

**VARIACIÓN ESPACIO TEMPORAL EN INFRAPOBLACIONES DE
HELMINTOS Y SU RELACIÓN CON LAS FLUCTUACIONES
POBLACIONALES DE *HYLA NANA* (ANURA, HYLIDAE)**

**MONIKA I. HAMANN
CECOAL-CONICET**

C.C. 140 - 3400- Corrientes - Argentina - Fax: 54-783-54421. E-mail: hamann@arnet.com.ar.

**ARTURO I. KEHR
CECOAL-CONICET y**

**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura Universidad Nacional del Nordeste
C.C. 140 - 3400 - Corrientes - Argentina - Fax: 54-783-36404. E-mail: kehr@arnet.com.ar**

RESUMEN: Durante catorce meses (julio 1994 - agosto 1995) fueron estudiados los helmintos parásitos de *Hyla nana* Boulenger, 1889, capturados en una laguna semipermanente, localizada en la región subtropical en el noreste Argentino. El principal objetivo fue analizar las fluctuaciones espacio-temporales tanto de los helmintos parásitos como de aquellas poblaciones de *H. nana*. Para ello, fueron recolectados renacuajos (n = 44) e individuos infestados por tres especies de trematodes larvales mientras que los individuos postmetamórficos por cinco especies de metacercarias y una en el estado adulto. Cestodes, nematodes y acantocéfalos (una en el estado larval y una en el estado adulto) fueron registrados únicamente en los individuos postmetamórficos. Los valores más altos de prevalencia, intensidad media y abundancia fueron registrados para Diplostomidae gen. sp. 1 tanto en renacuajos como en los individuos postmetamórficos, sugiriendo que la infestación ocurre durante todo el ciclo de vida del anfibio. Fue observada una correlación no significativa entre el número de metacercarias Diplostomidae gen. sp. 1 y la longitud corporal tanto de los renacuajos como de los individuos postmetamórficos. La infestación de esta metacercaria no estuvo relacionada con el sexo del hospedador. Los helmintos presentaron un patrón de distribución agregada durante la mayor parte del estudio realizado.

Palabras clave: Helmintos, Ecología, Anfibios-Hylidae, Argentina.

ABSTRACT: During fourteen months (July 1994 - August 1995) the helminth parasites and the amphibian host *Hyla nana* Boulenger, 1889, were studied in a semipermanent pond localized in a subtropical area of northeastern Argentina. The main objective was to analyze the spatial and temporal relationships between both parasites and host natural population and their fluctuations. The sampling designed was compatible with the parasites as well as the amphibian population. Forty-four tadpoles and sixty-two postmetamorphic individuals (juvenile and adults) of *Hyla nana* were collected. Three species of larval infected tadpoles while postmetamorphic specimens harbored five larval and one adult trematodes. Cestodes, nematodes and acanthocephalan species (one larval species and one adult species for each parasite class) also were registered and only for the postmetamorphic host. The metacercariae Diplostomidae gen. sp. 1 had the highest prevalence, mean intensity and abundance in both tadpoles and postmetamorphic amphibian, suggesting that infection occurred during the tadpole life cycle. No significant correlations were observed between the number of metacercariae Diplostomidae gen. sp. 1 with tadpole body length and postmetamorphic host specimens. The host's sex was not an influential factor on these metacercariae. The frequency distribution of the helminth infrapopulation was predominantly overdispersed.

Key words: Helminths, Ecology, Amphibia: Hylidae, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Estudios sobre los factores ecológicos que afectan la dinámica de las diferentes interrelaciones hospedador-parásito han adquirido cada vez más importancia en los últimos años. La existencia de la competencia interespecífica y su importancia en el estructuramiento de las comunidades ha sido interpretado y básicamente aceptado por la mayoría de los ecólogos actuales (Kehr & Hamann, 1995). Gran parte de los aportes sobre anfibios se han realizado en el hemisferio norte y han sido ampliamente revisados por Combes (1972) y Aho (1990). De acuerdo con estos autores los anfibios representan un excelente grupo para estudiar las relaciones entre el huésped y sus parásitos, debido principalmente a que han invadido una amplia diversidad de hábitats, poseyendo además, diversos ciclos de vida y diferentes relaciones tróficas.

En la región neotropical la mayoría de las investigaciones sobre parásitos de anfibios han sido de carácter estrictamente descriptivo (Incorvaia, 1983; Mañe-Garzón & Ponce de Leon, 1976; Ostrowski de Núñez, 1978; Ramírez *et al.*, 1979; Suriano, 1970; Szidat, 1960; Travassos *et al.*, 1969), por lo que hemos comenzado a orientar nuestros estudios hacia la dinámica estacional de la infestación parasitaria, en este caso de *Hyla nana* Boulenger, 1889, con el objeto de poder realizar aportes ecológicos sobre la dinámica infrapoblacional y la diversidad parasitaria. Esto permitirá conocer las interrelaciones y dependencias entre las respectivas poblaciones del huésped y sus parásitos. Al mismo tiempo posibilitará poseer un mayor conocimiento sobre las interrelaciones ecológicas de las infrapoblaciones de los helmintos.

