contrariamente a lo esperable, las hembras cortas de las especies estomacales exhibieron también una anchura superior a la de sus machos (véase también Tabla 5B.2.).

5B3.3. Tamaño de los huevos.

En la fig. 5B.5 aparece la distribución de valores del volumen de huevo en las especies intestinales de *Corynosoma* y *Polymorphus*, así como en las estomacales. *Corynosoma hamanni* y *P. cetaceum* (recordemos que las hembras de *P. arctocephali* no tenían huevos, Smales 1986) mostraron valores máximos en el volumen del huevo, y su distribución no se solapó con la de los dos grupos restantes. Sólo una especie intestinal de *Corynosoma*, *C. enhydri* (la mayor de las especies conocidas de los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma*, Neiland 1962), mostró un valor extremo dentro de su grupo, y situándose en el rango del grupo de los estomacales.

5B.4. DISCUSION

5B.4.1. Advertencias generales

Como ya se advirtió en la Introducción, el presente análisis es exploratorio, y se ha utilizado únicamente para poner de manifiesto patrones de diferencias muy obvios, con una 'promesa de éxito' futura. Un análisis de la forma en profundidad requeriría caracterizar perfectamente las variables ambientales de interés, y penetrar en las sutilezas de la interacción entre las complejas fuerzas mecánicas que operan en el tracto digestivo, y el comportamiento mecánico y fisiológico de los organismos. Nada de esto se ha hecho nunca en el caso de los acantocéfalos. En conclusión, al presente análisis debe

concedérse sólo un valor heurístico, que pueda servir de base para investigaciones futuras.

Asímismo, el análisis parte de la premisa de que el conjunto de valores de adversidad de la región del intestino podría generar diferencias netas entre las especies "estomacales" y el resto. Pero nótese que algunos de estos factores pueden actuar de forma similar en otras partes del intestino. P.e., es posible que el grado de abrasión y privación nutricional tienda a ser similar en el estómago y en el intestino grueso, donde algunos Polymorphidae, como *Corynosoma semerme*, o *C. hanna*, viven. Es muy probable que exista una gran variabilidad morfológica, por razones de hábitat, dentro de ese grupo heterogéneo de especies que hemos clasificado como 'intestinales' (véase CV en la Tabla 5b.2.). Además, cabe suponer diferencias graduales en los parámetros que definen los hábitats (Crompton 1973, Mettrick y Podesta 1974), que quizá se reflejan en variaciones no excesivamente nítidas entre las especies. Otra fuente de heterogeneidad es el tipo de hospedador parasitado por cada especie. Las especies incluidas del género *Polymorphus* parasitan aves; las de *Corynosoma*, pinnípedos, cetáceos, aves y la nutria marina. Cada grupo de hospedadores puede exhibir diferentes valores en los parámetros ambientales, con sus propias repercusiones. No cabe esperar que este factor haya sesgado los resultados de la comparación, porque las especies estomacales se reparten entre pinnípedos y cetáceos. En definitiva, creemos que las conclusiones que muestren diferencias coherentes pueden sustentarse circunstancialmente; las que no, dejarían la evaluación en suspenso.

Por último, debemos enfatizar que cualquier resultado debe interpretarse únicamente en términos de congruencia. Por congruencia entendemos la adecuación, al menos parcial, de lo observado frente a lo que sería esperable. No debe colegirse que las diferencias estén necesariamente causadas por las variaciones en adversidad; sólo podemos decir que son congruentes. Aunque así fuera, sería bastante improbable distinguir entre los posibles

resultados adaptativos del cambio, y lo que podrían ser epifenómenos secundarios provechosamente usados (exaptaciones) (véase Gould y Lewontin 1981). Los cambios morfológicos operan en el organismo como un todo, de manera que en cualquier relación entre variables pueden hallarse tanto causas como efectos (Peters 1989). Desde esta filosofía, la interpretación en nuestro caso es necesariamente parcial, porque no atiende a otros procesos poco accesibles (p.e., una variación potencial de la forma para modificar la razón superficie/volumen en hábitats con diferentes grados de privación de nutrientes).

5B.4.2. Variaciones morfológicas y dimorfismo sexual invertido del tamaño

En el caso de los machos, los resultados son ambiguos. La mayor longitud de la probóscide en los estomacales puede ser un mero efecto de su mayor tamaño general, al menos atendiendo a los casos empleados en el análisis discriminante. Cuando se incluyen algunas descripciones más de *P. cetaceum* en la Fig. 5B.2a., parece existir una tendencia a un aumento comparativo de la longitud de la probóscide frente a la longitud corporal, y esto podría ser congruente con una adecuación a un hábitat más energético. Sin embargo, faltan evidencias cuantitativas que lo confirmen. El problema podría abordarse estimando la superficie real (y la forma contra el flujo) de cada especie, pero éste no es un problema sencillo. Como puede entreverse en la Fig. 5B.4., hay variaciones sustanciales de forma de especie a especie, que impiden utilizar una medida unidimensional como estimación bidimensional (véase Thompson 1980).

Los resultados morfométricos brutos, y los análisis discriminantes en las hembras, por el contrario, parecen apuntar hacia una variación sustancial de forma entre especies intestinales y estomacales que no es fácilmente explicable como un efecto alométrico simple. Esta diferencia conecta con lo que hemos denominado dimorfismo sexual invertido del tamaño. La diferencia es congruente con argumentos biomecánicos y con la

evidencia disponible sobre la ecología general de los acantocéfalos.

Las hembras de las especies 'estomacales' han acortado su eje longitudinal sin disminuir aparentemente su anchura máxima (véase Tabla 5B.2., Fig 5B.4.) (nótese que hay muchas especies intestinales de longitud menor, con una disminución correlativa de la anchura, según lo dicho en el Pto. 5B.3.2.). El acortamiento longitudinal es congruente con la eliminación de un eje preferente, que resulta ventajoso cuando la dirección de flujo es poco predecible (Vogel 1988). Por otra parte, se pueden exponer menos a la zona más energética de una corriente (Nachtigall 1983, Vogel 1988). La región paramucosa, como zona cercana a la pared de cualquier conducto, está sometida a una menor velocidad de flujo, que mayor hacia el centro del conducto. La estrategia de una asociación íntima con el sustrato es utilizada por muchos organismos expuestos a corrientes intensas (Margalef 1974). La conservación de una gran anchura en estas hembras resulta también fácilmente explicable. Como ya se señaló, la anchura máxima en los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma* aparece en la zona más anterior del cuerpo, originando una estructura discoidal cuando el animal está fijado (véase Fig. 5B.1.). Todos los miembros de dichos géneros poseen espinas en el disco. Lógicamente, este es un dispositivo complementario muy importante de fijación (Petrochenko 1971). Por otra parte, no está claro que el aumento de esfericidad producido por el acortamiento longitudinal tenga ventajas sobre una reducción en la fricción, puesto que debería estimarse si la superficie ha disminuido comparativamente frente a las especies intestinales. El acortamiento puede dar una ventaja relativa a poseer una probóscide larga (variable seleccionada en los análisis discriminantes 1 y 2).

El acortamiento longitudinal parece estar en la base del dimorfismo invertido en tamaño. Literalmente, es como si una hembra originalmente mayor que un macho (como en la mayoría de especies) se le hubiese cercenado la región posterior del cuerpo.

Parshad y Crompton (1981) y Crompton (1985), señalaron que la situación general es que el macho sea menor que la hembra. De hecho, estos autores citaron sólo dos casos de inversión (uno de ellos *C. hamanni*, *sensu lato*, véase Zdzitowiecki 1984b) sin dar una explicación aparente. Schmidt y Dailey (1971) señalaron que las hembras de *P. cetaceum* eran más cortas que sus machos, "...pero es debido a la invaginación de la parte posterior del animal, con la formación de un vestíbulo genital, como es común en la familia Polymorphidae". Se trata de una explicación basada en causas próximas, en la que no se expresa con claridad si las hembras son más cortas porque forman un vestíbulo genital, o si son más cortas porque el extremo posterior se invagina (sin causa funcional explícitamente mencionada), y además se forma un vestíbulo genital. Cualquiera de los dos argumentos parece claramente insuficiente para explicar el 'dimorfismo invertido'. Por una parte, existen otras especies de *Corynosoma* y *Polymorphus* con dimorfismo normal cuyas hembras presentan vestíbulo genital (véase p.e., Zdzitowiecki 1991, Oetinger y Buckner 1993). Además, la formación del vestíbulo genital implica, como mucho, retracciones de unos 0,3 mm (Oetinger y Buckner 1993).

¿Por qué deberían ser las hembras las que sufren el acortamiento longitudinal con respecto a sus machos? Desde un punto de vista construccional, ignoramos las razones por las que los machos, teóricamente, no puedan acortarse (de hecho, el planteamiento causal se basa en un acortamiento relativo de las hembras, cuando podría teóricamente hablarse de un alargamiento relativo del macho. Con todo, esta alternativa no parece sustentarse de acuerdo con los datos). La anatomía de los machos es considerablemente más compleja, incluyendo la posesión de dos testículos y 6 glándulas cementantes bastante voluminosos (véase Fig 5B.4.). Las hembras, por el contrario, funcionan literalmente como un "saco de huevos", que, en teoría, podría tener menores impedimentos para cambios de forma (véase, p.e., Parshad y Crompton 1981). (en *P. cetaceum*, los acantores pueden encontrarse distribuidos por todo el volumen corporal, incluyendo los extremos del disco de fijación, obs. pers.). Desde un punto de

vista funcional sí puede haber al menos una razón importante que explique la diferencia. De acuerdo con Petrochenko (1971), las hembras deben estar adaptadas a una fijación más firme y segura debido al papel de la hembra en la protección y supervivencia de la progenie. El papel de los machos es simplemente el de fecundar, por lo que son mucho más efímeros (véase Crompton 1985 y el capítulo 5A). Una explicación convencional de este fenómeno es que resulta ventajoso para ambos sexos la desaparición temprana de los machos, que dejarían mayor cantidad de recursos para las hembras fecundadas por ellos (Crompton 1985). El proceso de maduración de los acántores dentro de la hembra conlleva una inversión importante. Infestaciones en numerosas especies de *Polymorphus* y *Corynosoma* (véase p.e., Denny 1969, Podesta y Holmes 1970, Valtonen y Helle 1982) permiten establecer que (i) los machos parecen desarrollarse algo más rápidamente que las hembras, (ii) las cópulas tienen lugar muy tempranamente, y (iii) las hembras viven de 2 a 4 veces más que los machos. Es decir, la menor longevidad de los machos les permite librarse de mucha de la presión a que se ven sometidas las hembras, que deben permanecer mucho más tiempo en una región de intenso flujo y peristaltismo. Quizá esto tenga relación con la discriminación menos neta entre machos de especies 'estomacales' e intestinales.

Dos especies intestinales, *C. pseudohamanni*, y, especialmente, *C. validum*, coinciden en mostrar dimorfismo invertido; la segunda muestra ratios longitud/anchura similares a las de las especies estomacales. *Corynosoma pseudohamanni* es una especie gemela de *C. hamanni* que habita principalmente en el íleo de pinnípedos (Zdzitowiecki 1984b). Por otra parte, no se posee información precisa sobre la localización de *C. validum* dentro del intestino (Lyster 1940 (citada en el trabajo como *C. strumosum*, Margolis y Arai 1989); Van Cleave 1953a,b, Margolis 1954, Margolis y Dailey 1972, Margolis y Arai 1989)). Trataremos de evitar la tentación de aplicar el programa adaptacionista, arguyendo sobre la falta de información a la hora de explicar anomalías aparentes (Gould y Lewontin 1981). Puede ser un buen

interrogante para el futuro.

Es importante hacer un último comentario general sobre la relación entre condiciones del hábitat y las constricciones en la variación morfológica (véase Seilacher 1970, Southwood 1988, Begon y col. 1990). La gran potencialidad de variación estructural y ecológica en los cestodos, p.e., (Kennedy 1983) hace que diferentes especies que viven en la zona más anterior del intestino exhiban un amplia gama de modificaciones morfológicas específicas, incluyendo algunas realmente sorprendentes (véase, p.e., Stock y Holmes 1981). El reto, en el caso de los acantocéfalos, es descubrir variaciones sutiles a partir de su gran uniformidad estructural (y ecológica, Kennedy 1993). Debe existir una gama muy limitada de variaciones simples de la forma y el tamaño sobre el *bauplan*, y éste debería ser el punto de partida de análisis futuros más profundos.

5B.4.3. Tamaño del huevo

Una de las predicciones fundamentales de la "plantilla" del hábitat de Southwood (1988) es que la variación de la perturbación y la adversidad incide sobre el tamaño de la descendencia. Los tamaños absolutos de los huevos de *P. cetaceum* y *C. hamanni* se cuentan entre los más grandes de todo el filo (al menos, tras el exámen del compendio de Yamaguti (1963)). En relación con su tamaño corporal, la hembra de *P. cetaceum* probablemente constituye un extremo. De todos modos, hay que tener en cuenta que los acántores de las especies de *Corynosoma* (no tanto el género *Polymorphus*, véase Yamaguti 1963), son de gran tamaño entre los acantocéfalos. Pero, de nuevo, dentro de estos géneros, los acantocéfalos estomacales demuestran ser un extremo. Un volumen mayor del huevo puede indicar una mayor inversión nutritiva, o la existencia de cubiertas más gruesas (véase Parshad y Crompton 1981). Cualquiera de ambas posibilidades dotaría de una mayor resistencia y durabilidad al acántor. Kennedy (1985b) sugirió que la supervivencia del huevo y su infectividad son procesos edad-dependientes, que dependen

de las reservas de aquél (la dispersión en el tiempo es un factor fundamental para el éxito de futuras transmisiones, Kennedy 1976). Por otra parte, una cubierta más gruesa proporcionaría más protección frente a factores ambientales extremos (Parshad y Crompton 1981), con lo que la viabilidad de huevo se incrementaría. Por qué y cómo esto se relaciona con la vida en un hábitat dentro del hospedador de adversidad extrema (si es que tiene una relación explícita) no está claro, puesto que el huevo es liberado al medio marino. Una idea interesante para el futuro sería la de investigar los costos relativos de las especies de *Corynosoma* y *Polymorphus* que habitan en diferentes hábitats dentro del tracto digestivo, y si dichos costos podrían originar variaciones en el modo en que cada especie plantea su inversión reproductiva.

5B.4.4. Consideraciones finales

El análisis ofrecido es preliminar, y, de seguro, los mecanismos son mucho más polifacéticos que los aquí ofrecidos (y por tanto, las sugerencias expresadas están especialmente sujetas a críticas y reinterpretaciones). La discriminación de los efectos alométricos (muchas veces de origen filogenético), frente a los supuestamente relacionados con adecuaciones hacia hábitats concretos, es una tarea ardua (Begon y col. 1990). La impresión general que ofrece la comparación del caso 1 frente al 2 es que el 1 es probablemente espúreo (es decir, *Polymorphus cetaceum* y *Polymorphus arctocephali* son en realidad *Corynosoma*).

Probablemente, el aspecto general más importante que sugiere esta exploración es el de la importancia de la escala (Levin 1992) a la hora de estudiar las estrategias vitales de los helmintos. Es cierto que, a gran escala, los ciclos vitales se ven ampliamente conformados por causas ajenas a los factores de adversidad (y perturbación) que operan dentro del hospedador. Sin embargo, las sutiles diferencias entre hábitats dentro del mismo, probablemente condicionan sutiles diferencias dentro de una misma estrategia general (p.e., todos los *Corynosoma* y *Polymorphus*

siguen una estrategia r, pero unos quizá más que otros). Es decir, a una escala menor, los procesos que aquí se han tratado son importantes, y han sido en general poco contemplados. Cómo se traduce una variación de tamaño y forma (y probablemente, otros muchos rasgos fenotípicos), en diferencias de inversión energética y tipos de costos, es el desafío de futuros trabajos.

5C. UNA NOTA SOBRE LA BIOGEOGRAFIA DE LOS POLYMORPHIDAE
PARCIALMENTE ESTOMACALES Y EL ORIGEN DEL DEPLAZAMIENTO HACIA EL
ESTOMAGO

En el Cap. 3, Pto. 3.4.1. se han manifestado dudas razonables sobre la pertenencia de *P. cetaceum* y *P. arctocephali* al género *Polymorphus*, puesto que el único criterio de separación entre los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma* (la presencia o no de espinas genitales), no parece ser un criterio fidedigno. Por otra parte, ambas especies tienen mayor semejanza con las especies del género *Corynosoma*. En este apartado se presentará alguna evidencia de que las tres especies que han colonizado el estómago podrían estar históricamente relacionadas. Hemos distinguido cuatro líneas de argumentación que permiten sustentar dicha hipótesis, que desarrollaremos a continuación.

5C.1. Similitud morfológica entre las especies

De las conclusiones obtenidas en el apartado 5B puede colegirse que ciertos rasgos morfológicos de similitud entre las tres especies estomacales (dimorfismo sexual invertido, forma globular de las hembras, grandes probóscides, etc.) podrían relacionarse (o no) con efectos del tamaño o como producto de convergencia. (Esto plantearía la necesidad de reconsiderar algunos de los criterios diagnósticos actuales para la separación de especies de acantocéfalos). Sin embargo, también se han reconocido grandes similitudes entre estas especies con respecto a la oncotaxia de la probóscide, un carácter de máximo valor diagnóstico en la identificación de los acantocéfalos (Petrochenko 1971, George-Nascimento y Marín 1992). La disposición de los ganchos no es un rasgo fácilmente atribuible a convergencia. Nótese además que dicha variable no correlacionaba apreciablemente con ninguna de las restantes utilizadas en el capítulo 5B. En su descripción original como *Corynosoma*, *Polymorphus cetaceum* se consideró muy próximo a *C. antarcticum* (= *C. hamanni* sensu Zdzitowiecki 1984b), sobre todo por la oncotaxia de la probóscide (Johnston y Best 1942). Por su parte, *P. arctocephali* se ha considerado la especie morfológica y taxonómicamente más cercana a *P. cetaceum* (Smales 1986).

5C.2. Distribución geográfica

En la Figura 5C.1 aparecen la distribución geográfica de las tres especies estomacales. La distribución conocida de *C. hamanni* se restringe a ciertas regiones antárticas y subantárticas, particularmente a la Península Antártica y archipiélagos adyacentes, así como la Tierra de Adelia y la Tierra del Rey Jorge V (Zdzitowiecki 1991). Por su parte, *P. cetaceum* se ha encontrado en la costa sur australiana (Johnston y Best 1942), así como en la región meridional de las costas orientales y occidentales de Sudamérica (Torres y col. 1992, Aznar y col. 1994). El límite septentrional en la costa occidental lo constituye la costa uruguaya (véase Brownell 1981). La especie no fue hallada ni en las franciscanas de aguas brasileñas (Santos y col. en prensa), ni en las marsopas espinosas analizadas en la costa peruana, pero sí en las marsopas de la costa argentina (Corcuera y col. en prensa). Por último, *P. arctocephali* se ha citado únicamente en localidades australianas muy próximas a las de *P. cetaceum* (Smales 1986). El patrón biogeográfico global sugiere la posibilidad de una interrelación histórica entre dichas especies. Esto se argumentará con mayor profundidad en el siguiente punto.

5C.3. Potencialidad colonizadora del género *Corynosoma* y similitud ecológica de los hospedadores

Como ya se señaló, las colonizaciones de mamíferos por parte del género *Polymorphus* son excepcionales (sólo una especie además de las supuestas *P. cetaceum* y *P. arctocephali*, véase Cap. 3, Pto. 3.4.1.). Sin embargo, el género *Corynosoma* tiene un alto potencial de captura de hospedador. La distribución bipolar de *Corynosoma* en pinnípedos sugiere una historia prolongada de interacción con estos mamíferos (Hoberg y Adams 1992), que les convierte en sus hospedadores principales. Especies del género *Corynosoma* (asumiendo que todas pertenezcan genuinamente a dicho género) han colonizado secundariamente un gran número de otros

hospedadores, especiando aparentemente en el proceso (véase Brooks 1979, Hoberg 1992, sobre la relación entre captura de hospedador y especiación): cetáceos (p.e., *C. septentrionalis* en la ballena gris, *Eschrichtius gibbosus* (Treshtchev 1966)), la nutria marina, (*C. enhydri*=*C. macrosomum* (Neiland 1962)), roedores costeros (p.e., *C. stanleyi* en la rata de agua australiana, *Hydromis chrysogaster* (Smales 1986) y aves marinas (p.e., *C. shakletoni* y *C. clavatum*, en pingüinos y cormoranes, respectivamente, Zdzitowiecki 1985, 1991). Las mismas especies propias de pinnípedos pueden incluso madurar en carnívoros fisípedos, si se da la coincidencia ecológica necesaria (p.e., *C. strumosum* en la nutria común, *Lutra lutra*, en zonas costeras, Jefferies y col. 1990). Es de esperar que en el futuro parte de todas estas especies sean sinonimizadas (Dailey 1975), puesto que el efecto del hospedador, o ciertos factores abióticos clinales (p.e., Amin 1985b) pueden alterar sustancialmente la morfología de los acantocéfalos (véase, p.e., George-Nascimento y Marín 1992). No obstante, esto no contradice el carácter eurixénico del género ni su alto potencial de colonización.

Polymorphus cetaceum se ha citado exclusivamente en cetáceos (Johnston y Best 1942, Brownell 1981, Torres y col. 1992, Corcuera y col. en prensa); su pariente más próximo, *P. arctocephali*, en otáridos (Smales 1986); *C. hamanni* en varias especies de fócidos (Zdzitowiecki 1984b). Todos los hospedadores poseen dietas al menos parcialmente ictiófagas (Desportes 1985 (en otras áreas geográficas), Brownell 1989, Torres y col. 1992, Corcuera y col. en prensa; King 1983). El carácter costero y la alimentación demersal es también un rasgo compartido por varios hospedadores. Las faunas de parásitos geográficamente delimitadas y que aparecen en hospedadores ecológicamente similares sugieren asociaciones evolutivas atribuibles a la colonización (Hoberg y Adams 1992). El requisito principal, además de la capacidad de captura de hospedador, es la capacidad de dispersión del parásito. En este sentido, de acuerdo con Van Cleave (1953b), existen en general pocas barreras para la extensión de *Corynosoma* en ecosistemas marinos. Ello se debe a que (i) algunos de sus

hospedadores tienen alta capacidad de dispersión, (ii) muchas especies de artrópodos y peces que son presa de aves y mamíferos marinos pueden usarse como hospedadores intermediarios o paraténicos por parte de *Corynosoma* spp. *C. hamanni* es una de las especies más frecuentemente halladas (como inmaduros) en aves marinas de los archipiélagos subantárticos (Zdzitowiecki 1985, Hoberg 1986). Además, la distribución de pinnípedos es bastante continua entre especies antárticas, subantárticas, y del extremo sur de Australia y Sudamérica (King 1983). Más aún, existen conexiones migratorias con cierta regularidad en especies clave, como la foca leopardo (*Hydrurga leptonyx*), que es el hospedador principal de *C. hamanni* (Zdzitowiecki 1984a, 1986b, 1991). Dicha especie arriba frecuentemente a las costas meridionales de Australia, Sudamérica y África (Kooyman 1981, King 1983). Nótese la importancia de este proceso para la extensión de los parásitos. P.e., *Contracecum ogmorhyni* parece ser un anisákido típico de otáridos, principalmente del Hemisferio Sur. Sin embargo, Fagerholm y Gibson (1987) relacionaron la presencia de esta especie, precisamente en la foca leopardo (el hospedador tipo), con la capacidad de dispersión y contacto de este pinnípedo, merced a sus vagabundeos hacia las costas continentales norteadas.

5C.4. Inercia filogenética y colonización de un hábitat hostil

Como ya se ha señalado repetidamente, todas las especies de *Polymorphus* y *Corynosoma* son intestinales, salvo las ya reseñadas. Ya se comentó que había cierta similitud en la distribución dentro del hospedador de *P. cetaceum* y *C. hamanni* (Cap. 5B, Pto.5B.2.1.). Si la mayoría de especies son entidades resistentes al cambio (Gould 1982), el problema en nuestro caso estribaría en explicar cuál es la probabilidad de que diferentes coyunturas ecológicas conlleven a una misma selección extrema de hábitat en tres especies diferentes. En un artículo reciente, Masters y Rayner (1993) criticaron severamente la idea de que la simple presencia de nichos libres pudiera ser considerada como una fuerza evolutiva en algún sentido. Dichos autores

argumentaron que en la circunstancia de un cambio ambiental (léase, captura de un nuevo hospedador), los organismos buscarán condiciones similares a las que habitaban previamente (Cislo y Caira 1993). Todavía persiste el mito de que la presencia de nichos vacíos o zonas adaptativas vacantes es suficientes para producir que los miembros de una población abandonen el habitat específico y se enfrenten a los inexplorados valles del paisaje adaptativo. En otras palabras, aunque posible, resulta mucho menos parsimonioso acudir a más de un suceso para explicar la colonización parcial del estómago en tres especies, máxime si sus 48 congéneres restantes (asumiendo que *P. cetaceum* y *P. arctocephali* pertenecen al género *Corynosoma*) son típicamente intestinales. En conclusión, nuestra sugerencia es que el proceso quizá ha ocurrido sólo una vez, extendiéndose por colonización. Cómo y por qué sucedió es una cuestión enigmática, que merece particular atención en el futuro. Debería prestarse particular atención la coaparición de múltiples congéneres de *Corynosoma* en focas antárticas (Zdzitowiecki 1984b, 1986d), y a las altas prevalencias e intensidades masivas de algunas especies, que se dan en los hospedadores intermediarios y definitivos (Zdzitowiecki 1984b, 1986d; Lauckner 1985; Zdzitowiecki y White 1992). Nótese que estos rasgos son muy favorables para la aparición de competencia y diversificación de nichos (véase Schad 1962, Dunson y Travis 1991, Kennedy y Bush 1992).

6. EL ESTOMAGO QUIMICO COMO HABITAT PRINCIPAL DE *Anisakis simplex*
EN *P. blainvillei*: UN EXPERIMENTO NATURAL

6.1. INTRODUCCION

Como se comentó en el Cap.3, Pto. 3.3.1., *Anisakis simplex* es una especie cosmopolita, que parasita a un gran número de especies de cetáceos (véase, p.e., Lick 1991, Raga 1994). Como la mayoría de representantes de la familia Anisakidae cuyos adultos parasitan mamíferos marinos, las infrapoblaciones de *A. simplex* se restringen mayoritariamente al estómago de sus hospedadores definitivos (Smith y Wootten 1978). Más concretamente, Young y Love (1969) hipotetizaron que las larvas recién ingeridas se activarían y establecerían en la primera región del tracto donde hubiese alimento macerado. Esta región corresponde al estómago mecánico (Smith y Wootten 1978). Allí normalmente se encuentran las mayores concentraciones de larvas y adultos, en diversas especies hospedadoras (Oshima 1972, Smith 1989). Sin embargo, Smith (1989) señaló que también se han registrado cantidades variables de *A. simplex* en las cámaras estomacales posteriores de algunas especies de cetáceos. En ese sentido, dicho autor sugirió que, aunque los cetáceos constituyen aparentemente un grupo homogéneo, la relación entre cada especie hospedadora y *A. simplex* debería evaluarse separadamente. En el fondo, esta advertencia plantea cuál es la relación entre la selección de hábitat de *A. simplex* y su estructura y dinámica infrapoblacional. Que sepamos, ningún trabajo ha planteado directamente dicha cuestión.

Existen cinco especies de cetáceos que no poseen estómago mecánico (Yamasaki y col. 1974); entre ellas, como hemos visto, *P. blainvillei*. Esta variación anatómica de *P. blainvillei* constituye un 'experimento natural' a la hora de investigar algunos aspectos de la selección de hábitat y la estructura infrapoblacional de *A. simplex*, en el sentido de Smith (1989). En las restantes especies hospedadoras sin estómago mecánico, no hay datos más allá del registro de este nematodo (p.e., *Hyperoodon ampullatus*, véanse referencias en Raga 1994). Más en general, y al contrario de lo que ocurre en los Anisakidae de

pinnípedos (Stobo y col. 1990, Bratney y Ni 1992, Bratney y Stenson 1993), la estructura y dinámica infrapoblacional de *Anisakis* spp. en cualquiera de sus hospedadores definitivos principales se conoce muy poco. Se dispone de algunos datos sobre proporción de larvas y adultos en marsopa común (*Phocoena phocoena*) (Smith 1989). No obstante, actualmente se está realizando un estudio más exhaustivo sobre este mismo hospedador, que ya ha proporcionado algunos datos valiosos (Herrerías y col. en prensa). En este capítulo nos planteamos comparar de la selección de hábitat y la estructura infrapoblacional de *A. simplex* en la marsopa y en la franciscana, con objeto de establecer si la falta de estómago mecánico en *P. blainvillei* podría determinar diferencias sustanciales en las poblaciones de *A. simplex* entre ambos hospedadores. Esta información puede contrastarse a su vez con los datos que se han obtenido en diversas especies de focas (Bratney y Ni, 1992, Bratney y Stenson 1993).

6.2. MATERIALES Y METODOS

Los datos sobre la selección de hábitat y cantidades de larvas y adultos en la marsopa provienen de Herrerías y col. (en prensa). Dichos autores tuvieron la amabilidad de prestarnos los datos brutos utilizados para la confección del citado trabajo, a fin de usarlos de forma más apropiada para esta comparación. Las marsopas provienen de las costas de Dinamarca, y fueron recolectadas durante 1988 (25 individuos) y 1989 (23 individuos). En el caso de *P. blainvillei*, las dos cámaras estomacales (EQ y EP) y la ampolla duodenal (AD) se analizaron separadamente. Algunos nematodos (presumiblemente *A. simplex*) aparecieron con cierta frecuencia en el intestino *sensu stricto*, pero mezclados con las heces, y bastante deteriorados. Dichos individuos se excluyeron en el estudio poblacional por considerarse senescentes. Se contaron los individuos de EQ EP y AD, y se determinó su estado de desarrollo. El sexo sólo se diferenció en los adultos, puesto que es el único estado donde puede reconocerse con claridad cuando se utilizan métodos

convencionales de microscopía óptica (Stobo y col. 1990). Juzgamos suficiente dicha técnica desde un punto de vista comparativo (véase Herreras y col. en prensa). En conjunto, se establecieron 6 categorías de clasificación: Larva 3 (L3), larva 4 (L4), macho adulto inmaduro (MI), macho adulto maduro (MD), hembra adulta inmadura (HI) y hembra adulta madura (HM). Los criterios de clasificación se encuentran en la Tabla 6.1.

Dado que nuestro interés era el de comparar proporciones en los estados de maduración, por mor de la claridad, las cantidades de cada estado en cada infrapoblación se transformaron en porcentajes respecto al total de cada infrapoblación. Por otra parte, para el cálculo de los porcentajes medios de cada estado sólo se utilizó la información de los hospedadores infestados, puesto que nuestro principal interés era el de comparar la estructura infrapoblacional, y no tanto la dinámica de transmisión en cada especie hospedadora (aunque se hará alguna referencia a ella). Por último, las marsopas habían sido recolectadas a lo largo de todo el año, por lo que también se calcularon los porcentajes anteriores sólo para aquellas marsopas del trimestre primaveral (14 en 1988 y 7 en 1989), que coincide con el de las capturas de franciscanas. De este modo se podía ejercer un mayor control sobre los efectos estacionales sobre la dinámica de la población.

