

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

Effects induced by two host species, the South American fur seal *Arctocephalus australis* (Zimmerman), and the South American sea lion *Otaria byronia* (Blainville) (Carnivora; Otariidae), on the morphology and fecundity of *Corynosoma* sp. (Acanthocephala; Polymorphidae) in Uruguay

MARIO A. GEORGE-NASCIMENTO y SANDRA L. MARIN

Departamento de Ciencias del Mar (CIEMAR), Universidad Católica de la Sma. Concepción, Talcahuano. Casilla 127, Chile.

RESUMEN

Se analizan comparativamente los patrones de distribución, abundancia, morfología y fecundidad del acantocéfalo *Corynosoma* sp. en el intestino de 38 lobos finos australes (*Arctocephalus australis*) y de 9 lobos marinos comunes (*Otaria byronia*), colectados en Uruguay. Los resultados del análisis de componentes principales llevado a cabo con 15 variables morfométricas indican que la especie hospedadora induce un efecto sobre la morfología de los parásitos. La ausencia de diferencias entre los parásitos colectados en ambas especies hospedadoras, en los caracteres merísticos, prevalencia, abundancia y patrón de distribución en el intestino, nos conduce a considerarlos como miembros de la misma especie. Concluimos que *A. australis* es la especie requerida para *Corynosoma* sp. y la principal fuente de origen de estados infectantes para los hospedadores Intermediarios porque: hay una mayor proporción de hembras maduras en *A. australis*, los parásitos colectados en *A. australis* son de mayor talla corporal y tienen más altas fecundidades que los parásitos colectados en *O. byronia*. La mayor fecundidad de las hembras colectadas en *A. australis* es explicada principalmente por el efecto inducido por la especie hospedadora en el tamaño corporal de los acantocéfalos. Sin embargo, la especie hospedadora tiene un efecto directo sobre la fecundidad de *Corynosoma* sp.

Palabras claves: Morfología parasitaria, efectos del hospedador, hospedador requerido.

ABSTRACT

The distribution, abundance, morphology and fecundity of the acanthocephalan *Corynosoma* sp. is comparatively analyzed in the intestines of 38 Southamerican fur seals (*Arctocephalus australis*) and 9 Southamerican sea lions (*Otaria byronia*), collected in Uruguay. A principal component analysis carried out on 15 morphometric variables of the parasites revealed host induced effects on its morphology. However, the absence of differences in meristic characters among parasites, between host species, as well as in prevalence, abundance and distribution pattern of the parasites within the host intestines, lead us to consider them as members of a same, though still unnamed, *Corynosoma* species. We conclude that *A. australis* would be the required host species and the principal source of larvae infective to intermediate hosts because: there is a higher total proportion of mature females in *A. australis*, parasites collected in fur seals are larger in body size, and have a higher fecundity than those collected in *O. byronia*. The higher fecundity of females in *A. australis* is mainly explained by host induced effects on the body size of parasites, although the host species also has a direct effect upon the parasite fecundity.

Key words: Parasite morphology, host induced effects, required host species.

INTRODUCCION

En general, los parásitos de hospedadores marinos han sido considerados sistemas

simples en los cuales se puede estudiar provechosamente las relaciones entre patrones y procesos ecológicos, debido a que los hospedadores (sean éstos considerados co-

mo comunidades, especies, poblaciones o individuos), constituyen unidades de estudio naturalmente acotadas (Rohde 1990). Por ejemplo, la variación del tamaño corporal o la edad del hospedador, así como también el hábitat ocupado, o la propia identidad específica del hospedador, pueden constituir factores relevantes para entender las variaciones en la diversidad de parásitos en el hospedador, o en la adecuación biológica y morfología de un determinado taxon parasitario (Downes 1990).

Para el caso particular de los parásitos eurixénicos, es decir, aquellos que poseen un amplio rango de hospedadores, se han descrito tres categorías de especies hospedadoras: las requeridas, las adecuadas y las inadecuadas, que se diferencian en su efecto sobre los componentes de la adecuación biológica de los parásitos (fecundidad y sobrevivencia), más que en la magnitud de las infrapoblaciones (Holmes 1976, Holmes *et al.* 1977). Por ésto, la identidad de la especie hospedadora podría constituir una variable importante a considerar en estudios de dinámica poblacional de los parásitos, además de otros factores que podrían afectar los componentes de su adecuación biológica, tales como la presencia de otros taxa parasitarios (Bush & Holmes 1983), o el efecto diferencial de parásitos eurixénicos sobre la adecuación biológica de hospedadores alternativos (Holt & Pickering 1985, Price *et al.* 1988).

Las variaciones en los componentes de la adecuación biológica de los parásitos que son inducidas por la especie hospedadora pueden evidenciarse, indirectamente, a través de su efecto sobre caracteres fenotípicos de los parásitos que están correlacionados con ella. Por otra parte, debe considerarse que las variaciones morfológicas de los caracteres de valor diagnóstico en la taxonomía parasitaria, debidas a la identidad de la especie hospedadora, pueden provocar una tendencia a describir un exceso de nuevas especies (Downes 1990). En efecto, los resultados de diversos trabajos han evidenciado que, en forma natural y experimental, distintas especies hospedadoras, como también individuos de la misma especie hospedadora, pueden

inducir variaciones morfológicas en el tamaño corporal, proporciones de las distintas partes del cuerpo (Michel *et al.* 1971, Hong & Timms 1987), forma y tamaño de apéndices (Downes 1990), y caracteres sexuales secundarios (Michel *et al.* 1972, Hong & Timms 1989).

