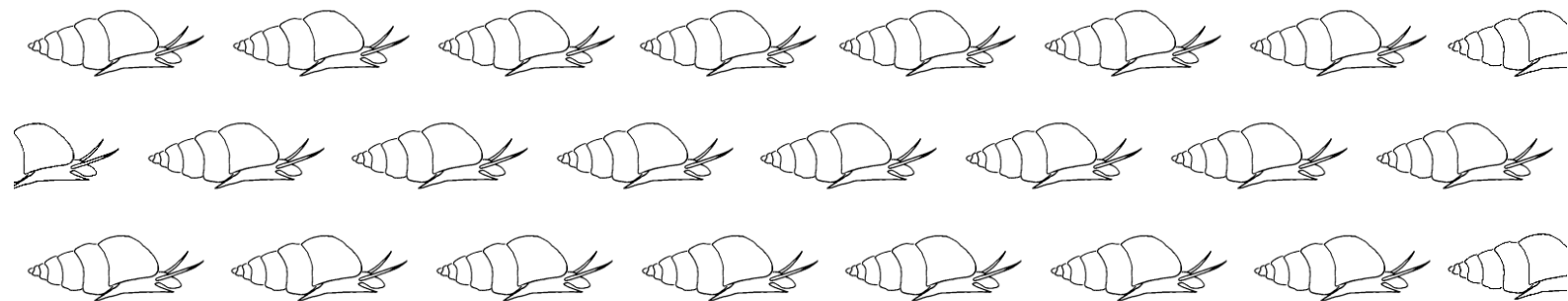


Capítulo III:
Efectos de las larvas de digeneos y el ambiente
sobre la morfología de *Heleobia australis*



a. Objetivo del capítulo

Evaluar los efectos que causan las larvas de digeneos y el ambiente en la morfología del hospedador.

b. Antecedentes

Los parásitos, la genética y los factores ambientales pueden alterar la forma y el tamaño de la conchilla de los caracoles (Kemp y Bertness, 1984; Rohde, 1993; Levri y Fisher, 2000; Levri et al., 2005; 2007). Los parásitos pueden acelerar (gigantismo) o disminuir (enanismo) la tasa de crecimiento de los caracoles infectados (Fernández y Esch, 1991; Probst y Kube, 1999; Miura et al., 2006). Hechinger et al. (2009) encontraron que distintas especies de digeneos afectan diferencialmente la masa corporal en una misma especie de caracol. El gigantismo está frecuentemente asociado a la castración parasitaria, la cual puede ocurrir indirectamente mediante efectos hormonales inducidos por el parásito o directamente mediante redias que consumen la gónada (Hurd, 1990). Según Sorensen y Minchella (2001), los parásitos de caracoles marinos que viven en poblaciones densas, tienden a reducir el crecimiento de su hospedador.

Figueiredo-Barros et al. (2006) encontraron diferencias en el tamaño de la conchilla de *Heleobia australis* en ambientes costeros de Brasil con condiciones abióticas diferentes, sin embargo no hicieron mención a los parásitos.

c. Hipótesis planteadas

H₁: El tamaño de *H. australis* es menor en los individuos parasitados que en los no parasitados.

H₂: Los parásitos castran a las hembras de *H. australis*.

H₃: El ambiente del estuario de Bahía Blanca y el parasitismo por *Microphallus similimus* afectan el tamaño de *H. australis*.

d. Trabajo de laboratorio y análisis estadístico

Mediante el test estadístico de Chi-cuadrado (χ^2), se comparó la proporción de machos y hembras de *H. australis*, y las prevalencias estimadas para ambos sexos en el Sitio 1 (Puerto Cuatrerros), Sitio 2 (Villa del Mar) y Sitio 3 (playa cercana a Mega).

Para analizar el efecto que causa el ambiente sobre la morfología de *H. australis*, se estimó el largo total y el ancho total promedio de los caracoles no parasitados para cada fecha y sitio de muestreo. Se utilizó ANOVA y un test post-hoc de Tukey para comparar el largo total y el ancho total promedio de los 3 sitios de muestreo. Los datos se transformaron a $\ln(x)$ para normalizarlos y estabilizar las varianzas. Con los valores de largo total se realizó una distribución de frecuencias de talla con intervalos de clase de 0,5 mm.

Para analizar el efecto que causan los parásitos sobre la morfología de *H. australis*, se estudió la relación entre la prevalencia parasitaria y el largo total de la conchilla de los caracoles de los tres sitios. La prevalencia fue calculada para las especies que utilizan al caracol como segundo o único hospedador intermediario y para las que lo utilizan como primer hospedador intermediario. Se consideraron intervalos de clase de 0,5 mm. Las tallas representadas con un número menor a 30 individuos se descartaron con el fin de evitar la sub o sobreestimación de las prevalencias observadas.

Para analizar el efecto que causan *M. simillimus* y el ambiente sobre la morfología de *H. australis*, se utilizó una submuestra de los caracoles recolectados en los sitios 1 y 2 en noviembre de 2007 y julio de 2008. Se eligieron las fechas mencionadas ya que en noviembre existe en el estuario una baja productividad primaria y una baja abundancia del tero real *Himantopus melanurus* (hospedador definitivo de *M. simillimus*) y en julio se produce la floración de fitoplancton y el pico de abundancia del *H. melanurus*. A cada ejemplar submuestreado se lo fotografió con una cámara digital y con el programa ImageTool (University of Texas, Health Science Center) se midió el

largo total y ancho total. Los valores obtenidos se convirtieron a milímetros mediante la ecuación:

$$x = \frac{y}{226,59}$$

donde x es la medida en milímetros e y es la medida tomada por el programa. Los caracoles infectados con otros parásitos fueron excluidos del análisis. Una vez obtenidas las variables morfométricas, se realizó un ANCOVA para ambas fechas de muestreo. Se consideró al ancho total como variable dependiente, al largo total como covariable y a los sitios como factor (Kemp y Bertness, 1984; Levri et al., 2005). Para aproximar a normalidad y homocedasticidad, los datos se transformaron con $\ln(x+1)$.