6.3. RESULTADOS Y DISCUSION

Anisakis simplex apareció en *P. blainvillei* con una prevalencia relativamente alta (67.4 %), pero su abundancia e intensidad medias fueron muy bajas (abundancia media: 2,37(2.33); intensidad media: 3,52(4,05), rango= (1-20), mediana= 2). Sólo un total de 109 vermes aparecieron en las 46 franciscanas analizadas, de los cuales 11 no pudieron adscribirse fiablemente a un estado de desarrollo concreto. El 91.7 % de la metapoblación apareció en EQ. Sólo 6 individuos se encontraron en EP y 3 en AD.

En la Tabla 6.2. se encuentran los valores de prevalencia,

abundancia, intensidad y porcentaje global de cada una de las categorías de desarrollo/sexo. Puede verse que la cantidad global de adultos fue sólo algo menor que la de larvas. Además, un porcentaje mayoritario de las hembras eran maduras (68.4 %). Estos resultados difieren claramente de lo que se ha observado en 6 especies de focas donde se ha registrado *A. simplex* (Bratney y Ni 1992, Bratney y Stenson 1993). En estos casos, *A. simplex* apareció con prevalencias generalmente más bajas, pero su abundancia es comparable a la observada en *P. blainvillei*, o incluso mayor. Sin embargo, Bratney y Stenson (1993) observaron una escasa o inexistente proporción de nematodos adultos, concluyendo que era un indicativo de que dichas focas eran hospedadores inadecuados, o a lo sumo, secundarios, para *A. simplex*.

En la marsopa, *Anisakis simplex* mostró una intensidad mucho mayor que la franciscana, tanto en el conjunto total de animales (111 (193)) como en los meses primaverales (206 (243)). La gran mayoría de individuos se encontraron en el estómago mecánico (M.V.Herrerías, com. pers.). Los porcentajes medios de cada estado de maduración en cada infrapoblación, tanto en el total anual de marsopas, como en la fracción primaveral, fueron muy similares a los obtenidos en *P. blainvillei* (Tabla 6.3.). A nivel de metapoblación, este patrón se mantuvo a grandes rasgos, si bien la proporción de larvas varió apreciablemente (Tabla 6.3.). La cantidad relativa de adultos maduros, un índice importante de la idoneidad de cada hábitat (estómago mecánico vs estómago químico) sugiere que no hay diferencias sustanciales entre ambos hábitats en las dos especies hospedadoras.

Estos resultados no implican que la dinámica poblacional, y la idoneidad de ambos hábitats sean idénticas, sólo que la presencia o ausencia de estómago mecánico no es determinante para que los individuos de *A. simplex* se desarrollen adecuadamente. A este respecto, podría plantearse por qué las intensidades de *A. simplex* en la franciscana son tan bajas. Probablemente, esto tiene poco que ver con diferencias anatómicas; más bien podría

relacionarse con los condicionantes de la transmisión. En áreas geográficas muy dispares se ha puesto de manifiesto el carácter fundamentalmente pelágico de *A. simplex* (Oshima 1972, Cannon 1977, Rohde 1982, Moser 1991). Kagei (1969) matizó más esta observación, sugiriendo que sólo los peces de aguas costeras que no realizan una migración pelágica tendrían baja probabilidad de verse infestados por *A. simplex*. (Los peces actúan como hospedadores intermediarios y/o paraténicos de *A. simplex*, Oshima 1972, Smith y Wootten 1978). Durante la primavera, la franciscana se alimenta en gran medida de peces demersales y bentónicos en áreas muy costeras (Pinedo 1982, Pérez-Macri 1987, Brownell 1981, 1989), mayoritariamente no migradores. Por contra, en Dinamarca, se sabe al menos que hay una proporción importante (en torno al 40%) de peces pelágicos en la dieta de la marsopa (Aarefjord 1993). Un dato interesante adicional es que en 8 marsopas espinosas (*Phocoena spinnipinis*) capturadas en Necochea-Claromecó durante el mismo periodo que las franciscanas (véase Corcuera y col. 1994), la abundancia de *A. simplex* también fue ínfima (una media de 2,25(2,25) vermes; J.A. Raga, datos no publicados). Hay que tener en cuenta dos observaciones: (i) *P. spinnipinis* es un pariente muy próximo de *P. phocoena*, y también posee estómago mecánico; (ii) *P. spinnipinis* muestra un espectro trófico parcialmente similar a *P. blainvillei* en dicha área (Corcuera 1991). Por supuesto, podrían existir diferencias regionales, o dinámicas estacionales de transmisión que explicaran, complementaria o alternativamente, las diferencias de intensidad entre la marsopa común, y la franciscana y la marsopa espinosa. El punto que se debe enfatizar, no obstante, es que la presencia o ausencia de estómago mecánico no es probable que sea la causa principal de dichas diferencias.

Por último, el establecimiento casi exclusivo de *A. simplex* en el estómago químico de *P. blainvillei* concuerda bien con la hipótesis de Young y Lowe (1969), puesto que, como vimos en el capítulo anterior, EQ es el primer lugar de digestión. Este tipo de consideraciones pueden ser interesantes para el futuro desarrollo de modelos poblacionales de *Anisakis* spp., puesto que

parasitan hospedadores con estómagos multicamerales.

7. LA COMUNIDAD HELMINTICA DE *P. blainvillei*

7.1 INTRODUCCION

Uno de los objetivos principales en el estudio de comunidades es investigar si éstas muestran una estructura predecible, y cuáles son los procesos que producen dicha estructura (Holmes 1987). En sus comienzos, la teoría de nichos se construyó sobre los principios de la ecología de poblaciones y la noción de intensidad-dependencia (véase Pianka 1976). En este contexto, se asumió que las interacciones bióticas (sobre todo, la competencia) debían constituir el mecanismo de organización predominante (Inchausti 1994). El debate posterior sobre el papel de la competencia en las comunidades reales se ha convertido en una 'metáfora eterna' (en el sentido de Gould 1977): así, las comunidades se han concebido alternativamente como grupos de especies independientes cuyos nichos y abundancias vendrían determinados por factores abióticos, o como conjuntos estructurados (actual, o históricamente) por la competencia (véase p.e., Grossman y col. 1982, Case y Sidell 1983, McIntosh 1987, Dunson y Travis 1991; véase también Bertness y Callaway 1994, sobre la falta de consideración sobre las interacciones positivas). La solución actual (ecuménica, pero no satisfactoria, Simberloff 1990) es considerar que las comunidades probablemente se despliegan en un continuo, desde aquéllas que son claramente interactivas, hasta las que no lo son en absoluto (Cornell y Lawton 1992; véase también Rummel y Roughgarden 1985).

La noción del continuo se ha establecido también en el caso de las comunidades helmínticas. Holmes y Price (1986) definieron las comunidades 'interactivas' como aquéllas compuestas por especies con alto potencial de colonización y coaparición (que presentan por tanto poblaciones densas con alta probabilidad de interacción), y condiciones de equilibrio. Las 'aislacionistas' exhibirían los caracteres opuestos, y serían en definitiva combinaciones al azar de parásitos especialistas de evolución independiente. Esta dicotomía se convirtió más tarde en un continuo (Goater y col. 1987, Stock y Holmes 1988). En este

sentido, la cuestión clave sería determinar los procesos que conducen a diferentes posiciones dentro de dicho continuo (Holmes y Price 1986, Bush y Holmes 1986b). Kennedy y col. (1986) intentaron racionalizar los sistemas parásito-hospedador desde esta perspectiva. Estos autores sugirieron que el grado de exposición del hospedador a los parásitos (una función de su modo de termorregulación, dieta y vagilidad), y la diversidad de nichos potenciales que aquéllos ofrecen (en relación con su anatomía y fisiología) determinarían que las infracomunidades de helmintos fuesen ricas e interactivas, o depauperadas y aislacionistas. El uso de la hipótesis metapoblacional de Hanski (1982) por parte de algunos autores (p.e., Bush y Holmes 1986a, b) vino a completar (al menos descriptivamente, Hartvigsen y Halvorsen 1993) la relación entre predecibilidad, competencia e historia vital de hospedador. Dicha hipótesis permitía comprender la importancia relativa de las diferentes especies en la estructuración de la comunidad. La predecibilidad y abundancia de las especies en "patches" locales (hospedadores) sería función de su presencia regional (es decir, habría una correlación positiva entre prevalencia y abundancia); de este modo, en infracomunidades interactivas cabría reconocer un núcleo de especies frecuentes y abundantes (cuyos nichos se determinarían por competencia), y otro grupo de satélites impredecibles que rellenarían "huecos" (Bush y Holmes 1986a,b). Esta estructura no sería esperable en una comunidad aislacionista.

Todas las hipótesis anteriores se han visto cuestionadas de uno u otro modo. Por una parte, no todas las comunidades de helmintos siguen el modelo de Hanski (1982) (p.e., Haukisalmi y col 1988); no todas las que muestran la estructura bimodal son interactivas (p.e., Haukisalmi y Henttonen 1994, este estudio), y otras sin estructura bimodal aparente muestran signos de competencia (Moore y Simberloff 1990, Haukisalmi y Henttonen 1993). Por otra parte, se ha acumulado tanta evidencia sobre interacciones en sistemas muy pobres en especies (p.e., Riley y Owen 1975, Hobbs 1980, Goater y Bush 1988, Bates y Kennedy 1990 (pero véase Bates y Kennedy 1991b), Kennedy 1992), que la

asociación necesaria entre riqueza de la comunidad y su carácter interactivo se considera ahora muy poco clara (Kennedy 1992, Sousa 1994). Por último, a pesar de la importancia que tuvo en su momento (véase Price 1990), el modelo de Kennedy y col. (1986) muestra ahora aparentemente menos capacidad de predicción sobre la riqueza y diversidad de muchas comunidades (Sousa 1994) (véase p.e., Kennedy y Bakke 1989, Moore y Simberloff 1990, Holmes 1990a, Aho y col. 1991, Balbuena y Raga 1993, Aznar y col. 1994).

Estas deficiencias han supuesto un resulsivo importante para el desarrollo de enfoques complementarios o alternativos. En primer lugar, se ha tomado mayor conciencia de la escala (Levin 1992). A nivel local, el concepto de ecología 'suply side', que atiende a la disponibilidad de parásitos en ecosistemas locales concretos, permite determinar con mayor precisión cuando cabe esperar comunidades ricas o depauperadas, interactivas o aislacionistas (Edwards y Bush 1989, Bush 1990, Aho y Bush 1993, Kennedy y Bush 1994). Los análisis a nivel regional han permitido también detectar patrones por debajo de la aparente aleatoriedad de las comunidades de helmintos examinadas a escalas espaciales más pequeñas (Kennedy y Bush 1994). Además, se ha abordado la interacción entre la escala regional y la local (Aho 1990) para investigar la saturación de especies en hospedadores examinados localmente (otro modo de conocer si la competencia tiene o no un papel preeminente) (Bush 1990, Cornell y Lawton 1992, Aho y Bush 1993). En segundo lugar, se ha ido prestando más importancia a los determinantes históricos de las comunidades (un aspecto poco considerado en general en los modelos tradicionales de quilibrio, McIntosh 1987)) (Aho y Bush 1993, Guégan y Kennedy 1993, Bush y Kennedy 1994).

Precisamente, el énfasis de los estudios sobre comunidades helmínticas en cetáceos se ha puesto en este último aspecto. Balbuena y Raga (1993) descubrieron que las infracomunidades intestinales del calderón común (*Globicephala melas*) de las islas Feroe (Atlántico Norte) eran combinaciones estocásticas de especies, y extremadamente depauperadas. Tras analizar cómo los

factores fisiológicos y ecológicos del hospedador (sensu Kennedy y col. 1986) podían explicar este resultado, dichos autores sugirieron que la transición de la tierra al océano había determinado decisivamente una fauna helmíntica pobre en este grupo de mamíferos. Dicha transición, por una parte, habría supuesto un obstáculo ambiental insalvable para la coevolución de la mayoría de sus parásitos ancestrales terrestres. Por otra, la distancia filogenética (y fisiológica) de los hospedadores cetáceos frente al resto de los vertebrados marinos (fundamentalmente, peces) habría sido un obstáculo esencial para las capturas de hospedador. Estas ideas estaban en la línea de las observaciones de Delyamure (1955) y Hoberg (1987, 1992). Balbuena y col. (1994) descubrieron posteriormente que las comunidades pulmonares en la marsopa común (*Phocoena phocoena*) parecían ser un producto coevolutivo de origen terrestre, donde los determinantes ecológicos marinos debían tener escasa participación.

Sin embargo, Balbuena y Raga (1993) derivaron esta hipótesis de una apreciación ambigua. La pobreza de especies se daba a nivel de infracomunidad, pero el número de especies de la comunidad componente estaba dentro de lo que podía esperarse para un endoterma acuático (Bush y col. 1990). La presencia (real o potencial) o no de ciertas especies de parásitos en una especie determinada de hospedador (la comunidad componente) es lo que puede considerarse evolutivo (histórico). Los factores próximos que controlan el encuentro hospedador/parásito son ecológicos (Janovy y col. 1992). Es decir, la pobreza de especies en las infracomunidades del calderón podría ser consecuencia de factores puramente ecológicos, o de la escala temporal del estudio (todo un año) (véase, p.e., Edwards y Bush 1988, Montgomery y Montgomery 1989, Bush 1990). Otro aspecto relativamente poco tratado hasta el momento es el de la presencia o no de interacciones en estos sistemas. Balbuena y Raga (1993) consideraron improbable la interacción entre dos especies congénicas de *Hadwenius* en el calderón, debido a su escasa densidad conjunta. Por otro lado, Balbuena y col. (1994)

sugirieron que la alta coaparición de nematodos pulmonares filogenéticamente relacionados podría ser interesante para mostrar si la competencia era un factor importante de segregación de sus nichos dentro del pulmón (véase Goater y col. 1987, Lotz y Font 1991).

Janovy y col. (1992) plantearon que un estudio sobre comunidades helmínticas (experimental o *post-hoc*), orientado a esclarecer la contribución relativa de los factores ecológicos y evolutivos, debería (i) ser comparativo; (ii) implicar varias especies de hospedadores taxonómicamente relacionadas; (iii) incluir algunas especies simpátricas de hospedador; (iv) basarse en datos de una serie de muestreos homogéneos; (v) planificarse con la intención de dilucidar cómo se distribuyen diferentes especies de parásitos en una comunidad de hospedadores. El punto (v) depende de la cuestión específica a la que se desea responder. En este apartado se analizaron los determinantes ecológicos y evolutivos de las comunidades de *P. blainvillei*, en especial a la luz de la hipótesis de Balbuena y Raga (1993). En concreto, se abordó la cuestión de la predecibilidad de las infracomunidades y la riqueza de especies de la comunidad componente. Para ello, se adoptaron en lo posible las recomendaciones de Janovy y col. (1992) (la homogeneidad del muestreo se discutió en el Cap.2, Pto. 2.1.). En segundo lugar, se trató, dentro de las lógicas limitaciones en un muestreo no controlado, el problema de la competencia. Puede decirse de entrada que sin experimentación, no es posible abordar esta cuestión de forma rigurosa (Simberloff 1990, Bates y Kennedy 1991b).

7.2. MATERIALES Y METODOS

7.2.1. Competencia

Los efectos de la competencia se evaluaron básicamente a la luz de los resultados de los Cap. 4,5 y 6. De forma complementaria, sólo en un caso se exploraron variaciones en la

distribución intrahospedador en respuesta a otras especies, aunque es un aspecto parcial de las manifestaciones de la competencia (Bates y Kennedy 1991a, véase también el Cap. 4, Pto. 4.4.). En primer lugar, se determinó el grado de solapamiento de nicho entre los tres pares de especies frecuentes; para ello se empleó el índice de similitud proporcional (véase Krebs 1989, ec. 1 en Hulbert 1978), que puede expresarse como:

$$(PS_{ih} = \sum (\min p_{ij}, p_{hj}))$$

donde p_{ij} y p_{hj} son las proporciones de las especies i y h , respectivamente, en el segmento lineal j .

Este índice es especialmente idóneo en nuestro caso. Como se comentó en el Cap. 2, Pto. 2.2.1., en 20 de los hospedadores el intestino se dividió en metros, no en secciones proporcionales. *Polymorphus cetaceum* apareció muy escasamente en el duodeno *sensu stricto* (de hecho se consideraron individuos senescentes, Cap. 5A, Pto. 5A.2.1., pero decidimos no excluirlos en un análisis de comunidad). En todos los casos, *P. cetaceum* apareció en las primeras secciones intestinales, en cantidades claramente inferiores a las de *H. pontoporiae* (en los 20 casos con separación intestinal por metros, la concentración máxima de *H. pontoporiae* apareció también en las dos primeras secciones; véase también Cap. 4, Pto. 4.3.2.). El índice de similitud proporcional permitió escoger siempre la proporción duodenal de *P. cetaceum* para el cálculo del solapamiento total entre ambas especies. Además, dicho índice ha sido frecuentemente usado en numerosos estudios (Hair y Holmes 1975, Lotz y Font 1985, Moore y Simberloff 1990, Haukisalmi y Henttonen 1993). A partir de los resultados sobre el grado de solapamiento, se consideró pertinente usar algún método para detectar interacciones sólo en un caso, y tiene más sentido explicarlo y justificarlo a la luz de los resultados obtenidos.

7.2.2. Caracterización de la comunidad; estabilidad; persistencia

Para caracterizar la comunidad llevamos a cabo varios análisis. A nivel cualitativo, se midió la frecuencia de coaparición de pares de especies comunes (prevalencia > 50%, es decir, *H. pontoporiae* (Hp), *Anisakis simplex* (As) y *Polymorphus cetaceum* (Pc)). Esto se hizo mediante índices de Jaccard, y de Fager (corregido para el tamaño muestral, ec. 2 en Hayes 1978). Se utilizó el análisis de grupos recurrentes de Fager (Fager 1957, Fager y McGowan 1963) para estudiar la asociación global entre especies. Las especies raras (prevalencia < 10%) se excluyeron en dichos cálculos. A nivel cuantitativo, se calculó el número medio de especies y la abundancia media total de cada comunidad. Estimamos asimismo la covariación global, y por pares, de las abundancias de las especies de helmintos (test de Kendall y coeficiente de correlación de Spearman, respectivamente). La similitud cuantitativa entre comunidades se calculó por el análisis del porcentaje de similitud arriba comentado (ec. 1 en Hulbert 1978). Dicho análisis se aplicó a todas las combinaciones de pares de infracomunidades. También calculamos los índices de diversidad y equitabilidad de Brillouin (basados en logaritmos naturales) de cada infracomunidad. Se escogió este índice porque parece ser el más apropiado en el caso de comunidades totalmente censadas (Pielou 1977, Magurran 1988, Krebs 1989) y porque se ha utilizado de forma predominante en estudios anteriores (p.e., Kennedy y col. 1986, Goater y col. 1987, Kennedy y Bakke 1989, Pence 1990, Balbuena y Raga 1993, Balbuena y col. 1994). Todos los análisis se repitieron sólo para la comunidad intestinal, a fin de comparar los valores con los de estudios previos de interés (Kennedy y col. 1986, Balbuena y Raga 1993). También se consideró importante explorar la relación entre las abundancias de las especies de helmintos con respecto a la edad (coeficiente de correlación de Spearman) y sexo (test de Mann-Whitney) del hospedador. En el caso de la edad, se prefirió explorar únicamente la asociación entre abundancia y edad con una correlación, más que dar una relación funcional (más exigente en sus requisitos) mediante un regresión (véase Sokal y Rohlf 1981).

Esto es justificable porque el interés de establecer la asociación sería el de ayudar a interpretar algunos de los resultados anteriores, más que ser un fin en sí mismo. Puesto que la edad y el sexo de los hospedadores no mostraron diferencias significativas en los tres años (Cap.2 Pto. 2,1.), los datos se trabajaron conjuntamente. El nivel de significación en las matrices de correlaciones se corrigió por medio de la desigualdad de Bonferroni.

La estabilidad (predecibilidad) anual de las comunidades helmínticas se exploró simplemente efectuando los análisis anteriores para cada año por separado. En el caso de la diversidad, el diferente tamaño muestral de hospedadores cada año podría sesgar la comparación (Goater y col. 1987). Por ello, se submuestreó al azar ocho hospedadores (el número de 1988) de los 17 de 1989, y de los 21 de 1990, calculándose los índices para cada infracomunidad. Las diferencias interanuales en todas las variables cuantitativas se evaluaron estadísticamente mediante tests de Kruskal-Wallis. La única excepción fue la comparación de los valores anuales del porcentaje de similitud. Al calcularse usando todas las combinaciones de infracomunidades, los valores no son independientes (Esch y col. 1988).

7.2.3. Comparación de la riqueza de la comunidad componente con la de otras especies de cetáceos

La contrastación adecuada de la hipótesis de Balbuena y Raga (1993) debería plantearse como una comparación a nivel de comunidad componente, entre las diferentes especies de cetáceos, y de éstas con las de otros mamíferos. El planteamiento en este punto fue meramente exploratorio. De acuerdo con la metodología de Bush y col. (1990) y Balbuena y col. (1994), se buscaron en la literatura diferentes trabajos sobre helmintofauna de cetáceos, y se contabilizó la cantidad de especies componentes de la comunidad intestinal (prevalencia > 10%) para cada especie de hospedador. Salvo en un caso de interés, el número mínimo aceptable de hospedadores por trabajo fue de n=10. Impusimos una

condición adicional, para evitar que un diferente esfuerzo muestral en las distintas especies hospedadoras hubiera sesgado el número de especies componentes entre ellas (Gregory y col. 1991): se escogieron estudios efectuados sobre una muestra de hospedadores, de una misma área geográfica no excesivamente extensa (p.e., costa sur de California), y recolectados en un periodo no muy dilatado (en torno a unos 5 años como máximo). Además, sólo se escogió el estudio más completo y geográficamente más separado del resto, para cada especie. De este modo se intentó minimizar la representación excesiva de algunas especies hospedadoras, y que una misma procedencia regional influyera sobre el número potencial de especies de helmintos. Se comparó el número medio de especies obtenido, con el de los grupos de vertebrados analizados por Bush y col. (1990). También se examinó cualitativamente el número de taxones (géneros, familias) presentes en el conjunto de especies hospedadoras.

7.3. RESULTADOS

7.3.1. Competencia

La escala de división del tracto fue excesivamente amplia como para detectar ligeros desplazamientos de distribución. No obstante, el solapamiento fundamental entre Hp y As fue sólo de 0.016 %, y el Pc y As del 17,3 %. En el primer caso, no hubo solapamiento en 29 de los 31 casos de doble presencia, por lo que se sumió que Hp y As tenían distribuciones independientes. Por otra parte, el solapamiento entre Pc y As está sobrevalorado. Los ínfimos tamaños poblacionales de As (Cap. 6, Tabla 6.1.) hacen que un único individuo en una localización alejada del estómago químico (la localización casi exclusiva de esta especie, Cap. 6, Pto. 6.3.), pueda generar solapamientos del 20-40%, al coincidir con porcentajes mayores de Pc en dichas cámaras (Cap. 5A, Tabla 5A.1.). La intensidad de As era tan baja, y la división lineal tan gruesa (en estómagos), que no se hubiera podido detectar interacciones apreciables. Por último, el solapamiento fundamental entre Hp y Pc (incluyendo, en la situación más

desfavorable, los individuos de *P. cetaceum* del duodeno *sensu stricto*) fue de 2,1 %. Este grado de solapamiento (< 5%) ha sido suficiente para descartar interacciones en otros estudios (p.e., Stock y Holmes 1988). No obstante, era el único par de especies con un grado máximo de coaparición (100%), y con altas intensidades, por lo que se efectuó un análisis exploratorio más.

Se esperaría, si existiese interacción, que hubiese una reducción significativa de la media del solapamiento realizado entre ambas especies frente al solapamiento fundamental entre ellas (Bush y Holmes 1986b, Stock y Holmes 1988). El valor del solapamiento fundamental no fue significativamente mayor que la media poblacional de los realizados (solapamiento realizado medio (%): 3 (1,19), test de una cola (valores transformados logarítmicamente) $t_s=0,628$, 45 gl., $p > 0,05$). Por otra parte, ni la abundancia ni la intensidad estomacal de *Hp* se correlacionaron con su intensidad intestinal (test de una cola, abundancia: $r = -0,16$, $n=46$; intensidad: $r = -0,017$, $n=16$, $p > 0,05$). Dicha especie sí extendía y desplazaba su distribución posterior en respuesta a su propia intensidad (Cap. 4, Pto. 4.3.3.). En el caso de *Pc*, la intensidad y abundancia en el duodeno *sensu stricto* sí tuvo una cierta dependencia de la intensidad estomacal (test de una cola, $r=0,361$, $n=46$ $p < 0,05$), pero no en el caso de la intensidad ($r=0,239$, $n=31$, $p > 0,05$). Además, no había relación entre la intensidad en el estómago químico, y la del pilórico o la ampolla (Cap. 5A, Pto. 5A3.1.). En conjunto, esto significa no existe una relación predecible entre tamaño poblacional y rango ocupado; por lo tanto, no se dispone de una hipótesis nula apropiada sobre si la falta de una correlación positiva entre el solapamiento y el tamaño infrapoblacional conjunto de ambas especies podría estar sugiriendo una interacción (véase Bush y Holmes 1986b, Stock y Holmes 1988). La infestación de todos los hospedadores por parte de las dos especies impidió ver qué hubiera pasado si una de ellas faltase.

7.3.2. Caracterización de la comunidad; estabilidad; persistencia

Hubo una distribución bimodal de prevalencias entre hospedadores (3 especies < 5%, 3 > 50%) (Tabla 7.1.). Las dos especies con prevalencia máxima, Hp y Pc, comprendieron más del 99% del número total de vermes. Hp y Pc, por su parte, aparecieron en el intestino (incluyendo la ampolla duodenal y el duodeno *sensu stricto*) de todos los hospedadores, mostrando, por tanto, índices máximos de Jaccard y Fager (Tabla 7.2.). Además, las tres especies comunes, As, Hp y Pc, formaron un grupo recurrente (Tabla 7.2.). El porcentaje de similitud global entre hospedadores no fue excesivamente alto (67(23,3)%) (Tabla 3). Además, las abundancias de los helmintos comunes no fueron concordantes ($W = 0,24$, 45 gl., $p > 0,05$). Tampoco hubo correlaciones significativas entre pares de especies (As-Hp: $r_s = -0,04$; As-Pc: $r_s = -0,19$; Pc-Hp: $r_s = -0,31$; todas con $n = 46$, $p > 0,05$). La abundancia de estas tres especies no difirió con el sexo del hospedador (As: $U = 228$, Pc: $U = 196$, Hp: $U = 239,5$, $p > 0,05$). Por contra, se detectaron tendencias inversas entre la abundancia de Hp y de Pc y la edad del hospedador (Hp: $r_s = -0,62$, $p < 0,001$; Pc: $r_s = 0,395$, $p = 0,06$; $n = 41$). No hubo ninguna asociación significativa en el caso de As ($r_s = -0,03$, $p > 0,05$, $n = 41$).

El grupo recurrente compuesto por las tres especies comunes se mantuvo los tres años consecutivos (Tabla 7.2.). Pc y Hp mostraron prevalencias del 100% cada año, mientras que la de As no mostró diferencias significativas (test de Ji-cuadrado, $X^2 = 2,57$, 3 gl., $p > 0,05$). La media del número de especies, diversidad y equitabilidad, similitud cuantitativa y abundancia total a nivel de infracomunidad aparece para el total de hospedadores, y para cada año, en la Tabla 7.3. El número medio de especies, la diversidad, y la equitabilidad, no mostraron diferencias significativas entre los diferentes años (Tabla 7.3.). La similitud cuantitativa descendió algo en 1990 frente a 1988 y 1989, aunque los valores son comparables. Sin embargo, la abundancia total sí mostró diferencias significativas entre los tres años (Tabla 7.3.).

7.3.3. Comunidad componente en *P. blainvillei*, y otros cetáceos

Después de una exhaustiva búsqueda bibliográfica de trabajos que cumplieran los criterios marcados en el Pto. 7.3.2., se consiguió información de 21 de las 75-80 especies de cetáceos actuales (véase Leatherwood y Reeves 1983, Ridway y Harris 1985, 1989, 1994) (Tabla 7.4.). Las especies están repartidas entre los dos subórdenes, y en 7 de las 13 familias actuales reconocidas (Leatherwood y Reeves 1983, Muizon 1988). Por otro lado, la muestra incluye especies procedentes del Mediterráneo, y diferentes regiones del Pacífico, Atlántico, Artico y Antártico. No se encontraron trabajos sobre muestreos en el Indico.

La Tabla 7.4., sugiere dos patrones:(i) gran pobreza de especies en la comunidad componente (una media de 1,43 (1,57); (ii) sólo tres grupos de helmintos básicamente implicados: el género *Hadwenius* (H) (Digenea), el género *Bolbosoma* (B), y cestodos de la familia Tetrabothriidae (T). Dos especies de otro digénido (*Ogmogaster*) aparecen en *Eschrichtius robustus*, y una en *Balaenoptera borealis*. En *P. blainvillei* aparece excepcionalmente un miembro del género *Polymorphus*, *P. cetaceum*.

7.4. DISCUSION

7.4.1. Competencia y segregación de nichos intrahospedador

Resulta extremadamente complicado evaluar si la competencia tiene un papel relevante en la estructuración de las comunidades parásitas (más bien, en toda clase de comunidades). En primer lugar, es muy difícil generar hipótesis nulas adecuadas (Simberlof 1982, 1990; Begon y col. 1989). No basta con dar una explicación plausible en términos de competencia interespecífica (o no); lo importante es probarla (Simberloff 1982, Bates y Kennedy 1991b; véase el ejemplo de Abramsky y Sellah 1982, en Cap.1, Pto. 1.5.1.). En segundo lugar, no siempre se asume explícitamente la distinción entre la competencia como fenómeno, o como proceso que genera efectos a largo plazo (Cap.4, Pto.

4.4.). Las interacciones pueden generar segregación de nichos dentro del hospedador, pero teniendo un impacto insignificante sobre la comunidad componente (Holmes 1990a, Sousa 1990, Janovy y col. 1990, Cornell y Lawton 1992, Esch y Fernández 1994, pero véase por contra Kuris y Lafferty 1994). Hasta la fecha, se está lejos de poder llevar a cabo generalizaciones amplias (Bush y Aho 1990). En nuestro caso no es posible detectar interacciones de forma precisa; no obstante, existe evidencia bastante sólida sobre si las interacciones pueden ser o haber sido una fuerza significativa en la segregación de nichos dentro de *P. blainvillei*.