La unidad de estudio de este trabajo la constituyen los individuos *Corynosoma* sp. (Acanthocephala: Polymorphidae) que parasitan el intestino del lobo fino austral (*Arctocephalus australis*) y del lobo marino común (*Otaria byronia*), hospedadores que viven en condiciones de simpatria en la costa uruguaya. Las especies del género *Corynosoma* tienen ciclo vital indirecto y habitan al estado adulto en mamíferos marinos y en algunas aves (Golvan 1959, Petrochenko 1971, Morini & Boero 1960<sup>1</sup>), a los que son transmitidos desde los hospedadores intermediarios (invertebrados planctónicos y peces), a través de vínculos depredador-presa. La condición simpátridoaloxénica de estos parásitos (es decir, habitando en distintas especies hospedadoras en una misma localidad geográfica), permite realizar una comparación de su morfología y fecundidad, y de esta forma indagar acerca de la importancia de la especie hospedadora como posible agente causal de la diferenciación entre los parásitos. Este diseño de observaciones permite descartar como explicación plausible, un posible efecto geográfico sobre la diferenciación morfológica de los parásitos, por el hecho de que los hospedadores estudiados viven en simpatria.

No se han realizado estudios que permitan discriminar la importancia de la especie hospedadora sobre las variaciones morfológicas inducidas por ella misma, y sobre las variaciones de magnitud del parasitismo, de distribución, morfológicas y de la fecundidad de los parásitos. Para someter a prueba esta hipótesis se evalúa la significación estadística de las diferencias entre especies hospedadoras, en la prevalencia,

<sup>1</sup> MORINI EG & JJ BOERO (1960) *Corynosoma otariae* n. sp. (Acanthocephala; Polymorphidae) parásito de un lobo marino (*Otaria flavescens*). Actas de trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología, Tomo 2, Sección 3, Invertebrados. pp. 229-234. La Plata, Argentina.

abundancia, distribución y proporción de sexos en el hospedador, fecundidad y características morfológicas de los parásitos. Se discuten los resultados en términos de la calidad de la especie hospedadora, para la expresión de la fecundidad de las hembras de *Corynosoma* sp.

#### MATERIAL Y METODOS

##### *Descripción de las muestras y variables consideradas*

Durante el verano e invierno de 1990 se recolectaron 38 lobos finos australes y 9 lobos marinos comunes desde la Isla de Lobos, Uruguay (34°S; Fig. 1). A cada uno de los lobos se les determinó su especie,

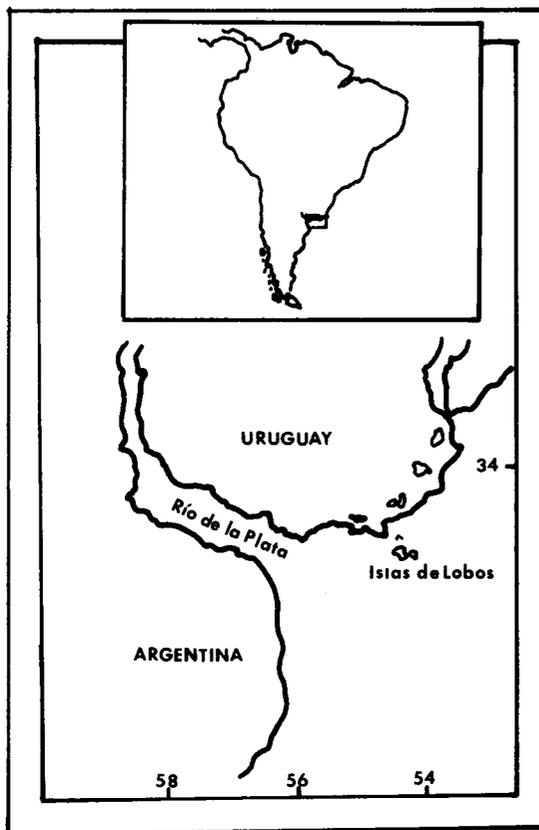


Fig. 1: Ubicación del sitio de recolección de los lobos marinos de ambas especies consideradas en este estudio, *Arctocephalus australis* (lobo fino austral) y *Otaria byronia* (lobo marino común), Isla de Lobos, Uruguay.

Sampling site of South American fur seals *Arctocephalus australis*, and South American sea lions *Otaria byronia*: Isla de Lobos, Uruguay.

longitud corporal (cm) y sexo. Luego se extrajo la masa visceral mediante una incisión longitudinal, por ventral. El intestino fue sectorizado en tercio anterior, medio y posterior, para realizar a continuación su disección longitudinal por separado, y extracción de todos los parásitos de cada sector intestinal, mediante un raspado de la mucosa. Finalmente se determinó taxonómicamente a cada parásito colectado según Petrochenko (1971), Smales (1986), Zdzitowiecki (1984a, 1984b, 1986), y se realizó la determinación de su abundancia mediante un censo de cada infrapoblación.

