

Digeneos larvales que parasitan a moluscos de ambientes marinos y estuariales de Argentina: relevamiento y perspectivas de estudio

Etchegoin JA¹, Merlo MJ¹, Gilardoni C², Cremonte F²

¹ Laboratorio de Parasitología, IIMyC, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata/ CONICET, Funes 3350, (7600) Mar del Plata, Argentina.

² Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Bvard. Brown 2825, (9120) Puerto Madryn, Argentina.

Título abreviado: Digeneos larvales en moluscos marinos y estuariales.

Correspondencia: e-mail: jetchego@mdp.edu.ar

RESUMEN

Teniendo en cuenta la importancia ecológica de las interacciones digeneo-molusco en ambientes costeros, la posibilidad de utilizar la costa argentina como área modelo su estudio y la escasez de revisiones sobre el tema en Sudamérica, el objetivo del presente trabajo es recopilar la información referida a la riqueza específica de digeneos larvales que parasitan a bivalvos y gasterópodos en ambientes costeros de Argentina. Los datos obtenidos revelaron algunas tendencias referidas a la distribución y a la riqueza específica de digeneos larvales a lo largo de la costa de Argentina. Las zonas estuariales presentaron los valores más altos de riqueza específica de digeneos larvales mientras que en las áreas costeras, incluyendo a las zonas intermareal y submareal somero, el número de digeneos larvales fue mayor en la Provincia Magallánica que en la Provincia Argentina. La riqueza específica de digeneos larvales en las costas de Argentina parece estar influenciadas por una compleja interacción de factores bióticos y abióticos. Si bien la influencia de dichos factores sobre las comunidades de digeneos larvales debe ser estudiada con mayor profundidad, los resultados obtenidos sugieren que los digeneos larvales que parasitan a los moluscos costeros de Argentina pueden considerarse como sistemas promisorios para estudios futuros sobre taxonomía, ecología y sobre parásitos como marcadores ambientales.

PALABRAS CLAVE: bivalvos, gasterópodos, digeneos larvales, diversidad, ambientes costeros, Argentina.

ABSTRACT

Taking into account the ecological importance of the mollusc-digenean interactions in coastal environments, the possibility of using the coastline of Argentina as a model area to study the mollusc-digenean interactions in coastal zones, and the scarcity of revisions on this subject in South America, the aim of the present study is to review the information about larval digeneans in bivalve and gastropod hosts inhabiting coastal environments of Argentina. The data revealed some trends concerning the distribution and richness of larval digeneans along the coasts of Argentina. The estuarine areas presented the highest values of species richness of larval digeneans, while in the coastline areas, including intertidal and subtidal zones, the number of larval digeneans was highest in the Magellanic Province than in the Argentinean Province. The richness of larval digeneans along the coasts of Argentina seems to be influenced by a complex interplay of biotic and abiotic factors. It's clear that the influence of these factors on larval digenean communities needs a deeper study; nevertheless the results obtained suggest that the larval digeneans parasitizing molluscs along the coast of Argentina could be considered as promising systems for future studies on taxonomy, ecology and on parasites as environmental indicators.

KEY WORDS: bivalves, gastropods, larval digeneans, diversity, coastal environments, Argentina

INTRODUCCIÓN

Los bivalvos y los gasterópodos (Mollusca) son, en la mayoría de los casos, hospedadores obligatorios en los ciclos de vida de los trematodes digeneos [1]. Los bivalvos actúan fundamentalmente como segundos hospedadores intermediarios de los digeneos, aunque algunas familias los incluyen como primeros hospedadores intermediarios de sus ciclos de vida. Los gasterópodos, en cambio, son fundamentalmente primeros hospedadores intermediarios y, en menor medida, segundos hospedadores intermediarios. En muy pocos casos, ambos grupos de

moluscos pueden actuar como hospedadores definitivos de estos parásitos [2, 3].

En los últimos años, el interés por los estudios ecológicos referidos a diferentes aspectos de las interacciones digeneo-molusco se ha incrementado notablemente. Este interés se debe a que los digeneos pueden afectar la supervivencia y la tasa reproductiva de los moluscos [1, 2, 3] o inducir cambios de comportamiento en sus hospedadores que los torna más vulnerables a la depredación por los vertebrados hospedadores definitivos [4]. Así, algunas de las interacciones digeneo-

molusco pueden derivar en una reducción en la densidad de los moluscos o inducir cambios en la estructura de las poblaciones de hospedadores [5, 6], consecuencias que cobran relevancia en aquellos moluscos explotados comercialmente [7].

Además de los hospedadores moluscos, los ciclos de vida de los digeneos incluyen a menudo un segundo hospedador intermediario (pez o crustáceo), culminando en un hospedador definitivo vertebrado. Dado que las redes tróficas son utilizadas por los digeneos para favorecer el contacto entre los hospedadores y para completar los ciclos de vida, sus estadios larvales en hospedadores intermediarios son indicadores positivos de relaciones tróficas en un ecosistema [8]. Además, los mismos pueden ser utilizados como indicadores de diversidad y de abundancia de hospedadores definitivos [9], así como indicadores de disturbios ambientales [10].

En Argentina, los moluscos representan uno de los grupos dominantes del área costera [11, 12], incluyendo alrededor de 243 especies de gasterópodos y 138 especies de bivalvos [13, 14]. Con respecto a los vertebrados, las aguas altamente productivas que rodean a los aproximadamente 5.700 kilómetros de costa ofrecen importantes sitios de alimentación, descanso y reproducción para aves y mamíferos marinos, así como también zonas de reproducción y de cría

para peces [15, 16, 17]. Como consecuencia de la diversidad, tanto de hospedadores intermediarios como definitivos, sería esperable que se corresponda con una fauna diversa de trematodes digeneos.

Teniendo en cuenta las características biológicas mencionadas anteriormente, la posibilidad de utilizar la línea costera de Argentina como área modelo para el estudio de las interacciones digeneo-molusco en zonas costeras y la escasez de estudios integrados sobre el tema en Sudamérica, el objetivo del presente estudio es recopilar la información referida a la diversidad de digeneos larvales que parasitan a bivalvos y gasterópodos que habitan ambientes costeros de Argentina.