El estudio sobre selección de hábitat y estructura infrapoblacional de Hp, Pc y As, ha mostrado que cada una posee preferencias predecibles por distintas localizaciones (los nichos están claramente segregados). Esto se ha tomado a menudo como evidencia de segregación selectiva (es decir, un producto de competencia pasada, Holmes 1973), lo cual es frecuentemente incontrastable (Simberloff 1990). Sin embargo, en nuestro caso, hay dos evidencias claras en contra del fantasma de la competencia en el pasado, dentro de *P. blainvillei*: (i) en primer lugar, las especies no son congénéricas ni pertenecen a un mismo gremio (Holmes 1961, 1962; Price 1980, Goater y Bush 1988, Esch y col. 1990). Por ello, resulta difícil asumir que existan o hayan existido recursos limitantes (como no sea el espacio disponible), (ii) la preferencia por los hábitats actuales tiene un componente filogenético fundamental (véase p.e., Lotz y Font 1985, Cislo y Caira 1993). *Hadwenius* es un género propio de odontocetos, exclusivamente intestinal (Fernández y col. 1994). Además de *H. pontoporiae*, se sabe que tres de las siete especies restantes para las que existe información detallada sobre su localización (*H. delamurei*, *H. subtilus* y *H. tursionis*), se distribuyen en el duodeno anterior de forma muy similar (Balbuena 1991, J.A. Raga, datos no pub.). Por su parte, el género *Anisakis* parasita el estómago de sus hospedadores definitivos, y *A. simplex* lo hace en el estómago mecánico y químico (Cap. 6). El caso menos claro es el de *P. cetaceum*. La casi totalidad de

representantes de los géneros *Corynosoma* y *Polymorphus* son intestinales (Cap. 5). Quizá la colonización estomacal de *P. cetaceum* (más bien, *Corynosoma cetaceum*) puede ser un producto inercial tras una captura de hospedador (Cap. 5C.). Aunque la hipótesis sea falsa, *P. cetaceum* parasita los estómagos de cinco especies diferentes de odontocetos (Cap. 5C). Esto significa que la restricción estomacal podría trazarse a partir de historias evolutivas muy diversas, y es difícil asumir que tuvieran lugar originalmente en *P. blainvillei* (de nuevo, es importante plantear cuál sería el recurso limitante para *P. cetaceum* y *H. pontoporiae*). En definitiva, la probabilidad de que la divergencia de nichos haya tenido lugar tras la colonización de *P. blainvillei* parece minúscula (véase Price 1980). Esto no significa que las restricciones de nicho no puedan tener en último término un origen competitivo, sino que dicho origen resulta contingente respecto a su segregación contemporánea en la franciscana (véase Holmes y Price 1980). Tampoco implica necesariamente que no hayan interacciones en el presente. Este extremo no puede contratarse fiablemente en nuestro caso (no se han investigado acciones "a distancia", véase Price 1980, Haukisalmi y Henttonen 1993, y la escala de subdivisión del recurso utilizada, es excesivamente amplia).

Lo fundamental es que, en cualquier caso, el grueso de las infrapoblaciones muestra preferencia por lugares esencialmente distintos, y que el significado de las interacciones no debería tener mucha relevancia en la estructura actual de la comunidad. El carácter débilmente 'empaquetado' de la comunidad, con una gran proporción de nichos libres (p.e., una gran parte del intestino) que sí son ocupados en otros odontocetos, induce a pensar que las infracomunidades son claramente aislacionistas (Price 1980). En este sentido, coinciden con la de la mayoría de los mamíferos estudiados hasta la fecha (Lotz y Font 1985, 1991, Pence 1990, Sousa 1994).

7.4.2. Abundancia y predecibilidad de las infracomunidades en *P. blainvillei* y *G. melas*

Las infracomunidades helmínticas intestinales de *P. blainvillei* son depauperadas, como las del calderón común (véase Balbuena y Raga 1993). Su riqueza de especies y su diversidad se encuentran dentro de los rangos dados para vertebrados ectotérmicos (Kennedy y col. 1986, Bush y col. 1990). Sin embargo, la abundancia media podría considerarse típica de un endotermo. En términos generales, estos resultados se ajustan a las predicciones de Kennedy y col. (1986) para mamíferos carnívoros de gran tamaño: predación cuantitativa sobre pocas presas, y poca vagilidad (véase Fitch y Brownell 1971, Pinedo 1982, Pérez-Macri 1987, Brownell 1975, 1989), que originan comunidades con alta intensidad de pocas especies. Sin embargo, *G. melas* se comporta individualmente de forma similar a la franciscana, y, sin embargo, la abundancia total media en sus infracomunidades es sensiblemente menor (en conjunto, más cercana al extremo ectotérmico) (Balbuena y Raga 1993). Este es un primer punto conflictivo.

Las infracomunidades intestinales de *P. blainvillei* son altamente predecibles, y su estructura aparentemente se repite cada primavera. Dicha predecibilidad también contrasta con el carácter estocástico de las del calderón. La falta de predecibilidad en este caso puede depender en parte de la escala de análisis. Por ejemplo, si se considera la helmintofauna en su conjunto, al menos dos especies del calderón (*Anisakis simplex* y *Stenurus globicephalae*) poseen prevalencias muy altas (véase Balbuena 1991). Cuando nos centramos en la comunidad intestinal, puede apelarse a varias causas. Por ejemplo, el muestreo de *G. melas* se prolongó durante un año (Balbuena 1991). La estacionalidad pudo enmascarar patrones a escalas menores, como Balbuena y Raga (1994) posteriormente señalaron. De todos modos, es improbable atribuir todas las diferencias a este factor. Ambos hospedadores poseen helmintos especialistas exclusivos (Balbuena 1991, Aznar y col. 1994) (aunque la catalogación de 'especialista' siempre es provisional Bush 1990); esto debe implicar un vínculo hacia hospedadores intermediarios preferentemente consumidos. Las diferencias entre la probabilidad

de encuentro entre los parásitos y los hospedadores no pueden explicarse sólo en términos de las diferencias individuales (sensu Kennedy y col. 1986) entre la franciscana y el calderón.

Nosotros proponemos que las diferencias de abundancia media total y la predecibilidad enraizarían parcialmente en la interacción entre la población del hospedador y las características locales del ecosistema donde ésta se ubica (aunque no es posible proporcionar evidencias cuantitativas). En el caso de la franciscana, la falta de correlación global y por parejas en las abundancias de sus tres helmintos principales, así como la covariación inversa entre edad del hospedador y abundancia de *H. pontoporiae* y *P. cetaceum*, sugieren que la predecibilidad no está ligada particularmente al uso de los mismos hospedadores intermediarios (véase, p.e., Bush y Holmes 1986a). A falta de datos precisos sobre la estructura de las comunidades en los hospedadores intermediarios (véase Bush y col. 1993, Lotz y col. 1995), consideramos que existen al menos dos factores del hospedador definitivo que podrían contribuir a una alta probabilidad general de infestación: la concentración de las franciscanas en una estrecha franja costera durante la primavera (Cap.1, Pto. 1.4.), y su aparente sedentariedad durante este periodo (Aznar y col. en prensa). Esto generaría una alta densidad local y predecible de hospedadores definitivos que podrían favorecer tasas elevadas de transmisión (Anderson 1982). Es entonces cuando el carácter endotérmico del hospedador y su selectividad evolutiva (véase más abajo), y trófica (Cap.1, Pto 1.4.) jugaría su papel fundamental, generando altas intensidades de pocos helmintos (Goater y col. 1987, Aho 1990). Aparentemente, este fenómeno se repite cada año durante la primavera.

En este contexto, la vida pelágica y marcadamente migratoria del calderón (Balbuena y Raga 1993) podría a su vez explicar el carácter estocástico y la baja abundancia media de sus infracomunidades. Esta diferencia de comportamiento pondría el énfasis en una característica individual (p.e., diferencias de vagilidad, sensu Kennedy y col. 1986). Sin embargo, la

diferencia, per se, no explica nada. P.e., el delfín listado (*Stenella coeruleoalba*) es una especie pelágica, que en el Mediterráneo Occidental muestra infracomunidades ricas y predecibles (Aznar y col., datos no publicados). La conclusión es que cualquier característica individual relevante debe colocarse en un contexto poblacional (conceptualmente emergente), dentro de un ecosistema dado. Es decir, habría más bien que contrastar si las poblaciones de *G. melas* de Feroe aparecen o no con una densidad predecible en manchas de transmisión apropiadas, antes de aplicar los criterios de Kennedy y col. (1986) para explicar la riqueza y predecibilidad de las infracomunidades.

7.4.3. Riqueza de especies en la comunidad componente de *P. blainvillei* a nivel local y regional

En la franciscana, la estrecha similitud entre la cantidad de especies en cada infracomunidad, y en la comunidad componente, exige esclarecer la relación entre ambos niveles de organización. Kennedy (1990) planteó la posibilidad de que las infracomunidades pobres en la anguila (*Anguilla anguilla*) reflejaran un número fijo de nichos disponibles, independientemente de la cantidad potencial de parásitos existentes en la comunidad compuesta. Alternativamente, las infracomunidades pobres podrían ser producto de las 'pantallas' (sensu Holmes 1990a) interpuestas por el hospedador sobre la comunidad compuesta local, que limitarían la cantidad de especies potencialmente presentes en cada infracomunidad. La respuesta a esta cuestión no podrá ofrecerse hasta que se analice la helmintofauna disponible a nivel local y regional, así como los determinantes históricos sensu Balbuena y Raga (1993). En primer lugar analizaremos la comunidad compuesta potencial en el hábitat de las franciscanas analizadas.

Como ya se ha señalado, la riqueza de especies de helmintos en la comunidad componente de una población de hospedador es función de la cantidad local de helmintos disponible (Edwards y Bush 1989, Aho 1990, Bush 1990, Aho y Bush 1993). La comunidad compuesta 'relevante' viene ampliamente definida por la cantidad

de especies hospedadoras relacionadas con las que intercambiar parásitos (Holmes, 1979, Stock y Holmes 1987a, Aho 1990, Janovy y col. 1992). En la zona costera de Necochea-Claromecó cabría citar dos cetáceos simpátricos de la franciscana: la marsopa espinosa (*Phocoena spinipinnis*), y, quizá, la tonina (*Tursiops geophysus*= *T. truncatus*) (Corcuera 1991, Heras, 1991, Corcuera y col. 1994). Otras especies (*Lagenorhynchus obscurus*, *Delphinus delphis*) son menos costeras, y se capturan raramente en las pesquerías de trasmallo (Corcuera y col. 1994); además su alimentación no es demersal (González, 1991; Reyes y col. 1992). No se tiene información parasitológica sobre la tonina, pero sí sobre la marsopa espinosa, que se capturó accidentalmente durante 1989-90 (Cap. 2, Pto. 2.2.1.). Los resultados preliminares (Corcuera y col., en prensa, Raga, datos no publicados) se encuentran en la Tabla 7.5. Respecto a la especificidad evolutiva de los parásitos, puede comprobarse que (i) los dos nematodos pulmonares, *Pseudalius inflexus* y *Stenurus minor*, son específicos de los Phocoenidae (p.e., Arnold y Gaskin 1975, Balbuena y col. 1994, Corcuera y col. en prensa), mientras que *H. pontoporiae* sólo se ha descrito en la franciscana (Raga y col. 1994) (ii) *P. cetaceum*, *A. simplex* y *Pholeter gastrophilus* son claros generalistas de muchas especies de cetáceos (Cap. 3). Hay dos puntos interesantes más que añadir. En primer lugar, la alimentación de *P. spinipinnis* se ha considerado bastante parecida a la de *P. blainvillei* (Corcuera 1991). La marsopa también parece preñar sobre un amplio espectro de presas, pero centrándose cuantitativamente en unas pocas especies (Corcuera 1991, Torres y col. 1992). Sin embargo, la marsopa es algo menos costera que la franciscana, y el solapamiento ecológico entre ambas especies parece comenzar a darse a cierta distancia de la costa (Corcuera y col. 1994). En segundo lugar, los helmintos generalistas poseen en *P. spinipinnis* intensidades y distribuciones intrahospedador muy similares a las que tienen en *P. blainvillei* (J.A. Raga, datos no publicados).

Esta evidencia sugiere una cierta pantalla a nivel de cada especie hospedadora debida a la especificidad de algunos

helminchos, pero el resto vendría determinado por la disponibilidad local de generalistas (Holmes 1990a). *Polymorphus cetaceum* está probablemente asociado a zonas costeras (se encontró cantidades menores en *L. obscurus* y *D. delphis*, J.A. Raga, datos no publicados). Como ya se comentó, parasita también delfines costeros en la costa del Pacífico (Torres y col. 1992). Por su parte, *A. simplex* se considera más asociado a ecosistemas pelágicos (Cap. 6, Pto. 6.3.). Sin embargo, *P. gastrophilus* se ha citado tanto en especies costeras como pelágicas (Aznar y col. 1992, Raga 1994), aunque se ha considerado más propia del Hemisferio Norte (Balbuena 1991, Cap. 3, Pto. 3.2.1.). Por último, *Contracecum* sp. en la franciscana es probablemente accidental (Cap. 3, Pto 3.3.2.). Cabría preguntarse qué parásitos presentaron las otras dos especies menos costeras con cierta representación en Necochea, durante la primavera. *Lagenorhynchus obscurus* y *D. delphis* mostraron al menos 3-4 especies diferentes, además de escasas cantidades de *A. simplex* y *P. cetaceum* (J.A. Raga, datos no publicados).

En suma, a nivel local, *P. blainvillei* parece poder intercambiar pocos parásitos, ante la falta de hospedadores relacionados, y debido a los filtros evolutivos y tróficos hacia determinados helmintos. El ecosistema costero de estas localidades parece tener poco más que ofrecer, al menos durante la primavera. ¿Es ésta una característica local? En otras palabras, ¿habría más nichos que "rellenar" dentro del hospedador en otras localidades más apropiadas?

Brownell (1975,1981,1989) y Santos y col. (en prensa) estudiaron la parasitofauna de la franciscana en Uruguay y el sur de Brasil, respectivamente. El trabajo de Brownell comprendió tres años durante todas las estaciones y un número mucho mayor de hospedadores que en Argentina (Tabla 7.6.). El de Santos y col. (en prensa) se realizó sobre 42 hospedadores, desde septiembre de 1989 a junio de 1993. Es importante remarcar que el tipo de agua y sus correlatos fisicoquímicos y biológicos (p.e., temperatura, especies del plancton, etc.) cambia entre las

tres áreas (E. Boltovskoy, 1981, D. Boltovskoy 1981). Esto podría incidir sobre la fauna de hospedadores intermediarios, facilitando (o dificultando) la presencia de otros parásitos. A pesar de estas diferencias, los resultados son reveladores. Las franciscanas uruguayas (Tabla 7.6.) poseían uno o dos anisákidos en el primer estómago, con prevalencias y abundancias globales muy similares a las observadas en Argentina. Al menos una de ellas es *A. typica* (Kagei y col. (1976). Esta especie sustituye a *A. simplex* en zonas templadas y tropicales (Davey 1971). Por otra parte, *P. cetaceum* apareció en el estómago, en un elevado porcentaje de la muestra, aunque con intensidades sensiblemente menores. Las restantes especies son anecdóticas o accidentales (como *Camallanus* sp.). Es reseñable la escasa presencia de un grupo de especies absolutamente inespecífico y cosmopolita como *Phyllobothrium* (Dailey y Brownell 1972, Testa y Dailey 1977). En general, las larvas de Phyllobothriidae tienden a faltar en los mamíferos marinos costeros de toda la franja litoral del extremo sur sudamericano (Reyes y col. 1992). Por último, Brownell sólo analizó tres intestinos, sin encontrar nada (com. personal). Más sorprendentemente, Santos y col. (en prensa) no hallaron ni un sólo parásito en su muestra, aunque en 27 ejemplares de un cetáceo costero simpátrico, el tucuxi (*Sotalia fluviatilis*) se encontraron tres especies de helmintos: *Anisakis typica*, *Braunina cordiformis* (en el estómago) y *Halocercus brasiliensis* (en los pulmones) (la abundancia media de especies por delfín fue de 0.93, Santos y col. en prensa). Además, otra tercera especie costera, *Tursiops truncatus* (4 ejemplares analizados) mostró un total de 2 especies de helmintos: *Nasitrema* sp., en la cavidad nasal, y *B. cordiformis* en el estómago pilórico.

Estos resultados vuelven a incidir en una pobreza general de especies, pero donde los filtros ecológicos (alimentación) y/o evolutivos de cada hospedador podrían tener de nuevo un papel importante a nivel de cada hospedador. El análisis regional no soluciona la cuestión de si las infracomunidades de *P. blainvillei* en Argentina reflejan un número fijo de nichos o no, puesto que los resultados sugieren que en otras localidades sigue

habiendo poco donde escoger. ¿Cuál es la razón última de estos patrones? Esto es lo que trataremos de responder en el siguiente punto.

7.4.4. La riqueza de la comunidad componente y la hipótesis de Balbuena y Raga (1993)

Ya se ha señalado que la riqueza de especies a nivel de infracomunidad está mediada por factores puramente ecológicos. En ese sentido, Balbuena y Raga (1993) quizá ofrecieron una predicción correcta sobre una base inapropiada. A pesar de las diferencias en el tamaño muestral de los diferentes hospedadores, el resultado de la prospección bibliográfica parece apuntar hacia una extrema pobreza de la comunidad componente intestinal de los cetáceos, menor que el conjunto de otros mamíferos (Bush y col. 1990). Es más, puede decirse que la comunidad intestinal potencial de los cetáceos se reduce a 4 grupos: los cestodos tetrabótridos, los acantocéfalos de género *Bolbosoma*, y los digénidos de los géneros *Hadwenius* y *Ogmogaster* (Tabla 7.4., véase también Dailey y Brownell 1972, y Ridgway y Harrison 1985, 1989, 1994). Los tetrabótridos parecen tener su origen en una captura de hospedador a partir de aves marinas (Hoberg 1987, 1989); los campúlidos (la familia del género *Hadwenius*) podrían considerarse alternativamente como un producto coevolutivo o como captura de hospedador a partir de peces (Brooks y col. 1985, 1989); se ha especulado que el caso de *Bolbosoma* podría ser también un producto de colonización a partir de aves marinas (Balbuena 1991). *Ogmogaster* es fundamentalmente un género de misticetos, aunque en el Antártico se ha citado en focas con regímenes tróficos similares a los de aquéllos (Lauckner 1985, Raga 1985). No se conoce con certeza el origen de este grupo.

En términos generales, la colonización de nuevos hospedadores está controlada por mecanismos estocásticos (véase el Cap.5C) (Brooks 1979). El potencial para radiaciones adaptativas entre grupos fuera de los productos coevolutivos es siempre necesariamente limitada, y la diversificación ecológica

puede "retrasarse" respecto a la evolución morfológica (Brooks 1979, Hoberg 1987). Esto significa que tras cualquier evento colonizador, la diversificación ecológica posterior se espera que sea conservativa, estando en función de una larga historia de contacto entre hospedadores y parásitos. Es decir, además de la hipotética extinción de los parásitos terrestres, el problema en los cetáceos como grupo es su reciente aislamiento ecológico con respecto a otros endotermos con los que podrían intercambiar helmintos. Balbuena y Raga (1993) supusieron que las condiciones de vida pelágica debían ser un extremo en cuanto a la imposibilidad de intercambio, pero, por avatares de la historia, parece que ha sido en dicho medio donde se ha producido la mayor colonización y diversificación (dentro de su pobreza) de las comunidades helmínticas intestinales. El grupo más diverso es el de los tetrabótridos (4 géneros en cetáceos), y está restringido al medio pelágico (Hoberg 1987), lo mismo que *Bolbosoma* (Hoberg y col. 1993); en cetáceos, *Ogmogaster* sólo aparece también en especies pelágicas (Dailey y Brownell 1972; Raga 1985; véase Tabla 7.4.). Es importante señalar que la diversificación de estos grupos (salvo el caso de *Ogmogaster*, restringido a misticetos dentro de los cetáceos) se ha dado entre cetáceos de vida pelágica, independientemente del grupo (existen tetrabótridos en misticetos, y en odontocetos pelágicos de las familias Physteridae, Delphinidae, Ziphiidae), pero no costeros (Dailey y Brownell 1972, Hoberg y Adams 1992); lo mismo ocurre en el caso de *Bolbosoma*. *Hadwenius*, y en general la familia Campulidae, es el único género al parecer más euritópico (véase Tabla 7.4., Delyamure 1955, Raga y col. 1994). Podría decirse que en las comunidades intestinales de los cetáceos faltan los grandes generalistas (excluyendo el género *Diphyllobothrium*, véase Balbuena 1991), que enriquecen en gran medida muchas de las comunidades componentes de los mamíferos terrestres y acuáticos. De hecho, es la única representación helmíntica que se ha encontrado en otros grupos de hospedadores (peces) fuera de su área de origen (Kennedy y Bush 1994).

Por consiguiente, a escala intestinal, la predicción es que,

salvo casos excepcionales, los cetáceos costeros poseerán helmintofaunas más pobres, y faltas de algunos gremios entéricos habituales, como los absorbedores (cestodos y acantocéfalos). El caso de *P. cetaceum* es excepcional. Se espera que los digénidos del género *Hadwenius* sean los únicos representantes intestinales de estos hospedadores costeros, y sólo en condiciones geográficas y/o ecológicas apropiadas. Nótese que estas consideraciones son válidas a escala intestinal. La hipótesis general del efecto histórico en su globalidad está en espera de comparaciones precisas de la helmintofauna en su conjunto, a partir de un escrutinio más detallado de los diferentes grupos de mamíferos.

En conclusión, a la pregunta de si existe un número fijo de nichos ocupables en *P. blainvillei*, puede responderse como sigue: el carácter costero de la especie impide la aparición predecible de cestodos típicos de cetáceos; la especificidad evolutiva (p.e., en el caso de los nematodos pulmonares) y/o trófica impide compartir buena parte de los parásitos de otros cetáceos, u otros endotermos (nótese la falta de parásitos de pinnípedos, salvo quizá *Contracecum* sp.). Sólo resta considerar los verdaderos generalistas dentro de los odontocetos (*Anisakis*, *Polymorphus*=*Corynosoma*, *Pholeter*, *Phyllobothrium*) muchos de los cuales, por razones ecológicas y/o geográficas, parecen faltar en la zona costera de Argentina. Por decirlo brevemente, *P. blainvillei* posee lo único que puede poseer a escala ecológica. Cada población local está saturada con las especies potencialmente presentes (véase Aho 1990, Bush 1990, Aho y Bush 1993), y dicha saturación responde a procesos locales (el modelo del 'pool exhaustion', Aho y Bush 1993). La comunidad quizá puede ser invadida, pero es probable que muy pocos parásitos lo hagan en tiempo ecológico, dentro del reducido ámbito ecológico y geográfico de esta especie.

8. RESUMEN Y CONCLUSIONES

Se ha realizado un estudio taxonómico y ecológico sobre la parasitofauna de la franciscana (*Pontoporia blainvillei*) en las localidades de Necochea y Claromecó, Provincia de Buenos Aires, Argentina. Se analizaron 46 hospedadores, capturados accidentalmente en pesquerías durante el trimestre octubre-diciembre de los años 1988 a 1990. En total se han detectado 6 especies de helmintos, todas en el estómago y el intestino. Dos de ellas corresponden a digénidos, dos a acantocéfalos, y dos a nematodos.

Como consecuencia del trabajo realizado, llegamos a las siguientes conclusiones:

- 1.- Del total de especies de helmintos detectadas, una especie, *Hadwenius pontoporiae*, es nueva para la ciencia. *Pholeter gastrophilus*, *Polymorphidae* sp., *Anisakis simplex* y *Contracaceum* sp. son nuevos registros para el hospedador.
- 2.- A raíz del análisis de las descripciones sobre especies del género *Polymorphus* y *Corynosoma*, debe cuestionarse la presencia o no de espinas genitales como un criterio exclusivo para la separación entre ambos géneros. La discusión de diversas evidencias presentadas en este trabajo sugiere que *Polymorphus cetaceum* podría más bien considerarse como un miembro del género *Corynosoma*, o al menos, como una especie más afín a las de éste.
- 3.- La inmigración de *Hadwenius pontoporiae* en la franciscana parecen seguir un patrón de infestación continua durante el periodo de estudio. Dentro del hospedador, sugerimos que los individuos grávidos prefieren la región más anterior del duodeno, y que las metacercarias se exquistan más atrás y llevan a cabo una emigración ontogenética hacia esta región. La distribución lineal de los individuos que han comenzado a madurar, y los grávidos, se desplaza en sentido posterior con el aumento de intensidad. Este patrón podría explicarse por dos hipótesis no excluyentes: una respuesta intensodependiente que afecta a estos

individuos, debido a su progresiva concentración en la región más anterior del duodeno, o un efecto debido a la superposición de reinfestaciones en diferentes fases de la emigración.

4.- Demostramos que *Polymorphus cetaceum* ha conquistado excepcionalmente, y con éxito, el estómago de un mamífero. Los patrones de selección de hábitat de esta especie indican que la activación parece tener lugar en el estómago químico, y que los vermes se establecen principalmente en el estómago pilórico y la ampolla duodenal, cuyas subpoblaciones muestran una estructura muy similar. El estómago químico parece ofrecer un área efectiva mucho más reducida para el establecimiento de *P. cetaceum*, su región aboral, y se sugiere que puede deberse al alto grado de abrasión y/o privación de nutrientes en el resto de dicha cámara. Sin embargo, las hembras grávidas instaladas en el estómago químico no difieren sustancialmente en su biomasa media, desigualdad media en biomasa, y fecundidad respecto a otras localizaciones. Además, la covariación en la biomasa media y la fecundidad en las tres cámaras sugiere una aparente inespecificidad de *P. cetaceum* por situarse dentro del segmento donde comienza el flujo de alimento previamente digerido, es decir, a partir de la región aboral del estómago químico.

5.- Constatamos dos patrones de diferencias morfológicas entre las especies netamente intestinales de *Polymorphus* y *Corynosoma*, y tres especies de estos géneros que parasitan parcialmente el estómago. Los machos de estas tres especies pueden distinguirse por su mayor longitud de la probóscide; las hembras, por sus ratios longitud/anchura menores que las intestinales, lo que parece responder a un acortamiento relativo del eje longitudinal. Al menos este último rasgo podría ser congruente con una adecuación a las condiciones extremas de intensidad de peristaltismo y flujo de la ingesta en la región anterior del tracto. Se sugiere que este acortamiento relativo de las hembras genera un dimorfismo sexual "invertido" que podría obedecer a presiones selectivas distintas para cada sexo, en virtud de sus diferencias de esperanza de vida. El dimorfismo invertido en

tamaño es excepcional dentro de los acantocéfalos, y hasta ahora no había sido explicado.

6.- Las especies estomacales muestran también huevos de mayor volumen que cualquier otro representante de los géneros *Polymorphus* y *Corynosoma* (salvo *Corynosoma enhydri*), y se encuentran entre los mayores de todo el filo. Aunque no se ha hallado una relación explícita de este hecho y la vida en un hábitat extremo, se sugiere una mayor atención futura a los determinantes abióticos dentro del hospedador en la interpretación de estrategias vitales.

7.- Ofrecemos evidencia circunstancial sobre una posible relación filogenética directa entre *Polymorphus cetaceum*, *Polymorphus arctocephali* y *Corynosoma hamanni*, en virtud de: a) la similitud en la oncotaxia de la probóscide; b) el rango de distribución geográfica, restringido, y adyacente, de las especies; c) el gran potencial de captura de hospedador y dispersión del género *Corynosoma* a partir de pinnípedos, hacia aves y otros mamíferos, que depende de factores estocásticos; d) la mínima representación de especies parcialmente estomacales en este género, y en todo el filo, que hace más parsimonioso asumir un único proceso excepcional, extendido por capturas de hospedador.

8.- La presencia o ausencia de estómago mecánico no parece ser determinante para la viabilidad de las poblaciones de *Anisakis simplex*. Las proporciones medias de cada estado de desarrollo en las infrapoblaciones son muy similares a las de la marsopa común (*Phocoena phocoena*), que sí posee estómago mecánico. Los bajos tamaños infrapoblacionales de *A. simplex* en la franciscana podrían estar más relacionados con la baja probabilidad de transmisión de *A. simplex* en un ecosistema costero. La aparición casi exclusiva de esta especie en el estómago químico de la franciscana apoya la hipótesis de que las larvas recién ingeridas se activarían mayoritariamente en el primer lugar donde el alimento se macerara.

9.- No es posible examinar fiablemente efectos de la competencia interespecífica sobre las distribuciones de los helmintos en las infracomunidades. Sin embargo, los análisis anteriores indican que la restricción de nichos intrahospedador en las especies comunes de helmintos se debe muy probablemente a factores históricos independientes para cada especie, y contingentes con respecto a la aparente segregación lineal que se observa actualmente en la franciscana. En otras palabras, las infracomunidades son aislacionistas.

10.- Las infracomunidades intestinales de la franciscana son muy pobres en especies (sólo *H. pontoporiae* y *P. cetaceum*, pero su abundancia media total se encuentra dentro de lo esperable para un endotermo. Asimismo, son altamente predecibles, y persistentes durante tres años consecutivos. La comparación entre las infracomunidades intestinales de las franciscanas, y los calderones (*Globicephala melas*) del Atlántico Norte sugiere que la predecibilidad podría estar parcialmente ligada a una característica poblacional de la franciscana: la concentración temporal de efectivos en una estrecha franja costera, que incrementaría la probabilidad de transmisión. Los factores genéricos de Kennedy y col. (1986), como la endotermia del hospedador, actuarían sobre dicha base, generando altas intensidades.

11.- Sugerimos que la pobreza de especies en la comunidad componente es atribuible a una interacción de procesos ecológicos e históricos a diferentes niveles. A nivel local, las franciscanas de Necochea-Claromecó parecen tener escasa posibilidad de intercambio de parásitos, debido a la reducida comunidad de cetáceos costeros simpátricos, y a los filtros evolutivos y/o tróficos interpuestos por cada especie. Sin embargo, a nivel regional se obtiene el mismo patrón, a pesar de las diferencias geográficas y ecológicas de las restantes localidades donde se analizó la helmintofauna de las franciscanas. El análisis bibliográfico sobre la helmintofauna intestinal de 21 especies de cetáceos muestra comunidades

componentes intestinales pobres, en cetáceos ecológica y geográficamente diversos. Proponemos que la causa subyacente fundamental de esta pobreza, al menos en el caso de la comunidad componente intestinal, se ajusta razonablemente a la hipótesis de Balbuena y Raga (1993). No obstante, se predicen comunidades intestinales más ricas en cetáceos pelágicos debido a la mayor diversificación de cestodos y acantocéfalos, restringidos a dicho medio. Inversamente, los cetáceos costeros poseerán comunidades intestinales donde el gremio de los absorbedores estará ausente. Las franciscanas de Argentina poseen la helmintofauna helmíntica pobre que pueden poseer a escala ecológica, y muy probablemente, toda comunidad local de esta especie estaría saturada sólo con un reducido número de especies potencialmente disponibles.

9. REFERENCIAS

Aarefjord, H. *Ernaeringsøkologi hos nise (Phocoena phocoena) i skandinaviske farvann*. Tesis de Licenciatura, publicada por Biologisk Institutt, Blindern, Oslo. 64 pp.

Abramsky, Z. y Sellah. C. (1982). Competition and the role of habitat selection in *Gerbillus allenbyi* and *Meriones tristrami*: a removal experiment. *Ecology*, 63: 1242-1247.