Las variables de interés para nuestros análisis fueron la prevalencia, abundancia, distribución, proporción de sexos y estados de desarrollo de *Corynosoma* en cada infrapoblación. Se estimó, además, la fecundidad y características morfológicas de los parásitos, mediante los siguientes procedimientos:

a) Se determinó la abundancia de parásitos mediante censo en cada una de las secciones del intestino de todos los hospedadores de la muestra. El número de hembras, machos y hembras maduras fue estimado mediante un submuestreo al azar de al menos 100 individuos parásitos, obtenidos de las infrapoblaciones de todos los ejemplares de lobo marino común, y de 6 ejemplares de lobo fino austral en los cuales su abundancia excedía de 100 parásitos.

b) Para determinar si los parásitos de lobos finos y comunes pertenecían a la misma especie se utilizó los caracteres que la literatura considera de valor diagnóstico. Estos son la oncotaxia de la probóscide, la distribución de la espinulación del cuerpo y la morfometría de 15 variables (Smales 1986, Zdzitowiecki 1984a, 1984b, 1986), realizada a través de un ocular graduado acoplado a un microscopio estereoscópico. Estas se obtuvieron de 48 ejemplares, 12 de cada sexo y de cada especie hospedadora. Diez de ellas fueron medidas en vermes de ambos sexos (largo del cuerpo, largo y ancho de la proboscis, largo del cuello, largo del receptáculo de la proboscis, largo de los lemniscos, largo del tronco, largo de las

espinas genitales y del tronco y largo del tronco posterior). En las hembras se midió el largo de los embrióforos y el largo del complejo genital. En los machos se determinó la longitud máxima del testículo izquierdo y derecho, junto al largo de la bolsa de Safftingen. Todas estas medidas se expresan en mm.

c) Para evaluar la importancia relativa de la especie hospedadora y la talla corporal de las hembras sobre la fecundidad de *Corynosoma* sp., se seleccionó 20 hembras maduras desde 4 lobos finos, y otras 20 desde 3 lobos comunes, las que fueron obtenidas desde el tercer tercio del intestino. Se consideró maduras a aquellas hembras que se tenía la certeza de que habían sido inseminadas, ya que conservaban el tapón de cemento que deposita el macho en el genital femenino, luego de la cópula. La fecundidad de dichas hembras fue estimada de acuerdo a la técnica descrita por McLelland (1980). Es decir, a cada una se le midió la longitud del tronco y se les extrajeron los huevos, los que luego se llevaron a una solución acuosa de 20 ml. La muestra se homogenizó con un agitador magnético para luego sacar 15 alícuotas de 0,1 ml con una micropipeta, y contar los huevos presentes en cada una de las alícuotas. El promedio de las 15 muestras se multiplicó por el factor de conversión al volumen de la muestra ( $\times 200$ ), y este valor se consideró como estimador de la fecundidad de cada parásito.

#### *Análisis de los datos*

La prevalencia, proporción de sexos y proporción de estados de desarrollo en cada uno de los tercios del intestino fue comparada mediante la prueba de Chi-cuadrado (o la de la probabilidad exacta de Fisher, según correspondiese), en el total de la muestra, entre especies hospedadoras. La equivalencia de la distribución espacial de los parásitos en cada infrapoblación se estimó mediante un análisis de concordancia de Kendall para los parásitos de cada especie de lobo marino (Zar 1984). La significancia de las diferencias en la abundancia de *Corynosoma* sp. entre especies hospedadoras fue evaluada mediante un análisis

de la varianza de una vía, realizado con los datos transformados al ranking (Conover & Iman 1981).

El efecto simpátrido-aloxénico sobre la morfología de *Corynosoma* sp. fue evaluado mediante un análisis multivariado (Análisis de Componentes Principales realizado sobre la matriz de correlación, ACP), de las variables morfométricas antes mencionadas. Para determinar qué variables se combinan mejor para explicar los patrones morfométricos cuando se grafican en un espacio reducido, se emplearon las variables morfométricas comunes a ambos sexos. Posteriormente, se realizó un análisis de la varianza de los puntajes de las observaciones en los dos primeros ejes derivados del ACP, según los efectos de la especie hospedadora y el sexo de los parásitos.

La significancia del efecto de la especie hospedadora sobre la fecundidad de las hembras de *Corynosoma* se evaluó mediante un análisis de la covarianza en el que la talla corporal era la covariable y la especie hospedadora la variable clasificatoria (Sokal & Rohlf 1981). Se consideró a la talla corporal de las hembras como la covariable luego de haber determinado la significancia del coeficiente de correlación entre esta variable y la fecundidad, para cada especie hospedadora.

#### RESULTADOS

El 97,4% de los 38 lobos finos australes y el 88,9% de los lobos marinos comunes colectados en Uruguay portaban *Corynosoma* sp. La abundancia en el lobo fino austral fluctuó desde 45 a 3.012, y entre 1 y 4.828 en el lobo marino común. Sin embargo, ni la prevalencia (Prueba de la probabilidad exacta de Fisher,  $P = 0,9$ ), ni la abundancia son significativamente distintas entre especies hospedadoras ( $F = 1,03$ ; g.l. = (1, 45),  $P > 0,05$ ).

En ambas especies hospedadoras existe un gradiente creciente de abundancias de *Corynosoma* sp. desde el primer al último tercio del intestino (Coeficiente de concordancia de Kendall:  $W = 0,87$ , para *A. australis*,  $\chi^2 = 66,4$ ,  $n = 3$ ,  $m = 37$ ,  $P < 0,01$ ;  $W = 0,78$  para *O. byronia*,

$\chi^2 = 12,4$ ,  $n = 3$ ,  $m = 8$ ,  $P < 0,002$ ). En la Fig. 2 se puede observar la distribución de frecuencias del número de parásitos por hospedador en cada tercio del intestino, para las dos especies hospedadoras.