Hyla nana es una especie que se caracteriza por poseer un tamaño pequeño, de 18-22 mm en los machos y 20-22 mm en las hembras (Ceí, 1980). Generalmente, se la encuentra cantando sobre la vegetación baja, tanto dentro como en las orillas de los cuerpos de agua. También resulta frecuente hallarla

sobre bromeliáceas. Sus estados larvales son de pequeño tamaño y como característica principal podemos citar que no poseen papilas ni dentículos córneos en el disco oral, presentando solamente una callosidad en forma de U alrededor del pico córneo (Ceí, 1980; Kehr & Williams, 1990). Esta especie también se distribuye en Bolivia, Paraguay, Matto Grosso y Rondonia en Brasil. En nuestro país la misma se encuentra representada en la región chaqueña y en la litoral-mesopotámica extendiéndose hasta el norte de la provincia de Buenos Aires (Gallardo, 1987).

Los objetivos planteados en este trabajo fueron: 1) determinar la composición específica y el microhábitat de los parásitos; 2) conocer la interrelación hospedador/parásito, considerando la prevalencia e intensidad de infestación en relación con el sexo y el tamaño corporal del huésped; 3) determinar la variabilidad estacional del parasitismo, y 4) conocer el patrón de disposición espacial que presentan las infracomunidades parasitarias y sus fluctuaciones con respecto al tiempo.

MATERIAL Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO: El estudio fue realizado en un ambiente léntico perteneciente a la cuenca del Riachuelo localizado aproximadamente a 15 km en dirección noreste de la ciudad capital de la provincia de Corrientes. La vegetación marginal presentó densas formaciones conformando embalsados que se extienden hacia el centro, ocupando la mayor parte del espejo de agua de la laguna. El contorno de la misma es triangular, con una superficie de 1 ha aproximadamente y con una profundidad media de 60 cm aproximadamente. El pH osciló entre 5,4 y 7,1, el oxígeno del agua entre 1,2 y 4,0 ppm; la conductividad resultó relativamente baja, variando en un rango comprendido entre 10 y 75 $\mu\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$, mientras que la temperatura del agua osciló entre 14 °C y 36 °C.

PROCEDIMIENTO ANALÍTICO Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO:

Se realizaron muestreos mensuales desde julio de 1994 hasta agosto de 1995. Los hospedadores (renacuajos y adultos) de *H. nana* fueron capturados mediante un copo de mano, de contorno prácticamente circular (45 cm de diámetro), el cual se deslizó en el agua hasta una profundidad de 30 cm, aproximadamente. El tiempo de recolección en cada ocasión fue de una hora. Con el motivo de que las muestras tomadas fueran representativas del hábitat en estudio, las ranas fueron recolectadas en todos aquellos lugares de la laguna que, por sus características fisiográficas y ecológicas, pudieran potencialmente conformar diferentes microhábitats.

Las variables registradas de los hospedadores adultos fueron la longitud del cuerpo (hocico-cloaca) y el sexo. Las longitudes (mm) de las ranas fueron divididas en 6 clases de tamaño (mm) de manera arbitraria: 1 (< 10,51); 2 (10,52 a 13,00); 3 (13,01 a 15,50); 4 (15,51 a 18,00); 5 (18,01 a 20,50); 6 (> 20,51). Los renacuajos fueron medidos considerando la longitud del cuerpo (mm) (distancia entre el disco oral y el comienzo del tubo proctodeal). También fueron establecidos sus estadios de desarrollo, de acuerdo a la tabla de Gosner (1960), determinándose cuatro grupos de manera arbitraria: G1 (estadio 25 al estadio 30), G2 (estadio 31 al estadio 36), G3 (estadio 37 al estadio 42) y G4 (> 43).

En los renacuajos fueron revisados el intestino, riñón, musculatura, cerebro y cavidad celómica. En los adultos fueron revisados el sistema digestivo y glándulas anexas, además de la cloaca, vejiga urinaria, riñón, pulmón, cavidad peritoneal, mesenterio, musculatura, tegumento y ojos. Los parásitos recolectados fueron identificados, contados y estudiados en vivo y fijados en solución de Raillet-Henry, coloreados con carmín clorhídrico, deshidratados y montados en bálsamo de Canadá.

La prevalencia, intensidad y abundancia de infestación fueron calculadas de acuerdo a Bush *et al.* (1997). El patrón de distribución de los parásitos en su huésped fue analizado por medio del índice de dispersión y cuando fue adecuado, se utilizó la distribución Binomial. La determinación de las interacciones entre los factores bióticos y abióticos fueron realizadas por medio de los siguientes tests estadísticos: correlación de Spearman Rank (R_s), Test de Kolmogorov-Smirnov para análisis de dos muestras y Test de χ^2 de Heterogeneidad siguiendo con la metodología propuesta por Kehr (1994) y Zar (1996).

RESULTADOS

DINÁMICA POBLACIONAL DE *HYLA NANA*

Renacuajos: se analizaron 44 ejemplares cuyas longitudes corporales oscilaron entre 4,0 y 10,5 mm. Según los grupos de estadios de desarrollo, los individuos recolectados se distribuyeron de la siguiente manera: G1 = 16 ejemplares; G2 = 7 ejemplares; G3 = 12 ejemplares y G4 = 9 ejemplares.

Adultos: se analizaron 62 individuos, cuyas longitudes corporales oscilaron entre 10 y 20 mm. Diferencias significativas fueron observadas entre la longitud corporal de machos ($n = 32$) y hembras ($n = 25$), siendo éstas últimas más pequeñas ($KS = 2,59$, $P < 0,0001$). El Test χ^2 de Heterogeneidad ha demostrado que la proporción de sexos en cada estación fue homogénea (1:1) (Test χ^2 de Heterogeneidad = 4,44; g.l. = 4; $P > 0,05$), lo que sugiere que todas las muestras provienen de la misma población y que los datos podrían ser analizados de manera agrupada ("pool") (Tabla 1). En primavera y verano la población de *H. nana* estuvo representada por la mayoría de los tamaños corporales, siendo las clases de menor tamaño las más representadas (Fig. 1).