Las diferencias de tamaño de la conchilla se compararon teniendo en cuenta los dos sitios de muestreo, las fechas de muestreo, el sexo y los individuos infectados y no infectados por *M. simillimus*. Si existen diferencias significativas entre las pendientes o las ordenadas al origen de las regresiones lineales de las clases previamente establecidas, se puede inferir que las clases difieren entre ellas. Luego del análisis global realizado por ANCOVA, se analizaron las clases comparadas de a pares mediante una prueba de Student múltiple. Se utilizó un error individual luego de realizar la corrección propuesta por Dunn-Šidák con un error global del 5%:

$$\alpha_i = 1 - (1 - \alpha_g)^{1/k}$$

donde α_i es el α individual, α_g es α global, y k es el número de pruebas independientes.

Mediante el test de Student se compararon los valores medios de largo total y ancho total de individuos no parasitados y parasitados por *M. simillimus*.

e. Resultados

En los sitios 1 y 3, la relación macho-hembra fue 1:1 ($\chi^2_{0,05} (1) = 2,74$ y $\chi^2_{0,05} (1) = 0,06$; respectivamente) y no se encontraron diferencias significativas entre los valores de prevalencia estimados para machos y hembras ($\chi^2_{0,05} (3) = 6,99$ y $\chi^2_{0,05} (3) = 3,14$; respectivamente). Sin embargo, en el Sitio 2 la relación macho-hembra no fue 1:1 ($\chi^2_{0,05} (1) = 177,25$), siendo las hembras más abundantes. Se encontraron diferencias significativas entre los valores de prevalencia estimados para machos y hembras ($\chi^2_{0,05} (3) = 183,89$), las hembras estuvieron más parasitadas.

En el Sitio 1 el porcentaje de hembras sexualmente maduras e inmaduras fue similar, mientras que en el Sitio 2, el porcentaje de hembras maduras fue menor (Tabla VI). En el sitio 2, la mayor parte de las hembras inmaduras estuvieron parasitadas, principalmente por *M. simillimus*. En los tres sitios, un bajo porcentaje de hembras maduras estuvo parasitado con *M. simillimus*.

Tabla VI. Porcentaje de hembras maduras e inmaduras, y machos infectados y no infectados en el Sitio 1 (N = 2.898), Sitio 2 (N = 3.168) y Sitio 3 (N = 1.221).

			Hembra (%)		Macho (%)	Total (%)
			Madura	Inmadura		
Sitio 1	Parasitados	Con <i>Microphallus simillimus</i>	0,07	6,63	5,35	12,04
		Con otros parásitos	0,69	2,10	2,17	4,97
	No parasitados		23,81	18,22	40,96	82,99
	Total		24,57	26,95	48,48	100
Sitio 2	Parasitados	Con <i>Microphallus simillimus</i>	0,22	27,21	14,33	41,76
		Con otros parásitos	4,51	9,79	9,53	23,83
	No parasitados		8,30	11,74	14,36	34,41
	Total		13,04	48,74	38,23	100
Sitio 3	Parasitados	Con <i>Microphallus simillimus</i>	0	5,16	4,18	9,34
		Con otros parásitos	0,74	2,38	2,21	5,32
	No parasitados		30,96	11,14	43,24	85,34
	Total		31,70	18,67	49,63	100

La Figura 61 muestra la estructura de tallas de los caracoles no parasitados para los tres sitios de muestreo.

