

# La conducta de la jaiba estuarina *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) en relación al parasitismo por el acantocefalo *Profilocollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985) en el sur de Chile

Behavior of the estuarine crab *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837)  
in relation to the parasitism by the acanthocephalan *Profilocollis antarcticus*  
(Zdzitowiecki 1985) in southern Chile

JOSE PULGAR, MARCELA ALDANA, ELISEO VERGARA  
y MARIO GEORGE-NASCIMENTO

Facultad de Ciencias, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Casilla 297, Concepción, Chile

## RESUMEN

Los parásitos pueden provocar cambios fenotípicos en el hospedador intermediario (presa) que facilitarían su transmisión al hospedador definitivo (depredador). En esta investigación se indaga, tanto en la naturaleza como en laboratorio, si la jaiba estuarina *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) parasitada por el acantocéfalo *Profilocollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985) se comporta en forma distinta a las no parasitadas. En terreno se comparó la frecuencia con que las jaibas parasitadas y no parasitadas reaccionaban frente a una amenaza visual, presentaban diferencias en el color del caparazón, hacían uso de hábitats más o menos visibles, y se ubicaban dentro o fuera del agua. En laboratorio, se evaluó la conducta hidrotóxica y fototóxica de jaibas parasitadas y no parasitadas. Además, se evaluó la reacción y cambios en la coloración del caparazón en jaibas experimentalmente parasitadas. Los resultados sugieren que, en terreno, el acantocéfalo no altera la conducta ni la coloración de la jaiba estuarina. En los experimentos, las jaibas inoculadas con cisticantos sufrieron cambios de color. Se propone que la relación de tallas corporales jaiba-parásito, la posición del parásito en el cuerpo de la jaiba, la magnitud del parasitismo en la población del hospedador intermediario y la patogenicidad del parásito para el hospedador definitivo podrían ser determinantes en que el hospedador intermediario manifieste o no alteraciones morfológicas o conductuales cuando está parasitado.

**Palabras clave:** conducta, jaibas, acantocéfalo, Lenga, Chile.

## ABSTRACT

Parasites are able to induce phenotypic changes in intermediate hosts (prey), thus favouring transmission toward definitive hosts (predators). In this study, we assess the behavior of the estuarine crab *Hemigrapsus crenulatus* (Milne-Edwards 1837) when infected by the acanthocephalan *Profilocollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985), in the field and in laboratory settings. In the field, we compared the frequency of infected and uninfected crabs that reacted fleeing to a visual menace, that showed differences in the caparace colour, that made use of habitats more or less visible, and their location within or outside the water. In the laboratory we assessed the hydrotaxic and phototaxic behavior of infected and uninfected crabs. We also assessed the readiness of crabs to react fleeing when visually menaced and the colour changes of the caparace induced by experimental infections. Our results showed that, in the field, parasites do not induce behavioral or pigmentation changes in the estuarine crab. In the laboratory experiments, crabs inoculated with cystacanths changed their pigmentation. We suggest that the ratio of crab-parasite body size, the location of the parasite in the host body, the magnitude of parasitism in the intermediate host population and the pathogenicity of the parasite for the definitive host, may be determinant in the evolution of the manifestation of morphological or behavioral changes in parasitized intermediate hosts.

**Key words:** behavior, crabs, acanthocephalan, Lenga, Chile.

## INTRODUCCION

Diversos autores han considerado que las principales fuerzas estructuradoras de las comunidades biológicas son la competencia, la

depredación y las perturbaciones (Menge & Sutherland 1976, Begon et al. 1986, Begon & Mortimer 1987, Minchella & Scott 1991). En el último tiempo, sin embargo, se ha postulado que los parásitos, por medio de los

efectos sobre sus hospedadores intermedarios y definitivos, también pueden constituir una fuerza importante en el proceso de estructuración comunitaria (Moore & Gotelli 1990, Minchella & Scott 1991, Rennie 1992).

Gran parte de la literatura parasitológica en las últimas dos décadas se ha centrado en el efecto directo que tienen los parásitos sobre alguno de los componentes de la adecuación biológica de sus hospedadores, y en el efecto indirecto sobre el resultado de interacciones entre especies hospedadoras, como la competencia y la depredación (Baudoin 1975, Price et al. 1986, Moore 1987, Minchella & Scott 1991, George-Nascimento et al. 1992, Carmichael et al. 1993). Otra evidencia ha señalado que los parásitos pueden modificar su tasa de transmisión hacia el hospedador definitivo mediante la manipulación morfológica o conductual del hospedador intermedario, haciéndolo más vulnerable a la depredación (Helluy 1984, Moore 1984 a, b, 1987, Moore & Lasswell 1986, Dobson 1988).

Entre los mecanismos por medio de los cuales los hospedadores intermedarios parasitados podrían llegar a ser más vulnerables a la depredación por el hospedador definitivo se cuentan: i) reducción de la movilidad, ii) aumento de la conspicuidad, iii) desorientación, y iv) respuestas aberrantes a estímulos ambientales (Holmes & Bethel 1972). En forma complementaria, Moore (1983) sugirió que éstos podrían estar asociados a variaciones en las presas parasitadas en: i) la preferencia de sustrato, ii) utilización de refugios, y iii) respuesta a la luz. Más recientemente, Combes (1991) desarrolló el término de "favorización" para definir la estrategia por medio de la cual los parásitos provocan alteraciones en sus hospedadores intermedarios, ya sean morfológicas o conductuales, que los hacen más vulnerables a la depredación. Se ha determinado que en muchos casos la alteración conductual puede ser el mero resultado de patologías inherentes a la asociación hospedador-parásito, involucrando daños en el tejido nervioso o muscular del hospedador intermedario (Holmes & Bethel 1972).

Los acantocéfalos constituyen el grupo de parásitos que ha sido mencionado más frecuentemente entre los que inducen cambios

conductuales específicos sobre sus hospedadores intermedarios. Dado que el ciclo de vida de los acantocéfalos involucra una relación depredador-presa, es razonable suponer que los rasgos o características que incrementen la oportunidad de alcanzar al hospedador definitivo pueden haber evolucionado a través de la selección natural, lo que en parte ha sido mostrado por pruebas de respuesta conductual a estímulos ambientales en sus hospedadores intermedarios (Holmes & Bethel 1972, Helluy 1984, Moore 1984 b, Moore & Gotelli 1990, Gotelli & Moore 1992, Hechtel et al. 1993).