Estaciones	Machos	Hembras	n	g.l.	χ^2	Probabilidad
Invierno '94	1	1	2	1	0,00	P> 0,05
Primavera '94	4	7	11	1	,82	P> 0,05
Verano '94-'95	20	13	33	1	1,48	P> 0,05
Otoño '95	4	4	8	1	0,00	P> 0,05
Invierno '95	3	0	3	1	3,00	P> 0,05
			Total	5	5,30	P> 0,05
N:	33	0	3	1	3,00	P> 0,05
			Heter.	4	4,44	P> 0,05

Tabla 1: Test de heterogeneidad de χ^2 entre machos y hembras por estación, durante el lapso de estudio.

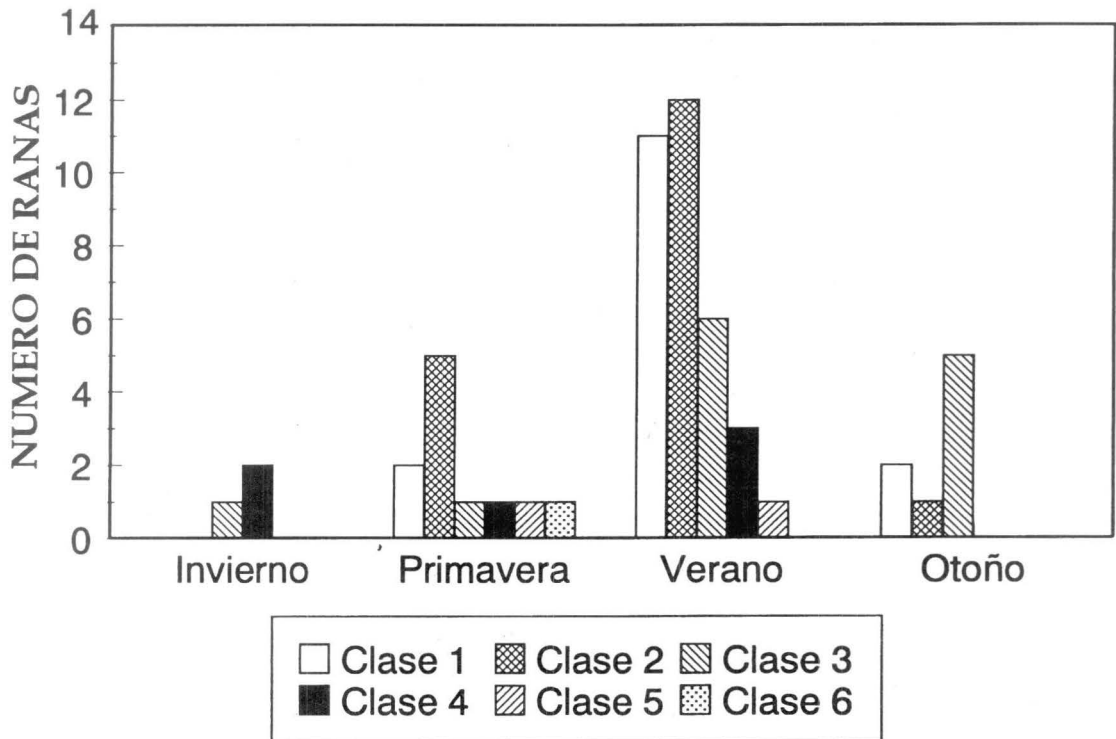


Figura 1: Número de ranas recolectadas por estación y por clase de tamaño corporal en mm.

DINÁMICA INFRAPOBACIONAL DE LOS HELMINTOS DE *HYLA NANA*

Renacuajos: se hallaron infestados en una gran proporción por metacercarias Diplostomidae gen. sp. 1, las cuales fueron localizadas libremente en el riñón (prevalen-

cia = 27,3 %, intensidad media = 6,2) y registradas en los meses de primavera y verano.

En los renacuajos además fueron identificadas dos especies de metacercarias Echinostomatidae gen. sp. 1 localizadas en la pared externa del esófago y

Echinostomatidae gen. sp. 2 ubicada en la musculatura de la cola, ambas especies registradas en el otoño (Tabla 2). Durante todo el estudio, no fue observada una covariación interespecífica en lo que respecta a la presencia y abundancia entre estas tres especies ([Diplostomidae gen. sp. 1 vs.

Echinostomatidae gen. sp.1, $R_s = -0,20$, $n = 44$, $P = 0,18$]; [Diplostomidae gen. sp. 1 vs. Echinostomatidae gen. sp.2, $R_s = -0,14$, $n = 44$, $P = 0,33$]; [Echinostomatidae gen. sp.1 vs. Echinostomatidae gen. sp.2, $R_s = -0,16$, $n = 44$, $P = 0,27$]).