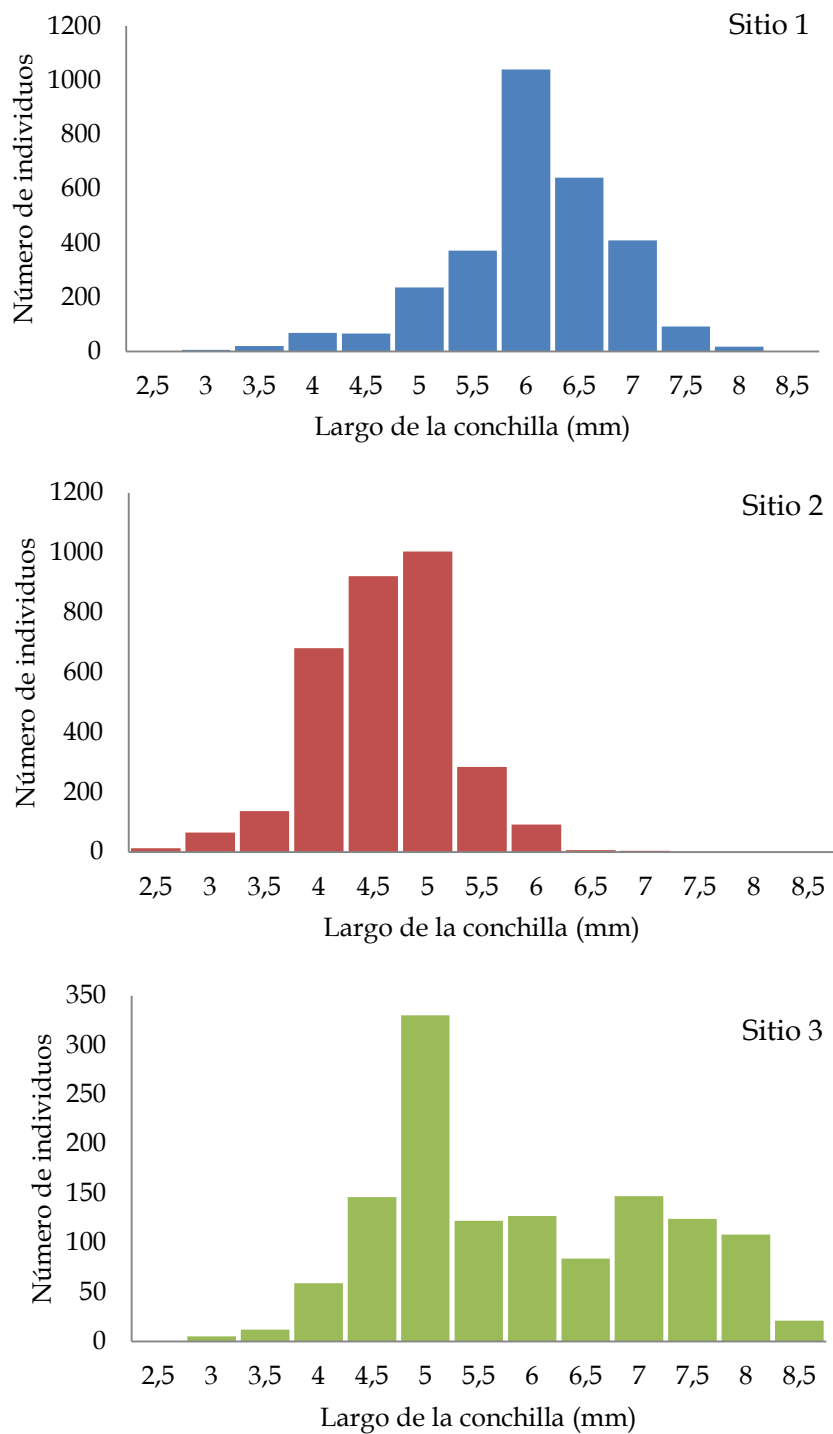


Figura 61. Estructura de tallas de ejemplares de *Heleobia australis* no parasitados para los sitios de muestreo.

El ANOVA mostró diferencias significativas entre el largo total y ancho total de los caracoles no parasitados pertenecientes a los tres sitios (Tabla VII y VIII). El test de Tukey mostró que los ejemplares del Sitio 2 tienen un largo total y ancho total significativamente diferente respecto de los sitios 1 y 3 (Tabla VII y VIII). La conchilla de los caracoles de los sitios 1 y 3 fue significativamente más larga y ancha que la del Sitio 2.

Tabla VII. Largo total promedio de *Heleobia australis* sin parásitos en cada fecha y sitio de muestro. DE: desvío. N: Número de individuos no parasitados. ND: No disponible. ^{1,2} para datos transformados: $\ln(x)$. Letras iguales (*a* o *b*) indican ausencia de diferencias significativas.

Año	Mes	Sitio 1		Sitio 2		Sitio 3	
		LT medio ± DE	N	LT medio ± DE	N	LT medio ± DE	N
2006	Jul	6,1 ± 0,8	171	4,3 ± 0,6	50	6,5 ± 1,2	213
	Sept	5,6 ± 0,8	135	4,5 ± 0,5	59	6,8 ± 1,0	180
	Nov	6,0 ± 0,6	154	4,6 ± 0,7	43	6,8 ± 1,0	193
	Dic	6,1 ± 0,6	130	4,6 ± 0,6	78	4,9 ± 0,7	141
2007	Feb	6,0 ± 0,6	149	4,1 ± 0,8	35	4,7 ± 0,5	61
	Mar	6,1 ± 0,6	149	4,4 ± 0,6	25	ND	ND
	Abr	5,9 ± 0,7	160	4,3 ± 0,5	42	ND	ND
	Jun	5,6 ± 0,8	169	4,6 ± 0,6	97	ND	ND
	Jul	6,0 ± 0,7	169	4,6 ± 0,5	78	4,6 ± 0,5	175
	Sept	ND	ND	4,8 ± 0,4	102	5,1 ± 0,6	142
	Nov	6,0 ± 0,7	177	4,8 ± 0,5	46	ND	ND
	Dic	5,8 ± 0,6	170	4,7 ± 0,5	53	ND	ND
2008	Ene	5,7 ± 0,7	172	4,5 ± 0,6	90	ND	ND
	Feb	5,9 ± 0,7	185	4,3 ± 0,7	116	ND	ND
	Abr	5,5 ± 0,8	185	4,4 ± 0,5	88	ND	ND
	Jul	5,9 ± 1,0	175	4,6 ± 1,0	117	ND	ND
LT medio ± DE		5,9 ± 0,2	2.450	4,5 ± 0,2	1.119	5,6 ± 0,1	1.105
ANOVA ¹		$F_{(2,35)} = 42,99; p < 0,001$					
Tukey ²		<i>a</i>		<i>b</i>		<i>a</i>	

Tabla VIII. Ancho total promedio de *Heleobia australis* sin parásitos en cada fecha y sitio de muestro. DE: desvío. N: Número de individuos no parasitados. ND: No disponible. ^{1,2} para datos transformados: $\ln(x)$. Letras iguales (*a* o *b*) indican ausencia de diferencias significativas.