Adams, A. M. y Rausch, R. L. (1989). A revision of the genus *Orthosplanchnus* Odhner, 1905 with consideration of the genera *Odhneriella* Skrjabin, 1915 and *Hadwenius* Price, 1932 (Digenea: Campulidae). *Can. J. Zool.*, 67: 1268-1278.

Adamson, L.M. y Noble, S.J. (1993). Interspecific and intraspecific competition among pinworms in the hingut of *Periplaneta americana*. *J. Parasitol.*, 79: 50-56.

Ahmad, R.A. y James, B.L. (1987). Site selection by *Microphallus pygmaeus* Levinsen, 1881 (Trematoda: Microphallidae) in the laboratory mouse. *Parasitol. Res.*, 73: 250-254.

Aho, J.M. (1990). Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. Pp. 157-195 en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Aho, J.M. y Bush, A.O. (1993). Community richness in parasites of some freshwater fishes from North America. Pp. 185-193 en: *Species diversity in ecological communities (historical and geographical perspectives)*, (eds.) R.E. Ricklefs y D. Schluter. The University of Chicago Press. Chicago y Londres.

Aho, J.M.; Bush, A.O.; Wolfe, R.L. (1991). Helminth parasites of bowfin (*Amia calva*) from South Carolina. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 58: 171-175.

Alfaro, J.; Van Waerebeek, K.; Van Bresseem, M. y Reyes, J. (1994). Parásitos del *Delphinus capensis* en el Pacífico suroriental. *Anais VI Reun. Trab. Esp. Mamíf. Aqua. da América do Sul*, p. 80.

Amin, O.M. (1975). Host and seasonal associations of *Acanthocephalus parksidei* Amin, 1974 (Acanthocephala: Echinorhynchidae) in Wisconsin fishes. *J. Parasitol.* 61: 318-329.

Amin, O.M. (1985a). Classification. Pp. 27-72 en: *Biology of the Acanthocephala*, (eds.) D.W.T. Crompton y B.B. Nickol, Cambridge University Press, Cambridge.

Amin, O.M. (1985b). Hosts and geographic distribution of *Acanthocephalus* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) from North American freshwater fishes, with a discussion of species relationships. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 52: 210-220.

Amin, O.M. (1987). Acanthocephala from lake fishes in Wisconsin: ecology and host relationships of *Pomporhynchus bulbocolli* (Pomporhynchidae). *J. Parasitol.*, 73: 278-289.

Amin, O.M. y Heckmann, R.A. (1991). Description and host relationships of *Polymorphus spindlatus* n. sp. (Acanthocephala: Polymorphidae) from the heron *Nycticorax nycticorax* in Peru. *J. Parasitol.*, 77: 201-205.

Anderson, R.M. (1976). Dynamic aspects of parasite population ecology. Pp. 431-462 en: *Ecological aspects of parasitology*, (ed.) C.R. Kennedy. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.

Anderson, R. M. (1982). Epidemiology. Pp. 204-251 en: *Modern parasitology*, (Ed) F.E.G. Cox. Blackwell Scientific-Publications, Oxford.

Anderson, R.M. y May, R.M. (1978) Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory Processes. *J. An. Ecol.*, 47: 219-247.

Arnold, P.W. y Gaskin, D.E. (1975). Lungworms (Metastrongiloidea: Pseudaliidae) of harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L., 1758). *Can. J. Zool.*, 53: 713-735.

Arvy, L. (1982). Phoresis and parasitism in cetaceans, a review. *Inv. Cetacea*, 14: 233-335.

Awachie, J.B.E. (1966). The development and life history of *Echinorhynchus truttae* Schrank, 1788 (Acanthocephala). *J. Helmitol.*, 40: 11-32.

Aznar, F.J.; Balbuena, J.A. y Raga (1994). Helminth communities of *Pontoporia blainvillei* (Cetacea: Pontoporiidae) in Argentinian waters. *Can. J. Zool.*, 72: 702-706.

Aznar, F.J.; Fernández, M.; Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (1992). Patterns of Colonization of *Pholeter gastrophilus* in *Stenella coeruleoalba* and *Phocoena phocoena*. *Proceedings of the sixth annual conference of the European Cetacean Society*, 214-217.

Aznar, F.J.; Raga, J.A.; Corcuera, J. y Monzón, F. (en prensa). Helminths as biological tags for franciscana in Argentinian and Uruguayan waters. *Mammalia*.

Balbuena, J.A. (1991). *Estudio taxonómico y ecológico de la parasitofauna del calderón común, Globicephala melas* (Traill, 1809), en las aguas de Europa. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia. viii + 305 pp.

Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (1993). Intestinal helminth communities of the long-finned pilot whale (*Globicephala melas*) off the Faroe Islands. *Parasitology*, 106: 327-333.

Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (1994). Intestinal helminths as indicators of segregation and social structure of pods of long-finned pilot whales (*Globicephala melas*) off Faeroe Islands. *Can. J. Zool.*, 72: 443-448.

Balbuena, J. A., Raga, J. A. y Abril, E. (1989). Redescription of *Odhneriella subtila* (Skrjabin, 1959) (Digenea: Campulidae) from the intestine of *Globicephala melaena* (Traill, 1809) (Cetacea: Delphinidae) off the Faroe Islands (North-East Atlantic). *Syst. Parasitol.*, 14: 31-36.

Balbuena, J.A.; Aspholm, P.E.; Andersen, K.I. y Bjorge, A. (1994). Lung-worms (Nematoda: Pseudaliidae) in Norwegian waters: patterns of colonization. *Parasitology*, 108: 343-349.

Bansemir, A.D. y Sukhdeo, M.V.K. (1994). The food resource of adult *Heligmosoides polygyrus* in the small intestine. *J. Parasitol.*, 80: 24-28.

Barnes, L.G.; Domning, D.P. y Ray, C.E. (1985). Status of studies on fossil marine mammals. *Mar. Mamm. Sci.*, 1: 15-53.

Bates, R.M. y Kennedy, C.R. (1990). Interactions between the acanthocephalans *Pomphorhynchus laevis* and *Acanthocephalus anguillae* in rainbow trout: testing an exclusion hypothesis. *Parasitology*, 100: 435-444.

Bates, R.M. y Kennedy, C.R. (1991a). Site availability and density-dependent constraints on the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Parasitology*, 102: 405-410.

Bates, R.M. y Kennedy, C.R. (1991b). Potential interactions between *Acanthocephalus anguillae* and *Pomphorhynchus laevis* in their natural hosts chub, *Leuciscus cephalus* and the European eel, *Anguilla anguilla*. *Parasitology*, 102: 289-297.

Begon, M.; Harper, J.L. Townsend, C.R. (1990). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, Massachusetts, 945 pp.

Bertness, M.D. y Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 191-193.

Beverly-Burton, M. (1978). Helminths of the alimentary tract from a straded herd of the Atlantic white-sided dolphin, *Lagenorhynchus acutus*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35: 1356-1359.

Blair, D. y Hudson, E.T. (1992). Population structure of *Lankatrematoides gardneri* (Digenea: Opisthotrematidae) in the pancreas of the dugong (*Dugong dugon*) (Mammalia: Sirenia). *J. Parasitol.*, 78: 1077-1079.



Boltovskoy, E. (1981). Masas de agua en el Atlántico Sudoccidental. Pp. 227-238 en: *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Pub. Esp. del INIDEP, Mar del Plata, Argentina.

Boltovskoy, D. (1981). Características biológicas del Atlántico Sudoccidental. Pp. 239-251 en: *Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y métodos de trabajo con el zooplancton marino*. Pub. Esp. del INIDEP, Mar del Plata, Argentina.

Bonner, W.N. (1981) Southern fur seals *Arctocephalus* (Geoffroy Saint-Hilaire and Cuvier, 1826). Pp. 161-207 en: *Handbook of marine mammals. Vol.1 The walrus, sea lions, fur seals and sea otter*, (eds.) S.H. Ridgway y R. Harrison Academic Press, London.

Bordino, P. e Iníguez, M. (1994). Observaciones sobre el comportamiento y distribución de franciscana (*Pontoporia blainvillei*) en Bahía Anegada, Argentina. *Anais VI Reun. Trab. Esp. Mamíf. Aqua. da América do Sul*, p. 129.

Bradley, D.J. (1974). Stability in host-parasite systems. Pp. 71-87, en: *Ecological stability*, (eds.) M.B. Usher y M.H. Williamson. Chapman and Hall, London.

Bratney, J. y Ni, I-H. (1992). Ascaridoid nematodes from the stomach of harp seals, *Phoca groenlandica*, from Newfoundland and Labrador. *J. Fish. Res. Board Can.*, 49: 956-966.

Bratney, J. y Stenson, G.B. (1993). Host specificity and abundance of parasitic nematodes (Ascaridoidea) from the stomachs of five phocid species from Newfoundland and Labrador. *Can. J. Zool.*, 71: 2156-2166.

Bray, R.A. y des Clers, S.A. (1992). Multivariate analyses of metrical features in the *Lepidapedon elongatum* (Lebour, 1908) species-complex (Digenea, Lepocreadiidae) in deep and shallow water gadiform fishes of the NE Atlantic. *Syst. Parasitol.*, 21: 223-232.

Brooks, D.R. (1979). Testing the context and extent of host-parasite coevolution. *Syst. Zool.*, 28: 299-307.

Brooks, D.R.; Bandoni, S.M.; MacDonald, C.A. y O'Grady, R.T. (1989). Aspects of the phylogeny of the Trematoda Rudolphi, 1808 (Platyhelminthes: Cercomeria). *Can. J. Zool.*, 63: 2609-2624.

Brooks, D.R.; O'Grady, R.T. y Glen, D.R. (1985). Phylogenetic analysis of the Digenea (Platyhelminthes: Cercomeria) with comments on their adaptative radiation. *Can. J. Zool.*, 63: 411-443.

Brown, A.F. (1986). Evidence for density-dependent establishment and survival of *Pomphorhynchus laevis* (Müller, 1776) (Acanthocephala) in laboratory-infected *Salmo gairdneri* Richardson and its bearing on wild populations in *Leuciscus cephalus* (L.). *J. Fish Biol.*, 28: 659-669.

Brown, A.F. (1989) Seasonal dynamics of the acanthocephalan *Pomphorynchus laevis* (Müller, 1776) in its intermediate and preferred definitive hosts. *J. Fish Biol.*, 34: 183-194.

Brownell, R.L.(Jr.) (1975). Progress report on the biology of the franciscana dolphin, *Pontoporia blainvillei*, in Uruguayan waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, 32: 1073-1078.

Brownell, R.L.(Jr.) (1981). Biology of the franciscana dolphin (*Pontoporia blainvillei*) in Uruguayan waters. *Natl. Geogr. Soc. Res. Rep.*, 13: 129-140.

Brownell, R.L.(Jr.) (1984). Review of reproduction in platanistid dolphins. *Rep. int. Whal. Comm. (Spec. Issue 6)*: 149-158.

Brownell, R.L.(Jr.) (1989). Franciscana, *Pontoporia blainvillei* (Gervais and d'Orbigny, 1844). Pp. 45-67, en: *Handbook of marine mammals*, eds. S. H. Ridgway y R. Harrison. Vol. 4: River dolphins and larger toothed whales. Academic Press, London.

Brownell, R.L.(Jr.) y Ness, R. (1970). Preliminary notes on the biology of the Franciscana, *Pontoporia blainvillei* (Cetacea: Platanistidae). *Proc. Sixth Ann. Conf. Biol. Sonar and Diving Mammals-1969*, pp. 23-28. Stanford Res. Inst., Menlo Park, California.

Bundy, D.A.P. y Golden, M.H.N. (1987). The impact of host nutrition on gastrointestinal helminth populations. *Parasitology*, 95: 623-635.

Burlingame, P.L. y Chandler, A.C. (1941). Host-parasite relations of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in albino rats, and the environmental nature of resistance to single and superimposed infections with this parasite. *Am. J. Hyg.*, 33: 1-21.

Bush, A.O. y Holmes (1986a). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. *Can. J. Zool.* 64: 132-141.

Bush, A.O. y Holmes (1986b). Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Can. J. Zool.*, 64: 142-152.

Bush, A.O. (1990). Helminth communities in avian hosts: determinants of pattern. Pp. 197-232, en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) Esch, G.W., A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Bush, A.O. and Aho (1990). Concluding remarks. Pp. 321-325 en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) Esch, G.W., A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Bush, A.O.; Heard, R.W.(Jr.) y Overstreet, R.M. (1993). Intermediate hosts as source communities. *Can. J. Zool.*, 71: 1358-1363.

Bush, A.O.; Aho, J.M. y Kennedy, C.R. (1990). Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evol. Ecol.*, 4: 1-20.

Cannon, L.R.G. (1977). Some ecological relationships of larval ascaridoids from south-eastern Queensland marine fishes. *Int. J. Parasitol.* 7: 227-232.

Capozzo, H.L. y Junín, M. (1991). Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental. *Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA N° 138*, 250 pp.

Case, T.J. y Sidell, R. (1983). Pattern and chance in the structure of model and natural communities. *Evolution*, 37: 832-849.

Ching, H. L. y Robinson, E. S. (1959). Two campulid trematodes from a new host: the harbor porpoise. *J. Parasit.*, 45: 81.

Christensen, N.O.; Simonsen, P.E.; Odaibo, A.B. y Mahler, H. (1990). Establishment, survival, and fecundity in *Echisnostoma caproni* (Trematoda) infections in hamsters and jirds. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 57: 104-107.

Cislo, P.R. y Cairra, J.N. (1993). The parasite assemblage in the spiral intestine of the shark *Mustelus canis*. *J. Parasitol.*, 79: 886-899.

Cohen, J. (1994). The Earth is Round ($p < .05$). *Am. Psycho.* 49: 997-1003.

Conover, W.J. (1980). *Practical nonparametric statistics*, 2nd edition, John Wiley and Sons, Inc., New York, xiv + 493 pp.

Cook, R.L. y Roberts, L.R. (1991). In vivo effects of putative crowding factors on development of *Hymenolepis diminuta*. *J. Parasitol.*, 77: 21-25.

Corcuera, J. (1991). *Marsopa espinosa Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865). Pp. 27-30, en: Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental, (eds.) H.L. Capozzo y M. Junín. *Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA N° 138*.

Corcuera, J. y Monzón, F. (1990). Reproducción en hembras del delfín franciscana *Pontoporia blainvillei* en Necochea (Argentina). *Resúmenes IV Reun. Esp. Mamíf. Acuát. de América del Sur, Valdivia, Chile*, p. 20.

Corcuera, J.; Monzón, F.; Crespo, E.A.; Aguilar, A. y Raga, J.A. (1994). Interactions between marine mammals and the coastal fisheries of Necochea and Claromecó (Buenos Aires Province, Argentina). *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 15)*, Cambridge. pp. 283-290.

Corcuera, J.; Monzón, F.; Aguilar, A.; Borrell, A. y Rara, J.A. (en prensa). Life history data, organochlorine pollutants and parasites from some Burmeister's porpoises (*Phocoena spinipinnis*) caught in northern Argentine waters. *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 15)*, Cambridge.

Cornell, H.V. y Lawton, J.H. (1992). Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *J. An. Ecol.*, 61: 1-12.

Crespo, E.A. y Harris, G. (1992). Comentarios sobre el límite sur de la distribución de la franciscana (*Pontoporia blainvillei*) y su tamaño de manada. Resúmenes V Reun. Trab. Esp. Mamíf. Acua. de América del Sur, p. 18.

Croll, N.A. (1976). The location of parasites within their hosts: the influence of host feeding and diet on the dispersion of adults of *Nippostrongylus brasiliensis* in the intestine of the rat. *Int. J. Parasitol.*, 6: 441-448.

Croll, N.A. y Smith, J.M. (1977). The location of parasites within their hosts: The behaviour of *Nippostrongylus brasiliensis* in the anaesthetised rat. *Int. J. Parasitol.*, 7: 195-200.

Crompton, D.W.T. (1973). The sites occupied by some parasitic helminths in the alimentary tract of vertebrates. *Biol. Rev.*, 48: 27-83.

Crompton, D.W.T. (1976). Entry in the host and site selection. Pp. 41-73, en: *Ecological aspects of Parasitology*, (ed.) C.R. Kennedy. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.

Crompton (1985). Reproduction. Pp. 213-271 en: *Biology of the Acanthocephala*, (eds.) D.W.T. Crompton y B.B. Nickol, Cambridge University Press, Cambridge.

Dailey, M.D. (1975). The distribution and intraspecific variation of helminth parasites in pinnipeds. *Rapp. P.-v. Reún. Cons. int. Explor. Mer*, 169: 338-352.

Dailey, M.D. (1985). Diseases of Mammalia: Cetacea. Pp. 805-847, en: *Diseases of marine animals*. Vol. IV, Part 2., (ed.) O. Kinne. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, 805-847.

Dailey, M.D. (1989). A survey of marine mammal metazoan parasites of the southern California coast with references to potential research in Mexican populations. *VII Simposium Int. Biol. Mar. 1-5 junio 1989*: 87-93.

Dailey, M.D. y Brownell, R.L. (Jr.). (1972). A checklist of marine mammal parasites. Pp. 528-589, en: *Mammals of the sea. Biology and medicine*, (ed.) S.H. Ridgway. C.C. Thomas Publisher, Springfield.

Dailey, M.D. y Perrin, W.F. (1973). Helminth parasites of porpoises of the genus *Stenella* in the eastern tropical Pacific, with descriptions of two new species: *Mastigonema stenellae* gen. et. sp. n. (Nematoda: Spiruroidea) and *Zalophotrema pacificum* sp. n. (Trematoda: Digenea). *Fish. Bull. US*, 71: 455-471.

Dailey, M.D. y Walker, W.A. (1978). Parasitism as a factor (?) in single stradings of southern California cetaceans. *J. Parasitol.*, 64: 593-596.

Dailey, M.D. y Vogelbein, W.K. (1991). Parasite fauna of three species of Antarctic whales with reference to their use as potetial stock indicators. *Fish. Bull. US*, 89: 355-365.

Davey, J.T. (1971). A revision of the genus *Anisakis* Dujardin, 1845 (Nematoda: Ascaridata). *J. Helminthol.*, 14: 51-72.

Delyamure, S.L. (1955). *Helminth fauna of marine mammals (ecology and phylogeny)*. Akad. Nauk SSSR, Moskva, 517 pp. (Traducido al inglés por Israel Program for Scientific Translation, Jerusalem, 1968, 522 pp).

Delyamure, S.L. (1964). *Beluga (Delphinapterus leucas) investigations of the species*. Pp. 292-312 en: *Enemies and parasites*, (eds.) S.E. Kleinenberg, A.V. Yablokov, B.M. Bel'kovich y M.N. Tarasevich. Akad. Nauk SSSR., Moscú. (En ruso: Traducido por Israel Program for Scientific Traslation, Jerusalem, 1969).

Denny, M. (1969). Life-cycles of helminth parasites using *Gammarus lacustris* as an intermediate host in a Canadian lake. *Parasitology*, 59: 795-827.

Desportes, G. (1985). *La nutrition des Odontocètes en Atlantique Nord-Est. Côtes Francaises et Iles Féroé*. Tesis Doctoral, Université de Poitiers, 190 pp.

Dobson, A.P. (1986). Inequalities in the individual reproductive success of parasites. *Parasitology*, 92: 675-682.

Dollfus, R. Ph. (1973/74). *Pholeter* (Trematoda: Digenea) from an intestinal cyst of *Stenella coeruleoalba* Meyen, 1833 (Odontoceti, Delphinidae). Comments on the family Pholeteridae Dollfus, 1939. List of helminths identified to date in *S. coeruleoalba*. *Invest. Cetacea*, 5: 331-337.

Dunson, W.A. y Travis, J. (1991). The role of abiotic factors in community organization. *Amer. Nat.*, 138: 1067-1091.

Edwards, D.D. y Bush, A.O. (1989). Helmith communities in avocets: importance of the compound community. *J. Parasitol.*, 75: 225-238.

Efron, B. (1981). Nonparametric estimates of standard error: The jackknife, the bootstrap amd other methods. *Biometrika*, 68: 589-599.

Efron, B. (1982). The jackknife, the bootstrap and other resampling plans. *SIAM (Society for Industrial and Applied Mathematics) Monograph* 38.

Esch, G.W. y Fernández, J.C. (1993). *A functional biology of parasitism. Ecological and evolutionary implications*. Chapman and Hall, London. 337 pp.

Esch, G.W. y Fernández, J.C. (1994). Snail-trematode interactions and parasite community dynamics in aquatic systems: a review. *Am. Midl. Nat.*, 131: 209-237.

Esch, G.W.; Bush, A.O. y Aho, J.M. (1990a). *Parasite communities: Patterns and Processes*. Chapman and Hall, London, 335 pp.

Esch, G.W., Gibbons, J.W. y Bourque, J.E. (1975). An analysis of the relationship between stress and parasitism. *Am. Midl. Nat.*, 93: 339-353.

Esch, G.W., Kennedy, C.R., Bush, A.O. y Aho, J.M. (1988). Patterns in helminth communities in freshwater fish in Great Britain: alternative strategies for colonization. *Parasitology*, 96: 519-532.

Esch, G.W.; Shostack, A.W.; Marcogliese, D.J. y Goater, T.M. (1990b). Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview. Pp. 1-19, en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Ewald, J.A. y Nickol, B.B. (1989). Availability of caecal habitat as a density-dependent limit on survivorship of *Leptorhynchoides thecatus* in green sunfish, *Lepomis cyanellus*. *Parasitology*, 98: 447-450.

Fager, E.W. (1957). Determination and analysis of recurrent groups. *Ecology*, 38: 586-595.

Fager, E.W. y McGowan, J.A. (1963). Zooplankton species groups in the North Pacific. *Science*, 140(3566): 453-460.

Fagerholm, H-P. (1990). *Systematic position and delimitation of ascaridoid nematode parasite of the genus Contracaecum with a note on the superfamily Ascaridoidea*. Resúmen de Tesis Doctoral, Department of Biology, Abo Akademi 20500 Abo, Finland, 27 pp.

Fagerholm, H-P. y Gibson, D.I. (1987). A redescription of the pinniped parasite *Contracaecum ogmorhini* (Nematoda, Ascaridoidea), with an assessment of its antiboreal circumpolar distribution. *Zool. Script.*, 16: 19-24.

Fernández, M.; Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (1994). *Hadwenius tursionis* (Marchi, 1873) n. comb. (Digenea, Campulidae) from the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821) in the western Mediterranean. *Syst. Parasitol.*, 28: 223-228.

Fernández, M.; Balbuena, J.A.; Pertusa, J.F. y Raga, J.A. (1995). Biometric variability of *Hadwenius tursionis* (Marchi, 1873) (Digenea, Campulidae) from the intestine of the bottlenose dolphin *Tursiops truncatus* (Montagu, 1821). *Syst. Parasitol.*, 30: 67-76.

Figuroa, L. y Puga, S. (1990). *Corynosoma cetaceum* Johnston y Best, 1942 (Acanthocephala) en delfín chileno, *Cephalorhynchus eutropia* Gray, 1846 (Cetacea: Delphinidae). *Bol. Chil. Parasitol.*, 45: 93-95.

Fitch, J.E. y Brownell, R.L. (Jr.). (1971). Food habits of the franciscana *Pontoporia blainvillei* (Cetacea: Platanistidae) from South America. *Bull. Mar. Sci.*, 21: 626-636.

Franco, J., Huffman, J.E. y Fried, B. (1986). Infectivity, growth, and development of *Echinostoma revolutum* (Digenea: Echinostomatidae) in the golden hamster, *Mesocricetus auratus*. *J. Parasitol.*, 72: 142-147.

Franco, J., Huffman, J.E. y Fried, B. (1988). The effects of crowding on adults of *Echinostoma revolutum* (Digenea: Echinostomatidae) in experimentally infected golden hamsters, *Mesocricetus auratus*. *J. Parasitol.*, 74: 240-243.

Freeland, W.L. (1983). Parasites and the coexistence of animal host species. *Amer. Nat.*, 121: 223-236.

Fried, B. y Freeborne, N.E. (1984). Effects of *Echinostoma revolutum* (Trematoda) adults on various dimensions of the chicken intestine, and observations on worm crowding. *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 51: 297-300.

Gavet, M.F. y Fried, B. (1994). Infectivity, growth, distribution and acetabular attachment of a one-hundred metacercarial cyst inoculum of *Echinostoma trivolvis* in ICR mice. *J. Helminthol.*, 68: 131-134.

George-Nascimento, M.A. y Marín, S.L. (1992). Efecto de dos especies hospedadoras, el lobo fino austral *Arctocephalus australis* (Zimmerman) y el lobo marino común *Otaria byronia* (Blainville) (Carnivora; Otariidae), sobre la morfología y la fecundidad de *Corynosoma* sp. (Acanthocephala; Polymorphidae) en Uruguay. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 65: 183-193.

Gibson, D.I. (1970). Aspects of the development of 'herringworm' (*Anisakis* sp. larva) in experimentally infected rats. *Nytt. Mag. Zool.*, 18: 175-187.

Gibson, D.I. (1985). Collection and preparation techniques for parasitic helminths. *Department of Zoology Information Sheet, British Museum (Natural History)*, 2 pp. (no publicado).

Gihir, M. y Pilleri, G. (1969). On the Anatomy and biometry of *Stenella styx* Gray and *Delphinus delphis* L. (Cetacea, Delphinidae) of the Western Mediterranean. *Inv. Cetacea*, 1: 15-65.

Ginetsinskaya, T. A. (1988). The adult. Pp. 249-317 en: *Trematodes, their life cycles, Biology and Evolution*. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi.

Goater, C.P.; Bush, A.O. (1988). Intestinal helminth communities in long-billed curlews: the importance of congeneric host-specialists. *Holarc. Ecol.*, 11: 140-145.

Goater, C.P.; Esch, G.W. y Bush, A.O. (1987). Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. *Am. Midl. Nat.*, 118: 289-300.

Goater, C.P. (1992). Experimental population dynamics of *Rhabdias bufonis* (Nematoda) in toads (*Bufo bufo*): density-dependence in the primary infection. *Parasitology*, 104: 179-187.

González, R. (1991). Delfín común (*Delphinus delphis*) (Linnaeus, 1758). Pp. 70-73 en: Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental, (eds.) H.L. Capozzo y M. Junín. *Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA* N° 138.

Gould, S.J. (1977). Eternal metaphors of paleontology. Pp. 1-26, en: *Patterns of evolution, as illustrated by the fossil record*, (ed.) A. Hallam, Elsevier Scientific Publishing Company.

Gould, S.J. (1982). Free to be extinct. *Natural history* 91: 12-16.

Gould, S.J. y Lewontin, R.C. (1981). The spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: a critique of the Adaptationist Programme. *Proc. R. Soc. London B*, 205: 581-598.

Grabda, J. (1976). Studies on the life cycle and morphogenesis of *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809) (Nematoda, Anisakidae) cultured in vitro. *Acta Ichthyologica Piscatoria*, 6: 119-141.

Gregory, R.D. y Blackburn, T.M. (1991). Parasite prevalence and host sample size. *Parasitol. Today*, 7: 316-318.

Gregory, R.D.; Keymer, A.E. y Harvey, P.H. (1991). Life history, ecology and parasite community structure in Soviet birds. *Biol. J. Linn. Soc.*, 43: 249-262.

Grossman, G.D.; Moyle, P.B. y Whitaker, J.O.(Jr.). (1982) Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. *Amer. Nat.*, 120: 423-454.

Guégan, J.-F. y Kennedy, C.R. (1993). Maximum local helminth parasite community richness in British freshwater fish: a test of the colonization time hypothesis. *Parasitology*, 106: 91-100.

Hair, J.D. y Holmes, J.C. (1975). The usefulness of measures of diversity, niche width and niche overlap in the analysis of helminth communities in waterfowl. *Acta Parasitol. Pol.*, 23: 253-269.

Hanski, I. (1982). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.

Harrison, R.J.; Johnson, F.R. y Young, B.A. (1970). The oesophagus and stomach of dolphins (*Tursiops*, *Delphinus*, *Stenella*). *J. Zool. Lond.*, 160: 377-390.

Hartvigsen, R. y Halvorsen, O. (1993). Common and rare trout parasites in a small landscape system. *Parasitology*, 106: 101-105.

Hartwich, G. (1974). Key to genera of the Ascaridoidea. C.I.H. Keys to the nematode parasites of vertebrates. (eds.) R.C. Anderson, A.G. Chabaud and S. Willmott. Commonwealth Agriculture Bureaux, 15 pp.

Haukisalmi, V.; Henttonen, H. y Tenora, F. (1988). Population dynamics of common and rare helminths in cyclic vole populations. *J. An. Ecol.*, 57: 807-825.

Haukisalmi, V. y Henttonen, H. (1993). Coexistence in helminths of the bank vole *Clethrionomis glareolus*. II. Intestinal distribution and interspecific interactions. *J. An. Ecol.*, 62: 230-238.

Haukisalmi, V. y Henttonen, H. (1994). Distribution patterns and microhabitat segregation in gastrointestinal helminths of *Sorex shrews*. *Oecologia*, 97: 236-242.

Hayes, W.B. (1978). Some sampling properties of the Fager index for recurrent species groups. *Ecology*, 59: 194-196.

Helle, E. y Valtonen, E.T. (1980). On the occurrence of *Corynosoma* spp. (Acanthocephala) in ringed seals (*Pusa hispida*) in the Bothnian Bay, Finland. *Can. J. Zool.*, 58: 298-303.

Helle, E. y Valtonen, E.T. (1981). Comparison between spring and autumn infections by *Corynosoma* (Acanthocephala) in the ringed seal *Pusa hispida* in the Bothnian Bay of the Baltic Sea. *Parasitology*, 82: 287-296.

Heras, M.P. (1991). Tonina, *Tursiops gephyreus* (Lahille, 1908). Pp. 54-57, en: Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental, (eds.) H.L. Capozzo y M. Junín. *Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA* N° 138.

Herreras, V.; Kaarstad, S.; Balbuena, J.A.; Kinze, K. Chr. y Raga, J.A. (en prensa). Anisakid nematodes of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) in Danish waters. Preliminary results. *Proceedings of the ninth annual conference of the European Cetacean Society*.

Hobbs, R.P. (1980). Interspecific interactions among gastrointestinal helminths in pikas of North America. *Am. Midl. Nat.*, 103: 15-25.

Hoberg, E.P. (1986). Aspects of ecology and biogeography of acanthocephala in Antarctic seabirds. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 61: 199-214.

Hoberg, E.P. (1987). Recognition of larvae of the Tetrabothriidae (Eucestoda): implications for the origin of tapeworms in marine homeotherms. *Can. J. Zool.*, 65: 997-1000.

Hoberg, E.P. (1989). Phylogenetic relationships among genera of the Tetrabothriidae (Eucestoda). *J. Parasitol.*, 75: 617-626.

Hoberg, E.P. (1992). Congruent and synchronic patterns in biogeography and speciation among seabirds, pinnipeds, and cestodes. *J. Parasitol.*, 78: 601-615.

Hoberg, E.P. y Adams, A.M. (1992). Phylogeny, historical biogeography, and ecology of *Anophryocephalus* spp. (Eucestoda: Tetrabothriidae) among pinnipeds of the Holarctic during the late Tertiary and Pleistocene. *Can. J. Zool.*, 70: 703-719.