La intensidad de infestación de las tres

Año/estación	Metacercarias		
	Diplostomidae gen. sp. 1*	Echinostomatidae gen. sp. 2**	Echinostomatidae gen. sp. 3***
1994/ Primavera	52	0	0
1995/ Verano	19	0	0
1995/Otoño	0	6	18
Total:	71	6	18

* Metacercaria del riñón ** Metacercaria de la pared del esófago *** Metacercaria de la musculatura de la cola

Tabla 2: Número de metacercarias registradas por estación en renacuajos de *Hyla nana*.

especies de metacercarias ocurrió de manera independiente al tamaño corporal de los estadios larvales de *H. nana* (Diplostomidae gen. sp. 1: $R_s = 0,24$, $n = 44$, $P > 0,05$; Echinostomatidae gen. sp.1: $R_s = 0,15$, $n = 44$, $P > 0,05$; Echinostomatidae gen. sp.2: $R_s =$

$0,26$, $n = 44$, $P > 0,05$). En tanto que, la prevalencia e intensidad de infestación por la metacercaria Diplostomidae gen. sp. 1 sugerirían un incremento en los estadios de desarrollo más avanzados de los renacuajos (Tabla 3).

Adultos: presentaron 12 especies de pará-

Renacuajos		Metacercarias					
		Diplostomidae gen. sp. 1*		Echinostomatidae gen. sp.2**		Echinostomatidae gen. sp.3***	
Estadio	Número	Prev. %	Intensidad media (rango)	Prev.%	Intensidad media (rango)	Prev. %	Intensidad media (rango)
I	16	25	1,75 (1-3)	6,2	- (1)	12,5	3 (1-5)
II	7	0	0	28,6	1(1-1)	42,9	1,33 (1-2)
III	12	16,7	9 (3-15)	16,7	1,5 (1-2)	16,7	3,5 (2-5)
IV	9	66,7	10 (2-25)	0	0	11,1	- (1)

Tabla 3: Estadios larvales de *Hyla nana* parasitados por tres especies de metacercarias localizadas en el riñón*, en la pared del esófago ** y en la musculatura de la cola***.

sitos, con un alto porcentaje de infestación (80%), en su mayoría producido por la meta-

cercaria Diplostomidae gen. sp. 1 (Tabla 4).

Trematodes : la infestación por trematodes

Parásitos	Estadio	Localización	Prevalencia (%)	Intensidad media (rango)
Trematoda				
Diplostomidae gen. sp. 1	metacercaria*	riñón	64,5	8,6 (1 - 60)
Plagiorchiata gen. sp. 1	metacercaria**	riñón	3,2	6,0 (1 - 11)
Plagiorchiata gen. sp. 2	metacercaria**	celoma	3,2	2,0 (1 - 3)
Digenea gen. sp. 1	metacercaria**	muslo	1,6	(1)
Digenea gen. sp. 2	metacercaria**	peritoneo	1,6	(1)
<i>Creptotrema</i> sp.	adulto	intestino anterior	3,2	20,5 (1 - 40)
Cestoda				
Eucestoda gen. sp. 1	plerocercoide	mesenterio	1,6	(1)
<i>Cylindrotaenia</i> sp.	adulto	intestino medio	6,4	1,7 (1 - 4)
Nematoda				
<i>Contraecaecum</i> sp.	larva	mesenterio	6,4	1,7 (1 - 4)
Cosmocercoidea gen. sp. 1	adulto	intestino posterior	3,2	1 (1 - 1)
Acanthocephala				
Acanthocephala gen. sp. 1	larva	mesenterio	3,2	1,5 (1 - 2)
Acanthocephala gen. sp. 1	adulto (juvenil)	intestino	3,2	1 (1 - 1)

* Metacercaria libre - ** Metacercaria enquistada

Tabla 4: Prevalencia e intensidad de infestación por parásitos hallados en 54 ejemplares de *Hyla nana*.

adultos (*Creptotrema* sp.) ocurrió únicamente en el verano (Fig. 2 b) y sólo en dos ejemplares de ranas (prevalencia = 6,1%; abundancia = 1,2; intensidad media = 20,5; rango = 1-40), mostrando una distribución fuertemente agregada ($s^2/x = 39$) (Fig. 2 a; b).

De las metacercarias halladas en las ranas adultas, Diplostomidae gen. sp. 1 fue la única que estuvo presente en todas las estaciones,

alcanzando su máxima prevalencia (73%) en el verano (Fig. 2 a), con excepción del otoño, donde fue observado el número más bajo de metacercarias por rana (Abundancia = 1,1; Intensidad media = 1,8; Rango = 1-4). La relación s^2/x más elevada fue registrada en el verano (23) sugiriendo una marcada sobre-dispersión parasitaria (Fig. 2 b).