Año	Mes	Sitio 1		Sitio 2		Sitio 3	
		LT medio \pm DE	N	LT medio \pm DE	N	LT medio \pm DE	N
2006	Jul	3,0 \pm 0,3	171	2,2 \pm 0,2	49	3,3 \pm 0,5	213
	Sept	2,8 \pm 0,4	135	2,2 \pm 0,2	59	3,4 \pm 0,4	180
	Nov	3,0 \pm 0,3	154	2,3 \pm 0,4	43	3,2 \pm 0,4	193
	Dic	3,0 \pm 0,3	130	2,3 \pm 0,2	78	2,5 \pm 0,3	141
2007	Ene	3,0 \pm 0,3	149	2,0 \pm 0,4	35	2,4 \pm 0,2	61
	Feb	3,1 \pm 0,3	149	2,3 \pm 0,2	25	ND	ND
	Abr	3,0 \pm 0,3	160	2,2 \pm 0,2	42	ND	ND
	Jun	2,9 \pm 0,3	169	2,4 \pm 0,2	97	ND	ND
	Jul	3,0 \pm 0,3	169	2,3 \pm 0,3	78	2,4 \pm 0,2	175
	Sept	ND	ND	2,4 \pm 0,2	105	2,6 \pm 0,3	142
	Nov	3,0 \pm 0,3	177	2,4 \pm 0,2	45	ND	ND
	Dic	3,0 \pm 0,3	170	2,3 \pm 0,2	53	ND	ND
2008	Ene	2,9 \pm 0,3	172	2,3 \pm 0,2	90	ND	ND
	Feb	3,0 \pm 0,3	185	2,3 \pm 0,3	116	ND	ND
	Abr	2,8 \pm 0,3	184	2,2 \pm 0,2	88	ND	ND
	Jul	3,0 \pm 0,4	175	2,4 \pm 0,4	117	ND	ND
LT medio \pm DE		3,0 \pm 0,3	2.449	2,3 \pm 0,1	1.120	2,8 \pm 0,5	1.105
ANOVA ¹		$F_{(2,35)} = 54,24; p < 0,001$					
Tukey ²		<i>a</i>		<i>b</i>		<i>a</i>	

La prevalencia total de las especies que utilizan al caracol *H. australis* como primer hospedador intermediario [i.e. *Ascocotyle (Phagicola) longa*, Cercaria Opisthorchioidea, Cercaria Apocreadiinae, Furcocercaria Sanguinicolidae, Cercaria Notocotylidae, Cercaria Haploporidae, *Himasthla* sp., *Stephanoprora uruguayense*, Xiphidiocercarias tipo Ubiquita (*Maritrema orensensis*, *Maritrema bonaerensis* y *Levinseniella cruzi*) y Xiphidiocercaria tipo Armatae] estuvo asociada con el largo total de la conchilla en los sitios 1 y 2, a mayor largo de conchilla, mayor prevalencia (Fig. 62). Sin embargo, los picos de prevalencia de las especies que utilizan a *H. australis* como segundo hospedador intermediario y como único hospedador intermediario (i.e. *M. simillimus*, *Metacercaria* sp. y *Psilochasmus oxyurus*), se observaron en caracoles con una talla de 4 mm en los sitios 2 y 3, y de 4,5 mm en el Sitio 1 (Fig. 63).

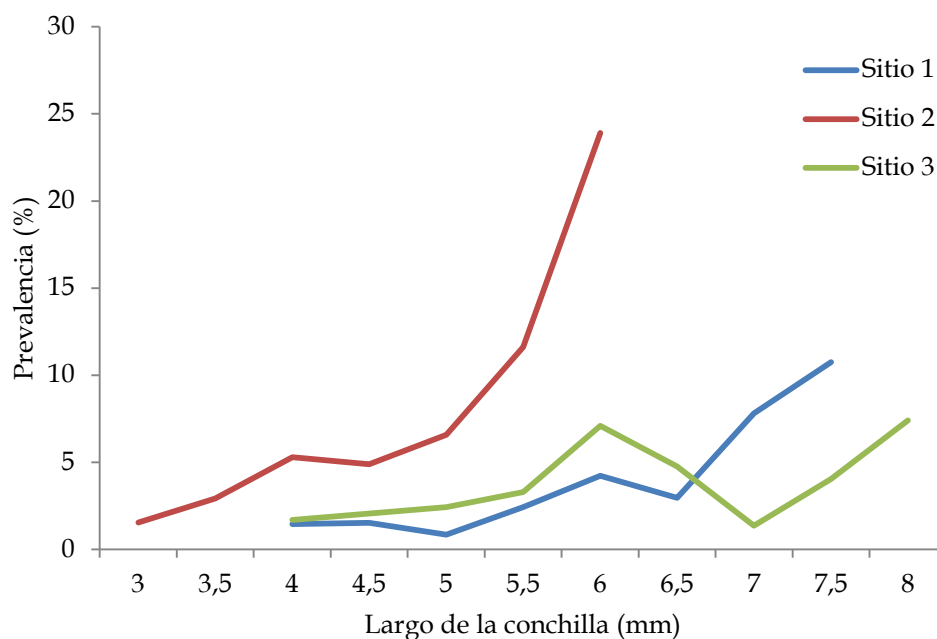


Figura 62. Relación entre la prevalencia total de las larvas de digeneos (%) que utilizan a *Helicobius australis* como primer hospedador intermediario y el largo total de la conchilla del caracol (mm).