El objetivo de esta investigación es indagar si la jaiba estuarina *Hemigrapsus crenulatus* (Milne Edwards 1837) se comporta en forma distinta cuando está parasitada por el acantocéfalo *Profilocollis antarcticus* (Zdzitowiecki 1985), tanto en la naturaleza como en laboratorio. En Lenga, nuestro sitio de estudio, este crustáceo es muy abundante (más de 10 por m<sup>2</sup>), y madura en la gaviota común *Larus dominicanus* (Lichtenstein), su más importante depredador (Retamal, 1969). Por esto, se evalúa si hay diferencias entre jaibas parasitadas y no parasitadas en el uso del hábitat, en la respuesta de escape a depredadores, y en la presencia o aparición de cambios en la coloración del caparazón. Este parásito ha sido registrado para este mismo hospedador en Chiloé (Torres et al. 1991), y en *Chionis alba* (Gmelin) en la Antártica (Zdzitowiecki 1991). En la costa peruana, la presencia de cistacantos de *Polymorphus (Profilocollis) bullocki* Mateo, Córdova y Guzmán 1981 ha sido registrada en el limanche *Emerita analoga* (Stimpson) (ver Oliva et al. 1992), y el estado adulto en *Larus belcheri* (ver Mateo et al. 1981, 1983).

#### MATERIALES Y METODOS

Todas las jaibas *Hemigrapsus crenulatus* fueron recolectadas manualmente desde el estero Lenga, Octava Región, Chile (36° 45'S, 73° 10' W), entre abril de 1993 y enero de 1994. Las muestras fueron colocadas en bolsas plásticas debidamente rotuladas de acuerdo a la fecha y tipo de muestreo, y transportadas al laboratorio donde se congelaron a una temperatura de -20° C. A cada

jaiba se le midió el ancho cefalotorácico (ACT), mediante un vernier y con una precisión de  $\pm 1$  mm, se le determinó el sexo por inspección visual del abdomen, y la abundancia del acantocéfalo *Profilicollis antarcticus* mediante disección e inspección bajo un microscopio estereoscópico.

En la naturaleza se comparó la frecuencia con que las jaibas parasitadas y no parasitadas se ubicaban dentro, fuera o en la interfase agua-aire, hacían uso de hábitats de distinta visibilidad (enterradas o no), reaccionaban o no frente a una amenaza visual (acercamiento humano), y presentaban o no manchas anaranjadas en el caparazón.

Los tamaños muestrales para cada una de las evaluaciones de terreno están de acuerdo a la disponibilidad de jaibas en cada sector de muestreo. La evaluación de la reacción de las jaibas parasitadas y no parasitadas frente al acercamiento humano, hasta aproximadamente 10 cm de ellas, se hizo en 474 machos que se encontraban a no más de 15 cm fuera del agua, los que fueron recolectados en dos muestreos ( $n_1 = 182$  y  $n_2 = 292$ ). En ellas se definió como reaccionar al que la jaiba huiera, y no reaccionar al que se quedara inmóvil. Luego de evaluar la conducta se procedió a examinar si portaban o no parásitos. La muestra utilizada para comparar el grado de parasitismo de las jaibas que se encontraban dentro y fuera del agua estaba compuesta de 284 ejemplares de ambos sexos (139 recolectados desde dentro del agua y 145 desde fuera del agua). La muestra usada para evaluar la ocupación de microhábitats (refugio) de jaibas parasitadas y no parasitadas consistió en 460 ejemplares de ambos sexos, de los cuales 145 estaban enterrados en la arena dentro del agua, 58 enterrados en la arena fuera del agua, 141 jaibas no enterradas fuera del agua y 116 no enterradas y sumergidas a no más de 30 cm de profundidad. La coloración anaranjada en el caparazón de las jaibas parasitadas y no parasitadas en terreno fue categorizada en tres niveles: sin color, color débil y color intenso. Su frecuencia en jaibas parasitadas y no parasitadas se determinó en 106 hembras.

En el laboratorio se diseñaron experimentos que permitieron evaluar variables conductuales parcialmente análogas a las registradas en la naturaleza. Estas consistieron en

evaluar la conducta de jaibas naturalmente parasitadas y no parasitadas en estar sumergidas o no (hidrotaxia) y en acercarse o no a una fuente de luz (fototaxia). Además se evaluó si existían diferencias en reaccionar o no al acercamiento de un depredador simulado (un ejemplar de gaviota embalsamado), y si ocurrían cambios de coloración en el caparazón de jaibas sometidas a la inoculación de parásitos. La infección experimental consistió en levantar la parte posterior del cefalotórax de la jaiba e inocular 2 cistacantos en la parte dorsal del hemocele, en contacto con la cara visceral del cefalotórax de la jaiba. Los cistacantos utilizados en la infección experimental fueron obtenidos de jaibas que se encontraban naturalmente parasitadas y su traspaso a la jaiba a infectar fue por medio de una pinza. Luego de cada experimento las jaibas experimentales y control fueron disecadas para verificar la magnitud de la infección por *P. antarcticus*.

Para realizar los experimentos de laboratorio, las jaibas se transportaron vivas en fuentes con agua del estero, fueron marcadas con un número en el caparazón y luego de 12 h se procedió a realizar la prueba correspondiente. Todos los ejemplares fueron seleccionados de un rango de tamaños que fluctuaba entre 2,2 y 3,3 cm ACT, ya que este rango abarca el espectro de tamaños sobre los que depredan las gaviotas en el sitio de estudio (George-Nascimento, datos no publicados). En algunos ensayos sólo se usaron hembras o machos, según fuese más conveniente para contar con un adecuado número de ejemplares parasitados.

#### i. Pruebas de hidrotaxia

Se utilizaron dos metodologías para evaluar si las jaibas parasitadas y no parasitadas tenían diferencias en la frecuencia con que se encontraban fuera del agua, dentro del agua, o en el límite entre el aire y el agua. Ambas pruebas se llevaron a cabo sólo con machos, ya que éstos presentaban las mayores tallas corporales dentro del rango elegido (2,2-3,3 cm ACT) y por lo tanto la probabilidad de encontrar individuos parasitados aumentaba. En la primera metodología se utilizaron 81 jaibas (44 en una prueba y 37 en su réplica). La prueba se efectuó en una fuente de 3 x 1,5

x 0,4 m con agua que tenía una profundidad aproximada de 25 cm y arena del estero en su interior. En cada ensayo, el conjunto de jaibas fue depositado en el límite entre el agua y el aire, y durante una semana se realizaron dos registros diarios de los ejemplares que se encontraban fuera del agua, anotando el número con que estaban identificados. Por esto, se cuenta con 14 observaciones para cada grupo. A esta metodología se le denominó hidrotaxia grupal.