En las dos especies de lobos marinos, al considerar las tres partes del intestino en conjunto, ocurre que las hembras son más abundantes que los machos (Prueba de Chi-cuadrado para someter a prueba la hipótesis de una razón de sexos igual a uno: lobo fino austral  $\chi^2 = 36,8$ ; lobo marino común  $\chi^2 = 72,1$ ;  $P < 0,05$ , g.l. = 1, en ambos casos). Sin embargo, en ambas especies hospedadoras también ocurre que en el primer tercio del intestino la proporción de sexos no es significativamente distinta de uno (*A. australis*:  $\chi^2 = 1,28$ ,  $0,30 > P > 0,25$ ; *O. byronia*:  $\chi^2 = 2,28$ ;  $0,20 > P > 0,10$ , g.l. = 1, en ambos casos).

La composición de las infrapoblaciones del acantocéfalo es distinta en ambas especies hospedadoras, tanto en proporción de sexos como en la proporción de estados de desarrollo de las hembras ( $\chi^2 = 47,9$ , g.l. = 2,  $P < 0,001$ ). Aunque se observó una

mayor proporción de hembras en el lobo marino común ( $\chi^2 = 6,0$ ; g.l. = 1,  $P < 0,05$ ), existía una mayor proporción de hembras maduras en el lobo fino austral ( $\chi^2 = 39,2$ ; g.l. = 1,  $P < 0,001$ , Tabla 1).

Los caracteres merísticos de *Corynosoma* resultaron idénticos para los ejemplares de cada especie hospedadora: ambos tenían 18 hileras de ganchos y 11 ganchos por hilera en la proboscis, de los cuales los 3 basales eran espinas. El patrón de espinulación del cuerpo también fue idéntico para los parásitos de ambas especies hospedadoras: no alcanza el campo de espinas genitales en el sector ventrocaudal del cuerpo. Aunque no se contó el número de espinas genitales, ni se midió los ganchos de la proboscis, éstas no presentaban diferencias notables.

Los caracteres morfométricos medidos, sin embargo, son claramente distintos entre los parásitos colectados en ambas especies hospedadoras (Tabla 2). El análisis de componentes principales indica que los dos primeros ejes del ACP dan cuenta del 90,2% de la varianza del espacio morfométrico. El primer eje explica un 76,3% de la

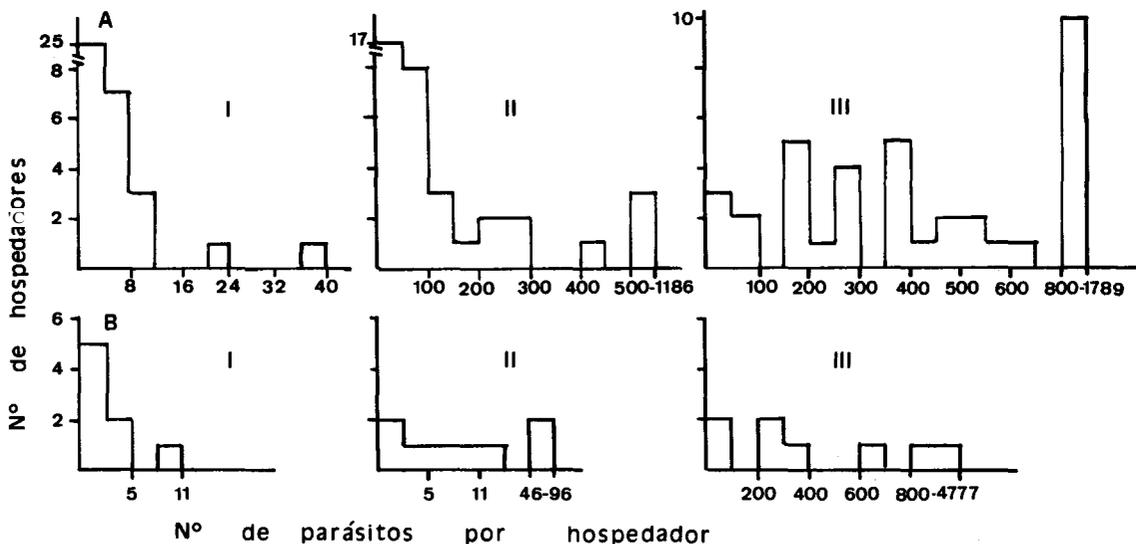


Fig. 2: Distribución de frecuencias del número de parásitos por hospedador en cada tercio del intestino (primer tercio I, segundo tercio II y tercer tercio III) para cada especie hospedadora, *Arctocephalus australis* (A) y *Otaria byronia* (B).

Frequency distribution of the number of parasites per host in each section of the intestine (1st section = I, 2nd section = II, and 3rd section = III) of each host species, *Arctocephalus australis* (A) and *Otaria byronia* (B).

TABLA 1

Composición de las poblaciones de *Corynosoma* sp. en el intestino de *A. australis* y *O. byronia*. Número total (tres tercios del intestino) de machos y de hembras en cada uno de los estados de desarrollo (maduras e inmaduras).  
Composition of the populations of *Corynosoma* sp. in the intestine of *A. australis* and *O. byronia*. Total number (three parts of intestine) of male and females in each one of developmental stages (mature and immature)

	H. maduras	H. inmaduras	Machos	Total
<i>A. australis</i>	611	3	419	1.033
<i>O. byronia</i>	468	40	242	750
Total	1.079	43	661	1.783

TABLA 2

Rango de las 15 variables morfométricas medidas en *Corynosoma* sp. colectados en *A. australis* y *O. byronia*, utilizadas en el análisis de componentes principales.  
Range of the 15 morphometric variables measured in *Corynosoma* sp. collected in *A. australis* and *O. byronia*. These variables were used in the principal component analysis.