MATERIALES Y MÉTODOS

Base de datos

La fauna de moluscos distribuidos a lo largo de la costa de Argentina permite la delimitación de dos Provincias Malacológicas. La Provincia Malacológica Argentina se extiende desde los 30°S-32°S (Estado de Rio Grande do Sul en Brasil) hasta los 41°- 44°S (norte del Golfo San Matías, cerca de la Bahía Vera en Argentina). La Provincia Malacológica Magallánica, por su parte, se extiende desde la Península Valdés hasta el extremo

sur y desde los 43°S hacia el norte, al este de la Provincia Argentina [12].

La presente recopilación se basa en datos extraídos de trabajos publicados, de tesis de licenciatura y doctorales, así como en datos no publicados. Dichos datos son el resultado del examen parasitológico de 28 especies de moluscos (16 especies de bivalvos y 12 de gasterópodos) que habitan ambientes marinos costeros y estuariales de Argentina, incluidos en las dos Provincias Malacológicas.

En la base de datos, se incluyó la siguiente información: (1) la identificación de los hospedadores moluscos a niveles de familia y especie; (2) la identificación de los digeneos larvales (cercarias y/o metacercarias) que parasitan bivalvos y gasterópodos, incluyendo en la base de datos solo aquellos estadios larvales que fueron identificados, al menos, a nivel de familia; (3) la caracterización de los sitios de colecta de acuerdo a los límites de las dos Provincias Malacológicas; (4) la caracterización de los sitios de colecta, de acuerdo con la siguiente clasificación: IR (zona intermareal, costa rocosa), IS (zona intermareal, sedimentos blandos); SR (zona submareal, costa rocosa), SS (zona submareal, sedimentos blandos) y AE (área estuarial); (6) el rol de cada especie de hospedador en los ciclos de vida de los digeneos (primer y segundo hospedador intermediario) y (7) el tipo de hospedador

definitivo (aves, peces, mamíferos, anfibios o reptiles) utilizado por cada familia de digeneos.

Análisis de los datos

Para facilitar el análisis de los datos, los moluscos fueron identificados a niveles de especie o familia y fueron agrupados en bivalvos y gasterópodos. En ambos casos, se calculó: 1) el número de especies de digeneos que parasitan a los hospedadores moluscos (a nivel de especie); 2) el número de especies de digeneos que parasitan a los hospedadores moluscos en los diferentes sitios de colecta, de acuerdo con su posición geográfica y con su localización en la línea de costa (puntos 4 y 5 de la sección “Base de datos”); 3) el número de familias de digeneos que comparten bivalvos y gasterópodos; 4) el número total de especies de moluscos que actúan como hospedador intermediario (primero o segundo) 5) el número de especies de moluscos que actúan como hospedador intermediario (primero o segundo) o como hospedador definitivo en los ambientes marino y estuarial y 6) el porcentaje de especies de digeneos que utilizan a las aves, mamíferos, peces, anfibios y reptiles como hospedadores definitivos (a fin de estimar la contribución de cada grupo de vertebrados a los ciclos de vida de los digeneos en los ambientes marinos y estuariales).

RESULTADOS

De las 29 especies de moluscos examinados, 25 (86,2%) presentaron estadios larvales pertenecientes a 26 familias de digeneos. Entre las especies de gasterópodos, 12 de las 13 (92,3%) se hallaron parasitadas por, al menos, una especie de digeneo larval, mientras que en 13 de las 16 especies de bivalvos (81,3%) se halló, al menos, una especie de digeneo. Entre los gasterópodos, la mayor riqueza de digeneos larvales se registró en *Heleobia australis* (Cochliopidae), con 32 especies. Cabe aclarar que, si bien en la Tabla I *Heleobia australis* (Cochliopidae) suma un total de 35 especies, 3 son comunes a ambas zonas de muestreo (Mar Chiquita y Bahía Blanca). Entre los bivalvos, la mayor riqueza de digeneos larvales se observó en *Gaimardia trapesina* (Gaimardiidae) (4 especies) (Tablas I y II).

Con respecto a la relación entre el parasitismo por digeneos larvales y el hábitat de los hospedadores moluscos, los ambientes estuariales, en conjunto, presentaron un total de 13 familias de digeneos larvales (11 de las cuales fueron exclusivas para esos ambientes) (Tablas I y II). En el área costera, la zona intermareal evidenció una mayor riqueza de familias de digeneos que la zona submareal (10 familias vs. 6 familias) con 35 y 11 tipos especies de digeneos, respectivamente.

De todas las familias de digeneos registradas, 7 sólo fueron halladas en la zona intermareal y 3 sólo en la zona submareal somera (Tablas I y II).

En la línea de costa, incluyendo a las zonas intermareales y submareales someras, el número de digeneos que parasitan bivalvos fue mayor en la Provincia Magallánica que en la Provincia Argentina (22 especies de digeneos en 10 especies de bivalvos vs. 9 especies de digeneos en 8 especies de bivalvos). En el caso de los gasterópodos, no fue posible establecer ninguna tendencia debido a la diferencia en el número de moluscos examinados (1 especie de gasterópodo en la Provincia Argentina vs. 9 especies en la Provincia Magallánica).

En cuanto a la especificidad de los digeneos larvales por sus hospedadores moluscos, de las 26 familias de digeneos registradas en el zona costera de Argentina, 18 fueron exclusivas de gasterópodos y 5 de bivalvos, mientras que 3 familias fueron compartidas por ambos grupos de moluscos (Gymnophallidae, Rencolidae, Lepocreadiidae) (Tablas I, II). El análisis del rol que cumplen gasterópodos y bivalvos en los ciclos de vida de digeneos reveló que el 86% de las especies de digeneos registradas en gasterópodos utilizó a dichos moluscos como primeros hospedadores intermediarios.