Hoberg, E.P.; Daoust, P-Y. y MacBurney, S. (1993). *Bolbosoma capitatum* and *Bolbosoma* sp. (Acanthocephala) from Sperm Whales (*Physeter macrocephalus*) Stranded on Prince Edward Island, Canada. *J. Helminthol. Soc. Wash.* 60: 205-210.

Holmes, J.C. (1961). Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding. *J. Parasitol.*, 47: 209-216.

Holmes, J.C. (1962). Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). II. Effects on growth. *J. Parasitol.*, 48: 87-95.

Holmes, J.C. (1973). Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation and their importance to the development of helminth communities. *Can. J. Zool.*, 51: 333-346.

Holmes, J.C. (1976). Host selection and its consequences. Pp. 21-39, en: *Ecological aspects of parasitology*, (ed.) C.R. Kennedy. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.

Holmes, J.C. (1979). Parasite populations and host community structure. Pp: 27-45, en: *Host-parasite interfaces*, (ed.) B.B. Nickol. Academic Press, New York, San Francisco, London.

Holmes, J.C. (1987). The structure of helminth communities. Pp. 203-208, en: *Parasitology, Quo vadit?. Proc. Sixth int. Congr. Parasitol.*, (ed.) M.J. Howell, Aust. Acad. Sci., Camberra.

Holmes, J.C. (1990a). Helminth communities in marine fishes. Pp. 101-130 en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Holmes, J.C. (1990b). Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths. *Ann. Parasitol. Hum. Comp.*, 65 (Suppl.I): 69-72.

Holmes, J.C. y Price, P.W. (1980). Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology. *Syst. Zool.*, 29: 203-213.

Holmes, J.C. y Price, P.W. (1986). Communities of parasites. Pp. 187-213, en: *Community ecology: pattern and process*, (eds.) D.J. Anderson y J. Kikkawa. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Holmes, J.C.; Hobbs, R.P. y Leong, T.S. (1977). Populations in perspective: community organization and regulation of parasite populations. Pp. 209-245, en: *Regulation of parasite populations*. (ed.) G.W. Esch. Academic Press, New York.

Hosier, D.W. y Fried, B. Infectivity, growth, and distribution of *Echinostoma caproni* (Trematoda) in the ICR mouse. *J. Parasitol.*, 77: 640-642.

Howard, E.B.; Britt, J.O. y Matsumoto, G. (1983). Parasitic diseases. Pp. 119-232, en: *Pathobiology of marine mammal diseases*. Vol. 1., (ed.) E.B. Howard. CRC press, Boca Raton.

Hulbert, S.H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59: 67-77.

Inchausti, P. (1994). Reductionist approaches in community ecology. *Am. Nat.*, 143: 201-221.

Janovy, J. (Jr.); Ferdig, M.T. y Mcdowell, M.A. (1990). A model of dynamic behaviour of a parasite species assemblage. *J. theor. Biol.*, 142: 517-529.

Janovy, J. (Jr.); Clopton, R.E. y Percival, T.J. (1992). The roles of ecological and evolutionary influences in providing structure to parasite species assemblages. *J. Parasitol.*, 78: 630-640.

Jefferies, D.J.; Hanson, H.M. y Harris, E.A. (1990). The prevalence of *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda) and *Corynosoma strumosum* (Acanthocephala) in otters *Lutra lutra* from coastal sites in Britain. *J. Zool. Lond.*, 221: 316-321.

Johnston, H. y Best, E.W. (1942). Australian Acanthocephala No. 3. *Trans. R. Soc. S. Aust.*, 66: 250-254.

Junín, M. y Castello, H.P. (1994). Avistajes costeros de franciscana, *Pontoporia blainvillei*, en la Provincia de Buenos Aires. *Anais VI Reun. Trab. Esp. Mamíf. Aquá. da América do Sul*, pp. 55-56.

Kagei, N. (1969). Life history of nematodes of the genus *Anisakis*. *Fish. Res. Board Can., Transl. Ser.*, 1324, 25 pp.

Kagei, N.; Tobayama, T. y Nagasaki, Y. (1976). On the helminthum of franciscana *Pontoporia blainvillei*. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 28: 161-166.

Kennedy, C.R. (1976). Reproduction and dispersal. Pp. 143-159, en: *Ecological aspects of parasitology*, (ed.) C.R. Kennedy. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.

Kennedy, C.R. (1983). General ecology. Pp.27-79, en: *Biology of the Eucestoda*, Vol.1, (eds.) C. Arme and P.N. Pappas. Academic Press, London.

Kennedy, C.R. (1985a). Site segregation by species of Acanthocephala in fish, with special reference to eels, *Anguilla anguilla*. *Parasitology*, 90: 375-390.

Kennedy, C.R. (1985b). Regulation and dynamics of acanthocephalan populations. Pp. 385-416, en: *Biology of the Acanthocephala*, (eds.) D.W.T. Crompton y B.B. Nickol. Cambridge University Press, Cambridge.

Kennedy, C.R. (1990). Helminth communities in fresh water fish: structured communities or stochastic assemblages?. Pp. 131-156, en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Kennedy, C.R. (1992). Field evidence for interactions between the acanthocephalans *Acanthocephalus anguillae* and *A. lucii* in eels, *Anguilla anguilla*. *Ecol. Parasitol.*, 1: 122-134.

Kennedy, C.R. (1993). Acanthocephala. Pp. 279-295, en: *Reproductive biology of invertebrates*. Vol.6 pt A., (eds.) A.D. Adiyodi y K.G. Adiyodi. New Delhi: Oxford and IBH.

Kennedy, C.R. y Lord, D. (1982). Habitat specificity of the acanthocephalan *Acanthocephalus clavula* (Dujardin, 1845) in eels *Anguilla anguilla* (L). *J. Helminthol.*, 56: 121-129.

Kennedy, C.R. y Bakke, T.A. (1989). Diversity patterns in helminth communities in common gulls, *Larus canus*. *Parasitology*, 98: 439-445.

Kennedy, C.R. y Bush, A.O. (1992). Species richness in helminth communities: the importance of multiple congeners. *Parasitology*, 104: 189-197.

Kennedy, C.R. y Bush, A.O. (1994). The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. *Parasitology*, 109: 187-196.

Kennedy, C.R.; Broughton, P.F. y Hine, P.M. (1976). The sites occupied by the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis* in the alimentary canal of fish. *Parasitology*, 72: 195-206.

Kennedy, C.R.; Bush, A.O. y Aho, J.M. (1986). Patterns in helminth communities: why are birds and fish different? *Parasitology*, 93: 205-215.

Keymer, A. (1982). Density-dependent mechanisms in the regulation of intestinal helminth populations. *Parasitology*, 84: 573-587.

King, J.E. (1983). *Seals of the world*. Oxford University Press, Oxford, 240 pp.

Kinsella, J.M. (1971). Growth, development, and intraspecific variation of *Quinqueserialis quinqueserialis* (Trematoda: Notocotylidae) in rodent hosts. *J. Parasitol.*, 57: 62-70.

Kooyman, G.L. (1981). Leopard seal *Hydrurga leptonyx* Blainville, 1820. Pp: 261-274, en: *Handbook of marine mammals*, Vol 2., (eds.) S.H. Ridgway and R.J. Harrison). Academic Press, London.

Krebs, C.J. (1989). *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York, xii-654 pp.

Kuhn, T.S. (1971). *La estructura de las revoluciones científicas*. Fondo de Cultura Económica, México.

Kuntz, S.M. y Font, W.F. (1984). Seasonal dynamics of *Allopodocotyle boleosomi* (Pearse, 1924) n. comb. (Digenea: Opecoelidae) in Wisconsin darters (Etheostomatinae). *Can. J. Zool.*, 62: 2666-2672.

Kuris, A.M. y Lafferty, K.D. (1994). Community structure: larval trematodes in snail hosts. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 25: 189-217.

Kuris, A.M.; Blaustein, A.R. y Alió, J.J. (1980). Host as islands. *Am. Nat.*, 116: 570-586.

Lakatos, I. (1975). La falsación y la metodología de los programas de investigación científica. Pp. 203-343, en: *La crítica y el desarrollo del conocimiento*, (eds.) I. Lakatos y A.E. Musgrave. Grijalbo, Barcelona.

Lauckner, G. (1985). Diseases of Mammalia: Pinnipedia. Pp. 683-793 en: *Diseases of marine animals*. Vol. IV, Part 2., (ed.) O. Kinne. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, 805-847.

Leatherwood, S. and Reeves, R.R. (1983). *The Sierra Club Handbook of whales and dolphins*. Sierra Club Books, San Francisco, 302 pp.

Levin, S.A. (1992). The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.

Lik, R.R. (1991). *Untersuchungen zu Lebenszyklus (Krebse - Fische - marine Säuger) und Gefrierresistenz anisakider Nematoden in Nord- und Ostsee*. Berichte aus dem Institut für Meereskunde, Christian - Albrechts - Universität, Kiel, 203 pp.

Lotz, J.M. y Font, W.F. (1985). Structure of enteric helminth communities in two populations of *Eptesicus fuscus* (Chiroptera). *Can. J. Zool.*, 63: 2969-2978.

Lotz, J.M. y Font, W.F. (1991). The role of positive and negative interspecific associations in the organization of communities of intestinal helminths of bats. *Parasitology*, 103: 127-138.

Lotz, J.M.; Bush, A.O. y Font, W.F. (1995). Recruitment-driven, spatially discontinuous communities: a null model for transferred patterns in target communities of intestinal helminths. *J. Parasitol.*, 81: 12-24.

Lunneryd, S.G. (1992). *Dipetalonema spirocauda* (Leidy) (Nematoda) and *Corynosoma strumosum* (Rodulphi) (Acanthocephala) infection in harbour seal from the Kattegat -Skagerrak and the Baltic. *Sarsia*, 76: 267-271.

Lymbery, A.J.; Hobbs, R.P. y Thompson, R.C.A. (1989). The dispersion of *Echinococcus granulosus* in the intestine of dogs. *J. Parasitol.*, 75: 562-720.

Lyster, L.L. (1940). Parasites of some Canadian sea mammals. *Can. J. Res.*, 12: 395-409.

Magurran, A.E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*. Crom Helm Ltd., London, x-179 pp.

Manger, P.M. y Fried, B. (1993). Infectivity, growth and distribution of preovigerous adults of *Echinostoma caproni* in ICR mice. *J. Helminthol.*, 67: 158-160.

Margalef, R. (1974). *Ecología*. Ed. Omega, Barcelona, xv + 951 pp.

Margolis, L. (1954). List of parasites recorded from sea mammals caught off the West Coast of North America. *J. Fish. Res. Board Can.*, 11: 267-283.

Margolis, L. y Dailey, M.D. (1972). Revised annotated list of parasites from sea mammals caught off the West Coast of North America. *NOAA Technical Report NMFS SSRF-647*, 23 pp.

Margolis, L. y Arai, H.P. (1989). Parasites of Marine Mammals. En: *Synopsis of the parasites of vertebrates of Canada*, (ed.) M.J. Kennedy, Alberta Agriculture, Animal Health Division, 26 pp.

Margolis, L.; Esch, G.W., Holmes, J.C.; Kuris, A.M. y Schad, G.A. (1982). The use of ecological terms in parasitology. *J. Parasitol.*, 68: 131-133.

Masters, J.C. y Rayner, R.J. (1993). Competition and macroevolution: the ghost of competition yet to come?. *Biol. J. Linn. Soc.*, 49: 87-98.

Mayr, E. (1988). *Towards a new philosophy of biology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 564 pp.

McDonald, M.E. (1988). Key to Acanthocephala reported in waterfowl. *Publicación del United States Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Resource Publication 173*, Washington, D.C. 45 pp.

McIntosh, R.P. (1987). Pluralism in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 321-341.

Mead, J.G. y Potter, C.W. (1990). Natural History of bottlenosed dolphins along the central Atlantic coast of the United States. Pp. 165-195, en: *The bottlenosed dolphin*, (eds.) S. Leatherwood y R.R. Reeves. Academic Press, Inc. San Diego.

Meddis, R. (1984). *Statistics using ranks*. Basil Blackwell, New York, 449 pp.

Mettrick, D.F. y Podesta, R.B. (1974). Ecological and physiological aspects of helminth-host interactions in the mammalian gastrointestinal canal. *Adv. Parasitol.*, 12: 183-279.

Michael, E. y Bundy, D.A.P. (1989). Density dependence in establishment, growth and worm fecundity in intestinal helminthiasis: the population biology of *Trichuris muris* (Nematoda) infection in CBA/Ca mice., *Parasitology*, 98: 451-458.

Montgomery, S.S.J. y Montgomery, W.I. (1989). Spatial and temporal variation in the infracommunity structure of helminths of *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: muridae). *Parasitology*, 98: 145-150.

Monzón, F. y Corcuera, J. Franciscana *Pontoporia blainvillei* (Gervais et d'Aubigny 1844). Pp. 16-22 en: Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental, (eds.) H.L. Capozzo y M. Junín. *Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA N° 138*.

Moore, J. y Simberloff, D. (1990). Gastrointestinal helminth communities of bobwhite quail. *Ecology*, 71: 344-359.

Moser, M. (1991) Parasites as biological tags. *Parasitol. Today*, 7: 182-185.

Muizon, C. de (1988). Les relations phylogénétiques des Delphinida (Cetacea, Mammalia). *Ann. Paléont.*, 74: 159-227.

Munro, M.A.; Whitfield, P.J. y Diffley, R. (1989). *Pomphorhynchus laevis* (Müller) in the flounder, *Platichthys flesus* L., in the tidal River Thames: population structure, microhabitat utilization and reproductive status in the field and under conditions of controlled salinity. *J. Fish Biol.*, 35: 719-735.

Muzzal, P.M. (1980). Ecology and seasonal abundance of three acanthocephalan species infecting white suckers in SE New Hampshire. *J. Parasitol.*, 66: 127-133.

Nachtigall, W. (1983). The biophysics of locomotion in water. Pp. 587-590, en: *Biophysics*, (eds.) W. Hoppe, W. Lohmann, H. Markel y H. Ziegler. Springer-Verlag, Berlin.

Nascetti, G.; Paggi, L.; Orecchia, P.; Smith, J.; Mattiucci, S. y Bullini, L. (1986). Electrophoretic studies on the *Anisakis simplex* (Ascarida: Anisakidae) from the Mediterranean and North-East Atlantic. *Int. J. Parasitol.*, 16: 633-640.

Neiland, K.A. (1962). Alaskan species of acanthocephalan genus *Corynosoma* Luehe, 1904. *J. Parasitol.*, 48: 69-75.

Netter, J.; Wasserman, W. and Kutner, M.H. (1985). *Applied Linear Statistical Models*. (2a ed.) Homewood, Illinois. 530 pp.

Nickol, B.B. y Heard, R. W.III (1973). Host-parasite relationship of *Fessisentis necturorum* (Acanthocephala: Fessisentidae). *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 40: 204-208.

Norusis, M.J. (1986). *Advanced statistic SPSS/PC+ for the IBM PC/XT/AT*. Chicago: SPSS Inc.

Oetinger, D.F. y Buckner, R.L. (1993). Morphology of the genital vestibule of *Neoechinorhynchus carinatus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae). *J. Parasitol.*, 79: 930-934.

Olsen, M.A.; Nordoy, E.S.; Blix, A.S. y Mathiesen, S.D. (1994). Functional anatomy of the gastrointestinal system of Northeastern Atlantic minke whales (*Balaenoptera acutorrostrata*). *J. Zool. Lond.*, 234: 55-74.

Oshima, T. (1972). *Anisakis* and anisakiasis in Japan and adjacent area. Pp. 301-393, en: *Progress of medical parasitology in Japan*. Vol. IV. Publicado por Meguro Parasitological Museum, Tokyo, Japan.

Orians, G.H. y Wittenberger, J.F. (1991). Spatial and temporal scales in habitat selection. *Am. Nat.*, 137 (Supplement): 29-49.

Ozaki, Y. (1935). Trematodes parasites of Indian porpoise *Neophocaena phocaenoides* Gray. *J. Sci. Hiros. Univ.*, serie B, División 1 3: 115-138.

Parshad, V.R. y Crompton, D.W.T. (1981). Aspects of acanthocephalan reproduction. *Adv. Parasitol.*, 19: 73-138.

Pence, D.B. (1990). Helminth community of mammalian hosts: concepts at the infracommunity, component and compound community levels. Pp. 233-260, en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Pérez-Macri, G. (1987). Resultados preliminares del estudio de la alimentación de *Pontoporia blainvillei* en aguas costeras argentinas. *Anais II Reun. Esp. Mamíf. Aquat. da America do Sul*, pp. 107.

Pérez-Macri, G. y Crespo, E.A. (1989). Survey of the Franciscana, *Pontoporia blainvillei*, along the Argentine Coast, with a preliminary evaluation of mortality in coastal fisheries. Pp. 57-63, en: *Biology and conservation of river dolphins*, (eds.) Z. Kaiya y L. Jiankang. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC).

Perrin, W.F.; y Brownell, R.L. (Jr.). (1989). Report of the Workshop. P.3 en: *Biology and conservation of river dolphins*, (eds.) Z. Kaiya y L. Jiankang. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC).

Peters, R.H. (1989). *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge. 329 pp.

Petrochencko, V.I. (1971). Acanthocephala of domestic and wild animals. Vol.1-2. Published for the National Science Foundation, Whashington D.C., by the Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.

Pianka, E.R. (1976). Competition and niche theory. Pp. 114-141 en: *Theoretical ecology. Principles and applications*, (ed.) R.M. May. Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Pielou, E.C. (1977). *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, Inc., New York, x + 385 pp.

Pilleri, G. (1971). On the La Plata dolphin *Pontoporia blainvillei* off the Uruguayan coast. *Invest. Cetacea*, 3: 72-76.

Pinedo, M.C (1982). *Análise dos conteúdos estomacais de Pontoporia blainvillei e Tursiops gephyreus na zona estuarial e costeira de Rio Grande, RS, Brasil*. Master Thesis in Sciences. Fundacao Universidade de Rio Grande, 94 pp.

Podesta, R.B. y Holmes, J.C. (1970). The life cycles of three polymorphids (Acanthocephala) occurring as juveniles in *Hyalella azteca* (Amphipoda) at Cooking Lake, Alberta. *J. Parasitol.*, 56: 1118-1123.

Praderi, R. (1986). Comentarios sobre la distribución de *Pontoporia blainvillei* en aguas del Río de la Plata. *Actas I Reun. Esp. Mamíf. Acuát. de América del Sur*: 206-214.

Praderi, R.; Pinedo, M.C. y Crespo, E.A. (1989). Conservation and Management of *Pontoporia blainvillei* in Uruguay, Brazil y Argentina. Pp. 52-56, en: *Biology and conservation of river dolphins*, (eds.) Z. Kaiya y L. Jiankang. Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission (SSC).

Price, E. W. (1932). The trematode parasites of marine mammals. *Proc. US Nat. Mus.*, 81: 1-67.

Price, P.W. (1980). *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press, New Jersey., 237 pp.

Price, P.W. (1986). Evolution in parasite communities. Pp. 209-214 en: *Parasitology, Quo vadit?*. *Proc. Sixth int. Congr. Parasitol.*, (ed.) M.J. Howell, Aust. Acad. Sci., Camberra.

Price, P.W. (1990). Host populations as resources defining parasite community organization. Pp. 21-40, en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Raga (1985). *Contribución al estudio del parasitismo y demás asociaciones en los cetáceos de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral, Universidad de Valencia, 478 pp.

Raga (1994). Parasitismus bei den Cetacea. Pp. 132-179, en: *Handbuch der Säugetiere Europas. Meeressäuger*. Vol. 6 (I), Aula-Verlag, Wiensbaden.

Raga, J. A. y Balbuena, J. A. (1988). *Leucasiella delamurei* sp. n. (Trematoda: Campulidae), a parasite of *Globicephala melaena* (Traill, 1809) (Cetacea: Delphinidae) in the western mediterranean sea. *Helminthologia*, 25: 95-102.

Raga, J. A., Aznar, J., Balbuena, J. A. y Dailey, M. D. (1994). *Hadwenius pontoporiae* sp. n. (Digenea: Campulidae) from the Intestine of Franciscana (Cetacea: Pontoporiidae) in Argentinian Waters. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 61: 45-49.

Read, C.P. (1950). The vertebrate small intestine as an environment for parasitic helminths. The Rice Institute Pamphlet 37. 94 + iv pp.

Reyes, L.M.; Crespo, E.A. y Raga, J.A. (1992). Estudio preliminar de los endoparásitos gastrointestinales de mamíferos marinos de Patagonia en relación con su modo de vida. Resúmenes V Reun. Trab. Esp. Mamíf. Acua. de América del Sur, p. 55.

Rice, D.W. y Wolman, A.A. (1971). The life history and ecology of the gray whale (*Eschrichtius robustus*). *Am. Soc. Mammal. Spec. Publ.*, N° 3, 142 pp.

Ridgway, S.H. y Harrison, R. (1985) *Handbook of marine mammals*. Vol. 3: *Sirenians and baleen whales*. Academic Press, London, xviii + 362.

Ridgway, S.H. y Harrison, R. (1989). *Handbook of marine mammals. Vol. 4: River dolphins and larger toothed whales.* Academic Press, London, xii + 442.

Ridgway, S.H. y Harrison, R. (1994) *Handbook of marine mammals. Vol. 4: The first book of dolphins.* Academic Press, London, xx + 416.

Riley, J. y Owen, R.W. (1975). Competition between two closely related *Tetrabothrius* cestodes of the fulmar (*Fulmarus glacialis* L.). *Z. Parasitenk.*, 46: 221-228.

Roberts, L.S. e Insler, G.D. (1982). Developmental physiology of cestodes. XVII. Some biological properties of putative "crowding factors" in *Hymenolepis diminuta*. *J. Parasitol.*, 68: 263-269.

Rohde, K. (1979). A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. *Am. Nat.*, 114: 648-671.

Rohde, K. (1982). *Ecology of marine parasites.* University of Queensland Press., St. Lucia, xvi-245 pp.

Rohde, K. (1991). Intra- and interspecific interactions in low density populations in resource-rich habitats. *Oikos*, 60: 91-104.

Rosenzweig, M.L. (1991). Habitat selection and population interactions: the search for mechanism. *Am. Nat.*, 137 (Suplement): 5-28.

Rummel, J.D. y Roughgarden, J. (1985). A theory of faunal buildup for competition communities. *Evolution*, 9: 1009-1033.

Salvador, V.; Balbuena, J.A. y Raga, J.A. (en prensa). Contribution to the taxonomy of the family Campulidae Odhner, 1926 (Digenea) by means of a morphometric multivariate analysis. *Syst. Parasitol.*

Santos, C.P.; Rohde, K.; Ramos, R.; Di Benedetto, A.P. y Capistrano, L. (en prensa). Helminths of cetaceans on the southeastern coast of Brazil. *J. Helminthol. Soc. Wash.*

Scheffer, M. y Beets, J. Ecological models and the pitfalls of causality. *Hydrobiologia*, 275/276: 115-124.

Schmidt, G.D. y Dailey, M.D. (1971). Zoogeography and the generic status of *Polymorphus* (*Polymorphus*) *cetaceum* (Johnston et Best, 1942) comb. n. (Acanthocephala). *Proc. Helminthol. Soc. Wash.* 38: 137.

Scholz, T.; Lavadores, J.; Vargas, J.; Mendoza, E.F.; Rodriguez, R. y Vivas, C. (1994). Life cycle of *Oligogonotylus manteri* (Digenea: Cryptogonimidae), a parasite of cichlid fishes in Southern Mexico. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 6: 190-199.

Seilacher, A. (1970). Arbeitskonzept zur Konstruktions-Morphologie. *Lethaia*, 3: 393-396.

Shostack, A.W. y Dick, T.A. (1987). Individual variability in reproductive success of *Trianophorus crassus* Forel (Cestoda: Pseudophyllidea), with comments on use of the Lorenz curve and Gini coefficient. *Can. J. Zool.*, 65: 2878-2885.

Simberloff, D. (1982). The status of competition theory in ecology. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 241-253.

Simberloff, D. (1990). Free-living communities and alimentary tract helminths: hypothesis and pattern analyses. Pp. 289-319, en: *Parasite communities: Patterns and Processes*, (eds.) G.W. Esch, A.O. Bush and J.M. Aho. Chapman and Hall, London.

Skrjabin, A.S. (1959). New helminth species from marine mammals in the Pacific Ocean and Far-East Sea. *Izv. Krimsk. Pedagogichesk. Inst. M.V. Frunze*, 34: 99-118 (en ruso).

Skrjabin, A. S. (1976). Remarks on the systematics of Campulidae and Nasitremitidae (Abstract). Pp. 56-58, en: (eds.) A.V. Gaevskaya. *Summaries of Reports of the Second All-Union Symposium on Parasites and Diseases of Marine Animals*, Kalinigrad, USSR. (en ruso).

Smales, L.R. (1986). Polymorphidae (Acanthocephala) from Australian mammals with description of two new species. *Syst. Parasitol.*, 8: 91-100.

Smith, G.J.D. (1972). The stomach of the harbour porpoise *Phocoena phocoena* (L.). *Can. J. Zool.*, 50: 1611-1616.

Smith, J.W. (1989). Ulcers associated with larval *Anisakis simplex* B (Nematoda: Ascaridoidea) in the forestomach of harbour porpoises *Phocoena phocoena* (L.). *Can. J. Zool.*, 67: 2270-2276.

Smith, J.W. y Wootten, R. (1978). *Anisakis* and Anisakiasis. *Adv. Parasitol.*, 16: 93-163.

Smyth, J.D. y Halton, D.W. (1983). *The physiology of trematodes*. Cambridge University Press (2a edition), 446 pp.

Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. (1981). *Biometry*. 2nd Edition. Ed. W.H. Freeman and Co., New York, 859 pp.

Sousa, W.P. (1994). Patterns and processes in communities of helminth parasites. *Treds Ecol. Evol.*, 9: 52-57.

Southwood, T.R.E. (1988). Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52: 3-18.

Sprent, P. (1993). *Applied nonparametric statistical methods*. Chapman and Hall, London. 342 pp.

Stobo, W.T.; Beck, B. y Fanning, L.P. (1990). Seasonal sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) abundance in grey seals (*Halichoerus grypus*). *Can. Bull. Fish. Aqu. Sci.*, 222: 147-162.

Stock, T.M. y Holmes, J.C. (1981). *Pararetinometra lateracantha* gen. et sp. nov. (Cestoda: Hymenolepididae) in grebes (Podicipedidae) from Alberta. *Can. J. Zool.*, 59: 2319-2321.

Stock, T.M. y Holmes, J.C. (1987a). Host specificity and exchange of intestinal helminths among four species of grebes (Podicipedidae). *Can. J. Zool.*, 65: 669-676.

Stock, T.M. y Holmes, J.C. (1987b). *Diococestus asper* (Cestoda: Dioecocestidae): an interference competitor in an enteric helminth community. *J. Parasitol.*, 73: 1116-1123.

Stock, T.M. y Holmes, J.C. (1988). Functional relationships and microhabitat distributions of enteric helminths of grebes (Podicipedidae): the evidence for interactive communities. *J. Parasitol.*, 74: 214-227.

Sukhdeo, M.V.K. (1990). Habitat selection by helminths: a hypothesis. *Parasitol. Today*, 6: 234-237.

Sukhdeo, M.V.K. (1991). The relationship between intestinal location and fecundity in adult *Trichinella spiralis*. *Int. J. Parasitol.*, 21: 855-858.

Sukhdeo, M.V.K. y Croll, N.A. (1981). The location of parasites within their hosts: factors affecting longitudinal distribution of *Trichinella spiralis* in the small intestine of mice. *Int. J. Parasitol.*, 11: 163-168.

Sukhdeo, M.V.K. y Mettrick, D.F. (1983). Site selection by *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda): effects of surgical alteration of the gastrointestinal tract. *Int. J. Parasitol.*, 13: 355-358.

Testa, J. y Dailey, M.D. (1977). Five new morphotypes of *Phyllobothrium delphini* (Cestoda: Tetraphyllidea), their relationship to existing morphotypes, and their zoogeography. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.*, 76: 99-110.

Thompson, D.W. (1980). *Sobre el crecimiento y la forma*. Blume ediciones, Madrid. 330 pp.

Tinbergen, N. (1951). *The study of instinct*. Clarendon Press of Oxford University Press, Oxford. xii + 228 pp.

Torres, P.; Oporto, J.A.; Brieva, L.M. y Escare, L. (1992). Gastrointestinal helminths of the cetaceans *Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865) and *Cephalorhynchus eutropia* (Gray, 1846) from the Southern Coast of Chile. *J. Wild. Dis.*, 28: 313-315.

Treschtchev, V.V. (1966). A new species of Acanthocephala from the Chukotsk Sea. Kraebai "Parasitologiya y Pryrodnaya Ochagobostu Transmiss Ibnii Bolesney Izd.A.n. USSR, pp. 112-115, Kiev (en ruso).

Uglem, G.L. y Beck, S.M. (1972). Habitat specificity and correlated aminopeptidase activity in the acanthocephalan *Neoechinorhynchus cristatus* and *N. crassus*. *J. Parasitol.*, 58: 911-920.

Ulmer, M.J. (1971). Site-finding behaviour in helminths in intermediate and definitive hosts. Pp. 123-160, en: *Ecology and physiology of parasites*, (ed.) A.M. Fallis. University of Toronto Press, Toronto.

Valtonen, E.T. (1983). On the ecology of *Echinorhynchus salmonis* and two *Corynosoma* species (Acanthocephala) in the fish and seals of the northern gulf of Bothnia. *Acta Universitatis Ouluensis, Series A, Scientiae Rerum Naturalium* N° 156 Biologica n° 22., 48 pp.

Valtonen, E.T. y Helle, E. (1982). Experimental infection of laboratory rats with *Corynosoma semerme* (Acanthocephala). *Parasitology*, 85: 9-19.

Van Cleave, H.J. (1953a). A preliminary analysis of the acanthocephalan genus *Corynosoma* in mammals of North America. *J. Parasitol.*, 39: 1-13.

Van Cleave, H.J. (1953b). *Acanthocephala of North American mammals*. Illinois Biological Monographs: Vol. 13, nos. 1-2. pp. 1-169. The University of Illinois Press. Urbana.

Van Waerebeek, K.; Reyes, J.C.; Read, A.J. y McKinnon, J.S. (1990). Preliminary observations of bottlenosed dolphins from the Pacific coast of South America. Pp 143-154, en: *The bottlenosed dolphin*, (eds.) S. Leatherwood y R.R. Reeves. Academic Press, Inc. San Diego.

Van Waerebeek, K. Notes on helminth parasites and ectocommensals of dusky dolphin (*Lagenorhynchus obscurus*) from the eastern South Pacific. Manuscrito no publicado.

Vaz-Ferreira, R. (1981). South American sea lion *Otaria flavescens* (Shaw, 1800). Pp. 39-65, en: *Handbook of marine mammals. Vol.1 The walrus, sea lions, fur seals and sea otter*, (eds.) S.H. Ridgway y R. Harrison Academic Press, London.

Vogel, S. (1988). *Life devices*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 367 pp.

Wakelin, D. (1976). Host responses. Pp. 115-141, en: *Ecological aspects of parasitology*, (ed.) C.R. Kennedy. North-Holland Publishing Company, Amsterdam.