En la segunda metodología se utilizaron 145 jaibas. La "arena" experimental era una bandeja de 1,3 x 0,5 x 0,5 m que contenía arena y agua cuya profundidad aproximada era de 15 cm. Las jaibas eran depositadas de a una por vez en el límite entre el aire y el agua, y se registraba su posición al cabo de 5 min (fuera, dentro del agua y límite). Cada una de las jaibas fue sometida a la prueba durante tres días consecutivos, obteniéndose un total de 416 observaciones. Luego de cada prueba, las jaibas eran devueltas a una bandeja con agua y aireación hasta la próxima prueba al día siguiente. A esta metodología se le denominó hidrotaxia individual.

#### ii. Pruebas de fototaxia

Se examinó la conducta de jaibas parasitadas y no parasitadas por la elección de sectores iluminados, en semipenumbra u oscuros. Se usaron 103 machos y 75 hembras. La prueba se efectuó en una caja de 1,3 x 0,5 x 0,5 m forrada interiormente con cartulina negra. La caja estaba dividida en dos partes iguales, con una mitad en completa oscuridad, y la otra iluminada por tres tubos fluorescentes. Entre ambos sectores existía un margen de semipenumbra de 8,5 cm de ancho que fue denominado límite, donde se depositó cada jaiba y al cabo de 5 min se registró su posición (luz, límite, oscuridad).

#### iii. Pruebas de reactividad

Se examinó la reacción de jaibas parasitadas experimentalmente y no parasitadas frente al acercamiento de un ejemplar embalsamado de *Larus dominicanus*. La prueba contó con 191 hembras, las que fueron divididas en dos grupos. Uno fue sometido a infección experi-

mental (n = 120) y el otro permaneció como control (n = 71). La prueba se realizó para ambos grupos luego de 48 h que las jaibas fueron inoculadas. La "arena" experimental era una caja de 1,3 x 0,5 x 0,5 m que contenía arena húmeda. Cada una de las jaibas se depositó en el centro de la caja por 3 min antes de exponerlas al ejemplar embalsamado de gaviota. Se consideró como reaccionar el que la jaiba escapara y no reaccionar al que se quedara inmóvil. Este procedimiento se repitió a las 120 h y a las 240 h, con las sobrevivientes desde la inoculación de las jaibas.

#### iv. Pruebas de coloración

La muestra comprendió 305 hembras, las que fueron divididas en tres grupos: i) jaibas a las que se les inocularon dos cistacantos en la parte dorsal del hemocele, en contacto con la cara visceral del cefalotórax (n = 198), ii) jaibas a las cuales los cistacantos se le inocularon en una parte más profunda del hemocele (al menos a 3 mm de la cara visceral del cefalotórax) (n = 29) y, iii) jaibas no inoculadas (n = 78). Se determinó por inspección visual la presencia e intensidad de manchas anaranjadas en el caparazón de las jaibas pertenecientes a cada grupo, luego de 48, 120 y 240 h desde la inoculación. La coloración y la reactividad fueron juzgadas en forma ciega, es decir, quienes las categorizaban no conocían el grupo experimental del que provenía la jaiba que estaban observando. Se usó la misma escala de coloración a la utilizada en terreno, es decir: i) sin color, ii) color débil y, iii) color intenso.

#### Análisis de los datos

A través de análisis de tablas de contingencia de 2 x 2 y 2 x 3 (pruebas de Chi-cuadrado y G, Zar 1984), se evaluó la significancia de las diferencias en las frecuencias con que las jaibas parasitadas y no parasitadas (natural o experimentalmente) se encontraban dentro y fuera del agua, que ocupaban distintos microhábitats, que reaccionaban o no frente a una amenaza visual, que presentaban o no coloración, y que se acercaban o no a una fuente de luz. De la misma forma fueron evaluadas las diferencias en la proporción de las

jaibas parasitadas y de las no parasitadas registradas en las distintas posiciones en las pruebas de hidrotaxia individual. En el análisis de los datos de las pruebas de hidrotaxia individual y grupal, se sumaron las jaibas fuera del agua y en el límite entre aire y agua, debido a su bajo número. La suma de estas posiciones se denominó arena.

En las pruebas experimentales de hidrotaxia grupal, se indagó si había diferencias entre la proporción de las jaibas parasitadas y de las no parasitadas que fueron observadas en la posición arena. Se usó la prueba de Wilcoxon para comparar la tendencia central de la proporción de las jaibas parasitadas y de las no parasitadas que se observaban en la posición arena, para cada grupo.

La prueba de Kruskal-Wallis se utilizó para evaluar la significancia estadística de las diferencias en abundancia de *P. antarcticus* entre jaibas que en terreno se encontraban dentro y fuera del agua, y que ocupaban sectores más o menos protegidos (refugios).

RESULTADOS

1) *Evidencia de campo*

i. Parasitismo dentro y fuera del agua

La prevalencia y la abundancia del acantocéfalo *P. antarcticus* es mayor en las jaibas más grandes (Tabla 1). A su vez, en Lenga es más frecuente encontrar a las jaibas más grandes fuera del agua (George-Nascimento, datos no publicados). Por esto, en el estero se encuentran más jaibas parasitadas fuera que dentro del agua. Sin embargo, no se observaron diferencias significativas en la proporción de las jaibas parasitadas y no parasitadas que se encuentran dentro o fuera del agua, ni en la magnitud del parasitismo por *P. antarcticus*, cuando se comparan jaibas pertenecientes a una misma clase de tamaños (Tabla 1).

ii. Ocupación de microhábitats

Las jaibas más pequeñas están más frecuentemente ocultas que las más grandes, según se desprende de las proporciones en las muestras (Tabla 2). Sin embargo, no existen

diferencias significativas en la ocupación de microhábitats con distinta exposición, ni en la magnitud del parasitismo por *P. antarcticus* cuando se comparan jaibas parasitadas y no parasitadas de una misma clase de tamaño (Tabla 2).

iii. Reactividad

Alrededor de un 45% de las 474 jaibas reaccionó huyendo del acercamiento humano. Sin embargo, la proporción de las jaibas parasitadas que reaccionó no fue significativamente distinta de las no parasitadas (Tabla 3).

iv. Coloración

En terreno, un 28,3% de las 106 jaibas muestreadas presentó algún grado de coloración. Sin embargo, los grados de color (sin color, color débil, color intenso) se presentaron en

TABLA 1

Número de jaibas parasitadas y no parasitadas muestreadas dentro y fuera del agua, pertenecientes a dos clases de ACT (cm). Se indica la Abundancia (A) de *P. antarcticus* en las jaibas de cada sector. n = número de jaibas examinadas, d.e. = desviación estándar. Se indican los resultados de las pruebas de Chi-cuadrado y de Kruskal-Wallis (estadístico  $\chi^2$  y H respectivamente, grados de libertad g.l. y probabilidad p)

Number of infected and uninfected crabs sampled in the field in and outside the water, according to two carapace width (ACT) classes (cm). The abundance (A) of *P. antarcticus* is indicated. n= number of examined crabs, d.e.= standard deviation. Results of Chi-square and Kruskal-Wallis tests, degrees of freedom (g.l.) and probability (p) values are indicated