Tabla I. Lista de hospedadores gasterópodos y de las familias de digeneos en áreas costeras de Argentina. (NED) número de especies de digeneos; (Rol) rol de cada especie de gasterópodo en los ciclos de vida de digeneos; (TA) tipo de ambiente; (AE) área estuarial; (IR) intermareal rocoso; (IA) intermareal arenoso; (SR) submareal rocoso; (SA) submareal arenoso; (PM) Provincias Malacológicas; (A) Provincia Argentina; (M) Provincia Magallánica; (LCM) Laguna Mar Chiquita; (BB) Estuario Bahía Blanca; (CR) Comodoro Rivadavia; (PF) Playa Fracasso; (PD) Puerto Deseado; (RT) Rada Tilly; (PM) Punta Maqueda; (PC) Punta Cuevas; (CB) Canal de Beagle; (MDP) Mar del Plata; (GSJ) Golfo San José; (PMD) Puerto Madryn; (NP) datos no publicados.

Especies Gasterópodo	Familia Gasterópodo	Familia de Digeneo	NED	Rol (número de especies)	Localidad	TA	PM	Referencias
<i>Heleobia australis</i>	Cochliopidae	Notocotylidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23
			1	1° HI	BB	AE	A	37
		Heterophyidae	3	1° HI	LCM	AE	A	23, 39
			1	1° HI	BB	AE	A	38
		Acanthostomidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23
		Echinostomatidae	2	1° HI	LCM	AE	A	23
			2	1° HI	BB	AE	A	38
		Haploporidae	3	1° HI	LCM	AE	A	23, 39
			1	1° HI	BB	AE	A	38
		Cyatocothylidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23
		Homalometridae	1	1° HI	LCM	AE	A	23
		Microphallidae	3	1° HI (2) y 1 y 2° HI (1)	LCM	AE	A	23
			4	1° (3) y 1 y 2° HI (1)	BB	AE	A	38
		Psilostomidae	1	1° HI	BB	AE	A	38
		Sanguinicolidae	1	1° HI	BB	AE	A	38
1	1° HI		LCM	AE	A	39		
<i>Heleobia conexa</i>	Cochliopidae	Notocotylidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23, 27,40
		Heterophyidae	7	1° HI	LCM	AE	A	23,27,41
		Acanthostomidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23,27,41
		Echinostomatidae	3	1° HI	LCM	AE	A	23,27,42
		Haploporidae	3	1° HI	LCM	AE	A	23,27,40,43
		Cyatocothylidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23,40
		Microphallidae	4	1° (3) y 1 y 2° HI (1)	LCM	AE	A	23,27,44 a 47
		Plagiorchiidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23, 40
		Ochetosomatidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23,27,40

Tabla I. continuación.

Especies Gasterópodo	Familia Gasterópodo	Familia de Digeneo	NED	Rol (número de especies)	Localidad	TA	PM	Referencias
		Homalometridae	1	1° HI	LCM	AE	A	23,27,43
		Schistosomatidae	1	1° HI	LCM	AE	A	27,43
		Psilostomidae	1	1° HI	LCM	AE	A	23,27,40
<i>Siphonaria lessoni</i>	Siphonariidae	Schistosomatidae	1	1° HI	CR, PF, PD	IR	M	48, 49,50
		Microphallidae	1	1° y 2° HI	CR, RT, PM, PC, PF, PD	IR	M	48, 49, 50
		Hemiruridae	1	1° HI	CR, PC, PD, PF	IR	M	48, 49, 50
<i>Kerguelenella lateralis</i>	Siphonariidae	Microphallidae	1	1° y 2° HI	CR, RT, PM, PD	IR	M	47
<i>Nacella (Patinigera) magellanica</i>	Patellidae	Gymnophallidae	1	2° HI	CB, PD	IR	M	49, 51
		Renicolidae	1	1° HI	CB, PD	IR	M	NP
		Pronocephalidae	1	1° HI	CB, PD	IR	M	NP
<i>Nacella (Patinigera) deaurata</i>	Patellidae	Gymnophallidae	1	2° HI	CB	IR	M	51
		Pronocephalidae	1	1° HI	CB	IR	M	NP
<i>Buccinanops monilifer</i>	Nassaridae	Lepocreadiidae	1	1° HI	MDP	SA	A	52
<i>Buccinanops cochlidium</i>	Nassaridae	Lepocreadiidae	1	1° HI	GSJ	SA	M	53
<i>Crepipatelladilatata</i>	Calyptreidae	Microphallidae	1	1° y 2° HI	PMD	IR	M	NP
		Lepocreadiidae	1	1° HI	PD	IR	M	NP
<i>Trophon geversianus</i>	Muricidae	Renicolidae	1	1° HI	PC, PD	IR	M	54
		Philophthalmidae	1	1° y 2° HI	PC, PD	IR	M	54
<i>Buccinanops globulosus</i>	Nassaridae	Zoogonidae	1	1° y 2° HI	PC, PF	IA	M	50, 54
<i>Tegula patagonica</i>	Trochidae	-			PMD	IR	M	NP
<i>Pareuthria plumbea</i>	Buccinidae	Lepocreadiidae	1	1° HI	PD	IR	M	NP
		Zoogonidae	1	1° HI	PD	IR	M	NP

Tabla II. Lista de hospedadores bivalvos y de las familias de digeneos en áreas costeras de Argentina. (NED) número de especies de digeneos; (Rol) rol de cada especie de gasterópodo en los ciclos de vida de digeneos; (TA) tipo de ambiente; (AE) área estuarial; (IR) intermareal rocoso; (IA) intermareal arenoso; (SR) submareal rocoso; (SA) submareal arenoso; (PM) Provincias Malacológicas; (A) Provincia Argentina; (M) Provincia Magallánica; (LCM) Laguna Mar Chiquita; (BB) Estuario Bahía Blanca; (CR) Comodoro Rivadavia; (PF) Playa Fracasso; (PD) Puerto Deseado; (RT) Rada Tilly; (PM) Punta Maqueda; (PC) Punta Cuevas; (CB) Canal de Beagle; (MDP) Mar del Plata; (GSJ) Golfo San José; (PMD) Puerto Madryn; (GSM) Golfo San Matías; (RG) Río Grande; (NP) datos no publicados.