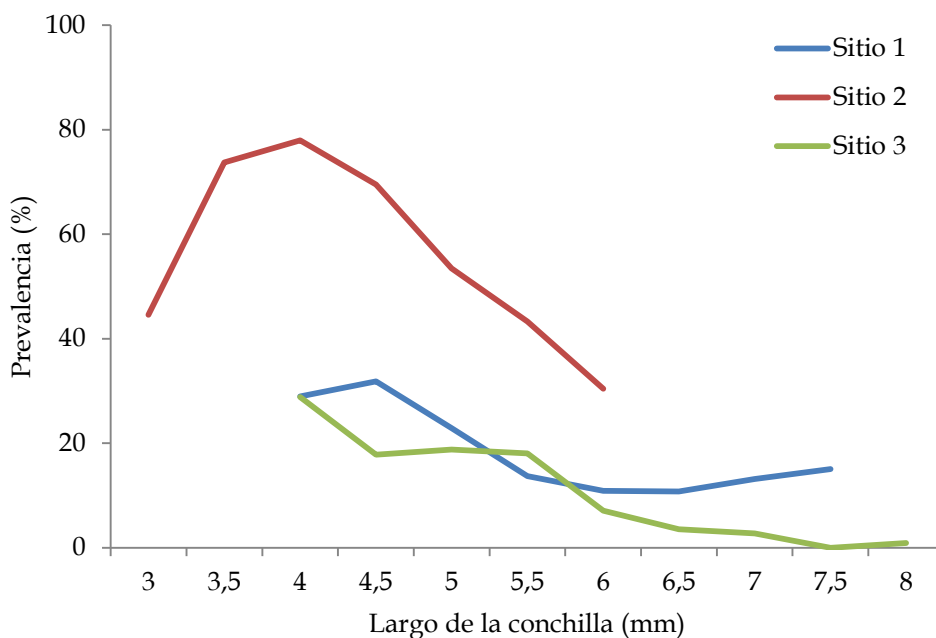


Figura 63. Relación entre la prevalencia total de las larvas de digeneos (%) que utilizan a *Helicobius australis* como segundo hospedador intermediario y como único hospedador intermediario y el largo total de la conchilla del caracol (mm).

La Tabla IX muestra las prevalencias observadas en los caracoles recolectados en noviembre de 2007 y en julio de 2008 y medidos a partir de fotografías. Los resultados de la estadística descriptiva se muestran en la Tabla X y los resultados del ANCOVA en la Tabla XI.

Tabla IX. Valores estimados de prevalencia de *Microphallus simillimus* en *Heleobia australis*, en los sitios 1 y 2 para noviembre de 2007 y julio de 2008.

		Primavera		Invierno		Total
		Hembra	Macho	Hembra	Macho	
Sitio 1	Infectados	1	4	6	1	12
	No infectados	58	43	52	60	213
	Prevalencia	1,69%	8,51%	10,34%	1,64%	5,11%
Sitio 2	Infectados	48	29	42	26	145
	No infectados	20	16	69	62	167
	Prevalencia	70,59%	64,44%	37,84%	29,55%	46,47%
Total caracoles		127	92	169	149	537

Para el Sitio 1 no se establecieron comparaciones entre individuos parasitados y no parasitados debido al bajo número de caracoles infectados. En noviembre de 2007, no se observó dimorfismo sexual en la relación largo total/ancho total para ejemplares de la misma condición (sin *M. simillimus* Sitio 1; sin *M. simillimus* y con *M. simillimus* Sitio 2). Los caracoles no infectados de primavera fueron significativamente más largos ($t = 1,656$; $p < 0,0001$; g.l. = 135) y anchos ($t = 1,656$; $p < 0,0001$; g.l. = 135). Además, mostraron una mayor relación ancho total/largo total (es decir, conchillas más gordas) en el Sitio 1 que en el Sitio 2. El test de Student múltiple mostró diferencias significativas entre las medias ajustadas de los individuos del Sitio 1 y el Sitio 2 ($\alpha_{ind} = 0,008$; después de la corrección Dunn-Šidák). No se hallaron diferencias significativas

entre las pendientes de la regresión lineal y las medias ajustadas de los individuos infectados y no infectados de ambos sexos, pertenecientes al Sitio 2 (Tabla XI). Sin embargo, en primavera, los machos y las hembras no infectados del Sitio 2 fueron significativamente más anchos ($t = 1,659$; $p < 0,01$; g.l. = 111) que los machos y hembras infectados (Tabla X).

Tabla X. Estadística descriptiva de *Heleobia australis* infectada con *Microphallus simillimus* y no infectada en los sitios 1 y 2. Primavera: noviembre de 2007; invierno: julio de 2008. LT: largo total medio; AT: ancho total medio; DE: desvío estándar; N: número de individuos revisados.