Variable morfométrica (mm)	<i>O. byronia</i>		<i>A. australis</i>	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Largo del cuerpo	4,00 - 5,20	3,20 - 4,60	4,80 - 6,60	4,40 - 6,20
Largo del tronco	1,20 - 2,70	1,50 - 2,90	2,00 - 3,50	2,10 - 3,30
Espinas tronco	0,026 - 0,045	0,041 - 0,057	0,048 - 0,064	0,047 - 0,063
Espinas genitales	0,032 - 0,050	0,035 - 0,051	0,049 - 0,069	0,044 - 0,059
Largo proboscis	0,55 - 0,73	0,60 - 0,80	0,81 - 0,98	0,81 - 0,99
Ancho proboscis	0,10 - 0,24	0,12 - 0,25	0,15 - 0,29	0,15 - 0,29
Largo cuello	0,14 - 0,24	0,09 - 0,21	0,12 - 0,22	0,08 - 0,22
Largo receptáculo	0,95 - 1,08	0,89 - 1,08	1,16 - 1,30	1,15 - 1,30
Tronco posterior	0,51 - 0,98	0,69 - 1,00	0,58 - 1,01	0,85 - 1,05
Largo lemniscos	0,88 - 1,08	0,88 - 1,06	1,28 - 1,48	1,26 - 1,43
Testículo izquierdo	0,28 - 0,42	—	0,33 - 0,47	—
Testículo derecho	0,30 - 0,44	—	0,36 - 0,49	—
Bolsa Safftingen	0,56 - 0,74	—	0,76 - 0,94	—
Complejo genital	—	1,18 - 1,33	—	1,40 - 1,57
Embrióforos	—	0,066 - 0,085	—	0,080 - 0,098
n	12	12	12	12

varianza, y a él están asociadas las variables largo corporal, largo de las espinas genitales, de los lemniscos, de la proboscis y de su receptáculo (Tabla 3). Un 91,2% de la varianza de los puntajes de las observaciones en el eje 1 del ACP están explicadas por efectos de la especie hospedadora ( $F(1, 44) = 1.196,8$ ;  $P < 0,0001$ , Fig. 3). El sexo de los parásitos explica un 3,7% adicional de dicha varianza ( $F(1, 44) = 48,3$ ;  $P < 0,0001$ ), y otro 1,7% adicional

demuestra que la interacción entre ambos factores es significativa ( $F(1, 44) = 22,8$ ;  $P < 0,0001$ ). En resumen, los parásitos del lobo fino austral son de mayor largo corporal, poseen lemniscos más largos, y una proboscis de mayor tamaño que los del lobo marino común. Las diferencias encontradas entre sexos sólo en los parásitos colectados del lobo fino austral, parecen asociadas a la longitud de las espinas genitales (Tabla 2, Fig. 3).

TABLA 3

Ponderaciones de las 15 variables morfométricas de *Corynosoma* sp, colectados en ejemplares adultos de *A. australis* y *O. byronia*, en los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales, llevado a cabo sobre la matriz de correlación.

Loadings of 15 morphometric variables recorded in *Corynosoma* specimens collected in *A. australis* and *O. byronia*, in the first two axes of a principal component analysis carried out on the correlation matrix.

Variable morfométrica	Todos		Machos		Hembras	
	Puntaje de la variable en el ACP					
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Largo del cuerpo	0,829	0,162	0,851	0,502	0,858	0,502
Largo del tronco	0,590	0,633	0,721	0,681	0,501	0,852
Espinas tronco	0,648	0,716	0,949	0,309	0,475	0,869
Espinas genitales	0,819	0,402	0,924	0,376	0,702	0,706
Largo proboscis	0,891	0,437	0,962	0,262	0,913	0,400
Ancho proboscis	0,475	0,719	0,661	0,739	0,368	0,925
Largo cuello	0,081	0,304	0,034	0,995	0,036	0,983
Largo receptáculo	0,945	0,268	0,980	0,187	0,946	0,311
Tronco posterior	0,179	0,847	0,215	0,936	0,549	0,797
Largo lemniscos	0,966	0,226	0,988	0,131	0,986	0,149
Testículo izquierdo	-	-	0,619	0,776	-	-
Testículo derecho	-	-	0,676	0,730	-	-
Bolsa Safftingen	-	-	0,936	0,345	-	-
Complejo genital	-	-	-	-	0,958	0,285
Embrióforos	-	-	-	-	0,795	0,604
Nº de observaciones	48		24		24	

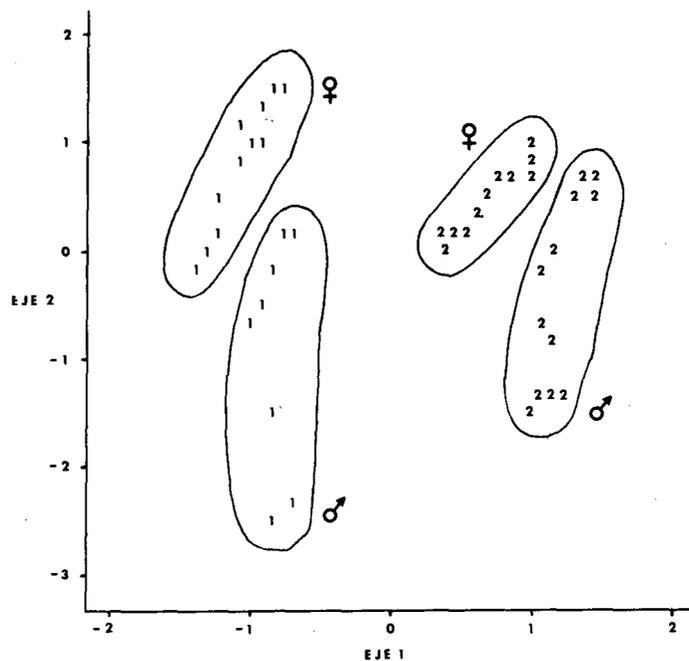


Fig. 3: Puntajes de la ordenación en los dos primeros ejes de un análisis de componentes principales, realizado con 15 variables morfométricas, de los machos y hembras de *Corynosoma* sp. recolectados de *Otaria byronia* (1), y de *Arctocephalus australis* (2), en Isla de Lobos, Uruguay.