De los factores abióticos que influyeron

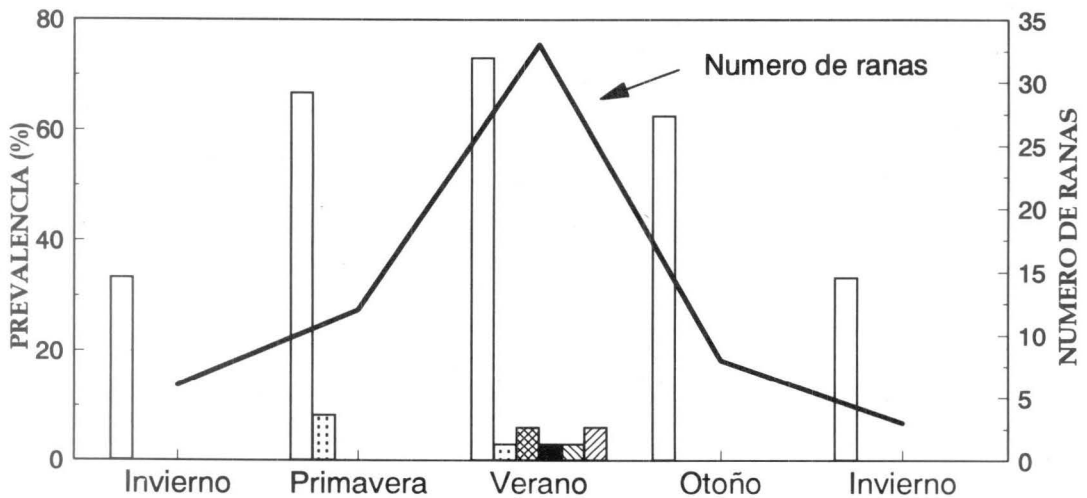


Figura 2 a: Prevalencia de infestación por trematodos (metacercarias y adultos) por estación y relacionado al número de ranas recolectadas.

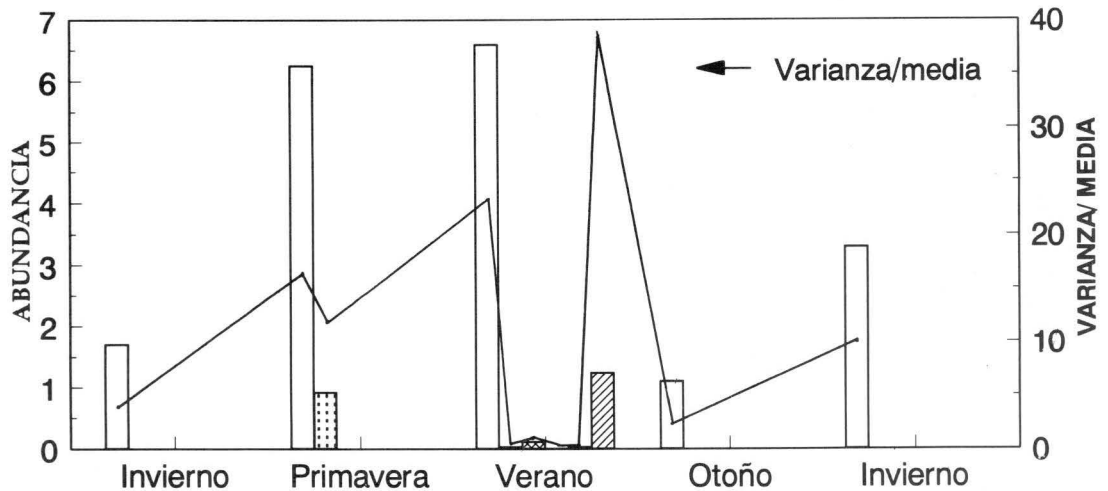


Figura 2b: Intensidad media de infestación, localización y relación varianza/media de trematodes (metacercarias y adultos) por estación. □: Diplostomidae gen. sp. 1, ▤: Plagiochiata gen. sp. 1, ▨: Plagiorchiata gen. sp. 2, ▩: Digenea gen. sp. 1, ▪: Digenea gen. sp. 2, ▧: Creptotrema sp.

en mayor grado sobre la presencia de Diplostomidae gen. sp. 1, que por su abundancia y constancia fue la más representativa de la infracomunidad parasitaria, el nivel de agua de la laguna influyó negativamente sobre el número de parásitos (Spearman Rank Correlations $R_s = -0,63$; $n = 14$; $P < 0,05$). Mientras que, la temperatura ambiente influyó positiva y significativamente en el número de ranas ($R_s = 0,68$; $n = 14$; $P < 0,01$) y en la intensidad media de infestación de Diplostomidae gen. sp. 1 ($R_s = 0,73$; $n = 14$; $P < 0,01$). No fue observada una correlación significativa entre el número de metacercarias de la especie 1 y el sexo del hospedador ($R_s = -0,09$; $n = 55$; $P > 0,05$). Al mismo tiempo, tampoco se observó una correlación significativa entre el total de metacercarias de esta especie con respecto a la longitud corporal de las ranas ($R_s = -0,08$; $n = 55$; $P > 0,05$). La clase de tamaño del hospedador que fue infestada en mayor grado por las metacercarias de Diplostomidae gen. sp. 1, fue la clase 3 que incluye a las ranas adultas de tamaño intermedio (Fig. 4).

Cestodes: la infestación por cestodes adul-

tos (*Cylindrotaenia* sp.) ocurrió en la primavera y el otoño, alcanzando en esta última estación su máxima infestación (Prevalencia = 12,5 %; Abundancia = 0,5; Intensidad = 4). Al respecto, cabe señalar que estos valores corresponden solamente a una rana infestada. Una larva de cestode sin identificar fue registrada en el otoño (Prevalencia = 12,5 %; Abundancia = 0,12; Intensidad = 1). (Fig. 3).

Nematodes: la infestación por nematodes tanto adultos como larvas fueron halladas en los meses de verano (*Cosmoceroidea* gen. sp. 1: Prevalencia = 6,1 %; Abundancia = 0,06; Intensidad = 2; *Contracaecum* sp.: Prevalencia = 12 %; Abundancia = 0,2; Intensidad = 7) (Fig. 3).