		Primavera			
		LT ± DE	AT ± DE	[(AT/LT) X 100] ± DE	N
Sitio 1	Infectados	5,94 ± 0,53	3,69 ± 0,29	62,12 ± 2,51	5
	No infectados	6,25 ± 0,60	3,93 ± 0,30	63,18 ± 3,23	101
Sitio 2	Infectados	4,70 ± 0,51	2,25 ± 0,21	48,17 ± 2,79	77
	No infectados	4,88 ± 0,40	2,37 ± 0,19	48,60 ± 3,02	36
		Invierno			
		LT ± DE	AT ± DE	[(AT/LT) X 100] ± DE	N
Sitio 1	Infectados	6,57 ± 0,61	3,17 ± 0,26	48,25 ± 1,47	7
	No infectados	5,97 ± 1,18	2,95 ± 0,47	50,01 ± 4,20	112
Sitio 2	Infectados	4,71 ± 0,50	2,27 ± 0,22	48,41 ± 3,42	68
	No infectados	4,67 ± 0,90	2,37 ± 0,36	51,68 ± 4,86	131

Tabla XI. Resultados del ANCOVA para largo total y ancho total de *Heleobia australis* infectados con *Microphallus similimus* y no infectados; Primavera: noviembre de 2007; Invierno: julio de 2008. Letras iguales (*a*, *b* o *c*) indican ausencia de diferencias significativas; N: número de individuos.

Primavera	Clases comparadas	Pendiente	Igualdad de la pendiente	Pendiente común	Nulidad de la pendiente	Ordenada al origen	Medias ajustadas
Sitio 1	Hembras no infectadas	0,666 <i>a</i>	$F_{5,202} = 0,47$	0,616	$F_{1,207} = 425,83$	$F_{5,207} = 16,22$	1,331 <i>a</i>
	Machos no infectados	0,583 <i>a</i>	$P = 0,80$		$P < 0,000$	$P < 0,000$	1,322 <i>a</i>
Sitio 2	Hembras no infectadas	0,541 <i>a</i>					1,260 <i>b</i>
	Hembras infectadas	0,578 <i>a</i>					1,249 <i>b</i>
	Machos no infectados	0,685 <i>a</i>					1,272 <i>b</i>
	Machos infectados	0,644 <i>a</i>					1,256 <i>b</i>
Invierno	Clases comparadas	Pendiente	Igualdad de la pendiente	Pendiente común	Nulidad de la pendiente	Ordenada al origen	Medias ajustadas
Sitio 1	Hembras no infectados	0,642 <i>a</i>	$F_{5,299} = 1,92$	0,604	$F_{1,304} = 2063,65$	$F_{5,304} = 24,90$	1,290 <i>a</i>
	Machos no infectados	0,637 <i>a</i>	$P = 0,09$		$P < 0,000$	$P < 0,000$	1,286 <i>a</i>
Sitio 2	Hembras no infectados	0,591 <i>a</i>					1,260 <i>b</i>
	Hembras infectadas	0,547 <i>a</i>					1,220 <i>c</i>
	Machos no infectados	0,520 <i>a</i>					1,253 <i>b</i>
	Machos infectados	0,668 <i>a</i>					1,215 <i>c</i>

Los resultados del ANCOVA mostraron que los individuos muestreados en invierno no presentaron diferencias significativas en las pendientes de las regresiones lineales entre las clases. Sin embargo, la ordenada al origen difirió significativamente entre los individuos infectados de ambos sexos, siendo significativamente más angostos ($t = 1,653$; $p < 0,05$; g.l. = 197) que los no infectados. La prueba de Student múltiple mostró diferencias significativas en las medias ajustadas entre los individuos de los sitios 1 y 2 (es decir, los caracoles del Sitio 1 fueron más largos que los caracoles del Sitio 2; Fig. 64) y entre los individuos infectados y no infectados del Sitio 2 ($t = 1,653$; $p < 0,05$; g.l. = 197).

Las medias ajustadas de las curvas alométricas de la relación largo total/ancho total de los individuos no infectados del Sitio 1, y de los infectados y no infectados del Sitio 2 fueron todas significativamente diferentes ($\alpha_{\text{ind}} = 0,008$; luego de la corrección de Dunn-Šidák; Fig. 65).

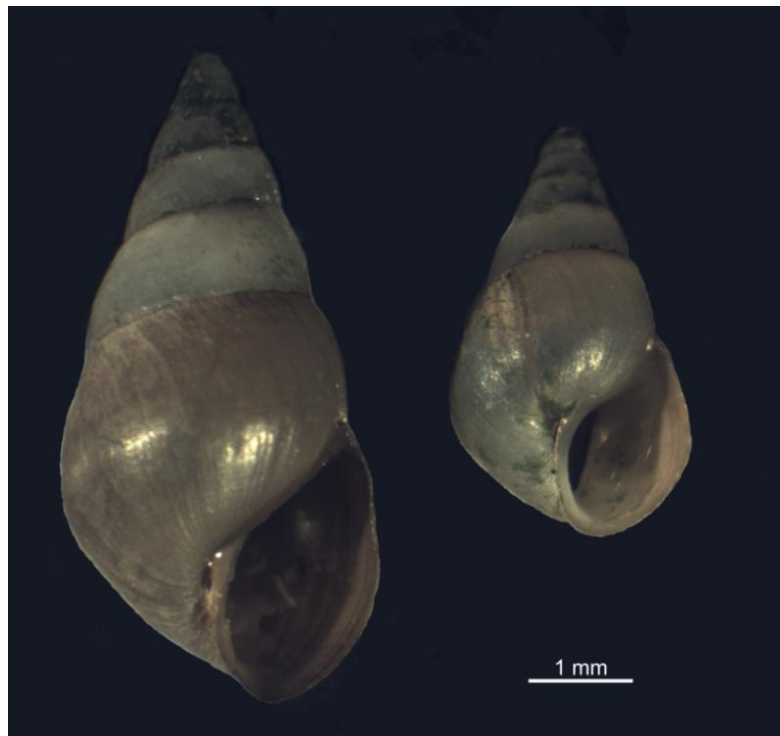


Figura 64. Caracoles sin parasitar de invierno del Sitio 1 (izquierdo) y Sitio 2 (derecho).