ACT	Lugar	n	Parasitadas	No parasitadas	A (d.e.)
2,2-2,7	Dentro agua	74	27	47	0,70 (1,16)
	Fuera agua	52	20	32	0,70 (1,46)
	TOTAL	126	47	79	0,69 (1,29)
2,8-3,3	Dentro agua	65	39	26	1,37 (1,59)
	Fuera agua	93	52	41	0,84 (0,88)
	TOTAL	158	91	67	1,06 (1,24)

Prueba de Chi-cuadrado ACT= 2,2-2,7:  $X^2 = 0,09$ ; g.l. = 1, p = 0,75. ACT = 2,8-3,3:  $\chi^2 = 0,08$ ; g.l. = 1, p = 0,77. Abundancia. Prueba de Kruskal Wallis ACT = 2,2-2,7: H = 0,001; g.l. = 1, p = 0,98. ACT = 2,8-3,3: H = 3,54 ; g.l. = 1, p = 0,05.

TABLA 2

Número de jaibas parasitadas y no parasitadas visibles y ocultas, dentro y fuera del agua, para dos clases de ACT (cm). Se indica la abundancia (A) de *P. antarcticus* en las jaibas de cada microhábitat. n= número de jaibas examinadas, d.e.= desviación estándar. Se indican los resultados de las pruebas de Chi-cuadrado y de Kruskal-Wallis (estadístico  $\chi^2$  y H respectivamente, grados de libertad g.l. y probabilidad p)

Number of infected and uninfected crabs visible and hidden, found in and outside the water, belonging to two ACT classes (cm). Abundance (A) of *P. antarcticus*. n= number of examined crabs, d.e.= standard deviation. Results of Chi-square and Kruskal-Wallis tests, degrees of freedom (g.l.) and probability (p) values are indicated

Microhábitat	n	Parasi- tadas	No parasi- tadas	A (d.e.)
ACT 2,2-2,7				
Dentro del agua				
Visibles	71	29	42	0,61 (0,97)
Ocultas	116	47	69	0,91 (1,48)
Fuera del agua				
Visibles	72	29	43	0,58 (0,86)
Ocultas	41	16	25	0,76 (1,49)
ACT 2,8-3,3				
Dentro del agua				
Visibles	45	23	22	0,80 (1,18)
Ocultas	29	19	10	0,96 (0,88)
Fuera del agua				
Visibles	69	36	33	1,18 (1,35)
Ocultas	17	9	8	1,23 (1,95)

Prueba Chi-cuadrado, ACT = 2,2-2,7.  $\chi^2 = 0,09$ ; g.l. = 3, p = 0,99. ACT = 2,8-3,3.  $\chi^2 = 2,38$ ; g.l. = 3, p = 0,49. Abundancia. ACT = 2,2-2,7. Prueba Kruskal-Wallis, H = 0,53; g.l. = 3, p = 0,91. ACT = 2,8-3,3. H = 2,31; g.l. = 3, p = 0,51.

similares proporciones entre las jaibas parasitadas y las no parasitadas (Prueba G: G = 0,38; g.l.= 2; 0,90 > p > 0,75. Fig. 1).

## 2) Evidencia experimental de laboratorio

### i. Pruebas de hidrotaxia

En las pruebas de hidrotaxia grupal e individual se observó que la posición más común de las jaibas fue dentro del agua, estuviesen o no parasitadas. Para las pruebas de hidrotaxia grupal no se observaron diferencias entre la proporción de las jaibas parasitadas

y de las no parasitadas registradas en la posición arena, para ninguna de las dos pruebas realizadas (Tabla 4). Para las pruebas de hidrotaxia individual, al considerar las 4 pruebas en conjunto, no se observaron diferencias significativas en la proporción de las jaibas parasitadas y de las no parasitadas en la posición arena (Prueba Chi-cuadrado:  $\chi^2 = 0,23$ ; g.l.= 1; p = 0,63. Fig. 2).

### ii. Pruebas de fototaxia

El 62,4% de las 178 jaibas se ubicó en sectores iluminados. Sin embargo, la elección por sectores iluminados, en semipenumbra u oscuros, no resultó ser distinta entre las jaibas parasitadas y las no parasitadas, fueran machos o hembras (Tabla 5).

### iii. Pruebas de reactividad

La mayoría de las jaibas, estuviesen o no inoculadas, reaccionaba huyendo frente al acercamiento de un ejemplar embalsamado

TABLA 3

Número de jaibas que reaccionan y no reaccionan frente al acercamiento humano, de acuerdo a su condición de parasitismo, para dos muestreos de jaibas con ACT = 2,2-2,7 cm. Se indican los resultados de las pruebas de Chi-cuadrado (estadístico  $\chi^2$ , grados de libertad g.l. y probabilidad p)

Number of crabs that escaped and did not escape to human approximation in the field, according to their parasitism condition, for each of two samples. Results of Chi-square tests, degrees of freedom (g.l.) and probability (p) values are indicated

	n	Reaccionan	No reaccionan
<b>Muestreo 1</b>			
Parasitadas	66	39	27
No parasitadas	116	58	58
<b>Muestreo 2</b>			
Parasitadas	107	49	58
No parasitadas	185	70	115
<b>Total</b>			
Parasitadas	173	88	85
No parasitadas	301	128	173

Muestreo 1. Prueba Chi-cuadrado,  $\chi^2 = 1,40$ ; g.l. = 1; p = 0,24. Muestreo 2. Prueba Chi-cuadrado,  $\chi^2 = 1,78$ ; g.l. = 1; p = 0,18. Prueba de Heterogeneidad,  $\chi^2 = 0,10$ ; g.l. = 1; 0,90 > p > 0,75.

Total. Prueba Chi-cuadrado,  $\chi^2 = 2,75$ ; g.l. = 1; p = 0,10.

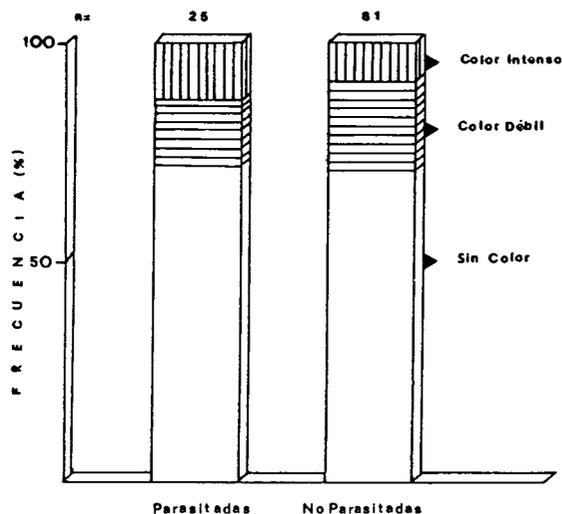


Fig. 1: Proporción de jaibas estuarinas que en terreno presentaron caparazones sin color, con color débil y con color intenso, según su condición de parasitadas y no parasitadas.