Acantocéfalos: los acantocéfalos adultos fueron registrados en el verano y en el otoño, obteniéndose la máxima infestación en esta última estación (Prevalencia = 12,5 %; Abundancia = 0,12; Intensidad = 1), haciendo la salvedad de que dicho resultado corresponde a una sola rana infestada. Los estadios larvales se hallaron en los meses de verano (Prevalencia = 6,1 %; Abundancia = 0,09; Intensidad = 3) (Fig. 3).

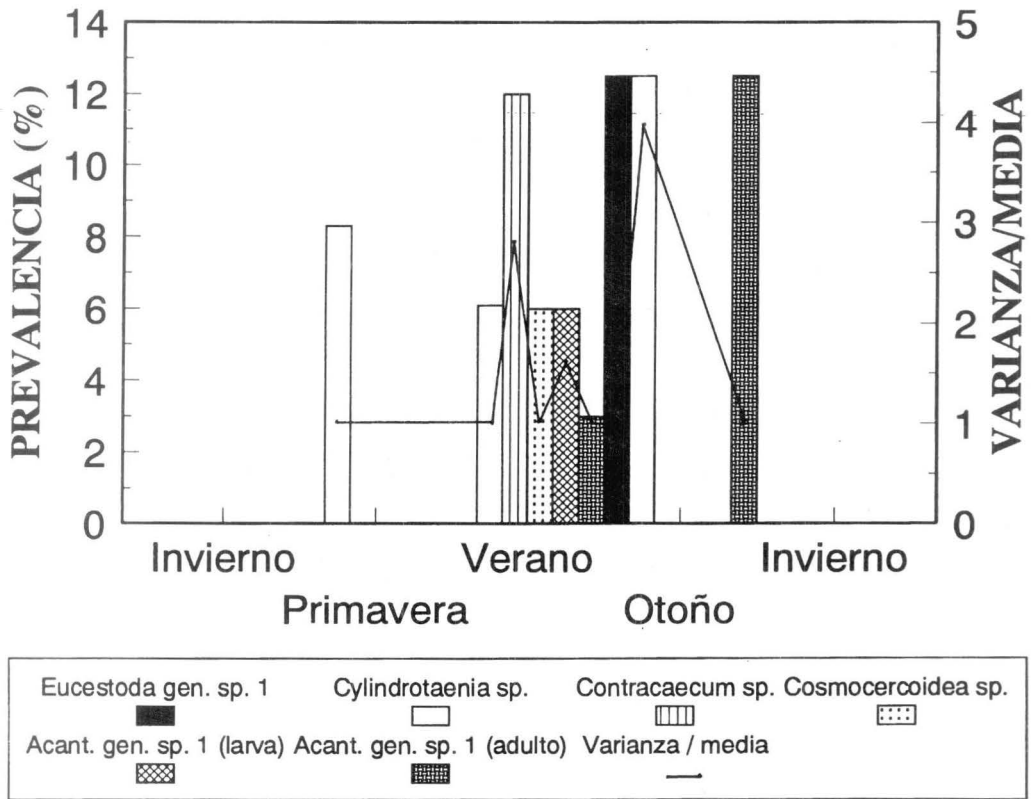


Figura 3: Prevalencia y relación varianza/media de la infestación por helmintos (larvas y adultos) por estación en adultos de *Hyla nana*.