Especie Bivalvo	Familia Bivalvo	Familia Digeneo (NED)	Rol	Localidad	TA	PM	Referencias
<i>Ensis macha</i>	Solenidae	Aporocotylidae (1)	1° HI	GSJ	SA	M	55
<i>Amiantis purpurata</i>	Veneridae	Monorchidae (2)	1° HI	GSM	IA/SA	A	56, 57
		Aporocotylidae (1)	1° HI	GSM	SA	A	57
<i>Protothaca antiqua</i>	Veneridae	Gymnophallidae (1)	1° y 2° HI	GSJ	IA	M	58,59
<i>Tagelus plebeius</i>	Psammobiidae	Faustulidae (1)	1° HI	LMC	AE	A	58,60
		Gymnophallidae (1)	1° y 2° HI	LMC	AE	A	58,60
<i>Brachidontes rodriguezi</i>	Mytilidae	Gymnophallidae (1)	2° HI	MDP	IR	A	58
		Bucephalidae (2)	1° HI	MDP	IR	A	58
<i>Mytilus edulis</i>	Mytilidae	Bucephalidae (2)	1° HI	MDP, CR	SR/IR	A/M	58
		Gymnophallidae (1)	2° HI	CR	IR	M	58, 61
<i>Perumytilus purpuratus</i>	Mytilidae	Bucephalidae (1)	1° HI	CR	IR	M	58
		Gymnophallidae (1)	2° HI	CR	IR	M	58,61
		Renicolidae (1)	2° HI	CR	IR	M	58
<i>Aulacomya atra</i>	Mytilidae	Bucephalidae (1)	1° HI	CR	IR	M	58
		Gymnophallidae (1)	2° HI	CR	IR	M	58,61
		Renicolidae (1)	2° HI	CR	IR	M	58
<i>Darina solenoides</i>	Mactridae	Gymnophallidae (1)	1° y 2° HI	GSJ hasta RG	IA	M	62,63
		Monorchidae (1)	1° y 2° HI	PD	IA	M	64
<i>Lasaea adansoni</i>	Erycinidae	Gymnophallidae (2)	1° y 2° HI	CR	IR	M	58
		Monorchidae (1)	1° HI	CR	IR	M	58
<i>Gaimardia trapesina</i>	Gaimardiidae	Lepocreadiidae (1)	2° HI	CB	SA	M	65
		Gymnophallidae (2)	2° HI	PD, CB	SA	M	65
		Monorchidae (1)	1° y 2° HI	PD	SA	M	NP
<i>Neolepton cobbi</i>	Neoleptonidae	Gymnophallidae (2)	1° y 2° HI	PD	IA	M	67
<i>Nucula puelcha</i>	Nuculidae	Fellodistomidae (1)	1° HI	MDP	SA	A	66
<i>Nuculana sulculata</i>	Nuculanidae	-	-	MDP, CR	SA	A/M	58
<i>Zigochlamys patagonica</i>	Pectinidae	-	-	GSM	SA	A	58
<i>Limopsis hirtella</i>	Limopsidae	-	-	MDP	SA	A	58

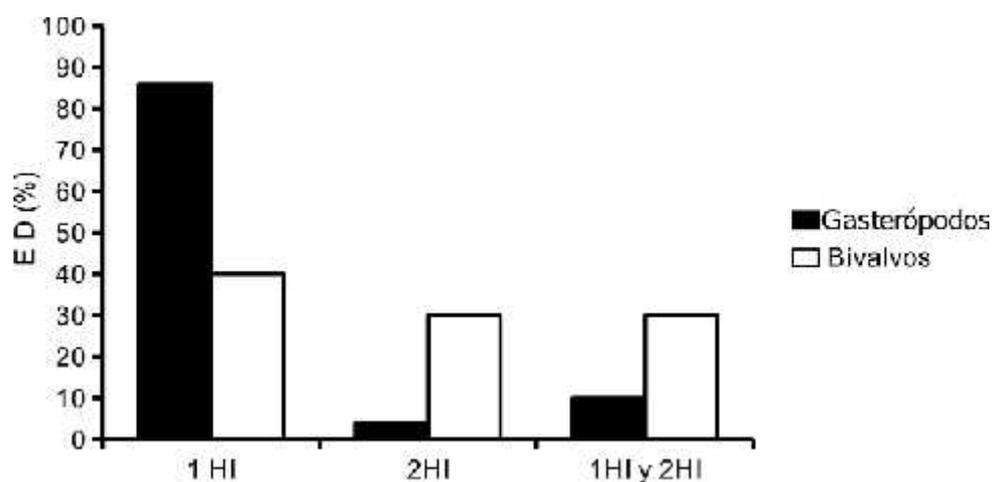


Figura 1. Especies de digeneos, expresadas en porcentajes (ED%), que utilizan a bivalvos y gasterópodos como primeros hospedadores intermediarios (1HI), segundos hospedadores intermediarios (2 HI) y como primeros y segundos hospedadores intermediarios (1HI y 2HI)

El 10% y el 4% de las especies de digeneos utilizaron a los gasterópodos como primeros y segundos hospedadores intermediarios y como segundos hospedadores intermediarios, respectivamente (Tabla I) (Figura 1).

En el caso de los bivalvos, el porcentaje de las especies de digeneos que utilizaron a dichos moluscos como primeros hospedadores intermediarios fue más bajo que en los gasterópodos (40% vs. 86%). El 30% de las especies de digeneos utilizaron a los bivalvos como primeros y segundos hospedadores intermediarios, y el 30% restante de las especies de digeneos halladas utilizaron a los bivalvos como segundos hospedadores intermediarios (Tabla II) (Figura 1).

Finalmente, los digeneos que parasitan a gasterópodos de zonas estuariales

mostraron una mayor diversidad con respecto a sus hospedadores definitivos. Los gasterópodos albergaron principalmente digeneos larvales de familias que utilizan a las aves y a los mamíferos o solamente a las aves como hospedadores definitivos (38,9% y 25% del total, respectivamente). Sin embargo, se hallaron familias de digeneos, representadas con menores porcentajes, que utilizaron sólo a los peces (25%); peces, anfibios y reptiles (2,8%) o sólo a los reptiles (5,5%). Contrariamente a la diversidad de hospedadores definitivos registrada en los gasterópodos, los digeneos parásitos de bivalvos utilizaron exclusivamente a los peces (56%) y a las aves (44%) como hospedadores definitivos) (Figura 2).