Proportion of estuarine crabs that in the field weve without coloured dots in the carapace, with mild coloration and intense coloration, according to the presence or absence of parasites.

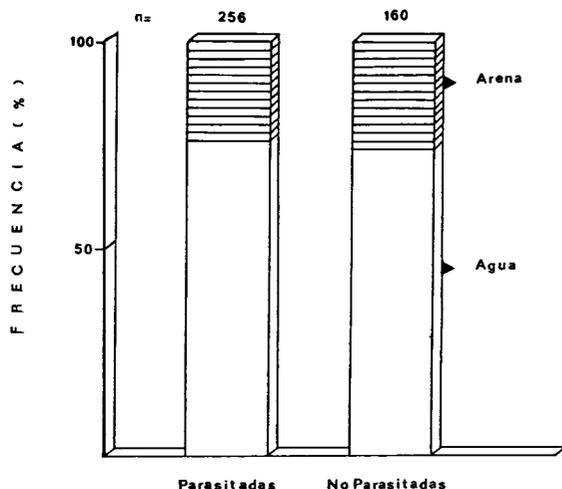


Fig. 2: Proporción de jaibas parasitadas y no parasitadas registradas en las posiciones de arena y agua, en el total de las pruebas experimentales en laboratorio de hidrotaxia individual.

Proportion of infected and uninfected crabs found in the sand and water position in laboratory experimental tests of hydrotaxia on individuals.

de gaviota (Fig. 3). Sin embargo, la proporción de las jaibas inoculadas que reaccionó no fue significativamente distinta de las no inoculadas (Prueba Chi-cuadrado: 48 h,  $\chi^2 = 1,55$ ; g.l. = 1;  $p = 0,21$ . 120 h,  $\chi^2 = 0,20$ ; g.l. = 1;  $p = 0,65$ . 240 h,  $\chi^2 = 1,34$ ; g.l.= 1;  $p = 0,25$ . Fig. 3).

TABLA 4

Proporción promedio de jaibas ubicadas en la posición arena, para 14 pruebas de hidrotaxia grupal. n= número de jaibas, d.e.= desviación estandar. Se indican los resultados de la prueba de Wilcoxon (estadístico Z, grados de libertad g.l. y probabilidad p)

Average proportion of crabs found in sand position in 14 tests of hydrotaxia in groups of crabs. n= number of crabs in group, s.d.= standard deviation. Results of Wilcoxon test, degrees of freedom (g.l.) and probability (p) values are indicated.

	n	Proporción (d.e.) en arena
<b>Prueba 1</b>		
Parasitadas	25	0.12 (0.13)
No parasitadas	19	0.21 (0.25)
<b>Prueba 2</b>		
Parasitadas	16	0.08 (0.09)
No parasitadas	21	0.09 (0.09)

Primera prueba de Hidrotaxia. Prueba de Wilcoxon Z = -0,51; g.l. = 14;  $p = 0,37$ . Segunda prueba, Z = -0,51; g.l.= 14;  $p = 0,37$ .

iv. Coloración

La mayoría de las jaibas del grupo control no presentaba manchas anaranjadas en el caparazón, ni aumento de su frecuencia ni intensidad durante las 240 h de experimento (Fig. 4). En cambio, en las jaibas inoculadas superficialmente ya había una mayor proporción con manchas anaranjadas al cabo de 48 h postinoculación. De hecho, sólo en éstas la proporción con color intenso presentó un aumento significativo en el tiempo. En las jaibas inoculadas en un sector más profundo del hemocele no se observaron variaciones significativas en la frecuencia con que presentaban manchas anaranjadas (Prueba Chi-cuadrado: (No inoculadas),  $\chi^2 = 0,78$ ; g.l. = 4;  $p = 0,94$ . (Inoculadas superficialmente),  $\chi^2 = 23,12$ ; g.l. = 4;  $p < 0,001$ . (Inoculadas profundamente),  $\chi^2 = 5,11$ ; g.l. = 4;  $p = 0,28$ . Fig. 4).

DISCUSION

En la mayoría de los trabajos publicados que indagan acerca de la influencia de los parásitos sobre cambios en la morfología o conducta de sus hospedadores intermediarios se ha registrado algún tipo de efecto. Sólo Zachary

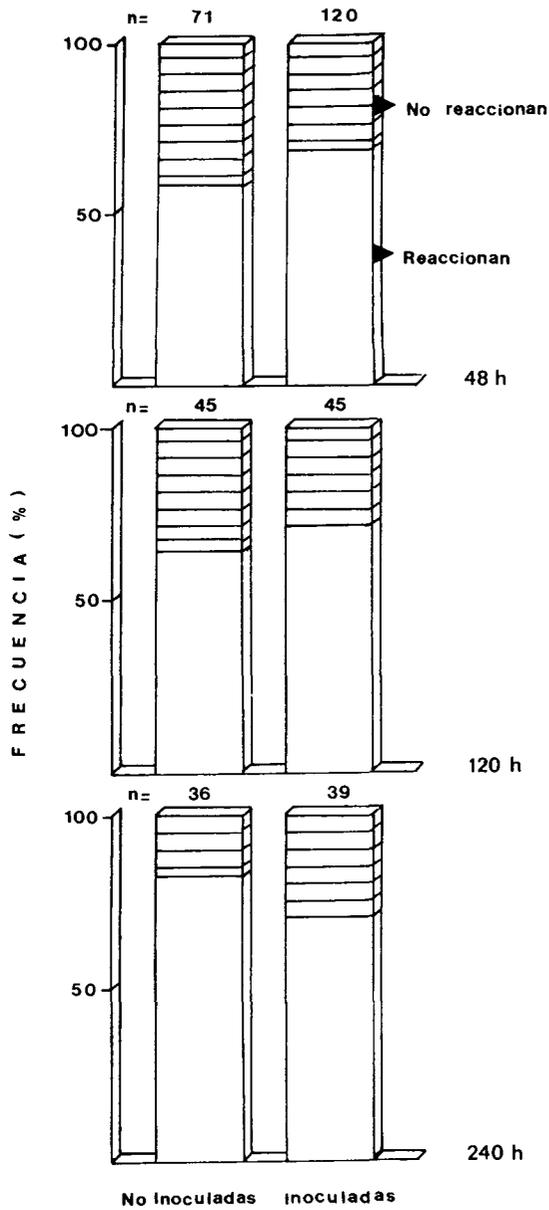


Fig. 3: Proporción de jaibas inoculadas y no inoculadas, que reaccionaron y no reaccionaron frente al depredador embalsamado durante el tiempo en que se realizó la prueba.