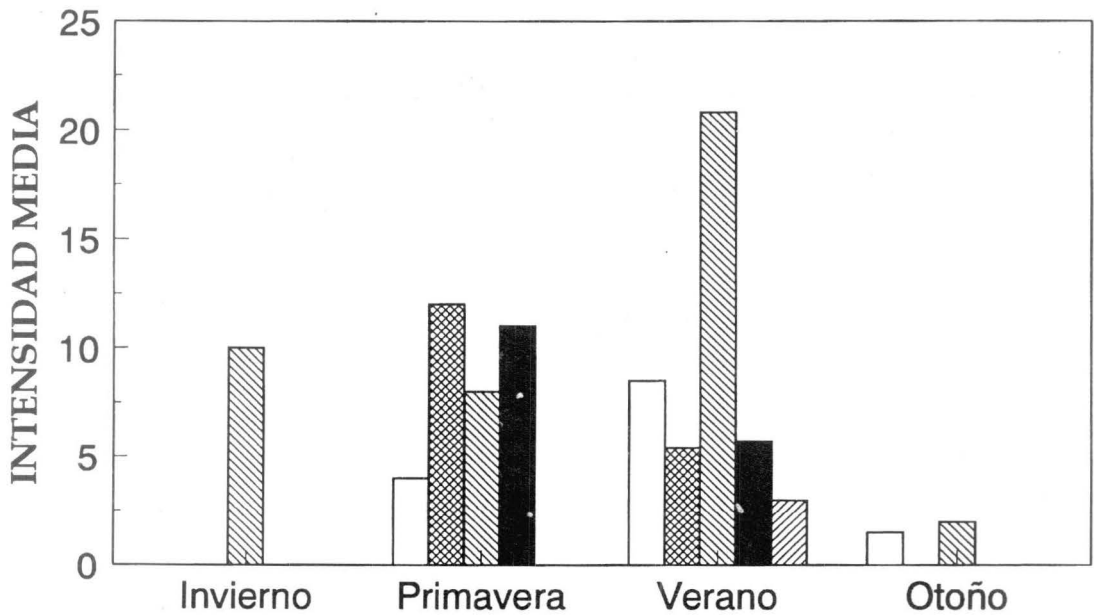


Figura 4: Número de metacercarias Diplostomidae gen. sp. 1 por clase de tamaño corporal (mm) de *Hyla nana* (adultos) y por estación climática.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este trabajo indican que en *H. nana* la metacercaria Diplostomidae gen. sp. 1 localizada en el riñón presentó la mayor prevalencia e intensidad de infestación, siendo también muy frecuente en el riñón de *Lysapsus limellus* (Hamann & Kehr, 1997). Los hospedadores finales podrían ser aves, ya que parásitos muy similares a estas metacercarias pertenecientes al género *Lophocysiadiplostomum* Dubois, 1936 fueron citados para aves de Brasil y Venezuela (Travassos *et al.*, 1969). Por otra parte, en este ambiente las aves son numerosas y muy frecuentes. La dinámica poblacional de esta metacercaria muestra una estacionalidad parasitaria en cuanto a la prevalencia de infestación, no así en lo que respecta a la intensidad media, dado que el número de metacercarias por rana fue bastante constante durante el período de estudio, salvo en los meses de otoño donde las mismas resultaron ser escasas. Las otras especies de helmintos tanto larvas (plerocercoides, larvas de nematodos y cistacantos) como adultos hallados (trematodos, cestodos, nematodos y acantocéfalos) fueron especies en general poco frecuentes.

En base a lo anterior podemos señalar que existen especies constantes y esporádicas en la infracomunidad de helmintos de *H. nana*. En este sentido, las metacercarias Diplostomidae gen. sp. 1 fueron las únicas que presentaron una abundancia relativamente elevada y con una aparición constante. Estos resultados concuerdan con lo expresado por Aho (1990), quien sostiene que las comunidades de parásitos en anfibios son pobres en cuanto al número de especies e individuos que la componen. Las comunidades de helmintos podrían clasificarse como: 1) aislacionistas e inestables 2) interactivas y estables (Kehr & Hamann, 1995). En principio, podríamos definir a esta comunidad como aislacionista e inestable.

Por otra parte, y de acuerdo con lo expresado por Kennedy (1990) para poder com-

prender mejor la presencia y ausencia de los helmintos es necesario conocer la biología del hospedador. De este modo, los factores que determinarían la estructura de las comunidades de los helmintos en *Hyla nana* podrían ser: una escasa movilidad, el tubo digestivo simple y una dieta limitada, compuesta básicamente por insectos: dípteros, homópteros y hemípteros (Duré, comunicación personal).

La infestación muy bien representada en el verano podría estar influenciada por diversos factores, entre los que se podrían citar: a) la gran variabilidad de los organismos acuáticos y/o terrestres que estarían cumpliendo la función de hospedadores intermediarios, b) los anfibios representados por todos los tamaños, y c) el mayor número de ranas recolectadas relacionado tanto con la temperatura ambiente y por ende, con la temperatura del agua.

En el verano, las metacercarias Diplostomidae gen. sp. 1 presentaron su máximo nivel de infestación, parasitando en su mayoría a las ranas correspondientes a la clase 3 (13.01 mm a 15.50 mm). Esto podría estar relacionado con el mayor número de ranas capturadas en esa estación, así como también con el sistema endócrino del hospedador, dado que sería el momento en que estas ranas (clase 3) van al agua para oviponer. La disminución drástica de la intensidad media hacia el otoño, en principio, podría estar relacionada con una mayor disponibilidad de hospedadores susceptibles de ser infestados y, por otro lado, con la posible mortalidad diferencial de aquellas ranas muy infestadas, lo que las haría más susceptibles a la predación (Lester, 1984; May & Anderson, 1978; Scott & Dobson, 1989). Sin embargo, es dable señalar que no fue observada una correlación significativa entre el número total de metacercarias Diplostomidae gen. sp. 1 con respecto al tamaño de las ranas.

La disposición espacio-temporal de la metacercaria Diplostomidae gen. sp. 1 mostró que la mayoría de los parásitos se hallan en unos pocos hospedadores. Esta sobredisper-

sión podría estar relacionada con a) una población heterogénea de hospedadores respecto a la susceptibilidad en adquirir parásitos, tanto en el comportamiento del hospedador, en la inmunidad, en la distribución de los estadios larvales, etc. y b) que los parásitos se hallarían generalmente agregados en la naturaleza (Anderson & Gordon, 1982), lo cual tendería a incrementarse con la abundancia de los parásitos (Poulin, 1993).

Los estadios larvales de los parásitos son muy buenos para la transmisión de un hospedador a otro. La transmisión en el espacio y la colonización depende del hospedador definitivo. De este modo el hecho de que la especie dominante hallada en *H. nana* sea de carácter alogénico y generalista (*sensu* Esch *et al.*, 1990) probablemente se deba a que este huésped actúe como un muy buen hospedador intermediario, al presentar una alta probabilidad de que sean ingeridos por aves, dado que este anfibio se ubicaría en los niveles inferiores de la red trófica. A diferencia de los resultados obtenidos sobre dos especies endémicas de anfibios de México (García-Altamirano *et al.*, 1993) en donde los helmintos dominantes fueron de carácter autogénico.

La dinámica poblacional de las metacercarias y sus fluctuaciones espacio-temporales estarían directamente relacionadas con las fluctuaciones del nivel del agua de las lagunas, aunque en muchas ocasiones, podría darse que las mismas actuaran de manera indirecta ejerciendo su influencia principalmente sobre las poblaciones de los hospedadores primarios (en este caso, caracoles).