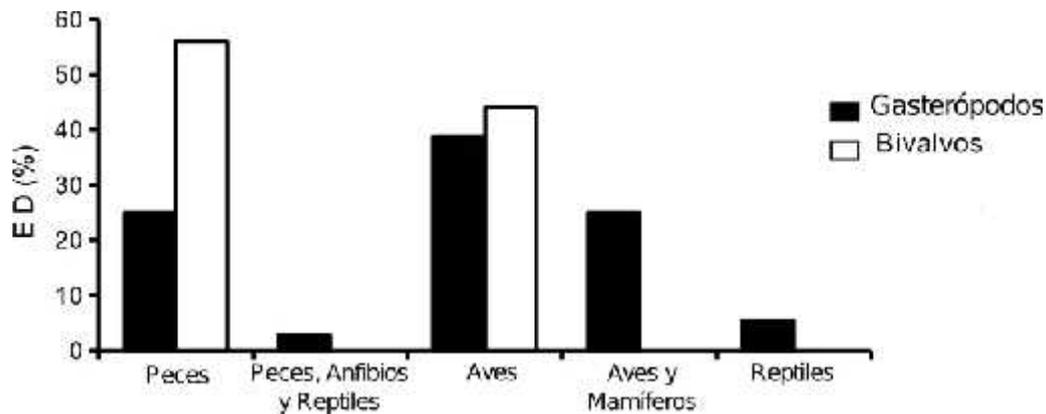


Figura 2. Contribución de los diferentes grupos de vertebrados a los ciclos de vida de digeneos en ambientes costeros de Argentina. Especies de digeneos, expresadas en porcentajes (%), que parasitan a bivalvos y gasterópodos y que utilizan a aves, peces, mamíferos, anfibios y reptiles como hospedadores definitivos.

DISCUSIÓN

La especificidad en las interacciones digeneo-molusco, que puede relacionarse con factores inmunológicos, bioquímicos y moleculares, restringe el rango de hospedadores moluscos utilizados por los digeneos [18]. Así, a nivel de especie, las larvas de digeneos son generalmente capaces de desarrollarse sólo en un grupo circunscripto de moluscos. En términos generales, dentro del phylum Mollusca, los digeneos utilizan principalmente a los gasterópodos y, en menor medida, a los bivalvos y a los escafópodos [19].

Si bien no se puede establecer un patrón definitivo sobre el uso de gasterópodos y bivalvos como hospedadores de digeneos

en la zonas costeras de Argentina (debido a las diferencias en los tamaños de las muestras, en las metodologías y en el número de especies de moluscos examinadas en ambas Provincias Malacológicas) del análisis de los datos compilados surgen tendencias significativas, alguna de las cuales apoyarían la teoría de la especificidad mencionada. De hecho, los gasterópodos presentaron la mayor riqueza de familias de digeneos (21 vs. 8 familias en bivalvos). Esta tendencia podría indicar una mayor especificidad parásito-hospedador en el caso de las relaciones digeneo-bivalvo, especialmente considerando que la fauna de digeneos en bivalvos está claramente

dominada por dos familias: Gymnophallidae y Monorchidae que, en general, utilizan a los moluscos tanto como primer como segundo hospedador intermediario.

Otra diferencia que surge de los datos analizados es la relacionada al rol que cumplen los gasterópodos y los bivalvos en los ciclos de vida de digeneos. Los gasterópodos son principalmente utilizados como primeros hospedadores intermediarios y, sólo algunas especies pertenecientes a 2 familias de un total de 21 (Microphallidae y Gymnophallidae) desarrollan sus metacercarias en este grupo de moluscos. Los bivalvos, en cambio, son utilizados por las distintas familias de digeneos como primeros o como primeros y segundos hospedadores intermediarios en iguales proporciones (50% y 50%, respectivamente).

La localización de los hospedadores moluscos en los diferentes tipos de ambientes costeros también parece influenciar la presencia y la distribución de las familias de digeneos. En general, los ambientes estuariales presentaron la mayor diversidad y abundancia de digeneos larvales, especialmente teniendo en cuenta que sólo dos especies de gasterópodos fueron colectadas en dichos ambientes (*H. conexa* y *H. australis*).

Los valores más altos de riqueza específica de digeneos en ambientes estuariales

podrían deberse a la diversidad y abundancia de hospedadores definitivos y, también, a mayores posibilidades de contacto entre los distintos hospedadores de los ciclos de vida de los parásitos. Por ejemplo, la laguna Mar Chiquita (Buenos Aires), la zona estuarial con mayor riqueza de digeneos larvales registrada hasta el momento, es un ambiente estuarial designado como Reserva de la Biosfera por la UNESCO que sirve de hábitat y de zona de alimentación para distintas especies de vertebrados, principalmente para especies de aves locales y migratorias [16, 20, 21, 22]. Una de las principales características de la laguna es la presencia de los agregados calcáreos construidos por el poliqueto invasor *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae). Los agregados, conocidos vulgarmente como “bochones”, sirven de refugio y de hábitat preferido para cangrejos, anfípodos y moluscos (incluyendo las dos especies de *Heleobia*) [23, 24, 25], siendo utilizados también como zonas de descanso y alimentación por especies de aves migratorias y locales [16, 26]. La concentración de invertebrados y de vertebrados en las áreas de los “bochones” de *F. enigmaticus*, incrementan las posibilidades de contacto entre ambos grupos de hospedadores potenciales y funcionarían como focos de transmisión de parásitos [27, 28]. En consecuencia, la

presencia de esas áreas de contacto podría considerarse como un factor importante que determinaría la alta riqueza de digeneos larvales registradas en la laguna.