Proportion of inoculated and non-inoculated crabs that reacted fleeing to a menace by the approximation of an embalmed predator in the laboratory, along time since inoculation.

et al. (1992) no los encontraron, aduciendo lo reciente de la relación evolutiva entre los acantocéfalos y cucarachas. En esta investigación, los resultados de campo y de laboratorio tampoco evidenciaron alteraciones provocadas por estados larvales de *P. antarcticus* en la coloración o conducta de *H. crenu-*

*latus*. Sin embargo, no pensamos que esta sea una relación recientemente evolucionada pues los artrópodos acuáticos son considerados los hospedadores ancestrales de los acantocéfalos (Conway-Morris & Crompton 1982).

Las investigaciones que indagan acerca de alteraciones en la conducta, morfología o coloración del hospedador intermediario sólo han sido abordadas en artrópodos acuáticos (Holmes & Bethel 1972) o terrestres (Moore 1983, Moore & Gotelli 1992). En esta investigación, en cambio, se abordó una especie que presenta una conducta anfibia, lo que permitió evaluar por primera vez la respuesta hidrotóxica de hospedadores intermediarios parasitados. En el sitio de estudio, la mayoría

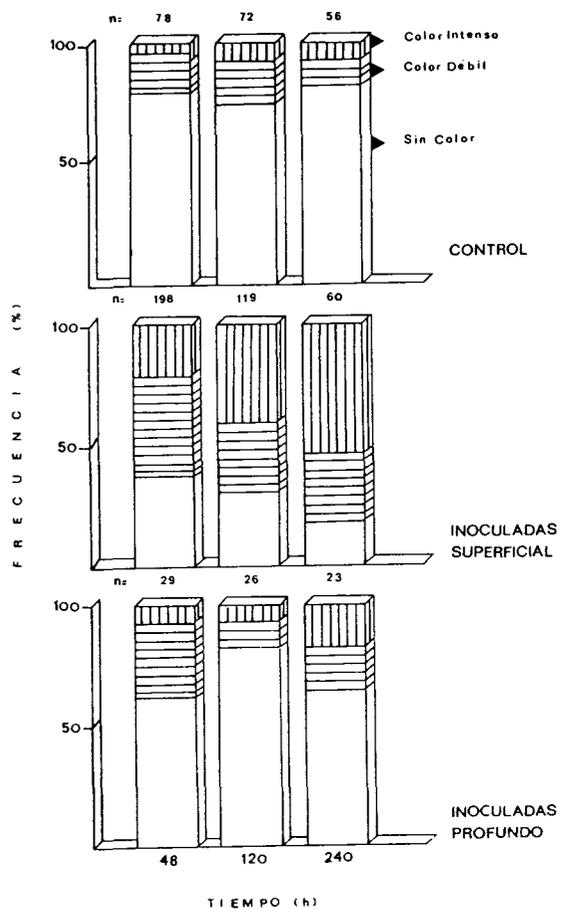


Fig. 4: Proporción de las jaibas no inoculadas, inoculadas superficialmente e inoculadas profundo, que presentaron los distintos grados de coloración durante el tiempo en que se realizó la prueba.

Proportion of crabs with different coloration degrees in the carapace according to their status of uninfected, superficially inoculated or deeply inoculated, along time since inoculation.

de las jaibas se encuentran sumergidas. Por esto, la fracción de jaibas que se encuentra fuera del agua y que no están refugiadas bajo arena o piedras estarían más expuestas a la depredación por parte de las gaviotas. Esta ocupación diferencial del hábitat podría ser consecuencia de la influencia de *P. antarcticus*. De hecho, la ocupación de hábitats que impliquen un alto riesgo de depredación para los individuos parasitados ha sido registrada como un efecto común de los acantocéfalos sobre sus hospedadores intermediarios, mediante un aumento de la sobreposición espacial entre el hospedador intermediario (presa) y el hospedador definitivo (Moore 1987).

En el sitio de estudio, las jaibas que se encuentran fuera del agua son de mayor tamaño corporal (ACT) y están más parasitadas que aquellas que habitan en los restantes microhábitats (George-Nascimento, datos no publicados). Sin embargo, esta ocupación diferencial del hábitat por parte de la jaiba no sería un efecto del parasitismo por *P. antarcticus*, ya que no existen diferencias significativas en la ocupación de sectores más o menos expuestos, ni en la magnitud del parasitismo cuando se comparan jaibas de una misma clase de tamaño (Tablas 1 y 2). Los resultados de las pruebas experimentales de hidrotaxia grupal e individual tampoco indicaron que las jaibas parasitadas se encuentren más frecuentemente fuera del agua que las no parasitadas (Tabla 4, Fig. 2). Por consiguiente, el que las jaibas más pequeñas tiendan a estar más ocultas que las de mayor tamaño corporal (Tabla 2) sugiere que la ocupación de sectores más o menos protegidos podría

ser consecuencia de la presión de depredación por las gaviotas, o bien por requerimientos fisiológicos de las jaibas (e.g. temperatura corporal preferencial de actividad).

La respuesta fototáxica ha sido frecuentemente evaluada y la evidencia indica que los hospedadores intermediarios parasitados se ubican más frecuentemente en los sectores iluminados (Helluy 1984, Moore 1983, 1984 b, 1987, Moore & Gotelli 1990, 1992, Carmichael & Moore 1991, Gotelli & Moore 1992). Esta ubicación también podría traducirse en una mayor exposición al depredador visual, como en el caso de las gaviotas. No obstante, en los experimentos de laboratorio las jaibas parasitadas y no parasitadas se ubicaron indistintamente en sectores con más o menos luz (Tabla 5). Esta respuesta fototáxica también se observó en las jaibas con y sin infección en el campo, ya que éstas se ubicaron indistintamente fuera o dentro del agua (sectores que pueden ser considerados más o menos iluminados respectivamente, Tabla 2). De esta manera, la respuesta fototáxica de las jaibas no estaría condicionada por la influencia de *P. antarcticus*.