Ordination scores on the first two axes of the principal component analysis carried out with data on 15 morphometric variables of male and female *Corynosoma* specimens collected in *Otaria byronia* (1), and in *Arctocephalus australis* (2), at Isla de Lobos, Uruguay.

El segundo eje del ACP explica un 13,9% adicional de la varianza, y a él están asociadas las variables longitud del tronco, de las espinas del tronco, ancho de la proboscis, largo del cuello y del tronco posterior (Tabla 3). El 50,6% de la varianza de los puntajes de las observaciones en este eje del ACP están explicados por el sexo de los parásitos, independientemente de la especie hospedadora de la que provengan ( $F(1, 44) = 41,6$ ;  $P < 0,0001$ ). Dichas variables poseen valores claramente mayores en las hembras (Tabla 2, Fig. 3).

La fecundidad de las hembras colectadas del lobo fino austral (rango = 2.960 – 64.680 huevos por hembra, mediana = 25.707), fue significativamente mayor que la de las colectadas en el lobo marino común (rango = 1.160 – 16.012, mediana = 6.126, Prueba de Wilcoxon,  $z = 3,7$ ;  $n = 20$ ,  $P < 0,01$ ). El tamaño corporal de las hembras del acantocéfalo explica un

70% de la varianza de la fecundidad, cuando se considera a los parásitos provenientes de ambas especies hospedadoras en conjunto. Sin embargo, el modelo lineal generalizado que mejor explica la varianza de la fecundidad de los acantocéfalos (un 76,1%), considera una regresión para cada especie hospedadora, con interceptos diferentes ( $F(1, 37) = 5,50$ ;  $P < 0,05$ ), y pendientes que no se diferencian significativamente ( $F(1, 36) = 3,24$ ;  $0,10 > P > 0,05$ ; Fig. 4).

#### DISCUSION

La plasticidad fenotípica, entendida como todos los tipos de variación del fenotipo que son inducidas por el ambiente de un organismo, podría ser el mecanismo que permita explicar las diferencias morfométricas y de fecundidad de los parásitos colectados en ambas especies hospedadoras. Al considerar a cada especie hospedadora

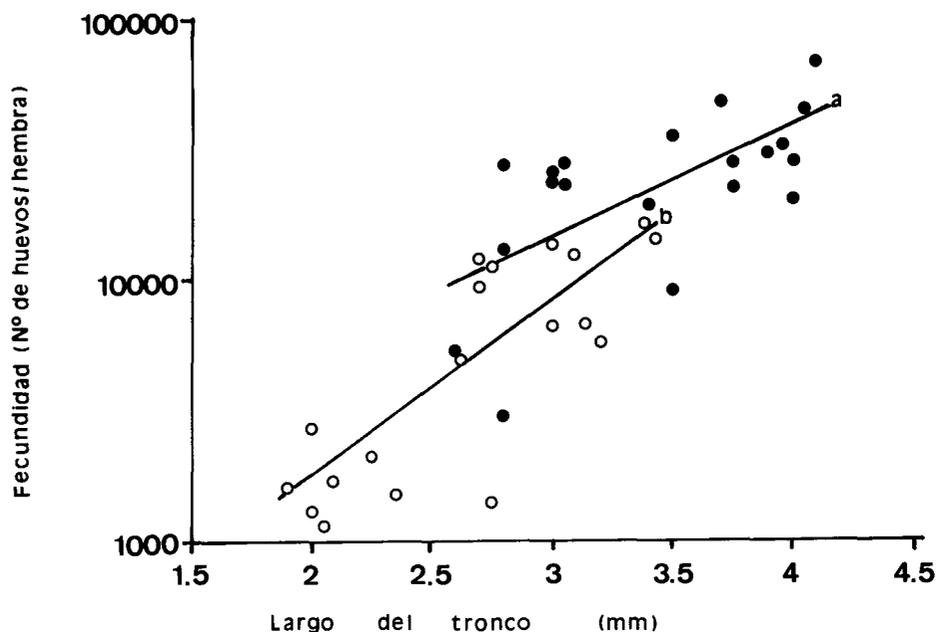


Fig. 4: Relación entre la talla corporal de las hembras de *Corynosoma* sp. y su fecundidad (huevos por hembra) en *Arctocephalus australis* (a) y *Otaria byronia* (b). La ecuación que describe la relación entre talla corporal y la fecundidad para las hembras colectadas en *A. australis* es  $\log_{10}(Y) = 3,004 + 0,3859(x)$ , y para *O. byronia*  $\log_{10}(Y) = 1,8547 + 0,6839(x)$ .

Relationship between body size and fecundity of *Corynosoma* sp. females (eggs per female) in *Arctocephalus australis* (a) and in *Otaria byronia* (b). The regression equations are:  $\log_{10}(Y) = 3,004 + 0,3859(x)$ , for females collected in *A. australis*, and  $\log_{10}(Y) = 1,8547 + 0,6839(x)$  in *O. byronia*.

como ambientes distintos para los parásitos, es posible que estas diferencias morfológicas representen una respuesta de los parásitos a señales ambientales distintas (Stearns 1989), determinadas por la identidad específica del hospedador. Sin embargo, se hace necesario determinar en forma previa, si los morfotipos encontrados pueden o no ser considerados como miembros de una misma especie, al menos, bajo los criterios taxonómicos actuales.