Walker, W.A. (1990). Geographic variation of the parasites *Crassicauda* (Nematoda) and *Phyllobothrium* (Cestoda) in *Phocoenoides dalli* in the Northern North Pacific, Bering and Okhotsk Sea. *Documento SC/42 presentado al IWC Scientific Committee*, 15pp. (no publicado).

Wazura, K.W.; Strong, J.T.; Glenn, C.L. y Bush, A.O. (1986). Helminths of the beluga whale (*Delphinapterus leucas*) from the Mackenzie River Delta, Northwest Territories. *J. Wildl. Dis.*, 22: 440-442.

Weiner, J. y Solbrig (1984). The meaning and measurement of size hierarchies in plant populations. *Oecologia*, 61: 334-336.

Weiner, J. (1985). Size hierarchies in experimental populations of annual plants. *Ecology*, 66: 743-752.

Wilkinson, L. (1990). *SYSTAT: The system for Statistics*. Evanston, IL: SYSTAT, Inc. 667 pp. B.K. (1983). Some observations on the use of discriminant analysis in ecology. *Ecology*, 64: 1283-1291.

Yamaguti, S. (1951). Studies on the helminth fauna of Japan. Part 45. Trematodes of marine mammals. *Arbeiten aus der Medizinischen Fakultät Okayama*, 7: 283-294.

Yamaguti, S. (1963). *Systema Helminthum. Vol. V. Acanthocephala*. Interscience Publishers, Inc., New York, 423 pp.

Yamaguti, S. (1971). *Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates*. Vols. I and II, Keigaku Publishing Co., Tokyo. 1074 pp.

Yamasaki, F. y Kamiya, T. (1981). The stomach of the bottlenose whale, *Inia geoffrensis*: comparison with those of other cetaceans. *Sci. Rep. Whales Res. Inst.*, 33: 69-81.

Yamasaki, F.; Takahasi, K. y Kamiya, T. (1974). Digestive tract of the La Plata dolphin, *Pontoporia blainvillei*. I. Oesophagus and stomach. *Okajimas Fol. anat. jap.*, 51: 29-52.

Yamasaki, F.; Takahasi, K. y Kamiya, T. (1975a). Digestive tract of the La Plata dolphin, *Pontoporia blainvillei*. II. Small and large intestines. *Okajimas Fol. anat. jap.*, 52: 1-26.

Yamasaki, F.; Takahasi, K. y Kamiya, T. (1975b). Some notes on the pancreas of Franciscana (La Plata dolphin), *Pontoporia blainvillei*. *Okajimas Fol. anat. jap.*, 52: 27-38.

Yamasaki, F.; Takahasi, K. y Kamiya, T. (1976a). The liver of Franciscana (La Plata dolphin), *Pontoporia blainvillei*. *Okajimas Fol. anat. jap.*, 52: 313-330.

Yamasaki, F.; Takahasi, K. y Kamiya, T. (1976b). Extrahepatic bile-passage of Franciscana (La Plata dolphin), *Pontoporia blainvillei*. *Okajimas Fol. anat. jap.*, 53: 115-126.

Yao, G.; Huffman, J.E. y Fried, B. (1991). The effects of crowding on adults of *Echinostoma caproni* in experimentally infected golden hamsters. *J. Helminthol.*, 65: 248-254.

Young, P.C. y Love, D. (1969). Larval nematodes from fish of the subfamily Anisakinae and gastrointestinal lesions in mammals. *J. Comp. Path.* 79: 301-313.

Zar, J.H. (1984). *Biostatistical analysis*, 2nd Edition. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, 718 pp.

Zdzitowiecki, K. (1984a). Some antarctic acanthocephalans of the genus *Corynosoma* parasitizing Pinnipedia, with descriptions of three new species. *Acta Parasitol. Pol.*, 24: 359-377.

Zdzitowiecki, K. (1984b). Redescription of *Corynosoma hamanni* (Linstow, 1982) and description of *C. pseudohamanni* sp. n. (Acanthocephala) from the environs of the South Shetlands (Antarctic). *Acta Parasitol. Pol.*, 24: 379-393.

Zdzitowiecki, K. (1985). Acanthocephalan of birds from South Shetlands (Antarctic). *Acta Parasitol. Pol.*, 30: 11-24.

Zdzitowiecki, K. (1986a). A contribution to the knowledge of morphology of *Corynosoma bullosum* (Linstow, 1892) (Acanthocephala). *Acta Parasitol. Pol.*, 30: 225-232.

Zdzitowiecki, K. (1986b). *Corynosoma gibsoni* sp. n., a parasite of *Otaria flavescens* (Shaw, 1800) from the Falkland Islands and a note on the occurrence of *C. evae* Zdzitowiecki, 1984. *Acta Parasitol. Pol.*, 31: 29-32.

Zdzitowiecki, K. (1986c). Redescription of *Corynosoma tunitae* (Weiss, 1914) and description of *C. baylisi* sp. n. (Acanthocephala, Polymorphidae), parasites of piscivorous birds. *Acta Parasitol. Pol.*, 31: 117-123.

Zdzitowiecki, K. (1986d). Acanthocephala of the Antarctic. *Pol. Polar Res.*, 7: 79-117.

Zdzitowiecki, K. (1991). Antarctic acanthocephala. En: *Synopses of the Antarctic benthos*, (eds. J.W. Wägele and J. Sieg), Vol. 3. Koenigstein Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Germany. 116 pp.

Zdzitowiecki, K. y White, M.G. (1992). Acanthocephalan infection of inshore fish in two fjords at South Georgia. *Antarctic Sci.*, 4: 197-203.

10. ANEXO

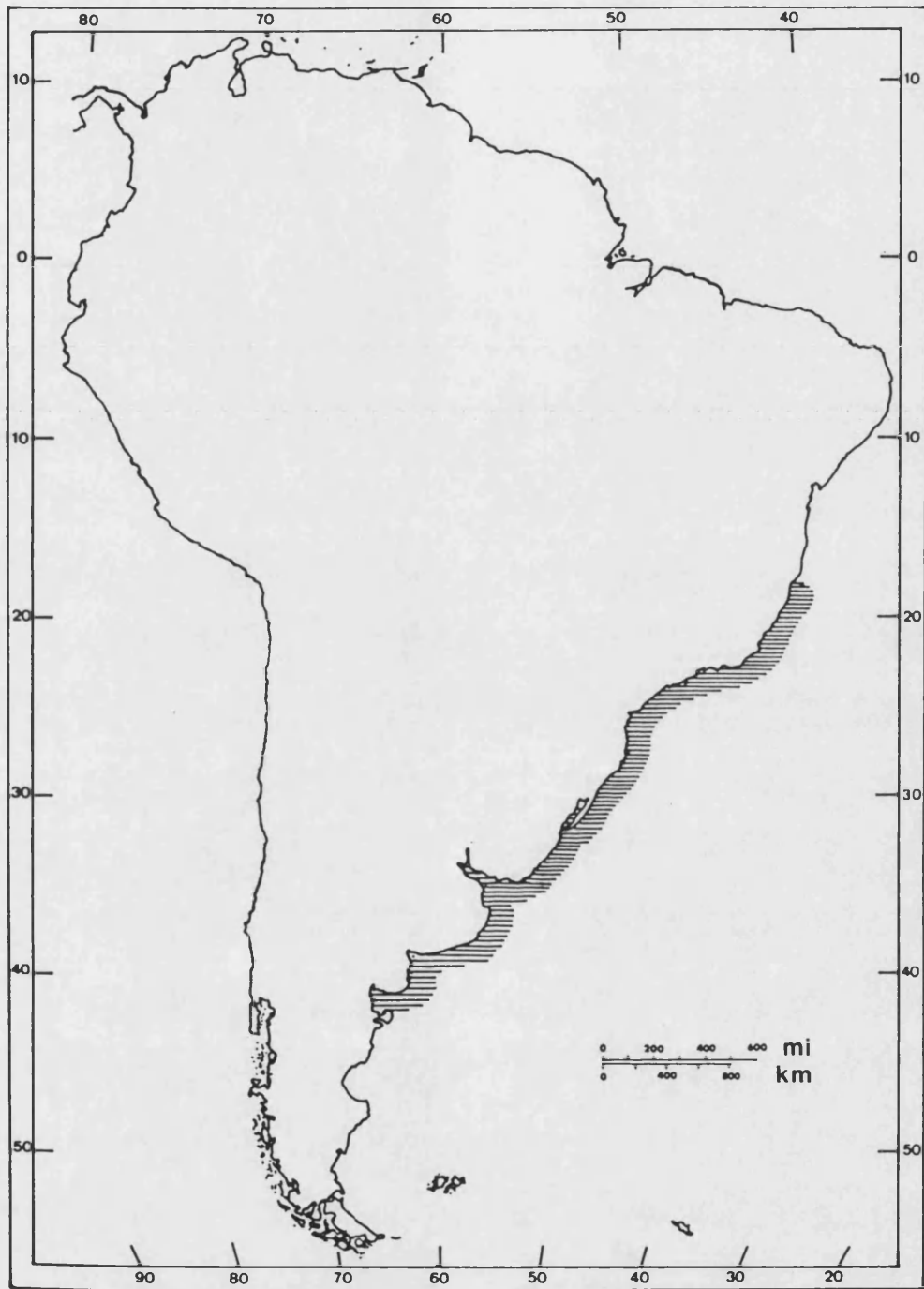


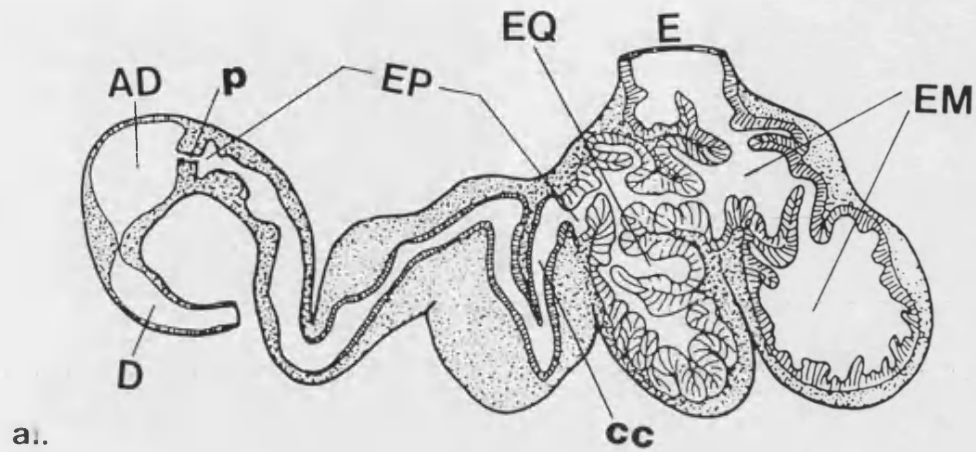
Figura 1.1. Distribución geográfica de *Pontoporia blainvillei* (según Brownell 1989).



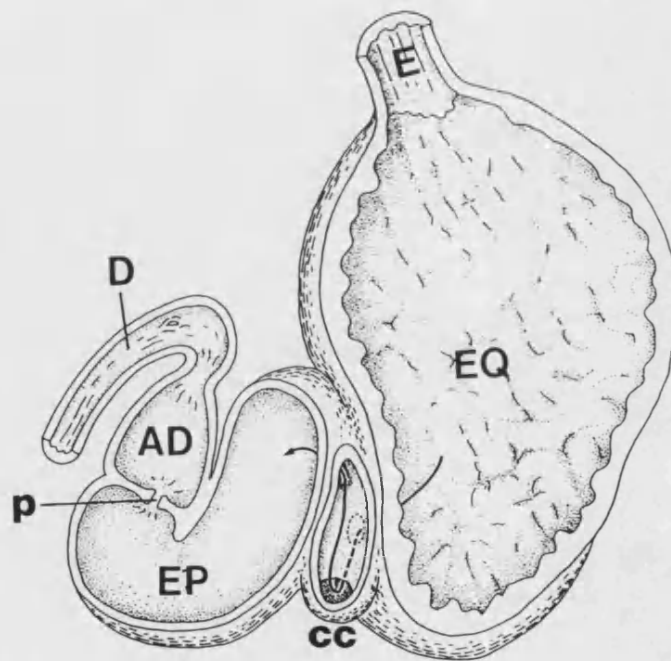
Figura 2.1. Localidades y zonas de muestreo del presente estudio.
1. Necochea; 2. Claromecó.

Tabla 2.1. Datos básicos del muestreo de las 46 franciscanas empleadas en el presente estudio. (Sexo: H= hembra, M= macho; la edad está medida en años, o fracción de ellos; la distancia a la costa está medida en millas náuticas (mn); localidades: NEC= Necochea, CLA= Claromecó).

Año	Sexo	Fecha de captura	Edad (años)	Longitud (cm.)	Distancia costa (mn.)	Profundidad (m.)	Localidad	
1988	H	18/9	-	116,0	2,5	27	NEC	
		30/9	6,8	147,0	5,0	31	NEC	
		1/10	-	132,5	19,0	57	NEC	
		1/10	6,8	157,0	2,0	-	NEC	
		7/10	-	131,5	18,0	57	NEC	
	M	30/9	3,5	128,0	5,0	31	NEC	
		1/10	0,8	102,0	2,0	27	NEC	
1989	H	11/12	2,0	120,5	1,5	18	CLA	
		13/12	7,0	151,0	1,5	20	CLA	
		18/12	5,0	135,0	2,2	35	CLA	
		20/12	2,2	114,5	1,5	20	CLA	
		20/12	2,9	129,0	1,0	1	NEC	
		22/12	2,2	127,0	8,0	18	NEC	
		M	10/11	3,8	131,0	3,0	32	NEC
	25/11		5,9	125,0	3,0	24	NEC	
	11/12		2,0	133,0	1,5	18	CLA	
	13/12		7,0	133,0	1,1	18	CLA	
	13/12		6,0	128,0	1,5	22	CLA	
	13/12		1,0	115,0	1,1	16	CLA	
	13/12		2,0	115,0	1,5	23	CLA	
	18/12		1,2	101,0	2,2	31	CLA	
	20/12		5,0	127,0	-	-	NEC	
	23/12		1,0	120,0	-	-	NEC	
	23/12		6,0	124,0	-	-	NEC	
	1990		H	17/10	1,8	128,5	-	16
		17/10		1,8	116,3	0,2	5	CLA
17/10		0,8		101,0	0,2	5	CLA	
28/10		0,8		109,0	0,2	5	CLA	
28/10		0,8		103,2	0,5	10	CLA	
29/10		0,8		106,4	0,6	10	CLA	
M		17/10		1,8	111,0	-	18	NEC
		17/10	8,8	133,5	0,2	5	CLA	
		17/10	0,8	100,2	0,2	5	CLA	
		17/10	1,8	117,0	0,2	5	CLA	
		17/10	4,8	123,0	0,2	5	CLA	
		17/10	6,8	130,0	0,2	5	CLA	
		17/10	-	111,5	0,2	5	CLA	
		17/10	1,8	122,0	0,7	10	CLA	
		17/10	1,8	105,0	0,7	10	CLA	
		22/10	0,8	113,5	16,0	51	CLA	
		28/10	3,8	126,0	25,0	10	CLA	
		28/10	0,8	113,4	1,0	10	CLA	
		10/11	5,0	122,7	0,5	10	CLA	
		14/11	6,0	131,7	0,2	5	CLA	
15/12		4,8	137,0	0,7	10	CLA		



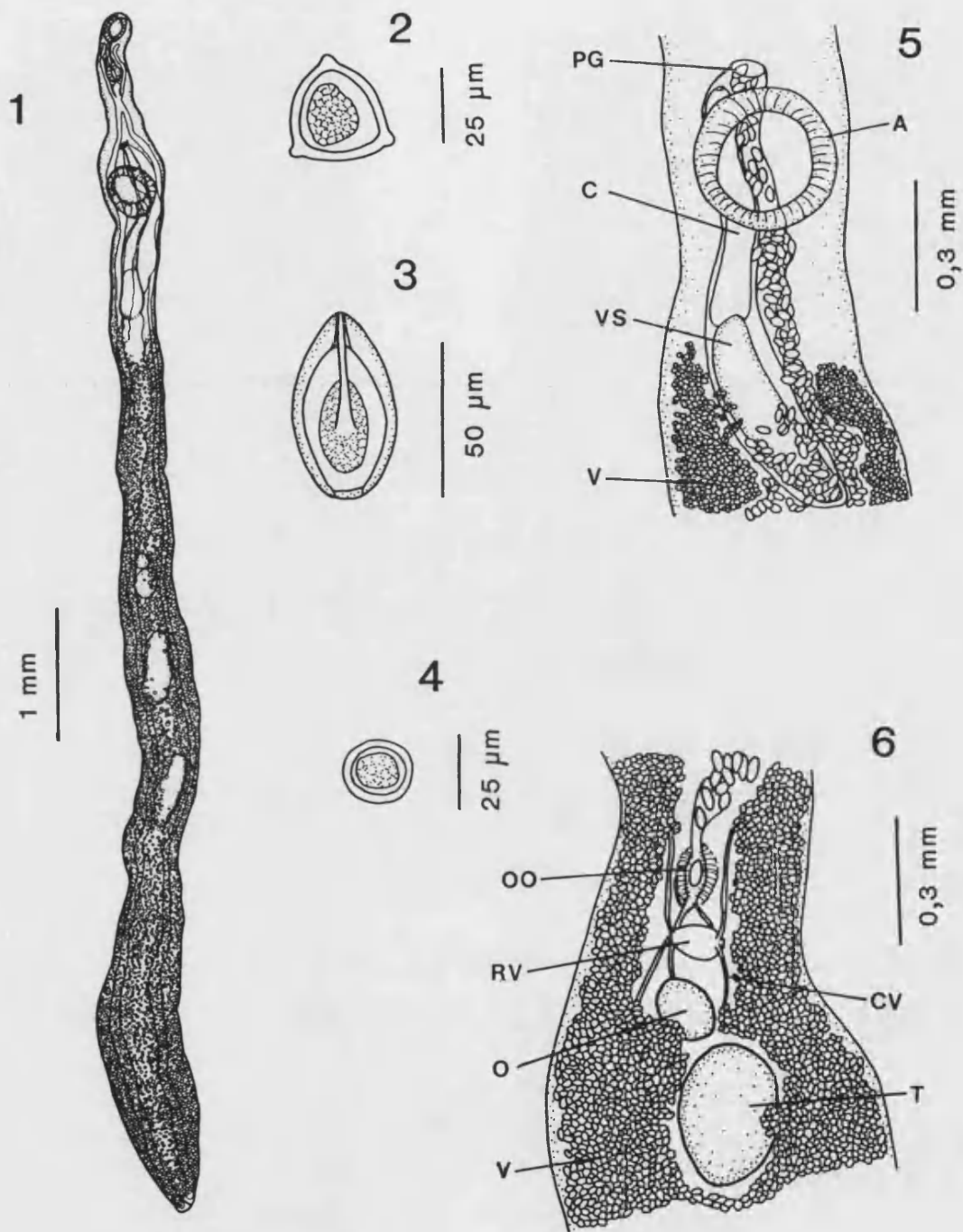
a.



b.

Figura 2..2. Esquema del estómago y región duodenal de (a) un cetáceo típico (*Stenella coeruleoalba*) (tomado de Gihl y Pilleri 1969); (b) *Pontoporia blainvillei* (de Yamasaki y col. 1974).

Abreviaturas: E= Esófago, EM= Estómago mecánico, EQ= Estómago químico o principal, CC= Conducto de Conexión, EP= Estómago pilórico, P= Píloro, AD= Ampolla duodenal, D= Duodeno *sensu stricto*.



Figuras 3.1.-3.6. *Hadwenius pontoporiae* sp. n. 1. Especimen en vista ventral; 2. Sección transversal del huevo en el polo abopercular; 3. Huevo en vista lateral; 4. Sección transversal del huevo en el polo opercular; 5. Región acetabular; 6. Región genital proximal. Abreviaturas: A= Acetábulo, C= Cirro, CV= Conducto vitelino, O= Ovario, OO= Ootipo, PG= Poro genital, RV= Reservorio vitelino, T= Testículo, V= Vitellarium.

	<i>H. seymouri</i>	<i>H. elongatus</i>	<i>H. nipponicus</i>	<i>H. mironovi</i>	<i>H. subtilis</i>	<i>H. delamurei</i>	<i>H. tursionis</i>	<i>H. pontoporae</i>
Long. cuerpo	27-60	13-18	17.5-22	8.9-12.89	14.03-38.34	9.7-16.8 (12.1)	6.2-30.8 (15.3)	3.37-9.37 (6.11)
Anchura max. cuerpo	1,5-2	1-2.1	0.95-1.25	0.72-1.25	1.23-1.95 (1.52)	0.59-0.79 (0.67)	386-1461 (679)	0.34-0.81 (0.60)
Posición ventosa oral	terminal	subterminal	subterminal	terminal	terminal	subterminal	terminal	subterminal
Long. bolsa cirro	1.8	0.9-1.5	1.55-2	-	2.4-6.1 (4.4)	2.0-3.4 (2.5)	0.6-4.6 (23.6)	0.6-1.1 (0.9)
Forma testículos	enteros	lobulados	enteros	enteros	enteros	enteros	lobulados	enteros
Posición gónadas	1/3 anterior	1/3 medio	1/3 medio	1/3 anterior	1/3 medio	1/3 posterior	1/3 posterior	1/3 medio
Extensión anterior vitelaria	testículo anterior	vesícula seminal	testículo anterior	testículo anterior	vesícula seminal	vesícula seminal	vesícula seminal	vesícula seminal
Tamaño huevos (µm)	97 x 52	49-55 x 25-31	80-90 x 45-50	72-90 x 33-37	75-98 x 44-55 (89 x 49)	57-72 x 32-50 (67 x 40)	35-47 x 19-27 (40 x 23)	54-59 x 33-37 (56 x 34)
Hospedador *	Dl	Np	Pd, Pp	Dl	Oo, Dl, Gm	Gm	Tt	Pb
Distribución geográfica	Alaska	Japón	Japón, costas pacífico EEUU	Pacífico Norte	Pacífico Norte, mar Blanco, Atlántico Norte	Mediterráneo, Atlántico Norte	Mediterráneo	Atlántico Sur-occidental
Referencias	Price 1932	Ozaki 1935	Yamaguti 1951, Ching & Robinson 1959	Delyamure 1964	Balbuena y col. 1989	Raga & Balbuena 1988, Balbuena 1991	Fernandez y col. 1994, 1995	Raga y col. 1994

Tabla 3.1. Caracteres diferenciales de las especies del género *Hadwenius*. Las medidas se dan en mm, salvo que se indique explícitamente. Los valores medios se señalan entre paréntesis.

* Dl= *Delphinapterus leucas*; Gm= *Globicephala melas*; Np= *Neophocaena phocaenoides*; Oo= *Orcinus orca*; Pb= *Pontoporia blainvillei*; Pd= *Phocoenoides dalli*; Pp= *Phocoena phocaena*; Tt= *Tursiops truncatus*.

Tabla 4.1. Prevalencia, intensidad media (\pm desviación típica), rango, y número total de vermes de los estados de maduración de *Hadwenius pontoporiae*.

Estado	Prevalencia	Intensidad (I.S.D.) (rango)	Número total (%)
1	84,6 (22/26)	55,0 (80,4) (1-341)	1210 (11,1)
2	61,5 (16/26)	39,9 (61,0) (1-226)	638 (4,6)
3	80,8 (21/26)	17,0 (29,2) (1-113)	358 (2,7)
4	100 (26/26)	431,0 (601,7) (9-2802)	11206 (81,6)

Tabla 4.2. Índice de amplitud de nicho de Levins para los nichos realizados (Br, SD: desviación típica), y para el nicho fundamental (Bf) de los cuatro estados de maduración de *Hadwenius pontoporiae*. Se da asimismo la posición de la mediana (Q50), con su varianza (s^2) y su coeficiente de variación.

	Estado 1	Estado 2	Estado 3	Estado 4
Br-Bf (SD)	4,34-8,33 (1,86)	2,51-6,10 (1,14)	2,40-6,00 (1,65)	2,42-3,95 (1,24)
Q50 (s^2)	3,94(3,84)	2,25(1,51)	1,81(1,49)	1,23(0,50)
CV(%)	50,26	55,38	68,00	58,10

Tabla 4.3. Coeficientes de correlación de Spearman de las posiciones de los cuartiles Q25, Q50 y Q75 entre pares de estados de maduración de *Hadwenius pontoporiae*. (*) indica correlaciones no significativas ($p > 0,05$). 'n' es el número de casos utilizados para el cálculo de cada coeficiente.

Cuartil	Pares (n)					
	1-2 (15)	1-3 (19)	1-4 (22)	2-3 (15)	2-4 (16)	3-4 (21)
Q25	0,82	0,65	0,72	0,71	0,81	0,71
Q50	0,72	0,49*	0,59	0,81	0,81	0,80
Q75	0,23*	0,28*	0,25*	0,77	0,73	0,81

Tabla 4.4. Resultados del análisis de regresión múltiple, usando las posiciones de Q25, Q50 y Q75 de los cuatro estados de maduración de *Hadwenius pontoporiae* como variables dependientes. El único predictor significativo, en los estados 2, 3 y 4, fue la variable 'intensidad'. No se halló ningún predictor en el caso del estado 1.

Estado	Variable Dependiente	b	Ordenada	r ²	n, p
2	ln Q25	0,385	-2,006	0,473	16, 0,003
	ln Q50	0,431	-1,970	0,706	16, 0,000
	ln Q75	0,356	-1,273	0,507	16, 0,002
3	ln Q25	0,346	-2,067	0,257	21, 0,019
	ln Q50	0,421	-2,106	0,427	21, 0,001
	ln Q75	0,468	-2,123	0,486	21, 0,000
4	ln Q25	0,247	-1,915	0,299	26, 0,002
	ln Q50	0,206	-1,088	0,336	26, 0,002
	ln Q75	0,182	-0,497	0,273	26, 0,006

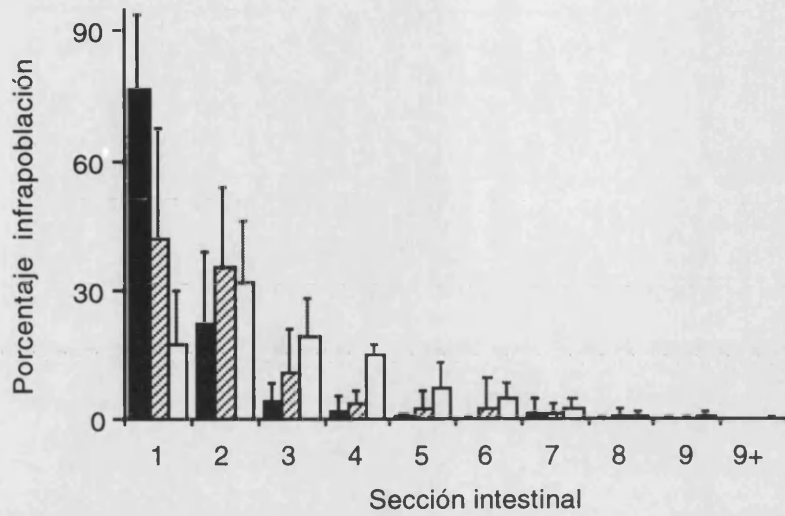


Figura 4.1. Porcentaje medio por sección (barra: desviación típica) de 26 infestaciones de *Hadwenius pontoporiae*.

(■) 9 infestaciones con $n < 100$ vermes

(▨) 12 infestaciones con $100 < n < 1000$ vermes

(□) 5 infestaciones con $n > 1000$ vermes

(9+ corresponde a la media de los porcentajes de las secciones 10-30 para el conjunto de las infestaciones).

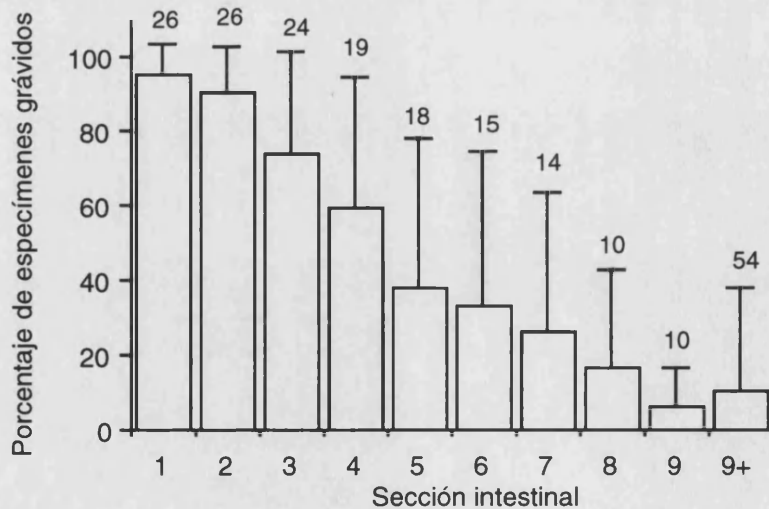


Figura 4.2. Porcentaje de vermes grávidos (estado 4) por sección (barra: desviación típica) de 26 infestaciones de *Hadwenius pontoporiae*. Los números sobre las barras indican los casos disponibles para cada sección.

(9+ corresponde a la media de los porcentajes de las secciones 10-30 para el conjunto de las infestaciones).

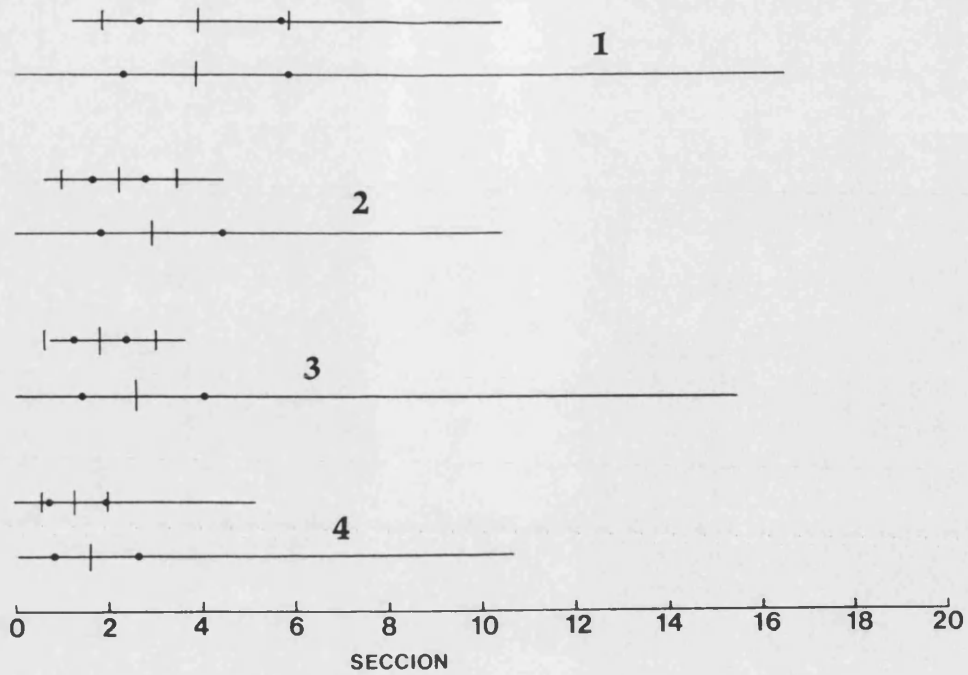


Figura 4.3. Diagrama de la posición de los percentiles Q0, Q25, Q50, Q75, Q50 y Q100 de la distribución realizada (línea superior) y fundamental (línea inferior) de los cuatro estados de maduración de *Hadwenius pontoporiae*. La línea vertical indica Q50, los corchetes, su desviación típica, y los puntos, las posiciones de Q25 y Q75.