Otra alteración comúnmente señalada en hospedadores intermediarios parasitados por acantocéfalos son los cambios en la coloración del caparazón del hospedador-presa, haciéndolos más conspicuos, y eventualmente de más fácil detección por el depredador (Oetinger & Nickol 1981, 1982 a, b, Rau 1984, Moore 1986, 1987, Moore & Gotelli 1990). En nuestro sitio de estudio las jaibas parasitadas no se encuentran más frecuente ni intensamente coloreadas que las no para-

TABLA 5

Frecuencias porcentuales de jaibas machos y hembras con ACT mayor a 2,5 cm ubicadas en los sectores iluminado (luz), semipenumbra (límite) y oscuridad (oscuridad) en la prueba de fototaxia. n = número de jaibas. Se indican los resultados de las pruebas de Chi-cuadrado (estadístico  $\chi^2$ , grados de libertad g.l. y probabilidad p)

Relative frequencies (%) of male and female crabs with CW > 2.5 cm found in illuminated (luz), twilight (límite) and dark (oscuridad) areas of the arena in the phototaxic test. n = number of examined crabs. Results of Chi-square tests, degrees of freedom (g.l.) and probability (p) values are indicated

	PARASITADO				NO PARASITADO			
	n	luz	límite	oscuridad	n	luz	límite	oscuridad
Machos	70	37,10	38,60	24,30	33	27,30	45,40	27,30
Hembras	31	32,20	9,70	58,10	44	31,80	15,90	52,30

MACHOS. Prueba Chi-cuadrado  $\chi^2 = 0,98$ ; g.l. = 1; p = 0,61.  
HEMBRAS. Prueba Chi-cuadrado  $\chi^2 = 0,64$ ; g.l. = 1; p = 0,72.

sitadas (Tabla 3, Fig. 1). Esto podría ser consecuencia, entre otras causas, de la opacidad del caparazón de la jaiba estuarina, de la ubicación del parásito en un sector profundo del hemocele del hospedador, y del hecho que el tamaño corporal del parásito es relativamente más pequeño con respecto al tamaño del hospedador que en otros estudios (Holmes & Bethel 1972, Helluy 1984, Moore 1984 b, Moore & Gotelli 1990, Gotelli & Moore 1992, Hechtel et al. 1993). En dichos estudios el parásito se encuentra casi en contacto directo con la cara visceral del caparazón del hospedador, provocando cambios en la coloración del exoesqueleto por un traspaso de pigmentos (Oetinger & Nickol 1981).

Sin embargo, los resultados de las pruebas experimentales revelan que el parásito es capaz de provocar cambios en la coloración de la jaiba, ya que en las jaibas inoculadas superficialmente se observó un aumento en la proporción de jaibas con color intenso (Fig. 4). Esto sugiere que si el parásito se ubicara más cerca del caparazón se producirían dichos cambios en coloración. Creemos que este resultado se asocia a otro aspecto usualmente no considerado en estudios previos: la patogenicidad del parásito en el hospedador definitivo. En general se ha examinado especies de acantocéfalos de baja patogenicidad. Por ejemplo, Moore & Bell (1983) indicaron que los estorninos altamente infectados por el acantocéfalo *Plagiorhynchus cylindraceus* no mostraban trastornos que implicaran riesgos de muerte, lo que podría ser resultado de que los parásitos no perforan el intestino de los hospedadores. Por el contrario, los acantocéfalos filicóllidos son altamente patógenos para aves acuáticas tales como patos y gaviotas, donde maduran, perforan el intestino y eventualmente causan mortalidades masivas (Liat & Pike 1980, Thompson 1985 a, b). En consecuencia, la evidencia obtenida en esta investigación, en el sentido de que el parásito no provoca cambios fenotípicos ni conductuales en el hospedador intermediario, concuerda con una hipótesis de un parásito altamente patógeno para el hospedador definitivo. Estos parásitos no provocarían alteraciones conductuales en el hospedador intermediario detectables por el hospedador definitivo, quienes podrían aprender a evitar las presas parasitadas si, por ejemplo, fueran capa-

ces de asociar el malestar provocado por el parásito con el hecho de ingerir la presa responsable de la transmisión (Lozano 1991, Lafferty 1992). Aunque se desconoce el efecto del parásito sobre la mortalidad del hospedador intermediario, en este caso no se descarta que la interacción haya evolucionado hacia una baja morbilidad, visto el aumento de la prevalencia con el tamaño de las jaibas.

Aunque otros autores indican que los hospedadores infectados exhiben un grado de movilidad y desplazamiento distintos a los no infectados (Rau 1984, Moore & Gotelli 1990, Carmichael & Moore 1991, Gotelli & Moore 1992), la respuesta indistinta de las jaibas parasitadas y no parasitadas frente a una amenaza visual (Tabla 3, Fig. 3) también podría ser explicada por la relación entre el tamaño corporal de la jaiba y del parásito, y por la ubicación de este último en el hospedador.

Finalmente, la mayoría de las investigaciones no han considerado que si naturalmente hay una alta prevalencia del parasitismo en los hospedadores intermediarios, como en este caso (Tablas 1 y 2), entonces su transmisión al hospedador definitivo estaría prácticamente garantizada. En cambio, si la prevalencia es muy baja, los cambios en la conducta de los hospedadores infectados serían un mecanismo eficaz para aumentar la probabilidad del parásito para acceder al hospedador definitivo. Esto lo observó Moore (1983) en isópodos terrestres infectados en muy baja prevalencia (0,4%) y que mostraron diferencias en la ocupación de refugios y la respuesta fototóxica, al compararlos con los no infectados.

En resumen, los resultados sugieren que *P. antarcticus* no provoca alteraciones de la ocupación del hábitat, la respuesta fototóxica, la reactividad y la coloración del caparazón de la jaiba estuarina *H. crenulatus*. Sin embargo, se demuestra que el parásito es capaz de provocar cambios en la coloración de la jaiba estuarina. El que no ocurra esto podría estar determinado por el reducido tamaño del acantocéfalo con respecto al de la jaiba, por la posición de *P. antarcticus* en el cuerpo de la jaiba, por la alta magnitud del parasitismo en la población de jaibas y por la alta patogenicidad de los acantocéfalos filicóllidos.

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue financiada por el Proyecto FONDECYT 420/93. Se agradece la participación en terreno de Marlene Muñoz, Renzo Rizzo y Pablo Royo.