En la taxonomía de los acantocéfalos, la oncotaxia de la proboscis y la espinulación del cuerpo son los caracteres considerados de mayor valor diagnóstico por los especialistas (Petrochenko 1971, Smales 1986, Zdzitowiecki 1984a, 1986b, 1986). Por esto, nosotros consideramos que los ejemplares colectados en ambas especies hospedadoras corresponden a una misma especie de *Corynosoma*, de la cual no podemos entregar definitivamente su nombre específico, como consecuencia de las confusas descripciones existentes. Sin embargo, y aunque las diferencias morfométricas entre los ejemplares colectados de ambas especies hospedadoras los distinguen claramente (Tabla 2, Fig. 3), esta especie es muy similar a *C. pseudohammani* Zdzitowiecki (1984a), en el largo total del cuerpo, largo de las espinas del tronco, largo de las espinas genitales, largo de los lemniscos, largo del complejo genital y número de ganchos por hilera de la proboscis. También es similar a *C. australe*, redescrita por Zdzitowiecki (1984b) y Smales (1986), en el largo del tronco, proboscis y su receptáculo, largo de los testículos, tamaño de los embrióforos y número de hileras de ganchos. Los ejemplares colectados por nosotros coinciden con ésta última especie y con *C. pseudohammani* en el número de ganchos por hilera.

Otros resultados que sugieren que estos parásitos pertenecen a una misma especie son las similares tasas de infección y distribución a lo largo del intestino entre especies hospedadoras (Fig. 2). La ausencia de diferencias significativas en la prevalencia y la abundancia de *Corynosoma* sp. entre especies hospedadoras sugiere que éstos están expuestos a una fuente similar de

infección: la dieta, aunque se desconoce los hábitos alimentarios de ambos hospedadores en la costa uruguaya.

Cabe destacar que a la diferenciación morfológica entre especies hospedadoras se suma el dimorfismo sexual detectado en el análisis de componentes principales (Tabla 3, Fig. 3). Este dimorfismo sexual, que fue evaluado en variables morfométricas comunes a ambos sexos, fue más acentuado en el lobo fino austral que en el lobo marino común, lo que podría indicar que en el primer hospedador los parásitos alcanzan un grado de desarrollo mayor que en el segundo.

El patrón similar de distribución de la abundancia de *Corynosoma* sp. a lo largo del intestino de ambas especies hospedadoras (Fig. 2) es coincidente con el descrito por Helle y Valtonen (1981) para *C. strumosum* en la foca anillada *Pusa hispida*. Esto sería una característica específica de las especies en el género y se debería a que estos parásitos crecen y maduran mientras se desplazan hacia la última parte del intestino (Helle & Valtonen 1980), su hábitat preferencial. El alto porcentaje de hembras maduras puede ser un indicador de que las infecciones por *Corynosoma* sp. no son recientes, a pesar de que se conoce muy poco acerca del tiempo de residencia de estos parásitos (Tabla 1, Helle & Valtonen 1980). Finalmente, la modificación de la razón de sexos a través del intestino se debería a que los machos se agruparían principalmente en la primera parte del intestino para asegurar la copulación. Por otra parte se ha señalado que los machos disminuyen más rápidamente durante el curso de la infección que las hembras (Crompton & Whitfield 1968, Helle & Valtonen 1980), lo que refuerza la idea de que la copulación se realiza poco tiempo después de que los parásitos llegan al primer tercio del intestino (Helle & Valtonen 1981).

Para que las diferencias morfométricas observadas entre los parásitos colectados de ambas especies hospedadoras (Tabla 2, Fig. 3), sean resultado de un efecto selectivo inducido por la especie hospedadora definitiva, ellas debieran estar asociadas a las variaciones de la adecuación bioló-

gica de los parásitos, tal como lo propone el esquema de categorización de hospedadores de Holmes (1976). En este caso de estudio, *A. australis* sería el hospedador requerido para *Corynosoma* sp. (Holmes 1976) y sería, además, la principal fuente de origen de estados infectantes para los hospedadores intermediarios. Esta afirmación se basa en la mayor proporción de hembras maduras (Tabla 1), y la mayor talla corporal de los parásitos (Fig. 3), que se complementan con la observación de una mayor fecundidad de las hembras de *Corynosoma* (Fig. 4), en el lobo fino austral.

Las variaciones de la fecundidad de los parásitos pueden ser resultado de las diferencias inducidas por la especie hospedadora, sólo sobre el tamaño corporal de los parásitos (el que usualmente está correlacionado con la fecundidad), más que por efectos directos sobre ella. En nuestros resultados, aunque la mayor fecundidad de los parásitos en *A. australis* es explicada principalmente por el efecto que induce la especie hospedadora sobre la talla corporal de los parásitos, existe además un porcentaje significativo de la varianza de la fecundidad que lo explica la especie hospedadora, por sí sola. Esto sugiere que, además de inducir efectos sobre la morfometría que covarían con la fecundidad, la especie hospedadora tendría un efecto directo sobre la fecundidad (Fig. 4).