Con respecto a la zona costera marina, las diferencias en la riqueza de digeneos larvales observadas entre las dos Provincias Malacológicas y entre las zonas intermareales y submareales podrían deberse a una compleja interacción de factores bióticos y abióticos. De hecho, las dos Provincias Malacológicas difieren en sus características hidrológicas y topográficas. Los factores locales juegan un rol importante en la conformación de la riqueza de digeneos larvales y en el número de moluscos infectados en una zona determinada. Las condiciones locales, tales como la exposición al oleaje, el tipo de sustrato y la presencia de una comunidad bentónica de adultos, tienen una fuerte influencia en el asentamiento de larvas de invertebrados en los ambientes costeros [29, 30].

En las costas arenosas y expuestas de la Provincia Argentina, las larvas de digeneos enfrentarían el problema de la presencia reducida de áreas protegidas. La Provincia Magallánica, en cambio, presenta áreas rocosas y escarpadas con marismas. Sin embargo, ésta provincia se caracteriza también por la presencia de golfos que determinan costas protegidas, amplios rangos de marea y aguas quietas con alta

productividad biológica [31, 32, 33]. Dichas áreas son ideales para la transmisión de los digeneos larvales, facilitando la emisión de cercarias y el mantenimiento de los huevos eliminados por los hospedadores definitivos [34, 35, 36].

Si bien la influencia de los factores bióticos y abióticos mencionados sobre las comunidades de digeneos larvales en moluscos costeros debe aún ser estudiada con mayor profundidad, los resultados obtenidos revelan un campo fértil para futuros estudios de taxonomía y ecología. La alta riqueza específica de digeneos larvales registrada en moluscos de ambientes estuariales, permitiría la implementación de estudios de marcadores ambientales, de diversidad y abundancia de fauna y de disturbios ambientales. Según Huspeni et al. (2005) [37] para que un sistema molusco-digeneos pueda funcionar como marcador debe haber, al menos, 3 especies de digeneos en cada especie de molusco. Los sistemas molusco-digeneo de la línea de costa serían, sin dudas, excelentes modelos para el estudio del impacto de las variaciones hidrológicas y topográficas sobre las comunidades de dichos parásitos. La Provincia Magallánica, principalmente, presenta extensas zonas protegidas que permitirán además estudios sobre las interacciones entre factores bióticos y abióticos y sobre

el solapamiento de las tramas tróficas y los ciclos de vida de los digeneos.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET: subsidios. PIP de J.A.E y de F.C. y por la Universidad Nacional de Mar del Plata (J.A.E., subsidio EXA 583/12 15/E531). Los autores son miembros del CONICET.

LITERATURA CITADA

1. Galaktionov KV, Dobrovolskij AA. 2003. The biology and evolution of trematodes. An essay on the biology, morphology, life cycles, transmissions, and evolution of digenetic trematodes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 592 pp.
2. Lauckner G. 1980. Diseases of Mollusca: Gastropoda. En: Kinne O. (Ed.) Diseases of Marine Animals. Vol. I. General aspects, Protozoa to Gastropoda. John Wiley & Sons, U.K. Pp. 311-436.
3. Lauckner, G. 1983. Diseases of Mollusca: Bivalvia. En: Kinne O. (Ed.) Diseases of Marine Animals. Vol. II. Introduction, Bivalvia to Scaphopoda. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg, Germany. Pp. 477-961.
4. Levri EP. 1999. Parasite-induced change in host behavior of a freshwater snail: parasitic manipulation of byproduct of infection? *Behavioral Ecology* 10: 234-241.
5. Wood CL, Byers JE, Cottingham KL, Altman I, Donahue MJ, Blakeslee AMH. 2007. Parasites alter community structure. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 9335-9339.
6. Lefèvre T, Lebarbenchon C, Gauthier-Clerc M, Missè D, Poulin R, Thomas F. 2008. The ecological significance of manipulative parasites. *Trends in Ecology and Evolution* 24: 41-48.
7. Cremonte F. 2011. Enfermedades de moluscos bivalvos de interés comercial causadas por metazoos. En: Figueras A, Villalba A. (Eds.) Enfermedades de moluscos bivalvos de interés en Acuicultura. Observatorio Español de Acuicultura. Barcelona, España. Pp. 331-385.
8. Lafferty KD, Dobson AP, Kuris AM. 2006. Parasites dominate food web links. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 11211-11216.
9. Huspeni TC, Lafferty KD. 2004. Using larval trematodes that parasitize snails to evaluate a saltmarsh restoration project. *Ecological Applications* 14: 795-804.
10. Lafferty KD. 1997. Environmental Parasitology: what can parasites tell us about human impacts on the environment? *Parasitology Today* 13: 251-255.
11. Giberto DA, Bremec CS. 2003. Benthic diversity of the Río de La Plata

estuary and adjacent marine waters. *PNUD Project/GefRLA/99/G31*. 48 pp.

12. Ballech E, Ehrlich MD. 2008. Esquema biogeográfico del Mar Argentino. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 19: 45-75.

13. Carcelles AR. 1950. Catálogo de los moluscos marinos de Patagonia. *Anales del Museo Nahuel Huapi* 2: 41-109.

14. Castellanos de Ageitos ZJ. 1967. Catálogo de los moluscos marinos bonaerenses. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires* 8: 1-365.

15. Yorio P. 2000. Breeding seabirds of Argentina: conservation tools for a more integrated and regional approach. *Emu* 100: 367-375.

16. Ferrero L. 2001. Avifauna de Mar Chiquita. Síntesis de la Tesis Doctoral de M.M. Martínez. En: Iribarne OO. (Ed.) Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata. Pp.227-250.

17. Cousseau MB, Perrota RG (2004). Peces marinos de Argentina. Biología, distribución, pesca. INIDEP, Mar del Plata, Argentina. 167 pp.

18. Adama CM, Loker ES. 1997. Specificity and immunobiology of larval digenean-snail associations. En: Fried B, Graczyk TK (Eds.) Trematode biology. CRC Press, Florida, USA. Pp. 229-263.

19. Gibson DI, Bray RA. 1994. The evolutionary expansion and host-parasite relationships of the Digenea. *International Journal for Parasitology* 24: 1213-1226.

20. Bo MS, Isacch JP, Malicia AI, Martínez MM. 2001. Lista de mamíferos de la Reserva Mar Chiquita. En: Iribarne OO. (Ed.) Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina. Pp. 303-304.