## LITERATURA CITADA

- BAUDOIN M (1975) Host castration as a parasitic strategy. *Evolution* 29: 335-352.
- BEGON M & M MORTIMER (1987) *Population Ecology*. Blackwell, Oxford, London, Edinburgh. 215 pp.
- BEGON M, J HARPER & C TOWNSEND (1986) *Ecology. Individuals, populations and communities*. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts. 876 pp.
- CARMICHAEL L & J MOORE (1991) A comparison of behavioral alterations in the brown cockroach, *Periplaneta brunnea*, and the american cockroach, *Periplaneta americana*, infected with the acanthocephalan, *Moniliformis moniliformis*. *Journal of Parasitology* 77: 931-936.
- CARMICHAEL L, J MOORE & L BJOSTAD (1993) Parasitic and decreased response to sex pheromones in male *Periplaneta americana* (Dictyoptera: Blattellidae). *Journal of Insect Behavior* 6: 25-31.
- COMBES C (1991) Ethological aspects of parasite transmission. *The American Naturalist* 138: 866-880.
- CONWAY-MORRIS S & DWT CROMPTON (1982) The origins and evolution of the Acanthocephala. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 57: 85-115.
- DOBSON A (1988) The population biology of parasite-induced changes in host behavior. *Quarterly Review in Biology* 63: 139-165.
- GEORGE-NASCIMENTO M, M LIMA & E ORTIZ (1992) A case of parasite-mediated competition? Phenotypic differentiation among hookworms *Uncinaria* sp. (Nematoda: Ancylostomatidae) in sympatric and allopatric populations of South American sea lions *Otaria byronia* and fur seals *Arctocephalus australis* (Carnivora: Otariidae). *Marine Biology* 112: 527-534.
- GOTELLI N & J MOORE (1992) Altered host behaviour in a cockroach-X acanthocephalan association. *Animal Behaviour* 43: 949-959.
- HELLUY S (1984) Relations hotes-parasites du trématode *Microphallus papillorobustus* (Ranking, 1940). III - Facteurs impliqués dans les modifications du comportement de *Gammarus* hôtes intermédiaires et tests de prédation. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 59: 41-56.
- HECHTEL J, L JOHNSON & A JULIANO (1993) Modification of antipredator behaviour of *Caecidotea intermedius* by its parasite *Acanthocephalus dirus*. *Ecology* 74: 710-713.
- HOLMES J & W BETHEL (1972) Modification of intermediate host behaviour by parasites. In: Canning EU & CA Wright (eds) *Behavioral Aspects of Parasite Transmission*: 123- 149. *Zoological Journal of The Linnean Society* Suppl 1.
- LAFFERTY D (1992) Foraging on prey that are modified by parasites. *American Naturalist* 140: 854-867.
- LIAT LB & AW PIKE (1980) The incidence and distribution of *Profilicollis botulus* (Acanthocephala), in the eider duck, *Somateria mollissima*, and in its intermediate host the shore crab, *Carcinus maenas*, in north east Scotland. *Journal of Zoology*, London 190: 39-51.
- LOZANO A (1991) Optimal foraging theory: A possible role for parasites. *Oikos* 60: 391-395.
- MATEO C, R CORDOVA & E GUZMAN (1981) *Poly-morphus* (Profilicollis) *bullocki* nueva especie de acantocéfalo de la gaviota en el Perú. *Boletín de Lima* 24: 73-78.
- MATEO C, R CORDOVA & E GUZMAN (1983) *Poly-morphus* (Profilicollis) *bullocki* acantocéfalo de la gaviota *Larus belcheri*. *Boletín de Lima* 27: 67-71.
- MENGE B & J SUTHERLAND (1976) Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition, and temporal heterogeneity. *American Naturalist* 110: 351-359.
- MINCHELLA D & M SCOTT (1991) Parasitism: A cryptic determinant of animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 250-253.
- MOORE J (1983) Responses of an avian predator and its isopod prey to an acanthocephalan parasite. *Ecology* 64: 1000-1015.
- MOORE J & H BELL (1983) Pathology (?) of *Plagiorhynchus cylindraceus* in the starling, *Sturnus vulgaris*. *Journal of Parasitology* 69: 387-390.
- MOORE J (1984 a) Altered behavioral responses in intermediate host an acanthocephalan parasite strategy. *American Naturalist* 123: 572-577.
- MOORE J (1984 b) Parasites that change the behaviour of their host. *Scientific American* 250: 108-115.
- MOORE J (1987) Some roles of parasitic helminths in trophic interactions. A view from North America. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 150-179.
- MOORE J & J LASSWELL (1986) Altered behavior in isopods (*Armadillidium vulgare*) infected with nematode *Dispharynx nasuta*. *Journal of Parasitology* 72: 186-189.
- MOORE J & N GOTELLI (1990) A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis. In: Barnard CJ & JM Behnke (eds) *Parasitism and host behaviour*: 193-233. Taylor & Francis. London. 332 pp.
- MOORE J & N GOTELLI (1992) *Moniliformis moniliformis* increases cryptic behaviors in the cockroach *Supella longipalpa*. *Journal of Parasitology* 78: 49-53.
- OETINGER D & B NICKOL (1981) Effects of acanthocephalans on the pigmentation of freshwater isopods. *Journal of Parasitology* 67: 672-684.
- OETINGER D & B NICKOL (1982 a) Spectrophotometric characterization of integumental pigments from uninfected and *Acanthocephalus dirus*-infected *Asellus intermedius*. *Journal of Parasitology* 68: 270-275.
- OETINGER D & B NICKOL (1982 b) Developmental relationships between acanthocephalans and altered pigmentation in freshwater isopods. *Journal of Parasitology* 68: 463-469.
- OLIVA M, L LUQUE & A CEBALLOS (1992) Parásitos de *Emerita analoga* (Stimson) (Crustacea): implicancias ecológicas. *Boletín de Lima* 79: 77-80.
- PRICE P, M WESTOBY, B RICE, P ATSATT, R FRITZ, J THOMPSON & K MOBLEY (1986) Parasite mediation in ecological interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 487-505.
- RAU M (1984) The open-field behaviour of mice infected with *Trichinella pseudospiralis*. *Parasitology* 86: 311-318.
- RENNIE J (1992) Vida compartida. *Investigación y Ciencia* 186: 84-92.

- RETAMAL MA (1969) *Hemigrapsus crenulatus* (H. Milne Edwards, 1837), en el estero Lenga (Crustacea, Decapoda, Grapsidae). Boletín Sociedad de Biología de Concepción 13: 281-309.
- THOMPSON AB (1985a) Analysis of *Proflicollis botulus* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) burdens in the shore crab, *Carcinus maenas*. Journal of Animal Ecology 54: 595-604.
- THOMPSON AB (1985b) Transmission dynamics of *Proflicollis botulus* (Acanthocephala) from crabs (*Carcinus maenas*) to eider ducks (*Somateria mollissima*) on the Ythan estuary, N.E. Scotland. Journal of Animal Ecology 54: 605-616.
- TORRES P, E RUIZ, W GESCHE & A MONTEFUSCO (1991) Gastrointestinal helminths of fish-eating birds from Chiloe island, Chile. Journal of Wildlife Diseases 27: 178-179.
- ZACHARY A, J MOORE & N GOTELLI (1992) *Moniliformis moniliformis* infection has no effect on some behaviors of the cockroach *Doploptera punctata*. Journal of Parasitology 78: 524-526.
- ZAR J (1984) Biostatistical analysis. Second edition, Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. 717 pp.
- ZDZITOWIECKI K (1991) Antarctic Acanthocephala. Koenigstein Koeltz Scientific Books. Volume 3. 116 pp.