En conclusión, la evidencia aquí presentada indica que la especie hospedadora es un factor capaz de inducir una clara diferenciación morfológica entre parásitos conespecíficos habitando en hospedadores simpátridos. Estas se suman a diferencias en la fecundidad, y quizás otros componentes de la adecuación biológica de los parásitos, como la sobrevivencia, que permiten discernir cuál o cuáles pueden ser considerados como hospedadores requeridos para su desarrollo. Estos resultados permiten, además, cuestionar la utilización de variables morfométricas para determinar especies de *Corynosoma*, ya que las diferencias en rangos morfométricos en ejemplares conespecíficos colectados en condiciones tan extremas como la simpátrido-aloxénica, conducirían a la descripción de nuevas

especies parásitas en cada especie hospedadora capaz de inducir tales efectos sobre la morfometría.

#### AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Fondo Nacional de Investigación Científica y Tecnológica (FONDECYT), a través del proyecto 870/90, a cargo de MARIO GEORGE-NASCIMENTO. Los funcionarios de la Industria Lobera y Pesquera del Estado de Uruguay (ILPE), Mauricio Lima, Luis Mario Batallés, Enrique Páez, apoyaron nuestro trabajo en terreno, al igual que el Sr. Hernán Cortés, Renzo Riffo y Albarita Labrín, a quienes estamos agradecidos.

#### LITERATURA CITADA

- BUSH AO & JC HOLMES (1983) Niche separation and the broken stick model: use with multiple assemblages. *American Naturalist* 122: 849-855.
- CONOVER WJ & RL IMAN (1981) Rank transformations as a bridge between parametric and non-parametric statistics. *American Statistician* 35: 124-133.
- CROMPTON DW & J WHITFIELD (1968) The course of infection of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in domestic ducks. *Parasitology* 58: 231-246.
- DOWNES BJ (1990) Host-induced morphology in mites: Implications for host-parasite coevolution. *Systematic Zoology* 39 (2): 162-168.
- GOLVAN Y (1959) Acanthocephales du genre *Corynosoma* Luhe 1904, parasites de mammifères de Alaska et de Midway. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 34 (3): 288-321.
- HELLE E & ET VALTONEN (1980) On the occurrence of *Corynosoma* spp. (Acanthocephala) in ringed seals (*Pusa hispida*) in the Bothnian bay, Finland. *Canadian Journal of Zoology* 58 (2): 298-303.
- HELLE E & ET VALTONEN (1981) Comparison between spring and autumn infection by *Corynosoma* (Acanthocephala) in ringed seals *Pusa hispida* in the Bothnian bay of the Baltic Sea. *Parasitology* 82: 287-296.
- HOLMES JC (1976) Host selection and its consequences. In: Kennedy CR (ed.) *Ecological Aspects of Parasitology*: 21-39, North Holland Publishing Company, Amsterdam.
- HOLMES JC, RP HOBBS & TS LEONG (1977) Populations in perspective: community organization and regulation of parasite populations. In: Esch GE (ed.) *Regulation of parasite populations*: 209-245, Academic Press, New York.
- HOLT RD & J PICKERING (1985) Infectious disease and species coexistence: a model of Lotka-Volterra form. *American Naturalist* 126: 196-211.
- HONG C & BJ TIMMS (1987) Variation in size of *Ostertagia circumcincta* a nematode parasite of sheep, induced experimentally and during preparation and preservation. *Systematic Parasitology* 9: 39-42.
- HONG C & BJ TIMMS (1989) Host-dependent variation in the morphology of female *Ostertagia circumcincta* (Stadelmann, 1984) Ransom, 1907, a nematode parasite of sheep. *Systematic Parasitology* 13: 121-124.

- MCLELLAND G (1980) *Phocanema decipiens*: Growth, reproduction and survival in seals. *Experimental Parasitology* 49: 175-187.
- MICHEL JF, MB LANCASTER & C HONG (1971) Host-induced effects on the size and body proportions of *Ostertagia ostertagi* (Stiles, 1892) Ransom, 1907, a nematode parasite of cattle. *Journal of Parasitology* 57 (6): 1185-1189.
- MICHEL JF, MB LANCASTER & C HONG (1972) Host-induced effects on the vulval flap of *Ostertagia ostertagi*. *International Journal for Parasitology* 2: 305-317.
- PETROCHENKO V (1971) Acanthocephala of domestic and wild animals. Published for the National Science Foundation, Washington D.C., by the Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- PRICE PW, M WESTOBY & B RICE (1988) Parasite mediated competition: some predictions and tests. *American Naturalist* 133: 544-555.
- ROHDE K (1990) Marine parasites: An australian perspective. *International Journal for Parasitology* 20(4): 565-575.
- SMALES LR (1986) Polymorphidae (Acanthocephala) for australian mammals with descriptions of two new species. *Systematic Parasitology* 8: 91-100.
- SOKAL RR & FJ ROHLF (1981) *Biometry*. 2nd edition. WH Freeman and Co., San Francisco.
- STEARNS SC (1989) The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *BioScience* 39(7): 436-445.
- ZAR JH (1984) *Biostatistical Analysis*. 2nd edition Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey.
- ZDZITOWIECKI K (1984a) Redescription of *Corynosoma hammani* (Linstow, 1892) and description of *C. pseudohammani* sp. n. (Acanthocephala) from the environs of the South Shetlands (Antarctic). *Acta Parasitologica Polonica* 29: 379-393.
- ZDZITOWIECKI K (1984b) Some antarctic acanthocephalans of the genus *Corynosoma* parasitizing Pinnipedia, with description of three new species. *Acta Parasitologica Polonica* 29: 359-377.
- ZDZITOWIECKI K (1986) *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 Parasitologica Polonica* 31: 29-32.