21. Cousseau MB, Díaz de Astarloa JM, Figueroa D. 2001. La ictiofauna de la laguna Mar Chiquita. En: Iribarne OO. (Ed.) Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata. Pp.187-203.

22. Vega LE. 2001. Herpetofauna: diversidad, ecología e historia natural. En: Iribarne, OO. (Ed.) Reserva de Biosfera Mar Chiquita. Características físicas, biológicas y ecológicas. Editorial Martín, Mar del Plata, Argentina. Pp. 213-226.

23. Etchegoin JA. 1997. Sistemas parasitarios presentes en la albufera Mar Chiquita. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional Mar del Plata, Argentina. 244 pp. Biblioteca del Laboratorio de Parasitología, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Mar del Plata.

24. Luppi TA, Bas CC. 2002. The role of invasive polychaete *Ficopomatus enigmatus* Fauvel 1923 (Polychaeta: Serpulidae) reefs in the recruitment of *Cyrtograpsus angulatus* Dana 1851 (Brachyura: Grapsidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Ciencias Marinas* 28: 319–330.
25. Obenat S, Spivak E, Garrido L. 2006. Life history and reproductive biology of the invasive amphipod *Melita palmata* (Amphipoda: Melitidae) in the Mar Chiquita coastal lagoon, Argentina. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86:1381–1387.
26. Botto F, Iribarne OO, Martínez MM. 1998. The effect of migratory shorebirds on the benthic species of three Southwestern Atlantic Argentinean estuaries. *Estuaries* 21: 700–709.
27. Merlo M, Etchegoin JA. 2011. Testing temporal stability of the larval digenean community in *Heleobia conexa* (Mollusca: Cochliopidae) and its possible use as an indicator of environmental fluctuations. *Parasitology* 138: 249-256.
28. Etchegoin JA, Merlo MJ, Parietti M. 2012. The role of the invasive polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel, 1923) (Serpulidae) as facilitator of parasite transmission in Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Parasitology*. 139: 1506-1512.
29. Mouritsen KN, Poulin R. 2002. Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology* 124: S101-S117.
30. Poulin R, Mouritsen KM. 2003. Large-scale determinants of trematode infections in intertidal gastropods. *Marine Ecology-Progress Series* 254: 187-198.
31. Escofet A, Gianuca N, Maytía S, Scarabino V. 1979. Playas arenosas del Atlántico Sudoccidental entre los 29° y 43° LS.: consideraciones generales y esquema biocenológico. *Memorias del Seminario sobre Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur*. Unesco, Montevideo. Pp. 245-258.
32. Lanfredi NW, Pousa JL, D'Onofrio EE. 1998. Sea-level rise and related potential hazards on the Argentine coast. *Journal of Coastal Research* 14: 47-60.
33. Amoroso RO, Gagliardini DA. 2010. Inferring complex hydrographic processes using remoted-sensed images: turbulent fluxes in the Patagonian gulfs and implications for scallop metapopulation dynamics. *Journal of Coastal Research* 26: 320-332.
34. Granovitch AI, Johannesson K. 2000. Digenetic trematodes in four species of *Littorina* from the West coast of Sweden. *Ophelia* 53: 55-65.
35. Granovitch A, Mikhailova NA. 2004. Rocky shore trematodes of the west coast of Sweden: distribution and life cycle

- strategies. *Acta Parasitologica* 49: 228-236.
36. Thieltges DW, Reise K. 2007. Spatial heterogeneity in parasite infections at different spatial scales in an intertidal bivalve. *Oecologia* 150: 569-581.
37. Huspeni TC, Hechinger RF, Lafferty KD. 2005. Trematodes parasites as estuarine indicators: opportunities, applications, and comparisons with conventional community approaches. En: Bortone S. (Ed.) *Estuarine indicators*. CRC, Boca Raton. Pp 297-314.
38. Alda P. 2011. Estadios larvales de digeneos parásitos de *Heleobia australis* (d'Orbigny 1835) en el estuario de Bahía Blanca. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, 209 pp. Biblioteca UNLP.
39. Parietti, M. 2011. Distribución espacial y estabilidad temporal de la comunidad de digeneos larvales que parasitan a *Heleobia australis* (Mollusca: Cochliopidae) en la laguna Mar Chiquita. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina. 59 pp. Biblioteca del Laboratorio de Parasitología, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (IIMyC), Mar del Plata.
40. Etchegoin JA, Martorelli SR. 1998. Nuevas cercarias en *Heleobia conexa* (Mollusca: Hydrobiidae) de la albufera Mar Chiquita. *Neotrópica* 44: 41-50.
41. Martorelli SR, Etchegoin JA. 1996. Cercarias de la superfamilia Opistorchioidea en *Heleobia conexa* (Mollusca: Hydrobiidae) de la albufera Mar Chiquita. *Neotrópica* 42: 61-67.
42. Martorelli SR. 1990. Estudios parasitológicos en la albufera de Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires, República Argentina.III: sobre dos cercarias parásitas de *Heleobia conexa* (Mollusca: Hydrobiidae) pertenecientes a la superfamilia Echinostomatoidea. *Neotrópica* 36: 5-12.
43. Martorelli SR. 1989. Estudios parasitológicos en la albufera de Mar Chiquita, provincia de Buenos Aires, República Argentina.II: cercarias (Digenea) parásitas de *Heleobia conexa* (Mollusca: Hydrobiidae), pertenecientes a las familias Schistosomatidae, Haploporidae y Homalometridae. *Neotrópica* 35: 81-90.
44. Martorelli SR. 1986. Estudio sistemático y biológico de un digeneo perteneciente a la familia Microphallidae Travassos, 1920. II: desarrollo del ciclo biológico de *Microphallus szidati* en dos ambientes de condiciones ecológicas diferentes. *Revista Ibérica de Parasitología* 46: 379-385.
45. Etchegoin JA, Martorelli SR. 1997. Description of a new species of *Maritrema* (Digenea: Microphallidae) from Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires,