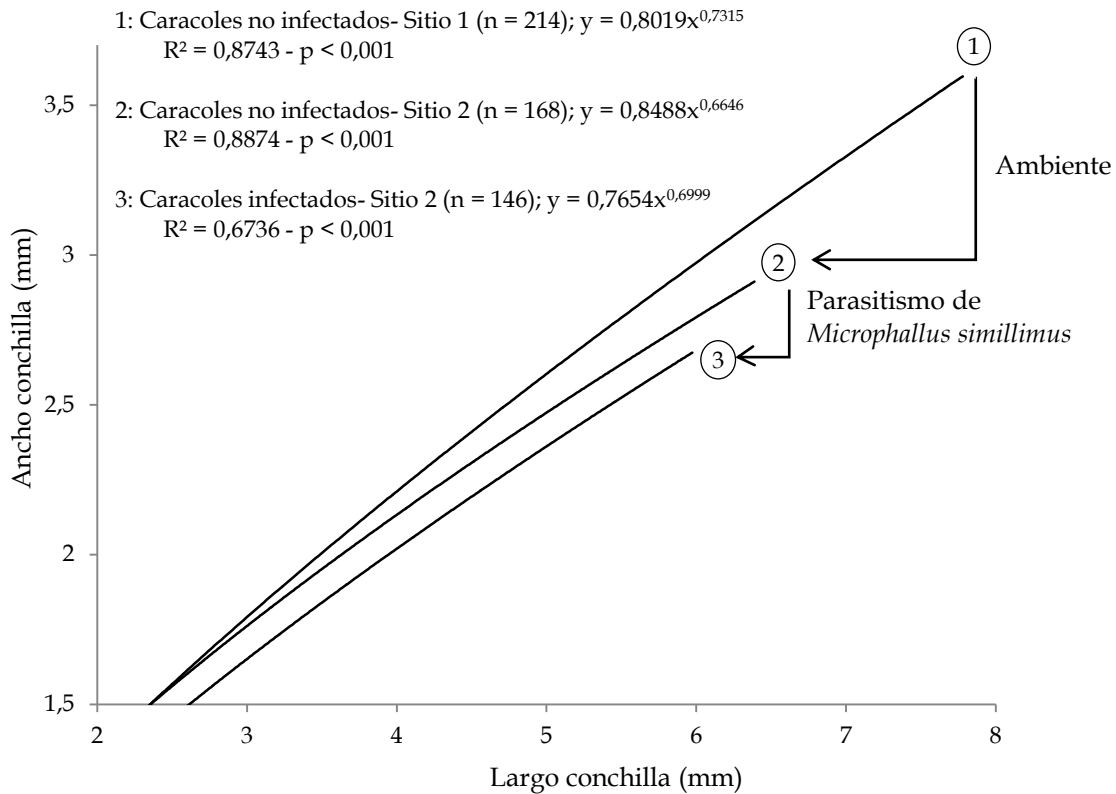


Figura 65. Curvas alométricas de la relación largo total y ancho total para los individuos no infectados del Sitio 1 e individuos infectados y no infectados del Sitio 2.

f. Discusión

El gradiente de salinidad es el factor responsable de la distribución de los hidróbidos en los estuarios. De Francesco e Isla (2003) observaron que en el estuario del Río Quequén, *H. australis* se encuentra en la desembocadura con niveles altos de salinidad (6-17 ‰), *H. conexa* en la zona media (4-7 ‰) y *H. parchappeii* en la cabecera (1 ‰). Sin embargo, esto no sucede en la laguna costera de Mar Chiquita donde las tres especies soportan amplios niveles de salinidad (1-40 ‰ para *H. australis* y *H. conexa*, y 4-34 ‰ para *H. parchappeii*) aunque no se encuentran conviviendo en los mismos sitios. *Heleobia australis* se ubica en la parte externa de la laguna costera mientras que *H. conexa* se

encuentra ampliamente distribuida en la parte interna. Según De Francesco e Isla (2003), esta distribución se debe a la profundidad y al grado de exposición a las olas y no al gradiente de salinidad. Por el contrario, en el estuario de Bahía Blanca, *H. australis* es el único hidróbido hallado y su distribución abarcaría desde Puerto Cuatrerros hasta Puerto Rosales, desde la zona interna hasta la zona media del estuario (observación personal). Probablemente, esta distribución sea una consecuencia de la influencia de factores como salinidad, profundidad y exposición a las olas.

De Francesco e Isla (2004a) determinaron que el ciclo de vida de *H. australis* en la laguna costera de Mar Chiquita es de un año. En este estudio, asumimos un ciclo de vida similar para *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca.

Las variaciones morfológicas entre las poblaciones de *H. australis* en el estuario de Bahía Blanca estarían causadas por factores ambientales y helmintológicos que alteran el tamaño de la conchilla. Los caracoles no parasitados de los sitios 1 y 3 fueron significativamente más grandes que los del sitio 2. Si existiese un retraso en el ciclo de vida del caracol entre los sitios de muestreo, la diferencia de tamaño podría deberse a una diferencia en la edad de los caracoles. Sin embargo, el promedio del largo total de la conchilla en el Sitio 2 fue, en todas las fechas de muestreo, menor que el promedio del largo total en los sitios 1 y 3.