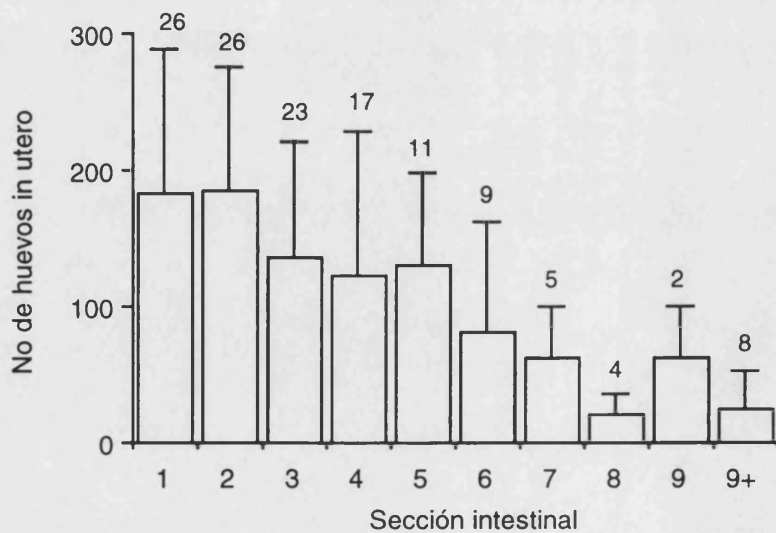


Figura 4.4. Número medio de huevos en útero (barra: desviación típica) de individuos grávidos de *Hadwenius pontoporiae* por sección. Se tomó un verme grávido al azar por sección en cada infrapoblación. Los números sobre las barras indican los casos disponibles para cada sección. (9+ corresponde a la media de todos los individuos de las secciones 10-30 en el conjunto de las infrapoblaciones).

TABLA 5A.1. Prevalencia, intensidad y abundancia media, y porcentaje medio de cada infrapoblación de *Polymorphus cetaceum* en cuatro localizaciones dentro del hospedador: EQ (Estómago químico), EP (Estómago pilórico), AD (Ampolla duodenal), I (Intestino *sensu stricto*).

	EQ	EP	AD	I
Prevalencia	36/44	43/44	39/44	31/44
Intensidad media	72+104 (4-473)	565+480 (51-1595)	103+131 (3-626)	8+8 (1-26)
Abundancia media	59+98	552+482	91+128	6+8
(%) medio de la infrapoblación	11+12	74+22	14+17	1+2

TABLA 5A.2. Coeficientes de correlación de Spearman (r) entre la intensidad total, de hembras, y machos, de *Polymorphus cetaceum* entre diferentes localizaciones. (Abreviaturas igual que en la tabla 5A.1).

	Machos		Hembras		Total	
	r	p	r	p	r	p
EQ-EP	0,043	1,000	0,005	1,000	0,130	1,000
EP-AD	0,495	0,023	0,482	0,033	0,503	0,012
EQ-AD	0,219	1,000	0,235	1,000	0,253	1,000

TABLA 5A.3. Prevalencia, abundancia media, y ratio media (n hembras del estado i/n total hembras, para cada cámara, en cada infrapoblación) de tres estados de maduración en hembras de *Polymorphus cetaceum*.

	EQ	EP	AD
Estado 1: Prevalencia (%)	27/29 (93,1)	28/29 (96,6)	25/29 (82,2)
Abundancia media	24+45	91+108	16+39
Ratio media	0,49+0,31	0,23+0,16	0,24+0,22
Estado 2: Prevalencia (%)	23/29 (79,3)	29/29 (100)	25/29 (86,2)
Abundancia media	6+13	64+62	9+17
Ratio media	0,12+0,11	0,19+0,10	0,16+0,12
Estado 3: Prevalencia (%)	27/29 (93,1)	29/29 (100)	28/29 (96,6)
Abundancia media	11+10	202+204	38+48
Ratio media	0,39+0,31	0,58+0,12	0,60+0,27

TABLA 5A.4. Resultados de la comparación de abundancias (test de Quade, T) de tres estados de maduración en hembras de *Polymorphus cetaceum* para cada una de sus localizaciones (abreviadas como en Tabla 5A.1.). El guión separa estados significativamente distintos.

	EQ	EP	AD
T	9,45	15,80	13,80
Test a posteriori	2-3, 1	3-2, 1	3-2, 1

TABLA 5A.5. Coeficientes de correlación de Spearman de cada estado de maduración en hembras de *Polymorphus cetaceum* entre diferentes localizaciones (abreviadas como en la Tabla 5A.1.).

		EQ-EP	EP-AD	EQ-AD
Estado 1:	r	0,459	0,745	0,299
	p	>0,05	<0,001	>0,05
Estado 2:	r	0,359	0,600	0,351
	p	>0,05	<0,025	>0,05
Estado 3:	r	0,297	0,710	0,264
	p	>0,05	<0,001	>0,05

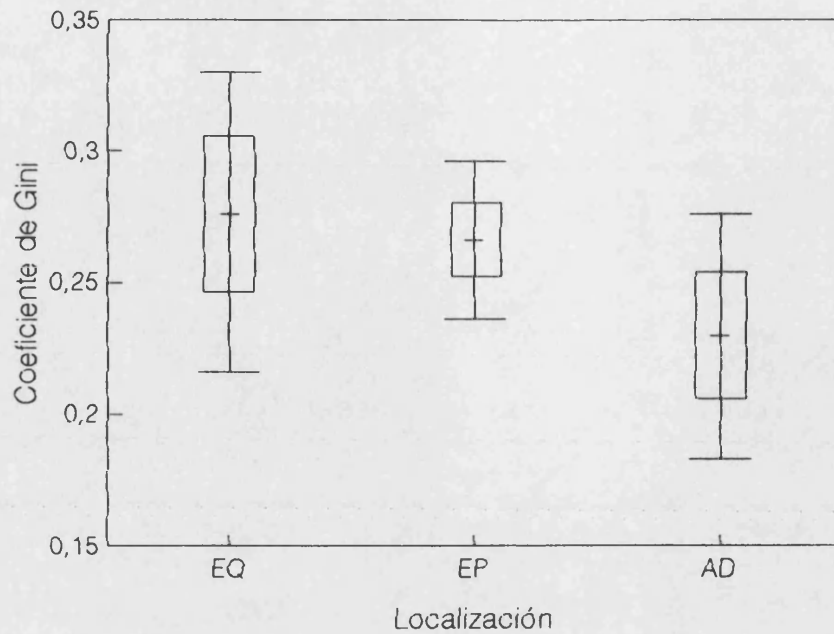
TABLA 5A.6. Peso medio y rango ($\times 10^{-4}g$) de las hembras de *Polymorphus cetaceum* de cada estado de maduración, dentro de cada localización (abreviada como en Tabla 5A.1.). N es el número de infrapoblaciones utilizado en cada caso.

		EQ	EP	AD
Estado 1:	N	27	28	25
	Media	27,16 \pm 7,74	33,77 \pm 14,96	38,63 \pm 20,10
	Rango	12,33-41,60	17,00-82,10	18,55-100,00
Estado 2:	N	23	29	25
	Media	47,59 \pm 14,43	49,30 \pm 17,76	51,62 \pm 18,82
	Rango	24,00-73,00	27,00-100,30	17,00-103,50
Estado 3:	N	27	29	28
	Media	78,28 \pm 24,94	72,88 \pm 16,27	71,66 \pm 20,10
	Rango	33,50-144,00	42,82-115,23	28,11-107,46

TABLA 5A.7. Coeficientes de correlación de Spearman de la biomasa de las hembras de *Polymorphus cetaceum* entre diferentes localizaciones (abreviadas como en la Tabla 5A.1.). N es el número de pares utilizados para el cálculo de cada coeficiente.

		EQ-EP	EP-AD	EQ-AD
Estado 1:	N	27	28	25
	r	0,343	0,570	0,198
	p	>>0,05	0,011	>>0,05
Estado 2:	N	23	29	25
	r	0,577	0,436	0,030
	p	0,012	0,077	>>0,05
Estado 3:	N	27	29	28
	r	0,650	0,680	0,557
	p	0,001	<0,001	0,009

A)



B)

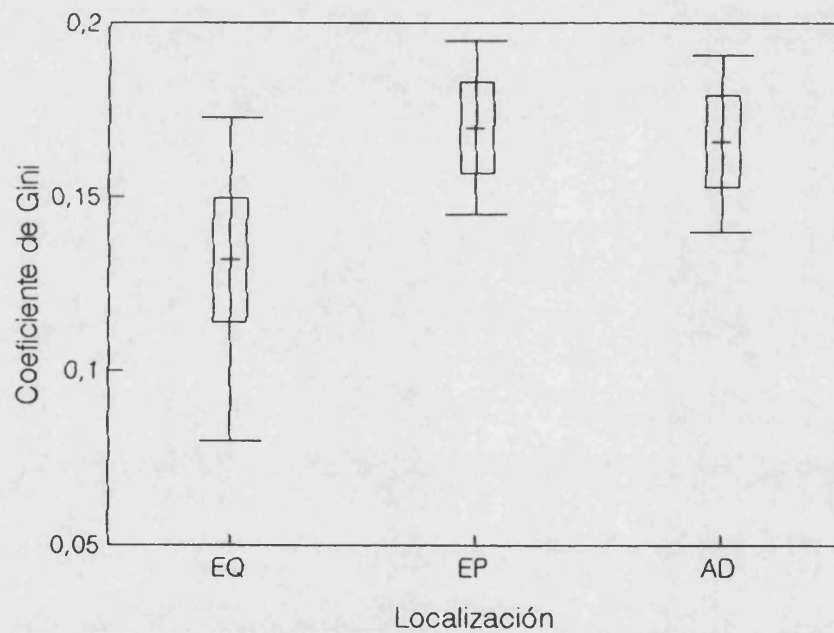


Figura 5A.2. Valores del coeficiente de Gini para la biomasa (peso) individual de las hembras de 10 infrapoblaciones de *Polymorphus cetaceum*, en tres localizaciones: EQ (estómago químico), EP (estómago pilórico) y AD (ampolla duodenal). A) Utilizando todas las hembras de cada infrapoblación; B) Utilizando sólo las hembras del estado 3 de cada infrapoblación. La línea horizontal central indica el Gini medio; el recuadro, su desviación típica; el segmento, el intervalo de confianza del 95%, calculado por medio de un bootstrap.

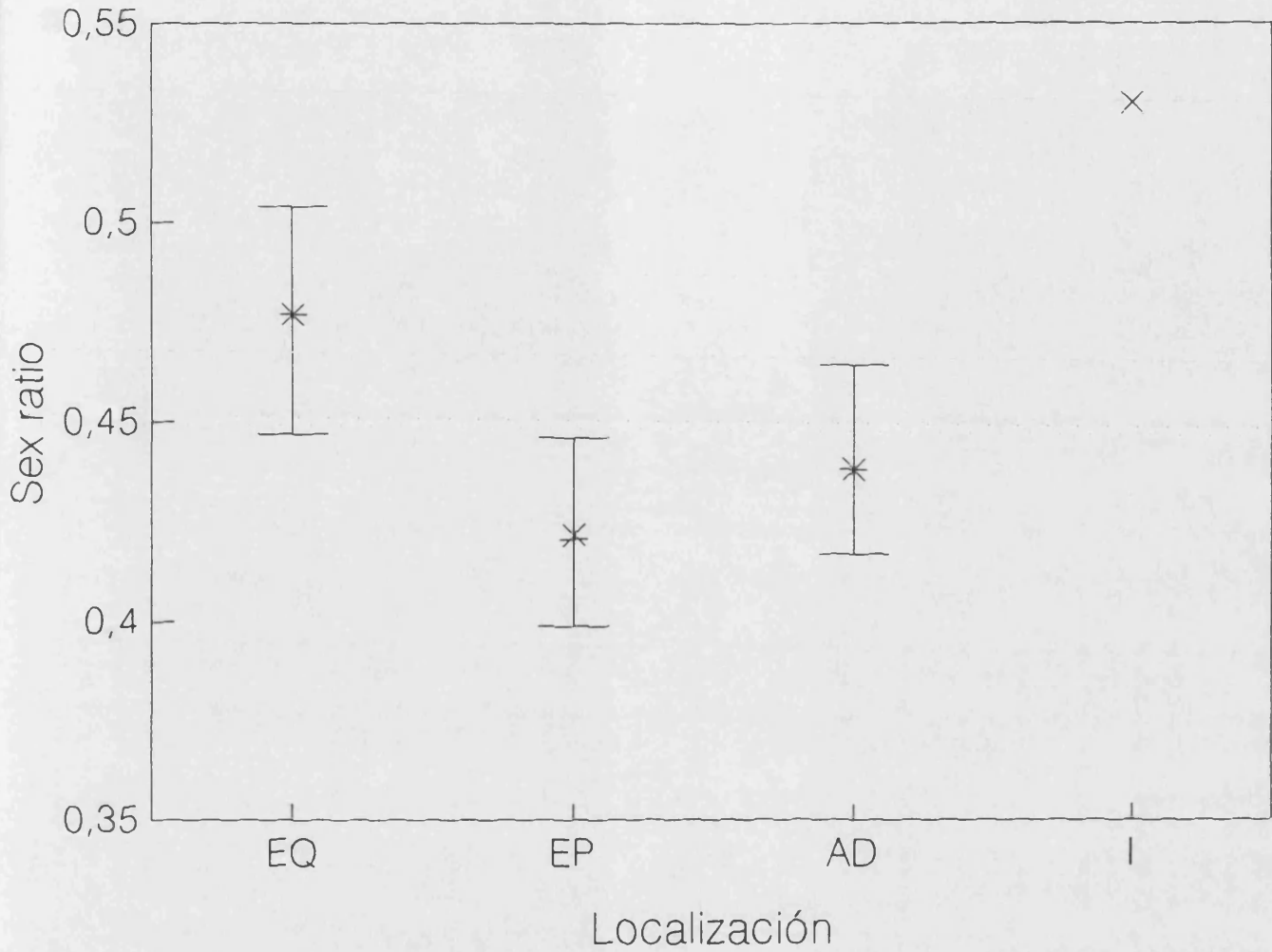


Figura 5A.1. Valores de sex ratio (n° machos/ n° total) de *Polymorphus cetaceum* en diferentes localizaciones (EQ= Estómago químico, EP= Estómago pilórico, AD= Ampolla duodenal, I= intestino *sensu stricto*). El aspa marca el valor muestral obtenido para la subpoblación de cada cámara en el conjunto de las infrapoblaciones; la línea horizontal corresponde a la media del remuestreo con un bootstrap, y el segmento marca el intervalo de confianza del 95% calculado por dicho método (véase el texto).

Tabla 5B.1. Especies del género *Polymorphus* y *Corynosoma* empleadas en este capítulo. M = información morfométrica completa; D = información sobre dimorfismo en tamaño; H = información sobre tamaño del huevo.

(*) indica información disponible; (M) información sólo del macho; (H) información sólo de la hembra; (-) corresponde a casos con información no disponible o incompleta, o que no cumplían alguno de los requisitos planteados para su utilización (véase texto).

ESPECIE	M	D	H	REFERENCIA
<i>P. actuganensis</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. acutis</i>	M	-	-	(Petrochencko 1971)
<i>P. arctocephali</i>	*	*	-	(Smales 1986)
<i>P. biziurae</i>	-	*	-	-
<i>P. cetaceum</i>	*	*	*	(Kagei y col. 1976)
<i>P. chasmagnathi</i>	-	-	-	-
<i>P. cincli</i>	-	-	*	(Yamaguti 1963)
<i>P. contortus</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. corynoides</i>	-	*	-	(Petrochencko 1971)
<i>P. crassus</i>	-	-	-	-
<i>P. cucullatus</i>	M	-	-	(Petrochencko 1971)
<i>P. diploinflatus</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. gavii</i>	-	-	-	-
<i>P. kostylewi</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. magnus</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. marchii</i>	-	-	-	-
<i>P. marilis</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. mathevossianae</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. meyeri</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. miniatus</i>	-	-	-	-
<i>P. minutus</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. obtusus</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. paradoxus</i>	-	-	*	(McDonald 1988)
<i>P. phippii</i>	-	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. pupa</i>	-	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. striatus</i>	-	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. spindlatus</i>	*	*	*	(Amin y Heckmann 1991)

<i>P. strumusoides</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>P. swartzi</i>	-	-	*	(McDonald 1988)
<i>P. trochus</i>	-	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>C. alaskense</i>	-	*	*	(Yamaguti 1963)
<i>C. arctcephali</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1984a)
<i>C. anatarium</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>C. australe</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1984a)
<i>C. bullosum</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1986a)
<i>C. cameroni</i>	-	-	-	-
<i>C. caspicum</i>	-	-	-	(Yamaguti 1963)
<i>C. clavatum</i>	-	-	-	-
<i>C. clementi</i>	-	-	-	-
<i>C. constrictum</i>	-	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>C. curiliensis</i>	-	-	-	-
<i>C. enhydri</i>	*	*	*	(Neiland 1962)
<i>C. enrietti</i>	-	-	*	(McDonald 1988)
<i>C. evae</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1984a)
<i>C. falcatum</i>	*	*	*	(Van Cleave 1953a)
<i>C. hamanni</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1984b)
<i>C. hanna</i>	H	-	*	(Zdzitowiecki 1984a)
<i>C. kurilensis</i>	M	-	-	(Petrochencko 1971)
<i>C. longilemniscatus</i>	-	-	-	-
<i>C. magdalen</i>	-	*	-	(Yamaguti 1963)
<i>C. mandarinca</i>	-	-	-	-
<i>C. obtuscens</i>	*	*	*	(Delyamure 1955)
<i>C. peposacae</i>	*	*	*	(Petrochencko 1971)
<i>C. pseudohamanni</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1984b)
<i>C. pyriforme</i>	-	-	-	-
<i>C. rauschi</i>	-	*	*	(Yamaguti 1963)
<i>C. reductum</i>	-	-	-	-
<i>C. semerme</i>	*	*	*	(Van Cleave 1953b)
<i>C. septentrionalis</i>	*	*	*	(Treshtchev 1966)

<i>C. seropedicus</i>	-	-	-	-
<i>C. shackletoni</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1991)
<i>C. stanleyi</i>	*	*	*	(Smales 1986)
<i>C. strumosum</i>	*	*	*	(Van Cleave 1953b)
<i>C. sudsuche</i>	-	-	*	(McDonald 1988)
<i>C. tunitae</i>	*	*	*	(Zdzitowiecki 1986c)
<i>C. turbidum</i>	-	-	-	-
<i>C. validum</i>	*	*	*	(Van Cleave 1953a)
<i>C. ventronudum</i>	*	*	*	(Skrjabin 1959)
<i>C. villosum</i>	*	*	*	(Van Cleave 1953a)
<i>C. wegneri</i>	*	*	*	(Van Cleave 1953a)

Sinonimias que aparecen en Amin (1985a): *C. hadweni* (= *C. wegneri* (Margolis y Dailey 1972)); *C. macrosomum* (= *C. enhydri* (Margolis y Dailey 1972)); *C. mirabilis* (= *C. singularis* = *C. bullosum* (Zdzitowiecki 1986a,c, 1991)); *C. otariae* (= *C. australe* (Zdzitowiecki 1991)); *C. pacifica* (= *C. hamanni* (Zdzitowiecki 1984b,1991)).

Otras especies no incluidas: *C. gibsoni* (no se da localización, y la descripción se basa en un número muy reducido de ejemplares (Zdzitowiecki 1986b)); *C. similis* (el propio autor (Neiland 1962) reconoce que no es netamente diferenciable de *C. strumosum*; la nueva denominación fue sólo tentativa).

Tabla 5B.2. Media (m), desviación típica (s) y coeficiente de variación (CV) de las variables morfométricas de las especies de *Polymorphus* y *Corynosoma* utilizadas en los análisis discriminantes. (Sexo: M= macho, H= hembra; Grupo: I= intestinales, CI= *Corynosoma* intestinales, E= Estomacales. n es el número de especies de cada grupo.

(Abreviaturas: L, Longitud corporal; A, anchura corporal; LP, longitud de la probóscide; AP, anchura de la probóscide; NG, número de ganchos en la probóscide; TG, tamaño máximo del mucron del gancho).

Sexo	Grupo	L	A	LP	AP	NG	TG	n	
M	I (m)	6,01	1,29	0,66	0,27	209	0,07	34	
		(s)	3,04	0,47	0,24	0,07	79		0,03
		(CV)	51,0	36,5	36,6	26,1	38,1		43,2
	CI	5,79	1,41	0,73	0,28	236	0,08	21	
		2,79	0,47	0,25	0,07	88	0,03		
		48,8	33,7	34,7	25,3	37,7	38,0		
	E	6,70	2,11	1,10	0,34	259	0,08	3	
		1,32	0,46	0,14	0,04	25	0,01		
		21,3	23,6	13,8	12,7	10,5	13,5		
H	I	6,95	1,60	0,68	0,29	212	0,07	31	
		4,22	0,61	0,25	0,08	82	0,03		
		61,2	38,4	37,1	27,8	39,0	43,2		
	CI	6,68	1,69	0,76	0,32	244	0,08	20	
		4,06	0,57	0,27	0,08	84	0,02		
		61,5	34,1	36,0	25,3	35,0	25,3		
	E	4,90	2,23	1,09	0,35	259	0,08	3	
		0,80	0,41	0,11	0,02	25	0,01		
		17,7	19,9	10,9	6,2	10,5	13,5		

Tabla 5B.3. Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables morfométricas utilizadas en los análisis discriminantes. La fracción superior corresponde a los machos, y la inferior, a las hembras. 1, utilizando todas las especies intestinales y las estomacales. 2, utilizando sólo las especies de *Corynosoma* intestinales, y las especies estomacales. En negrita aparecen las correlaciones con $r > 0,6$. (Las abreviaturas de las variables son las mismas que las de la Tabla 5B.2.).

1.

	L	A	LP	AP	NG	TG
L	-	0,75	0,50	0,66	0,03	0,49
A	0,72	-	0,63	0,83	0,32	0,63
LP	0,38	0,60	-	0,70	0,50	0,67
AP	0,57	0,83	0,75	-	0,30	0,75
NG	0,01	0,29	0,52	0,40	-	0,11
TG	0,39	0,55	0,62	0,74	0,11	-

2.

	L	A	LP	AP	NG	TG
L	-	0,72	0,63	0,62	0,04	0,53
A	0,70	-	0,58	0,79	0,26	0,51
LP	0,60	0,68	-	0,65	0,31	0,52
AP	0,58	0,79	0,71	-	0,16	0,74
NG	0,16	0,26	0,34	0,18	-	-0,39
TG	0,44	0,46	0,42	0,66	-0,44	-

Tabla 5B.4. Coeficientes de correlación de las variables morfométricas y la función discriminante canónica. El resultado corresponde al análisis de las hembras de *Corynosoma* intestinales y las hembras de las especies estomacales. (Abreviaturas de las variables igual que en la Tabla 5B.2.).

VARIABLE	r
L	0,6391
AP	0,3102
NG	0,2522
L	-0,2270
A	0,1627
TG	0,0892

Tabla 5B.5. Coeficientes de correlación de Pearson entre las variables morfométricas utilizadas en el análisis discriminante, y la función discriminante canónica. El caso 1, corresponde al discriminante entre especies estomacales y especies intestinales de *Polymorphus* y *Corynosoma*; el caso 2 corresponde a estomacales y *Corynosoma* intestinales (en este caso, sólo la variable 'ratio' fue seleccionada para la separación).

VARIABLE	r	
	Caso 1	Caso 2
RATIO	0,7684	1,000
LP	-0,7317	-0,1496
AP	-0,5564	-0,0884
NG	-0,5453	0,0572
TG	-0,4369	0,0118

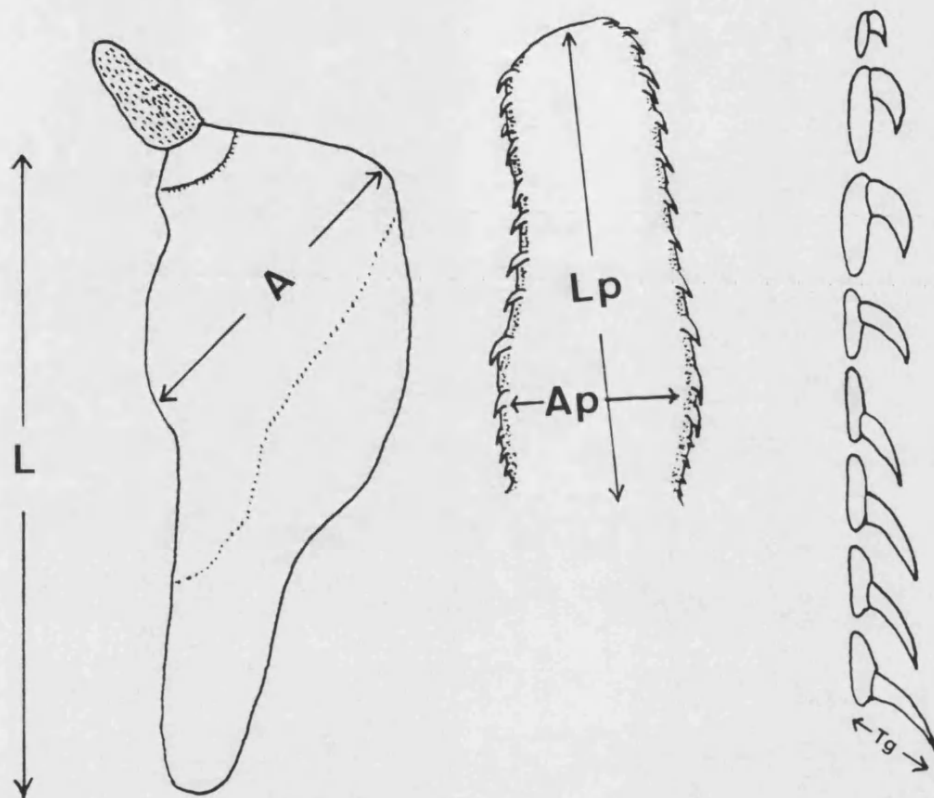


Figura 5B.1. Medidas utilizadas en el análisis morfométrico de las especies de *Polymorphus* y *Corynosoma*: L: Longitud corporal; A: Anchura máxima corporal; Lp: Longitud de la probóscide; Ap: Anchura máxima de la probóscide; Tg: Longitud máxima del mucron de los ganchos de la probóscide.

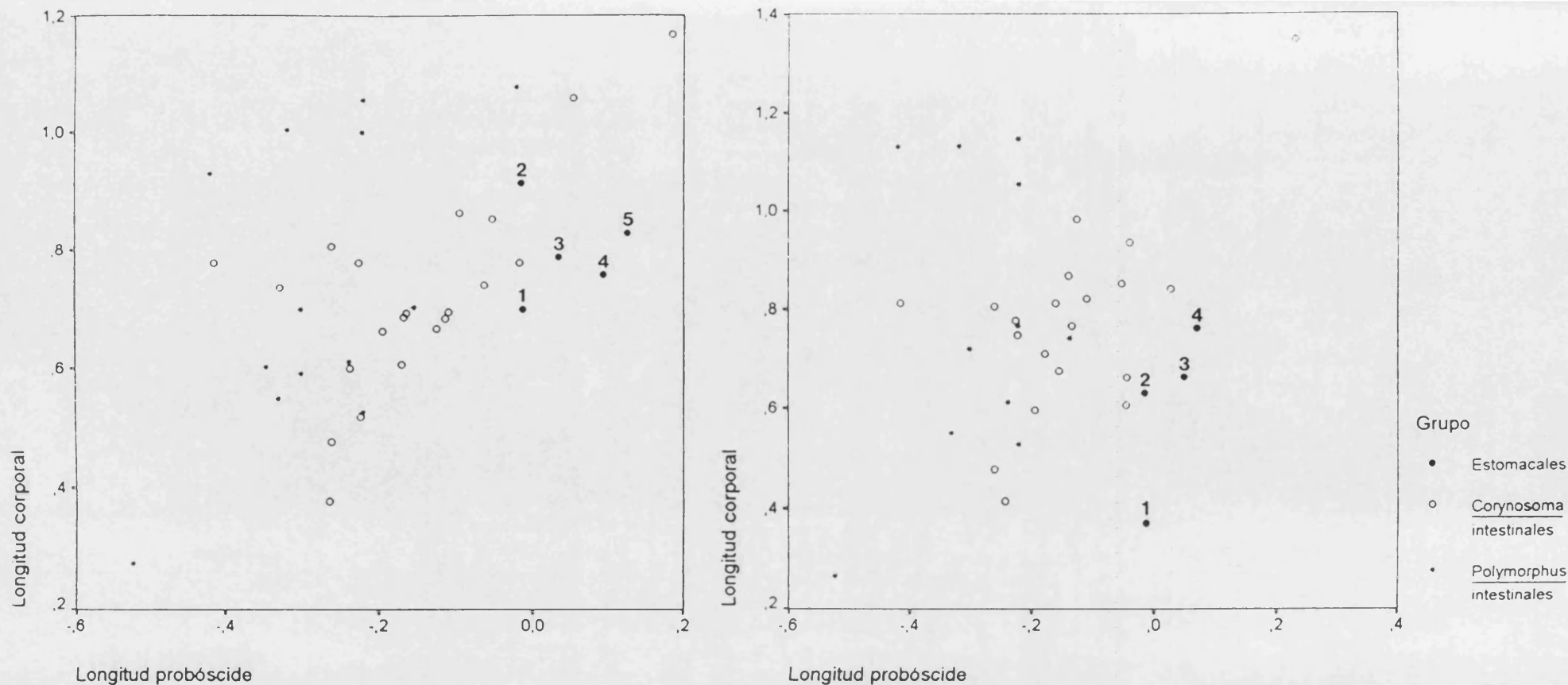


Figura 5B.2. Gráfica de dispersión de la longitud de la probóscide frente a la longitud corporal en (a) machos y (b) hembras, de especies de *Corynosoma* y *Polymorphus* estomacales e intestinales. Las variables están transformadas logarítmicamente.

1. *Polymorphus cetaceum* (según Johnston y Best 1942) (no incluida en el análisis discriminante).
2. *Polymorphus cetaceum* (según Kagei y col. 1976).
3. *Polymorphus arctocephali* (según Smales 1986).
4. *Corynosoma hamanni* (según Zdzitowiecki 1984b).
5. *Polymorphus cetaceum* (según Figueroa y Puga 1990) (no incluida en el análisis discriminante).