Finalmente, los estadios larvales de *H. nana* sugieren ser susceptibles a la infestación por las metacercarias Diplostomidae gen. sp. 1 con un incremento gradual durante la fase de desarrollo acuático.

LITERATURA CITADA

AHO, J.M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes. En: Parasites Communities:

Patterns and Processes. G.W. Esch, A.O. Bush & J. M. Aho (eds.). Chapman and Hall, London, New York: 157-195.

ANDERSON, R.M. & D.M. GORDON. 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host population with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*. 85: 373-398.

BUSH, A., K. D. LAFFERTY, J. M. LOTZ & A. W. SHOSTAK. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* Revisited. *J. Parasitol.*, 83: 575-583.

CEI, J.M. 1980. Amphibians of Argentina. *Monit. Zool. Ital. (NS) Monog.* 2: 609 pp.

COMBES, C. 1972. Influence of the behaviour of amphibians on helminth life-cycles. En: E.V. Canning and C.A. Wright (eds.). *Behavioural Aspects of Parasite Transmission*. Linn. Soc. London Academic Press: 151-170.

ESCH, G.W.; W. SHOSTAK; J. MARCOGLIESE & M. GOATER. 1990. Patterns and processes in helminth parasite communities: an overview En: Parasite Communities Patterns and Processes. G.W. Esch, A. O. Bush & J.M. Aho (eds.). Chapman and Hall, London: 1-19.

GALLARDO, J.M. 1987. Anfibios argentinos. Librería Agropecuaria S. A. (ed.): 98 pp.

GARCÍA-ALTAMIRANO, I.; G. PÉREZ-PONCE DE LEÓN & L. GARCÍA-PRÍETO. 1993. Contribución al conocimiento de la comunidad de helmintos de dos especies de anfibios *Rana dunni* y *Ambystoma dumerilii*. *Cuad. mex. Zool.*, 1 (2): 73-80.

GOSNER, K.L. 1960. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, 16: 183-190.

HAMANN, M.I. & A.I. KEHR. 1997. *Lysapsus limellus* (NCN). *Parasitism. Herpetol. Rev.*, USA. 28 (2): 85.

INCORVAIA, I. S. 1983. *Catadiscus hylae* sp. nov. (Trematoda, Paramphistomatidae) parásito intestinal de *Hyla pulchella* Dumeril y Bibron, 1841 (Anura, Hylidae)

- de la provincia de Buenos Aires, República Argentina. *Neotropica*, 29: 91-95.
- KEHR A.I. 1994. Usos y abusos de las correlaciones en biología. *Cuad. Herp.* 8 (2): 225-228.
- KEHR, A.I. & J.D. WILLIAMS. 1990. Larvas de Anuros de la República Argentina. *Cuad. Herp.* (Serie Monografías) Nro 2, Asociación Herpetológica Argentina: 1-44.
- KEHR, A.I. & M.I. HAMANN. 1995. Estado actual de la teoría de la competencia como un factor organizador de las comunidades parasitarias de helmintos. *Facena*, 11: 115-122.
- KENNEDY, C.R. 1990. Helminth communities in freshwater fish: structured communities or stochastic assemblages?. En: Parasite Communities: Patterns and processes. G.W. Esch, A. O. Bush & J.M. Aho (eds.). Chapman and Hall, London: 131-156.
- LESTER, R.J.G. 1984. A review of methods for estimating mortality due to parasites in wild fish populations. *Helgolönder Meeresunters*, 37: 53-64.
- MAÑE-GARZON, D.F. & R. PONCE DE LEON. 1976. *Rudolphitrema physaleae-mi* n. sp. de Digenea Plargiorchidae del intestino de la ranita gato *Physalaemus gracilis* (Boulenger) del Uruguay. *Rev. Biol. Uruguay*, 4 (2): 93-97.
- MAY, R.M. & M. ANDERSON. 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *J. Animal Ecol.*, 47 : 249-267.
- OSTROWSKI de NUÑEZ, M. 1978. Fauna de agua de la República Argentina IX sobre representantes de la familia Paramphistomidae (Trematoda). *Physis*, 38 (95): 55 - 62.
- POULIN, R. 1993. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *Int. J. Parasitol.*, 23: 937-944.
- RAMIREZ, V.G., C. SUELDO & R. VERA MESONES. 1979. Aportes sobre parásitos de *Bufo arenarum* de la provincia de Salta. II (Nematoda). *Neotropica*, 25(73): 90.
- SCOTT, M.E. & A. DOBSON. 1989. The role of parasites in regulating host abundance. *Parasitol. Today* 5: 176-183.
- SURIANO, D.M., 1970. Estudio sobre la fauna parasitaria de *Leptodactylus ocellatus* (Amphibia - Leptodactylidae) de la República Argentina. I Trematodes. *Rev. Mus. Arg. C. Nat. Bno. Rivadavia*, 10 (15): 215 - 239
- SZIDAT, L. 1960 . Nuevo tipo de larvas de Alariinae (Trematoda) del riñón de *Leptodactylus ocellatus* de la Argentina. *Neotropica*, 6 (21): 82-88.
- TRAVASSOS, L; J. F. TEIXEIRA DE FREITAS & A. KOHN. 1969. Trematodeos do Brasil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 67 (1): 1-886.
- YAMAGUTI, S. 1971. Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Vo. II. Keigaku publishing, Co. Tokyo, japan. 467-686.
- ZAR, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. Third Edition, Prentice Hall.