- Argentina) with notes on its life cycle. *Journal of Parasitology* 83: 709-713.
46. Martorelli SR. 1991a. El ciclo biológico abreviado de *Microphallus simillimus* (Travassos, 1920), comb. n. (Digenea; Microphallidae) parásito de *Heleobia conexa* (Mollusca, Hydrobiidae) y de *Himantopus melanurus* (Aves; Recurvirostridae) en Argentina. *Iheringia* 71: 91-98.
47. Martorelli SR. 1988. El ciclo biológico de *Levinseniella cruzi* Travassos, 1920 (Digenea, Microphallidae) parásito de los ciegos cólicos de *Rollandia rolland chilensis* (Aves, Podicipedidae) e *Himantopus melanurus* (Aves, Recurvirostridae). *Iheringia* 68: 49-62.
48. Alda P, Martorelli, SR. 2009. Larval digeneans of the siphonariid pulmonates *Siphonaria lessoni* and *Kerguelenella lateralis* and the flabelliferan Isopod *Exosphaeroma* sp. from the intertidal zone of the Argentinean Sea. *Comparative Parasitology* 76: 267-272.
49. Cremonte F, Pina S, Gilardoni C, Rodrigues P, Chai J-Y, Ituarte C. 2013. A new species of gymnophalloid (Digenea) and an amended diagnosis of the genus *Gymnophalloides* Fujita, 1925. *Journal of Parasitology*, 99(1): 85-92.
50. Bagnato E. 2012. Parásitos digeneos en gasterópodos intermareales del Golfo San José y comparación de la diversidad parasitaria con otros dos sitios de la costa patagónica. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut. 85 pp. Biblioteca Laboratorio de Parasitología, CENPAT, Puerto Madryn, Argentina.
51. Martorelli SR, Morriconi E. 1998. A new gymnophallid metacercaria (Digenea) in *Nacella (P.) magellanica* and *N. (P.) deaurata* (Mollusca, Patellidae) from the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Acta Parasitologica* 43: 20-25.
52. Martorelli SR. 1991b. Primera cita de una cercaria tricocerca parásita de *Dorsanum moniliferum* (Mollusca: Buccinidae) para el Atlántico Sud-Occidental. Aportes al conocimiento de su ciclo de vida. *Neotrópica* 37: 57-65.
53. Averbuj A, Cremonte F. 2010. Parasitism of castrating Trematode Digenea on *Buccinanops cochlidium* (Dillwyn, 1817) (Gastropoda: Nassariidae) from San José Gulf, Argentina. *Journal of Helminthology* 84: 381-389.
54. Gilardoni C, Etchegoin J, Diaz JI, Ituarte C, Cremonte F. 2011. A survey of larval digeneans in the commonest intertidal snails from Northern Patagonian coast, Argentina. *Acta Parasitologica* 56: 163-179.
55. Vázquez N, Perez Bruno E, Márquez F, Van der Molen S, Gilardoni C, Cremonte F. 2013. A histopathological survey of the razor clam *Ensis macha* (Pharidae) along

the Patagonian Argentina coast. *Journal of Invertebrate Pathology* 12: 253–259.

56. Cremonte F, Kroeck MA, Martorelli SR. 2001. A new monorchiid (Digenea) cercaria parasitising the purple clam *Amiantis purpurata* (Veneridae) from the Southwest Atlantic Ocean, with notes on its gonadal effect. *Folia Parasitologica* 48: 217-223.

57. Gilardoni C, Posadas G, Kroeck MA, Cremonte F. 2011. Monorchiid and aporocotylid cercariae (Digenea) parasitising the purple clam *Amiantis purpurata* (Bivalvia, Veneridae) from the Southwestern Atlantic coast. *Acta Parasitologica* 56: 385–391.

58. Cremonte F. 1999. Estudio parasitológico de bivalvos que habitan ambientes marinos y mixohalinos en Argentina. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata. Argentina. 196 pp. Biblioteca de la UNLP.

59. Cremonte F, Figueras A, Burreson EM. 2005. A histopathological survey of some commercially exploited bivalve mollusks in northern Patagonia, Argentina. *Aquaculture* 249: 23-33.

60. Vázquez N, Ituarte C, Navone GT, Cremonte F. 2006. Parasites of the stout razor clam *Tagelus plibeius* (Psammobiidae) from the southwest Atlantic Ocean. *Journal of Shellfish Research* 25: 877-886.

61. Cremonte F, Vázquez N, Ituarte C. 2008. The development of *Gymnophallus australis* Szidat, 1962 (Digenea: Gymnophallidae) from the Patagonian coast (Argentina) from metacercaria to adult, with an amended diagnosis of *Gymnophallus Odhner*, 1905. *Systematic Parasitology* 69: 23-31.

62. Cremonte F. 2004. Life cycle and geographic distribution of the gymnophallid *Bartolius pierrei* (Digenea) on the Patagonian coast, Argentina. *Journal of Natural History* 38: 1591-1604.

63. Cremonte F. 2001. *Bartolius pierrei* n.g., n.sp. (Digenea: Gymnophallidae) from the Península Valdés, Argentina. *Systematic Parasitology* 49: 139-147.

64. Gilardoni, C, Carballo C, Cremonte F. En prensa. The life cycle and geographical distribution of the monorchiid *Proctotrema bartolii* (Digenea) in the clam *Darina solenoides* from the Patagonian coast, Argentina. *Journal of Helminthology*.

65. Ituarte CF, Cremonte F, Deferrari G. 2001. Mantle-shell complex reactions elicited by digenean metacercariae in *Gaimardia trapesina* (Lamarck, 1819) (Bivalvia: Gaimardiidae) from the Magellan Strait. *Diseases of Aquatic Organisms* 48: 47-56.

66. Martorelli SR, Cremonte F. 1998. A proposed three-host life-history of *Monascus filiformis* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Fellodistomidae) in the

Southwest Atlantic. *Canadian Journal of Zoology* 76: 1198-1203.

67. Presta ML. 2011. Modulación de rasgos de la historia de vida de un bivalvo intermareal generada por la interacción hospedador-parásito: *Neolepton cobbi* - larvas de gymnophallidae (Trematoda). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 92 pp. Biblioteca UBA.