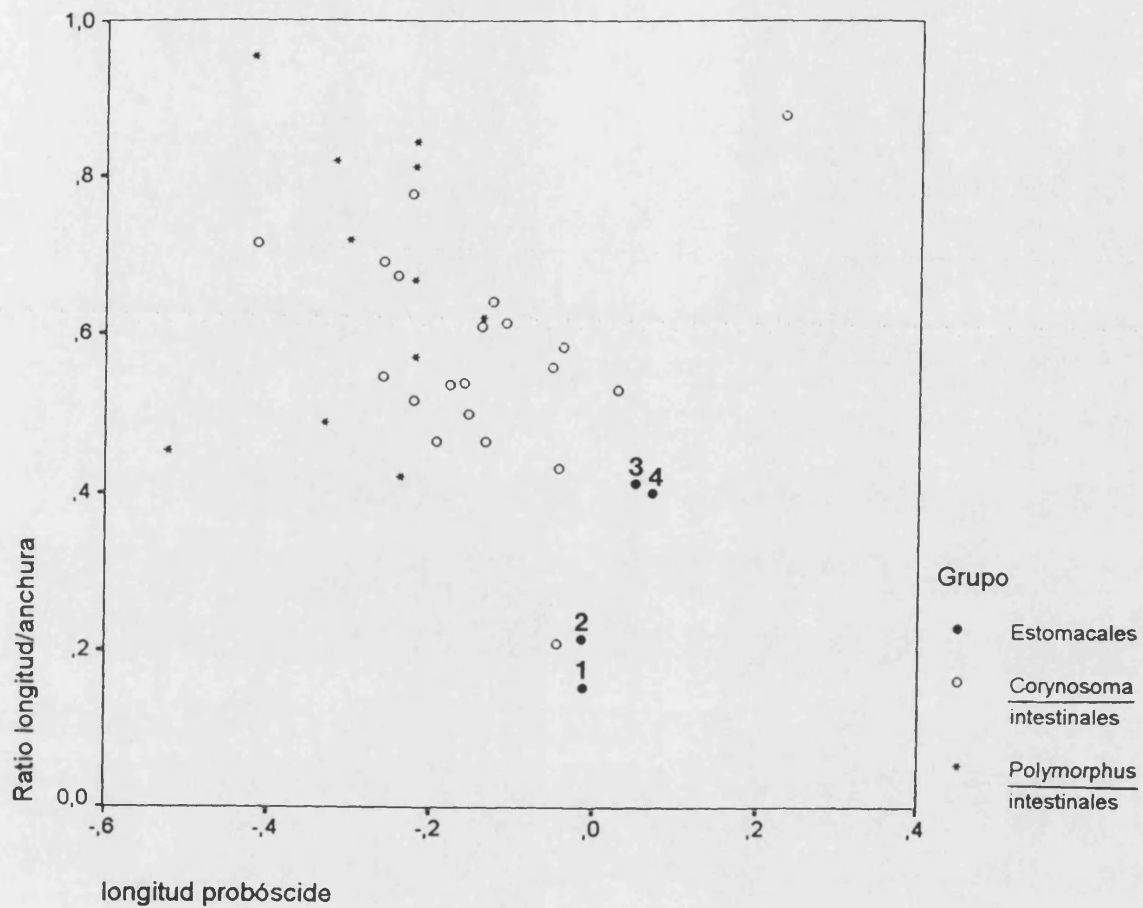


Figura 5B.3. Gráfica de dispersión de la longitud de la probóscide frente a la ratio de longitud corporal/anchura corporal en hembras de *Corynosoma* y *Polymorphus* estomacales e intestinales. Las variables están transformadas logarítmicamente.

1. *Polymorphus cetaceum* (según Johnston y Best 1942) (no incluida en el análisis discriminante).
2. *Polymorphus cetaceum* (según Kagei y col. 1976).
3. *Polymorphus arctocephali* (según Smales 1986).
4. *Corynosoma hamanni* (según Zdzitowiecki 1984b).

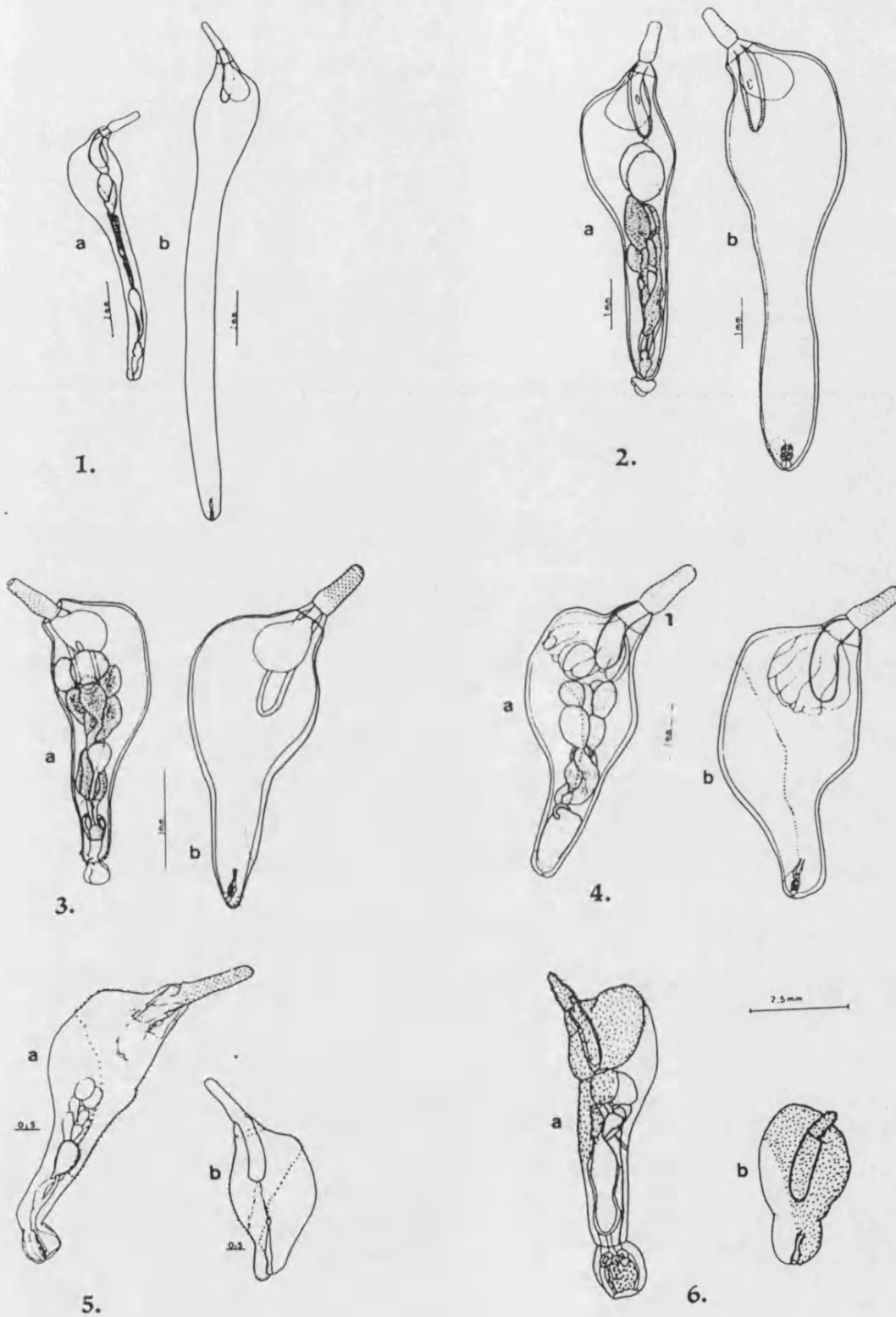


Figura 5B.4. Dimorfismo sexual en tamaño de seis especies de *Corynosoma* y *Polymorphus*: 1. *C. bullosum*, 2. *C. arctocephali*, 3. *C. australe*, 4. *C. hamanni* (todos según Zdzitowiecki 1991), 5. *P. arctocephali* (según Smales 1986), 6. *P. cetaceum*. (a: machos, b: hembras).

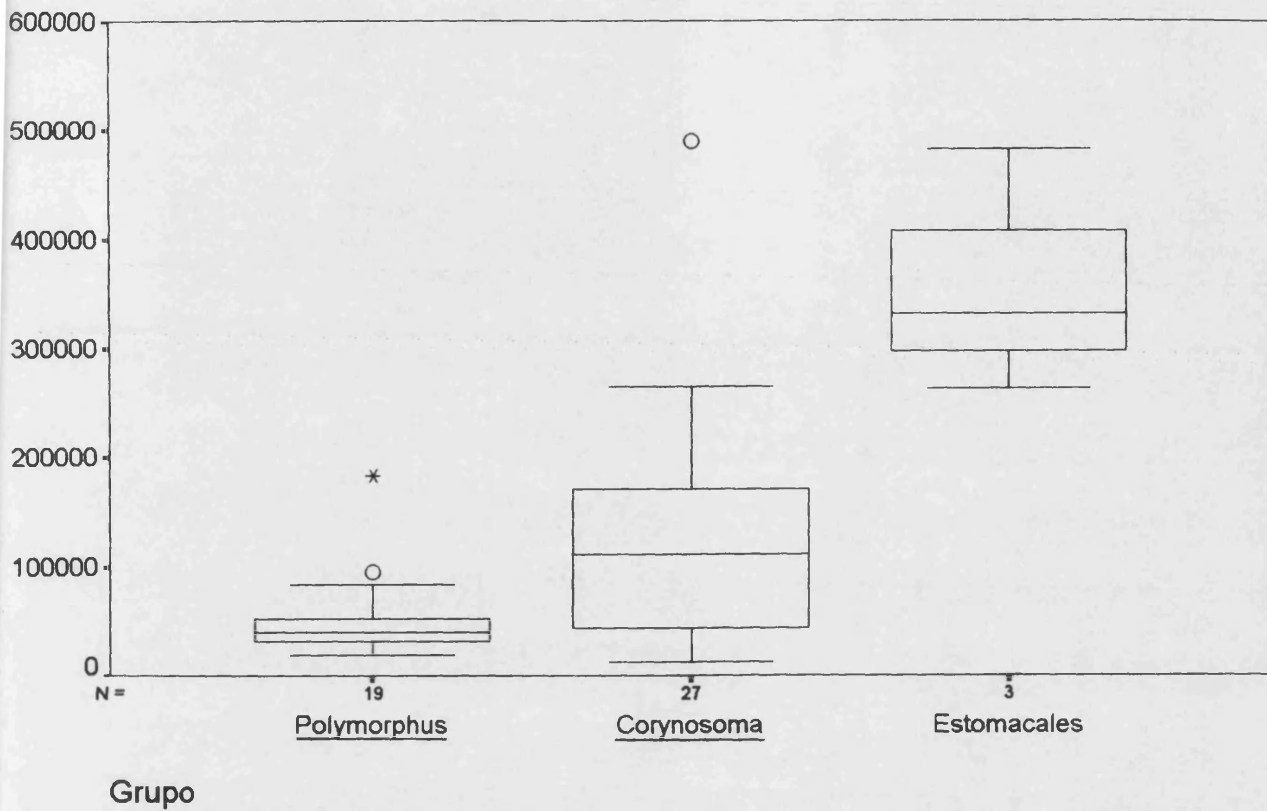


Figura 5B.5. Diagrama Box donde se muestran las distribuciones del volumen del huevo (μm^3) de tres grupos de acantocéfalos: especies intestinales de género *Polymorphus*, especies intestinales del género *Corynosoma*, y el grupo de especies parcialmente estomacales (compuesto en este caso por los datos de dos descripciones de *Polymorphus cetaceum* (Johnston y Best 1942, Kagei y col. 1976), y *Corynosoma hamanni*. N es el número de especies de cada grupo.

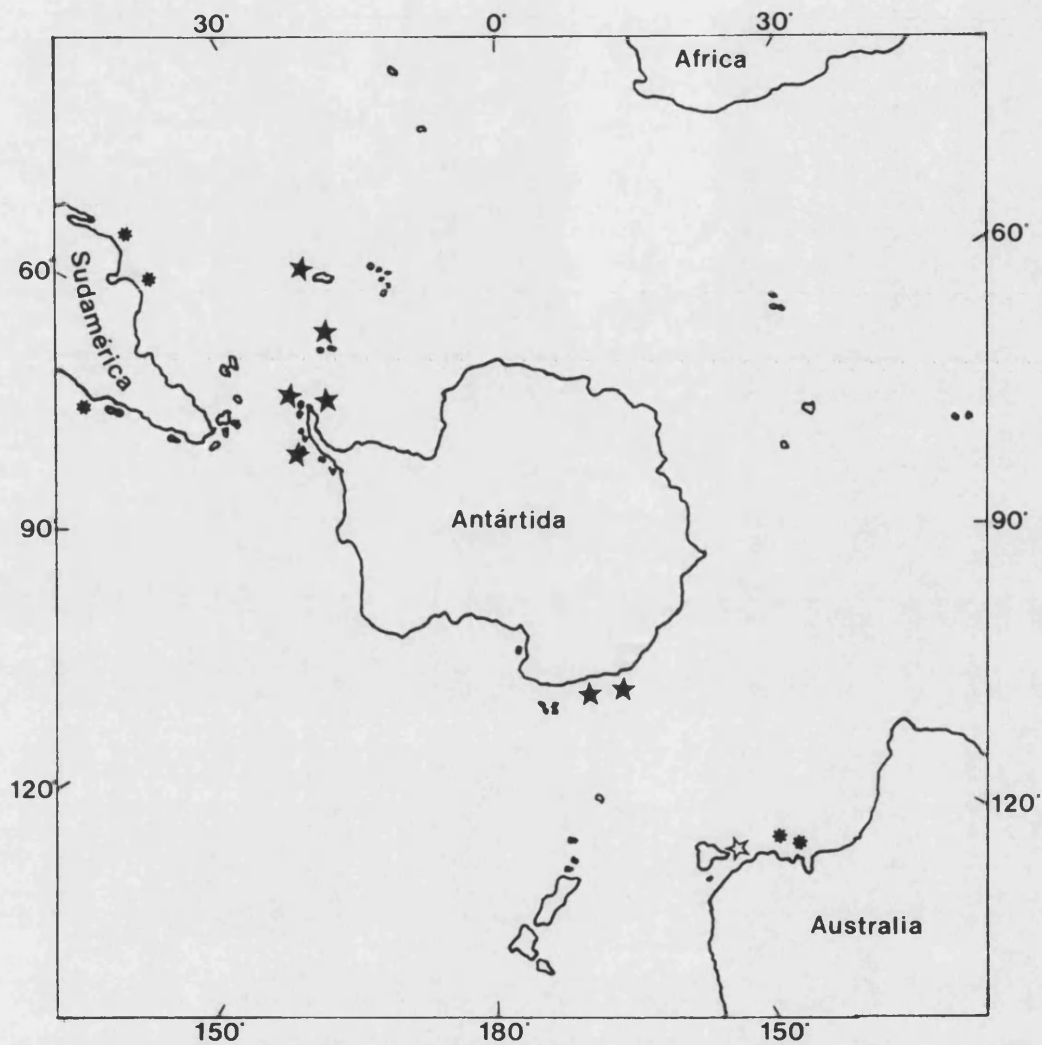


Figura 5C.1. Distribución geográfica de *Corynosoma hamanni* (★), *Polymorphus cetaceum* (*) y *Polymorphus arctocephali* (☆).

Tabla 6.1.- Criterios para la identificación de los diferentes estados de desarrollo *Anisakis simplex*.

ESTADOS DE DESARROLLO	CARACTERES	REFERENCIA
L3	Con diente perforante Con mucron	Grabda, 1976
L4	Con labios Sin conductos genitales	Grabda, 1976
HEMBRA IMMADURA	Con labios Utero sin huevos	Gibson, 1970
HEMBRA MADURA	Con labios Huevos completamente desarrollados en útero	Gibson, 1970
MACHO IMMADURO	Con labios y papilas Desarrollo incompleto de las espículas	Berland, com. pers.
MACHO MADURO	Con labios y papilas, Espículas completamente desarrolladas	Gibson, 1970

Tabla 6.2. Prevalencia (P) y abundancia media (+ desviación típica) de los diferentes estados de desarrollo y sexos de *Anisakis simplex* en el estómago de la franciscana. (I y M corresponden a individuos inmaduros y maduros, respectivamente).

	LARVAS		ADULTOS			
	L ₃	L ₄	MACHOS		HEMBRAS	
			I	M	I	M
P (%)	8/46 (17.4)	14/46 (30.4)	4/46 (8.7)	9/46 (19.6)	4/46 (8.7)	11/46 (23.9)
			10/46 (21.7)		13/46 (28.3)	
	16/46 (34.8)		16/46 (34.8)			
AM	0.48±1.22	0.50±0.84	0.11±0.11	0.26±0.27	0.13±0.13	0.26±0.24
			0.37±0.9		0.41±0.88	
	1.30±1.27		0.83±1.52			

Tabla 6.3. Comparación entre el porcentaje medio (+ desviación típica) y global (de la metapoblación) de cada estado de desarrollo y sexo en infrapoblaciones de *Anisakis simplex* en la marsopa y la franciscana. (n indica el número total de vermes en cada caso; N es el número de hospedadores).

(Abreviaturas: L₃, larva 3; L₄, larva 4; MI, macho inmaduro; MM, Macho maduro; HI, hembra inmadura; HM, hembra madura).

Hospedador	Periodo	L ₃	L ₄	MI	MM	HI	HM	n
<i>P. phocoena</i>	88-89	27.3 ±	39.1 ±	1.4 ±	14.1 ±	4.9 ±	13.3 ±	2893
	Global (N=20)	36.8	32.5	2.1	14.6	10.9	19.2	
	% total	8.8	36.4	2.8	21.0	5.6	25.4	
<i>P. blainvillei</i>	88-89	19.5 ±	40.6 ±	2.1 ±	16.1 ±	3.0 ±	18.7 ±	2575
	Primavera (N=14)	20.3	40.1	1.8	15.4	2.7	19.5	
	% total	10.7	37.6	2.9	20.3	5.0	23.5	
<i>P. blainvillei</i>	88-90	17.8 ±	40.1 ±	4.6 ±	15.4 ±	5.3 ±	17.1 ±	109
	Primavera (N=31)	25.4	40.1	10.8	20.7	13.3	25.9	
	% total	27.2	28.4	6.2	21.0	7.4	23.4	

Tabla 7.1. Prevalencias y abundancias anuales y totales de las especies de helmintos de *Pontoporia blainvillei*. En las especies marcadas, la abundancia varió significativamente entre años (test de Kruskal-Wallis, (*) $p < 0,005$; (**) $p < 0,01$).

Especie	Año	Prevalencia (n)	Abundancia media (\pm SD)
ACANTHOCEPHALA			
<i>Polymorphus cetaceum*</i>	1988	100,0 (8)	370 (324)
	1989	100,0 (17)	1072 (699)
	1990	100,0 (21)	491 (457)
	TOTAL	100,0 (46)	685 (612)
Polymorphidae sp.	1988	-	-
	1989	5,9 (1)	(1 individuo)
	1990	-	-
	TOTAL	2,2 (1)	(1 individuo)
DIGENEA			
<i>Pholeter gastrophilus</i>	1988	-	-
	1989	5,9 (1)	(3 individuos)
	1990	-	-
	TOTAL	2,2 (1)	(3 individuos)
<i>Hadwenius pontoporiae**</i>	1988	100,0 (8)	74 (78)
	1989	100,0 (17)	350 (490)
	1990	100,0 (21)	559 (738)
	TOTAL	100,0 (46)	397 (600)
NEMATODA			
<i>Anisakis simplex</i>	1988	75,0 (6)	1,9 (1,6)
	1989	52,9 (9)	1,9 (2,6)
	1990	76,2 (16)	3,1 (2,9)
	TOTAL	67,4 (31)	2,4 (2,3)
<i>Contracaecum</i> sp.	1988	12,5 (1)	(3 individuos)
	1989	5,9 (1)	(4 individuos)
	1990	-	-
	TOTAL	4,4 (2)	(7 individuos)

Tabla 7.2. Índices de asociación de Jaccard y Fager entre pares de helmintos comunes (prevalencia > 50%) de la comunidad helmíntica de la franciscana (global, y del intestino). La abreviación de las especies corresponde a la inicial de nombre genérico y específico (véase tabla 7.1., y el texto).

	Pares de especies	Jaccard	Fager	
			General	Intestino
1988 (n = 8)	PC x HP	1,00	0,82	1,00
	HP x AS	0,75	0,69	-
	PC x AS	0,75	0,69	-
1989 (n = 17)	PC x HP	1,00	0,88	1,00
	HP x AS	0,53	0,61	-
	PC x AS	0,53	0,61	-
1990 (n = 21)	PC x HP	1,00	0,89	1,00
	HP x AS	0,76	0,76	-
	PC x AS	0,76	0,76	-
Total (n = 46)	PC x HP	1,00	0,93	0,87
	HP x AS	0,67	0,75	-
	PC x AS	0,67	0,75	-

Tabla 7.3. Número de especies de helmintos (No. spp.), diversidad (H) y equitabilidad (V) de Brillouin and porcentaje de similitud (C_{xy}) y abundancia media total, para la comunidad global, y la intestinal, de la franciscana. Las diferencias entre años se compararon con un test de Kruskal-Wallis (** P < 0.01).

AÑO	No. spp.	H	V	C _{xy}	Abundancia total**
1988	2,8±0,5	0,53±0,22	0,36±0,13	74,6±14,6	446±306
1989	2,6±0,5	0,50±0,23	0,40±0,26	71,3±22,4	1424±743
1990	2,8±0,4	0,61±0,14	0,39±0,09	64,2±23,8	1065±783
Total	2,7±0,5	0,49±0,23	0,34±0,18	67,0±23,3	1090±774
Intestino	2,0±0,3	0,20±0,22	0,28±0,31	40,7±27,5	534±624

Tabla 7.4. Número e identidad de las especies componentes (C) de helmintos intestinales en diferentes especies de cetáceos. (n es el número de hospedadores analizados en cada caso; área corresponde a la región de procedencia de los hospedadores).

(Abreviaturas de los taxones: H= Digénidos del género *Hadwenius*; T= Cestodos Tetrabothriidae; B= Acantocéfalos del género *Bolbosoma*)

SUBORDEN	Familia	Especie (n)(1)	C (H)(T)(B)	Area (2)	Ref. (3)
MYSTICETI	Balaneopteridae	<i>B. borealis</i> (35)	5 (0) (3) (1)	1	1
		<i>B. acutorrostrata</i> (106)	0 (-) (-) (-)	1	1
	Eschrichtiidae	<i>E. robustus</i> (316)	3 (0) (1) (0)	2	2
ODONTOCETI	Physeteridae	<i>P. catodon</i> (35)	1 (0) (1) (0)	1	1
	Monodontidae	<i>De. leucas</i> (10)	2 (2) (0) (0)	3	3
	Delphinidae	<i>G. melas</i> (172)	4 (2) (1) (1)	4	4
		<i>T. truncatus</i> (23)	1 (1) (0) (0)	5	5
		<i>So. fluviatilis</i> (27)	0 (-) (-) (-)	6	6
		<i>D. delphis</i> (37)	0 (-) (-) (-)	7	7
		<i>D. capensis</i> (46)	0 (-) (-) (-)	5	8
		<i>S. coeruleoalba</i> (50)	3 (0) (2) (1)	8	9
		<i>S. attenuata</i> (72)	3 (0) (1) (2)	9	10
		<i>S. longirostris</i> (17)	3 (0) (1) (2)	9	10
		<i>L. acutus</i> (37)	1 (0) (1) (0)	10	11
		<i>L. obscurus</i> (27)	0 (-) (-) (-)	5	12
		<i>L. obliquidens</i> (12)	0 (-) (-) (-)	7	7
		<i>Li. borealis</i> (23)	0 (-) (-) (-)	7	13
		<i>C. eutropia</i> (23)	0 (-) (-) (-)	11	14
	Phocoenidae	<i>P. phocoena</i> (50)	0 (-) (-) (-)	12	15
<i>P. spinnipinis</i> (18)		1 (1) (0) (0)	12	14	
Pontoporiidae	<i>Po. blainvillei</i> (46)	2 (1) (0) (0)	13	16	

(1) (Abreviaturas de los géneros de hospedadores: B (*Balaenoptera*); E (*Eschrichtius*); P (*Physeter*); De (*Delphinapterus*); G (*Globicephala*); T (*Tursiops*); So (*Sotalia*); D (*Delphinus*); S (*Sttenella*); L (*Lagenorhynchus*); Li (*Lissodephis*); C (*Cephalorhynchus*); P (*Phocoena*); Po (*Pontoporia*)).

(2) (Área: 1. Antártico, 2. Pacífico Norte y Mar de Bering, 3. Delta del río Mackenzie (Canadá), 4. Islas Feroe (Atlántico Norte oriental), 5. Costa de Perú, 6. Costa de Brasil, 7. Aguas del Sur de California, 8. Mediterráneo occidental, 9. Oeste del Pacífico, 10. Maine (USA, Atlántico Norte Occidental), 11. Costa de Gran Bretaña y Dinamarca, 12. Costas del sur de Chile, 13. Costa norte de Argentina).

(3) (Referencias: 1. Dailey y Vogelbein (1992); 2. Rice y Wolman (1971); 3. Wazura y col. (1986); 4. Balbuena y Raga 1993); 5. Van Waerebeek y col. (1990); 6. Santos y col. (en prensa); 7. Dailey (19989); 8. Alfaro y col. 1994; 9. Aznar y col. (datos no publicados); 10. Dailey y Perrin 1973; 11. Beverley-Burton (1978); 12. Van Waerebeek (manuscrito no publicado); 13. Dailey y Walker (19978) 14. Torres y col. (1992); 15. Herreras y col. (datos no publicados); 16. Este estudio).

Tabla 7.5. Helmintofauna de la marsopa espinosa (*Phocoena spinnipinis*) en el área de Necochea-Claromecó. El análisis se basa en 8 delfines capturados durante el periodo 1989-1990. Datos de Corcuera y col. (en prensa) y J.A. Raga (datos no publicados).

ESPECIE	PREVALENCIA	LOCALIZACION
NEMATODA		
<i>Pseudalius inflexus</i>	3/8	Pulmones
<i>Stenurus minor</i>	4/8	Bolas timpánicas
<i>Anisakis simplex</i>	5/8	Estómagos
ACANTHOCEPHALA		
<i>Polymorphus cetaceum</i>	6/8	Estómago químico y pilórico, ampolla duodenal

Tabla 7.6. Helmintofauna de *Pontoporia blainvillei* en Punta de Diablo (Uruguay). Datos de Kagei y col. (1976); Testa y Dailey (1977); Brownell (1981, 1989). ('Prev.' es la prevalencia, y 'n' corresponde al número de delfines analizados en cada caso)

Especie	Prev. (%)	Localización
ACANTHOCEPHALA		
<i>Polymorphus cetaceum</i>	91.6 (n=191)	estómago
TREMATODA		
Trematoda sp.	0.52 (n=193)	hígado?
NEMATODA		
<i>Contraecum</i> sp. (1)	51.0 (n=190)	estómago
<i>Anisakis typica</i> (1)	(de 1 delfín)	estómago
<i>Procamallanus</i> sp.	(de 1 delfín)	estómago
CESTODA		
Cestoda Larvae	0.52 (n=193)	superficie externa del intestino
<i>Phyllobothrium delphini</i>	1 único quiste	?

(1) De acuerdo con Brownell (1989) y Pinedo y col. (1989), el registro de *Anisakis typica* (Kagei y col. 1976) podría corresponder a *Contraecum* sp. La identificación de Kagei y col. (1976) es muy precisa. Puesto que Brownell (1981) consideró que podría haber al menos dos especies de nematodos en sus muestras, consideraremos válidas ambas determinaciones.



UNIVERSIDAD DE VALENCIA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

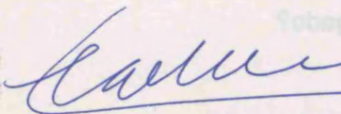
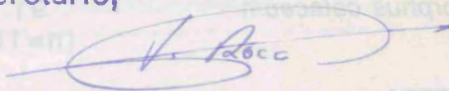
Reunido el Tribunal que suscribe en esta fecha,
acordó otorgar, por unanimidad, a esta Tesis doctoral de
D. FRANCISCO JAVIER AZNAR AVENDAÑO

la calificación de APTO "CUM LAUDE" (UNANIMIDAD)

Valencia, a 29 JUN. 1995 de 1995

El Secretario,

El Presidente



(1) De acuerdo con Brownell (1989) y Fierobe y col. (1989), el registro de Anisakis (1) podría corresponder a Contracaecum sp. La identificación de Fierobe y col. (1978) es muy precisa. Puesto que Brownell (1981) consideró que había al menos dos especies de nemátodos en sus muestras, consideraremos válidas ambas determinaciones.

Bush, A.O.; Aho, J.M. y Kennedy, C.R. (1990). Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evol. Ecol.*, 4: 1-20.

Cannon, L.R.G. (1977). Some ecological relationships of larval ascaridoids from south-eastern Queensland marine fishes. *Int. J. Parasitol.* 7: 227-232.

Capozzo, H.L. y Junín, M. (1991). Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental. *Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA N° 138*, 250 pp.

Case, T.J. y Sidell, R. (1983). Pattern and chance in the structure of model and natural communities. *Evolution*, 37: 832-849.

Ching, H. L. y Robinson, E. S. (1959). Two campulid trematodes from a new host: the harbor porpoise. *J. Parasit.*, 45: 81.

Christensen, N.O.; Simonsen, P.E.; Odaibo, A.B. y Mahler, H. (1990). Establishment, survival, and fecundity in *Echisnostoma caproni* (Trematoda) infections in hamsters and jirds. *J. Helminthol. Soc. Wash.*, 57: 104-107.

Cislo, P.R. y Cairra, J.N. (1993). The parasite assemblage in the spiral intestine of the shark *Mustelus canis*. *J. Parasitol.*, 79: 886-899.

Cohen, J. (1994). The Earth is Round ($p < .05$). *Am. Psycho.* 49: 997-1003.

Conover, W.J. (1980). *Practical nonparametric statistics*, 2nd edition, John Wiley and Sons, Inc., New York, xiv + 493 pp.

Cook, R.L. y Roberts, L.R. (1991). In vivo effects of putative crowding factors on development of *Hymenolepis diminuta*. *J. Parasitol.*, 77: 21-25.

Corcuera, J. (1991). *Marsopa espinosa Phocoena spinipinnis* (Burmeister, 1865). Pp. 27-30, en: Estado de conservación de los mamíferos marinos del Atlántico Sudoccidental, (eds.) H.L. Capozzo y M. Junín. *Informes y estudios del Programa de Mares Regionales del PNUMA N° 138*.

Corcuera, J. y Monzón, F. (1990). Reproducción en hembras del delfín franciscana *Pontoporia blainvillei* en Necochea (Argentina). *Resúmenes IV Reun. Esp. Mamíf. Acuát. de América del Sur, Valdivia, Chile*, p. 20.

Corcuera, J.; Monzón, F.; Crespo, E.A.; Aguilar, A. y Raga, J.A. (1994). Interactions between marine mammals and the coastal fisheries of Necochea and Claromecó (Buenos Aires Province, Argentina). *Rep. int. Whal. Commn. (Special issue 15)*, Cambridge. pp. 283-290.