Las dimensiones de la conchilla de los caracoles del Sitio 2 podrían deberse a una combinación de los siguientes factores bióticos y abióticos:

(1) los caracoles que viven en costas expuestas difieren de aquellos que viven en zonas protegidas, en cuanto a numerosas características morfológicas y de su ciclo de vida (Boulding, 1990). La exposición a las olas suele estar asociada con diferencias en la calidad y cantidad de alimento disponible (Kitching y Lockwood, 1974). Los prosobranquios marinos que habitan en zonas expuestas al oleaje tienden a ser más pequeños que los que habitan zonas protegidas (Boulding, 1990). Roberts y Hughes (1980) demostraron que

individuos de la especie *Littorina rudis* Maton 1797 que viven sobre las rocas protegidos del oleaje en la costa de Gales, crecen más rápido que los que viven sobre el acantilado expuestos al oleaje. Esto se debe, principalmente, a las diferencias ambientales, como la reducción en el tiempo de búsqueda de alimento en la zona expuesta. En el estuario de Bahía Blanca, el Sitio 2 tiene una mayor exposición al oleaje que los sitios 1 y 3 (G.M.E. Perillo, comunicación personal, agosto 2009); esta mayor exposición a las olas coincide con el menor tamaño de la conchilla de *H. australis*.

(2) la mortalidad extrínseca o la probabilidad de morir por depredación (Crowl y Covich, 1990) o la castración por parásitos (Lafferty, 1993) influye en la asignación de energía del caracol para el crecimiento o la reproducción. En condiciones de aumento de la mortalidad extrínseca, los caracoles alcanzan la madurez reproductiva a menor tamaño. La mayor abundancia de predadores (*H. melanurus*) y de parásitos castradores (*M. simillimus*) en el Sitio 2 podrían explicar el menor tamaño de *H. australis* hallado en este sitio.

La ausencia en los sitios 1 y 3 de alguna de las condiciones mencionadas, y posiblemente algunas otras, podrían explicar el mayor tamaño de los caracoles en estos sitios.

En los sitios 1 y 3, la proporción de machos y hembras de *H. australis* fue similar, al igual que los valores de prevalencia estimados para cada sexo. En cambio, en el Sitio 2, las hembras fueron más abundantes que los machos y estuvieron más parasitadas. Este resultado sugiere que *M. simillimus*, la larva de digeneo más abundante en el estuario y con alta prevalencia en el Sitio 2, podría afectar la proporción de machos y hembras en la población de *H. australis*. El parásito podría inhibir el desarrollo del pene o causar una mayor mortalidad de machos que de hembras. Según Esch y Fernández (1994), la presencia de pene en los caracoles no es un buen carácter para diferenciar machos y hembras porque algunos parásitos pueden modificar los órganos sexuales de los caracoles. López Armengol y Martorelli (1997) reportaron una reducción en el

desarrollo del pene del hidróbido *Potamolithus agapetus* parasitados por una especie de la familia Haploporidae.

La castración de los caracoles infectados por los esporocistos o las redias que destruyen o consumen la gónada ha sido mencionada por varios autores (Probst y Kube, 1999). En el estuario de Bahía Blanca, los parásitos castrarían a las hembras de *H. australis*. Sólo un porcentaje bajo de hembras sexualmente maduras estuvo parasitado con *M. simillimus*. Probablemente sean infecciones tempranas en donde el parásito todavía no castró al hospedador por completo.

La castración parasitaria se asocia, generalmente, con el aumento en el crecimiento del hospedador. La energía que debería ser utilizada en la reproducción es redirigida hacia el crecimiento. Minchella (1985) considera al gigantismo como una ventaja adaptativa del hospedador en los caracoles de ciclo de vida largo, quienes siguen creciendo y luego de la autodesinfección se reproducen. Sin embargo, Sousa (1983) propuso que el gigantismo es más común en los caracoles de ciclo de vida corto y raro en los caracoles con ciclo de vida largo, como *Cerithidea californica* (Haldeman 1840) y la mayoría de los caracoles marinos. Asimismo, Esch y Fernández (1994) proponen que en los caracoles con ciclos de vida corto no ocurre autodesinfección, los caracoles mueren con sus infecciones, y el gigantismo es considerado como una estrategia desarrollada por el parásito.

Algunas especies del género *Microphallus* causan gigantismo en caracoles de ciclo de vida corto (Levri et al., 2005). Los digeneos que invaden la glándula digestiva causan un incremento en el crecimiento de la conchilla destruyendo las células de la glándula digestiva, liberando calcio iónico que se amalgama en la conchilla (Cheng, 1971).

En nuestro estudio se observó que los caracoles más grandes tienden a estar parasitados por cercarias y los más pequeños, por metacercarias. La mayor prevalencia de cercarias en los caracoles grandes podría deberse al gigantismo causado por los parásitos o a la mayor probabilidad de infección a medida que transcurre el ciclo anual del caracol. Por otro lado, la menor prevalencia de

metacercarias en las tallas grandes de *H. australis* podría deberse a la disminución del crecimiento en los especímenes parasitados, al aumento de la inmunidad de los caracoles grandes o a la muerte de los caracoles infectados de tallas grandes.

Los caracoles infectados con *M. simillimus* tuvieron conchillas más angostas que los no infectados. *Microphallus simillimus*, parásito de la gónada y la glándula digestiva de *H. australis*, induciría la re-asignación de energía destinada al crecimiento para aumentar las posibilidades del éxito reproductivo en caracoles infectados. Los caracoles parasitados se reproducirían a menor talla que los no parasitados, como ocurre con *Cerithidea californica* (Lafferty, 1993).